

Le phototropisme et les deux modes de la photoréception

Par G. VIAUD¹, Strasbourg

Les animaux inférieurs, comme les plantes, sont attirés ou repoussés par la lumière, suivant les circonstances. La lumière exerce sur les uns et sur les autres une double action : elle les oriente vers la direction d'où elle émane, ou en sens opposé, et elle les fait progresser ou pousser dans l'une ou l'autre de ces directions. Depuis J. LOEB², on donne à ces phénomènes le nom général de «phototropisme», en ajoutant que celui-ci est «positif» ou «négatif» suivant le sens du mouvement (vers la source lumineuse ou vers l'ombre).

Dans cet article, il sera surtout question du phototropisme animal, mais nous ferons aussi état de résultats récents obtenus dans les recherches sur le phototropisme végétal, pour mieux mettre en évidence certains caractères généraux du phototropisme qui ont échappé longtemps aux investigations des physiologistes.

Le phototropisme animal présente un caractère fondamental qu'avait parfaitement reconnu LOEB : c'est une réaction «impérieuse» ou «forcée», déclenchée et entretenu par l'excitant lumineux. Un animal phototropique positif va d'autant plus rapidement et d'autant plus droit vers la lumière que celle-ci est plus intense.

Avec S. O. MAST³, on peut distinguer dans le comportement phototropique deux types de réactions : *a)* les *réactions photokinétiques*, qui sont des réponses à des variations d'intensité de l'excitant, indépendantes de la vitesse avec laquelle se produisent ces variations, et qui affectent seulement la rapidité de la locomotion : celle-ci varie, d'une manière tout à fait générale, proportionnellement au logarithme de l'intensité lumineuse; *b)* les *réactions-chocs* (shock reactions), qui sont aussi des réponses à des variations d'intensité de l'excitant, mais qui dépendent à la fois de la vitesse et de la grandeur de ces variations. De telles réactions commandent l'orientation de l'animal dans le champ lumineux, le détournant de régions peu éclairées dans le cas du phototropisme positif, de régions trop éclairées dans le cas du phototropisme négatif.

Le sens du phototropisme dépend de la manière dont l'animal supporte la lumière d'expérience dans des con-

ditions données. Le phototropisme négatif se manifeste, en effet, en général chez les animaux qui supportent très mal l'action de la lumière (animaux lucifuges); le phototropisme positif chez les animaux qui la supportent bien, même si son intensité est forte (animaux lucicoles); chez les animaux de type intermédiaire (comme les Daphnies), on observe une alternance de phases positives et négatives, alternance plus ou moins régulière, qui tient à l'état physiologique de ces animaux, et dont les périodes varient avec l'intensité de la lumière¹. D'une manière générale, on peut donc dire que le sens du phototropisme dépend de la «capacité photopathique» de l'animal par rapport à la lumière d'expérience, le terme «photopathie» ayant été précisément conçu pour grouper les réactions qui dépendent de la manière dont l'animal supporte la lumière.

Les faits fondamentaux que nous venons d'exposer peuvent être établis à l'aide d'expériences faites avec de la lumière blanche, dont on fait varier l'intensité, ou avec des lumières composées des mêmes radiations et qui ne diffèrent entre elles que par leurs degrés d'intensité. Les résultats de ces expériences sont relativement faciles à interpréter. Aussi beaucoup de ces faits sont-ils connus depuis assez longtemps.

Les expériences faites avec des lumières monochromatiques, instituées pour savoir comment varient les réactions phototropiques en fonction de la longueur d'onde des radiations, sont au contraire difficiles à interpréter. Dans de telles expériences, on doit, cela va presque sans dire, opérer avec des radiations monochromatiques dont on a mesuré ou mieux égalisé l'énergie qu'elles transportent. Cette condition fondamentale n'a pas toujours été observée par les auteurs, d'où une première difficulté pour l'interprétation des résultats obtenus. Mais cette première difficulté écartée, il en reste d'autres qui tiennent au fait que les variations des réactions en fonction des longueurs d'onde se présentent très différemment selon que l'on s'adresse à tel ou tel aspect réactionnel du comportement phototropique, et à telle ou telle espèce animale.

Et cependant l'expérimentation avec des lumières monochromatiques est absolument nécessaire pour ré-

¹ Faculté des sciences de l'Université de Strasbourg.

² J. LOEB, *Der Heliotropismus der Tiere usw.* (Würzburg 1890).

³ S. O. MAST, *Motor responses to light in the invertebrate animals*, in: *Biological effects of radiations*, 17 (New York and London, 1936).

soudre le problème, particulièrement difficile, de la détermination des niveaux d'absorption de la lumière, c'est-à-dire connaître les organes photorécepteurs en jeu dans les réactions phototropiques.

Si on passe en revue les résultats obtenus par les auteurs qui ont travaillé en se plaçant dans de bonnes conditions physiques, on s'aperçoit que l'on peut classer sous quatre types principaux les courbes qui symbolisent l'efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions phototropiques:

1^o Des courbes en cloche avec un maximum dans la région moyenne du spectre visible (le plus souvent vers $\lambda 530-540 \text{ m}\mu$, dans le vert). Ces courbes sont obtenues principalement par la mesure des réactions d'orientation chez des animaux inférieurs possédant des yeux ou des ocelles bien constitués, dans un champ lumineux formé de deux lumières se croisant sous un certain angle, l'une des lumières étant de composition et d'intensité constantes et servant de base de comparaison, l'autre, monochromatique, pouvant varier dans sa longueur d'onde. L'expérience réussit particulièrement bien avec des animaux qui suivent exactement la «loi des résultantes», c'est-à-dire qui prennent une direction

générale, chez les animaux inférieurs avec ou sans yeux, par la mesure de leurs réactions photokinétiques (vitesse de progression) dans des champs lumineux homogènes formés de radiations monochromatiques. Le fait remarquable de la progression particulièrement rapide des animaux phototropiques positifs dans les courtes longueurs d'onde visibles a été signalé à maintes reprises depuis LOEB (fig. 2).

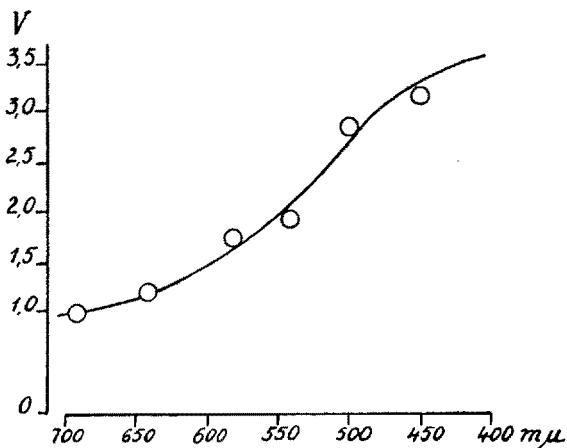


Fig. 2. Efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions photokinétiques du Cladocère *Daphnia pulex*. Cette efficacité est mesurée par la vitesse relative V de la progression des animaux vers la lumière (G. VIAUD, 1938).

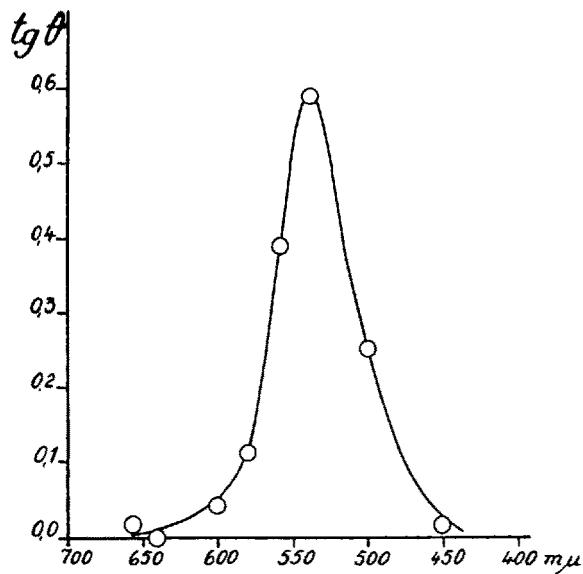


Fig. 1. Efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions d'orientation phototropique du Rotifère *Brachionus pala*. Cette efficacité est mesurée par la tangente de l'angle d'orientation θ donnée par la formule de J. BUDER: $\text{tg } \theta = I/I'$, où I est l'intensité de l'excitation causée par la lumière monochromatique d'expérience, I' l'intensité de l'excitation due à la lumière de comparaison, les deux faisceaux se croisant à angle droit (G. VIAUD, 1938).

intermédiaire entre les rayons en faisceaux cylindriques émanés des deux sources, direction faisant un angle d'autant plus aigu avec l'un des faisceaux que les rayons de celui-ci excitent davantage les animaux (fig. 1). C'est l'orientation dite «tropotactique».

2^o Des courbes d'allure plus ou moins sigmoïde, avec un maximum dans le violet, ou même dans le proche ultra-violet. Ces courbes sont obtenues, d'une manière très

3^o Des courbes qui sont presque les inverses des précédentes, c'est-à-dire qui ont un maximum dans le rouge ou l'orange et une chute plus ou moins rapide vers le violet ou l'ultra-violet. Telles sont les courbes de l'«attraction relative» par les lumières spectrales des animaux lucifuges, c'est-à-dire le plus souvent négatifs. On les obtient, comme l'a fait V. GRABER¹ dès 1884, en faisant la statistique des individus qui «recherchent» telle ou telle lumière et s'y cantonnent, dans le cas où plusieurs lumières leur sont présentées simultanément (fig. 3). En 1938, j'ai montré que les animaux qui ne sont pas plus lucifuges que lucifuges, comme les Daphnies, se répartissent dans des champs lumineux monochromatiques selon la même loi, c'est-à-dire que la majorité des individus des populations finit par se stabiliser d'autant plus près de la source que la longueur d'onde est plus grande, d'autant plus loin de la source que la longueur d'onde est plus courte.

4^o Des courbes indiquant deux maxima d'efficacité, l'un dans le vert ou le jaune-vert, l'autre dans le violet ou le proche ultra-violet. Par exemple, les courbes du pouvoir attractif relatif des radiations pour l'Abeille et la Drosophile (animaux très lucifuges), publiées par L. M. BERTHOLF en 1931-32². Elles ont deux maxima, l'un dans la région moyenne du spectre visible, l'autre dans l'ultra-violet, à $365 \text{ m}\mu$. Elles ont été obtenues en fai-

¹ V. GRABER, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere (Prag-Leipzig 1884).

² L. M. BERTHOLF, J. Agric. Res. 43, 703 (1931); Z. vergl. Physiol. 18, 32 (1933).

sant la statistique des individus qui sont attirés (orientation et photokinèse) par diverses radiations monochromatiques, chacune de ces radiations étant présentée aux animaux sous forme d'un faisceau horizontal cylindrique qui est dirigé sur eux en même temps qu'un faisceau horizontal de lumière blanche venant d'une autre direction et servant de base de comparaison (fig. 4). L'orientation est ici de type «télotactique» et ne donne pas lieu à l'application de la «loi des résultantes».

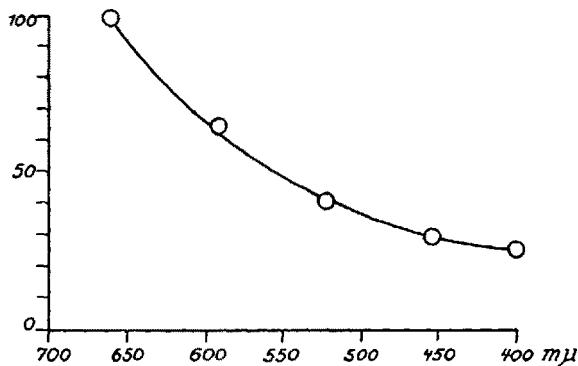


Fig. 3. Efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions photopathiques du Lombric. Cette efficacité est mesurée par le pourcentage des individus recherchant chaque radiation (V. GRABER, 1883).

A partir de 1938, à la suite de mes travaux sur les Daphnies, j'ai émis l'hypothèse que toutes ces courbes pouvaient être interprétées de la façon suivante, à l'aide d'un petit nombre de principes:

1^o Les courbes du premier type traduisent la *sensibilité des photorécepteurs visuels* dans les diverses radiations spectrales. Elles sont, en effet, très semblables à celles de la sensibilité des cônes et des bâtonnets de la

répine des Vertébrés supérieurs et aux courbes de la sensibilité des organes oculaires des animaux inférieurs dont on a pu étudier les perceptions visuelles. Le fait que les courbes de ce type sont toujours obtenues dans les réactions d'orientation axiale phototropique des animaux oculés montre que l'œil est surtout, et peut-être exclusivement chez la plupart des Inférieurs, un appareil sensoriel destiné à orienter l'animal dans la lumière.

2^o Les courbes du deuxième type seraient des courbes de la *sensibilité dite dermatoptique*. C'était déjà l'idée de V. GRABER. Depuis, nombreux d'auteurs ont signalé le rôle important de la sensibilité des téguments cutanés ou de divers tissus du corps à la lumière dans le phototropisme. Mais aucun, à ma connaissance, n'a systématiquement mis en avant, comme GRABER, cette hypothèse que c'est le sens dermatoptique qui fait progresser l'animal vers la lumière.

Mes analyses expérimentales du phototropisme des Daphnies (1932-38)¹ du phototropisme des Rotifères (1939-43)², du phototropisme des Planaires (encore inédites), m'ont montré que chez tous ces animaux les impulsions motrices positives (photokinèse) dépendent de l'excitation photique de récepteurs tout à fait différents des appareils oculaires. En effet, les vitesses positives de ces animaux dans les diverses radiations spectrales varient selon les courbes du deuxième type (tandis que la précision de l'orientation chez les animaux oculés varie suivant les courbes du premier type); et, d'autre part, les animaux privés d'yeux (soit normalement soit autrement), mais qui n'en sont pas moins phototropiques positifs, se comportent dans leurs réactions photokinétiques (et aussi dans leurs réactions d'orientation) en lumières monochromatiques suivant les courbes du deuxième type.

On peut donc en conclure, a) que c'est le sens dermatoptique (ou un sens analogue) qui constitue le niveau d'absorption de la lumière d'où partent les incitations motrices qui font progresser les animaux vers la lumière; b) que c'est le sens dermatoptique qui joue le rôle fondamental dans le phototropisme positif, puisqu'il suffit seul à assurer ce comportement, les appareils oculaires ne servant, quand ils existent, qu'à orienter axialement l'animal avec plus ou moins de précision dans les faisceaux lumineux.

3^o Les courbes du troisième type traduirait les variations de la «capacité photopathique» de nombreux animaux dans les radiations monochromatiques d'égale énergie. En règle générale, on peut poser qu'un animal supporte d'autant moins bien et moins longtemps une lumière que celle-ci l'excite davantage. Les animaux, comme le Lombric, qui supportent mal la lumière en général, et dont les réactions phototropiques dépendent surtout ou exclusivement des excitations du sens dermatoptique, seront fortement incommodés par

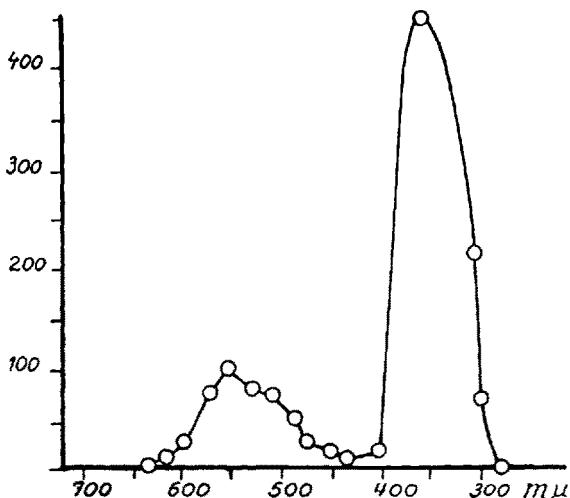


Fig. 4. Efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions phototropiques (orientation et photokinèse) de l'abeille domestique. Cette efficacité est mesurée par le nombre d'individus se dirigeant vers les radiations monochromatiques lorsqu'ils sont stimulés à la fois par l'une ou l'autre de ces radiations et par de la lumière blanche (L. M. BERTHOLF, 1931).

¹ G. VIAUD, op. cit.

² G. VIAUD, Bull. Biol. 74, 249 (1940); 77, 68, 224 (1943).

les radiations violettes et ultraviolettes et rechercheront au contraire les radiations rouges ou orangées qui n'excent que faiblement leurs téguments cutanés. Les courbes de la répartition statistique de ces animaux dans les lumières spectrales seront donc à peu près les inverses des courbes du deuxième type. Il en sera encore relativement de même pour les Daphnies, lesquelles supportent beaucoup mieux que les Lombrics les lumières à courtes longueurs d'onde, mais ne supportent bien et longtemps que les radiations de la moitié du spectre visible située du côté du rouge.

4^o Les courbes du quatrième type sont évidemment des combinaisons de celles des deux premiers types: le premier maximum correspond assez bien au maximum de la sensibilité des récepteurs visuels, le deuxième au maximum de la sensibilité du sens dermatoptique (ce qui nous donne une indication sur sa position dans l'échelle des radiations). Ces courbes, qui sont des courbes statistiques indiquant le pouvoir attractif des radiations spectrales, ne peuvent être mises en évidence que chez les animaux oculés et très lucicoles, comme l'Abeille et la Drosophile. On comprend en effet que, si ces animaux supportent également bien toutes les radiations depuis le rouge jusqu'à l'ultra-violet voisin de λ 365 m μ (l'expérience le prouve), néanmoins ils sont attirés au maximum par les longueurs d'onde qui exercent sur eux la plus forte action orientante ou la plus forte action photokinétique, c'est-à-dire qui agissent au maximum sur leurs yeux et sur leur sens dermatoptique.

Toutes les recherches expérimentales faites sur des animaux phototropiques avec des radiations monochromatiques d'égale énergie ont donné des courbes d'«efficacité» de l'action de ces radiations qui appartiennent à l'un ou l'autre des quatre types que nous venons de décrire. Nous pensons donc pouvoir conclure que l'on peut expliquer toutes les modalités du phototropisme animal en lumières monochromatiques en faisant appel à deux types de photoréception: la *photoréception visuelle*, dont la sensibilité est à son maximum entre 500 et 550 m μ environ, et la *photoréception dermatoptique* dont la sensibilité maxima se trouve vers les ondes courtes, et très probablement dans le proche ultra-violet, aux environs de 365 m μ .

Les faits que nous venons d'exposer nous conduisent à préciser la notion de sens dermatoptique. Malgré les travaux assez nombreux qui ont été consacrés à cette question depuis les premières observations, dues à G. POUCHET (1872)¹, ce sens est encore mal connu et la notion que s'en font les physiologistes est mal définie. Beaucoup englobent indifféremment sous ce nom la photoréception des téguments cutanés et celle des récepteurs spécialisés épars dans la peau et localisés, bien qu'ils ne soient pas toujours nettement différen-

cies morphologiquement. Mais de tels récepteurs sont au moins physiologiquement différenciés, c'est-à-dire contiennent des pigments sensibilisateurs spéciaux, qui se manifestent par une sensibilité aux lumières spectrales tout à fait différente de celle que nous avons donnée comme type de la sensibilité dermatoptique. Ainsi, il existe dans le siphon de la Mye deux espèces de photorécepteurs différenciés, les uns qui commandent les réactions à l'obscuration, les autres les réactions à l'éclairement (qui ne sont d'ailleurs ni les unes ni les autres des réactions phototropiques); les premiers de ces récepteurs ont leur maximum de sensibilité vers 500 m μ (S. HECHT, 1920)¹, les seconds vers 580 m μ (KOLLER et v. STUDNITZ, 1934)². Semblables faits ont été trouvés par UNTEUTSCH³ chez le Lombric en 1937. Mais la morphologie de ces récepteurs nous est inconnue.

Nous pensons qu'il convient, pour clarifier la notion de sens dermatoptique, d'en exclure tous les récepteurs photiques déjà différenciés, même s'ils sont très rudimentaires et morphologiquement indistincts, ou presque indistincts, si leur présence cependant est signalée par une sensibilité aux lumières spectrales appartenant au type visuel (maximum dans la région moyenne du spectre dit visible), ce qui démontre qu'ils possèdent des pigments sensibilisateurs spéciaux. A notre avis donc, le terme de sens dermatoptique doit exclusivement désigner la réception photique de téguments ou d'autres tissus indifférenciés quant à la photoréception et sensibles au maximum aux ondes courtes du spectre visible ou à celles du proche ultra-violet. Cette acception est d'ailleurs la plus conforme au sens premier donné par les anciens auteurs (GRABER en particulier).

Sur un point précis nous avons pu démontrer expérimentalement la liaison que nous indiquons entre les trois notions de: sensibilité de «type dermatoptique» — photoréception de tissus indifférenciés quant à la photoréception — réactions photokinétiques. Il s'agit de la couronne ciliaire locomotrice des Rotifères, dont nous avons montré que les cils ont des battements d'autant plus grands que la lumière excitatrice est plus intense ou que ses radiations sont plus courtes (dans le spectre visible). Or, la lumière, dans ce cas, n'agit pas sur les effecteurs par l'intermédiaire d'organes sensoriels spécialisés et du système nerveux, car celui-ci n'a qu'une action inhibitrice sur le mouvement ciliaire; elle agit donc directement sur la cellule ciliée, qui est ainsi à la fois photoréceptrice et effectrice. D'autre part, l'ocelle cérébral des Rotifères (Brachions en particulier) a une sensibilité de «type visuel» (maximum vers 530--540 m μ) et commande exclusivement des réactions d'orientation (œil de «sens lumineux»), comme nous l'avons dit plus haut. La vitesse de déplacement du Rotifère, mesurée sur l'axe rectiligne central de sa

¹ S. HECHT, J. Gen. Physiol. 3, 1 (1920-21).

² E. KOLLER et E. v. STUDNITZ, Z. vergl. Physiol. 20, 388 (1934).

³ W. UNTEUTSCH, Zool. Jb. Physiol. 58, 69 (1937).

trajectoire hélicoïdale quand il va vers la lumière, est à la fois fonction des réactions photokinétiques des cellules ciliées locomotrices qui font varier la vitesse de nage de l'animal, et de la précision de l'orientation de son corps dans le champ lumineux qui fait varier le diamètre des spires: dans le spectre, elle croît fortement du rouge jusqu'aux environs de 530-540 m μ , puis de là décroît vers le violet, où elle est cependant nettement plus grande que dans le rouge. Mais la vitesse de nage vraie du Rotifère (mesurée le long de sa trajectoire hélicoïdale) est seulement fonction de l'amplitude des battements des cils locomoteurs et croît du rouge au violet (fig. 5). Enfin, nous avons pu

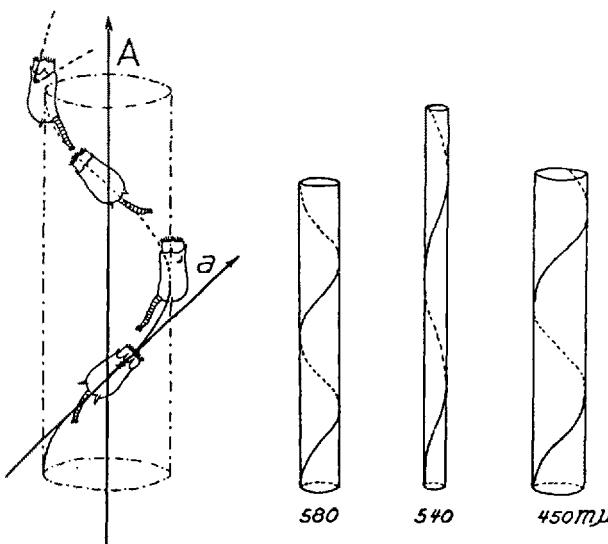


Fig. 5. Photokinèse et orientation phototropique chez *Brachionus pala*. - 1. Nage hélicoïdale du Brachion; *A* axe de nage ou axe de l'hélice; *a* axe longitudinal du corps du Brachion dont l'inclinaison sur l'axe *A* définit à chaque instant l'orientation de l'animal dans le champ lumineux (les rayons sont parallèles à l'axe *A* et de sens opposé). - 2. Trajectoires décrites par le même individu dans trois radiations différentes (580, 540 et 450 m μ) dans des temps égaux (6 secondes). Remarquer l'allongement des spires dans la radiation 540 m μ et la vitesse réelle du Brachion (d'après la longueur du trajet hélicoïdal) qui est plus grande dans la radiation 450 m μ que dans les deux autres (G. VIAUD, 1940).

montrer aussi qu'un certain nombre de cellules ciliées très diverses (ciliature du pharynx de la Grenouille, du manteau des Lamellibranches) présentent le même type de sensibilité à la lumière que les cellules ciliées locomotrices des Rotifères et les mêmes réactions photokinétiques¹. De telles observations nous paraissent mettre bien en évidence les caractères de la sensibilité dermatoptique et son rôle principal dans le comportement phototropique.

Ainsi défini, le sens dermatoptique s'identifie, par ses caractères physico-chimiques, à la sensibilité phototique du protoplasme quelconque, ou «incolore». Mais il possède aussi des caractères proprement physiologiques qui en font un véritable sens, susceptible de diriger des réactions. En effet, il commande à des

mouvements déterminés, qui manifestent l'existence de liaisons sensori-motrices, celles qui forment la base du comportement phototropique: c'est la «photokinèse positive» des animaux inférieurs.

Un animal inférieur phototropique est excité sur une partie plus ou moins grande de la surface de son corps par la lumière qui le baigne; ces excitations multiples suffisent à déterminer des réactions locomotrices polarisées qui le font aller vers la source lumineuse. Par exemple, des Daphnies aveuglées expérimentalement (H. SCHULZ, 1928)¹ vont vers la lumière en décrivant des trajectoires plus ou moins compliquées parce que leurs mouvements de nage sont beaucoup plus rapides quand les rayons frappent directement la région antéro-ventrale de leur corps que lorsqu'ils atteignent directement toute autre région. Si l'animal possède des yeux, ceux-ci ne paraissent guère servir qu'à lui donner, de surcroît, une orientation axiale plus précise dans le champ lumineux. Ainsi, «la Daphnie maintient, grâce à son œil composé, sa direction vers la lumière, quand sa sensibilité dermatoptique la fait se mouvoir vers celle-ci» (G. VIAUD, 1938)².

Bref, l'essentiel du comportement phototropique des animaux inférieurs repose sur une fonction sensori-motrice fondamentale (photokinèse positive), liée à la photoréception dermatoptique; la photoréception visuelle ne joue dans ce comportement qu'un rôle secondaire³.

*

Le phototropisme et le phototactisme des Végétaux présentent les caractères essentiels du phototropisme animal: réactions d'orientation et de croissance ou même de locomotion (par exemple chez les Algues mobiles) déclenchées et entretenues par l'excitant lumineux. Elles sont d'autant plus amples et rapides que l'action de la lumière est plus forte, la grandeur de la réaction étant proportionnelle au logarithme de l'intensité lumineuse. Comme la plupart des animaux, les Végétaux présentent des alternances de phototropisme (ou de phototactisme) positif et de phototropisme négatif, si la lumière est suffisamment intense et si son action se prolonge assez longtemps. La manière dont le végétal supporte la lumière (photopathie) est donc le facteur déterminant du sens des réactions, comme chez l'animal.

Ces faits sont bien connus des physiologistes de la vie végétale. Mais il en est d'autres, d'acquisition récente,

¹ H. SCHULZ, Z. vergl. Physiol. 7, 488 (1928); p. 537 en particulier.

² G. VIAUD, op. cit., p. 155. - Voir aussi: Id., Le Phototropisme animal. Exposé critique des problèmes et des théories (Strasbourg-Paris 1938), p. 122 et suivantes.

³ Une partie des distinctions que nous faisons ici entre les deux modes de la photoréception a été vue par E. MERKER, Die Lichtempfindlichkeit und der Lichtsinn der Tiere, Naturwiss. 28 (1940), p. 623-628. - La «Lichtempfindlichkeit», c'est la sensibilité du protoplasme ou sensibilité dermatoptique, le «Lichtsinn», c'est le sens visuel. Nous pensons que la sensibilité dermatoptique n'est pas seulement une «Empfindlichkeit», mais qu'elle est aussi un «Sinn», c'est-à-dire donne un «sens» à des réactions.

sur lesquels l'attention n'a pas encore été suffisamment attirée; nous voulons parler de découvertes récentes sur la sensibilité phototropique des Végétaux aux radiations lumineuses monochromatiques. La comparaison de ces faits avec ceux que nous venons d'exposer touchant le phototropisme animal nous paraît être d'un grand intérêt.

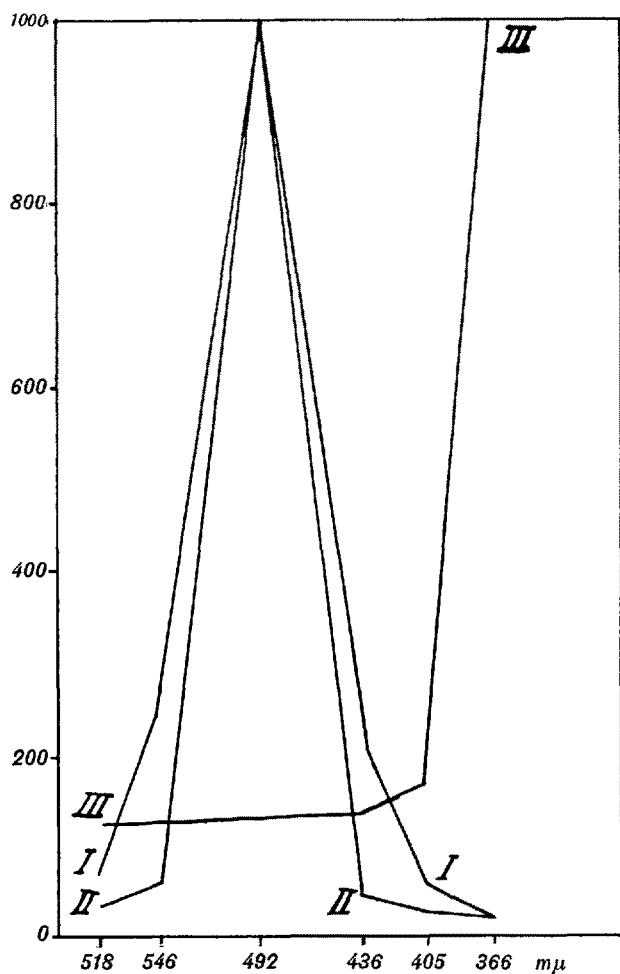


Fig. 6. Efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions phototactiques de Flagellés: I *Eudorina*, II *Volvox*, III *Chilomonas*. Efficacité symbolisée par des nombres proportionnels aux valeurs inverses des seuils nécessaires pour déclencher les réactions (A. LUNTZ, 1931).

On savait depuis longtemps que la sensibilité phototropique des Végétaux a un maximum situé dans le spectre aux environs de $500\text{ m}\mu$. BLAAUW l'avait montré pour les coléoptiles d'Avoine, S. O. MAST pour toute une série de Flagellés Verts, PRINGSHEIM pour les sporangiophores de *Phycomyces*¹, etc.

Mais les réactions phototropiques des Végétaux peuvent aussi mettre en évidence un autre type de sensibilité photique, qui n'atteint son maximum que dans l'extrême violet, et plus probablement même dans le proche ultra-violet, vers $365\text{ m}\mu$. Telle est la courbe

de la sensibilité phototactique de *Chilomonas* (Flagellé *incolore*) donnée par A. LUNTZ¹ en 1931, ou encore celle de la sensibilité phototropique des parties inférieures de la coléoptile de l'Avoine découverte par CH. HAIG² en 1934. LUNTZ, dans son travail, oppose le phototactisme des *Chilomonas* incolores à celui des Flagellés Verts *Euglena* et *Volvox* dont le maximum de sensibilité est aux environs de $490\text{ m}\mu$. De même HAIG oppose la sensibilité phototropique de la pointe des coléoptiles d'Avoine à celle de la partie des mêmes coléoptiles située presque immédiatement en dessous (à quelques millimètres seulement): la pointe des coléoptiles est surtout sensible aux radiations voisines de $480\text{ m}\mu$, tandis que les tissus situés au-dessous sont plus sensibles aux radiations de $400\text{ m}\mu$ qu'à toutes les autres radiations visibles (fig. 7). — HAIG n'a pas expérimenté dans l'ultra-violet.

Il existe donc sûrement chez les Végétaux fixés ou mobiles, comme chez les Animaux, deux types de sensibilité photique qui se manifestent dans les réactions phototropiques: le premier caractérisé par une courbe qui a son maximum dans la partie moyenne du spectre

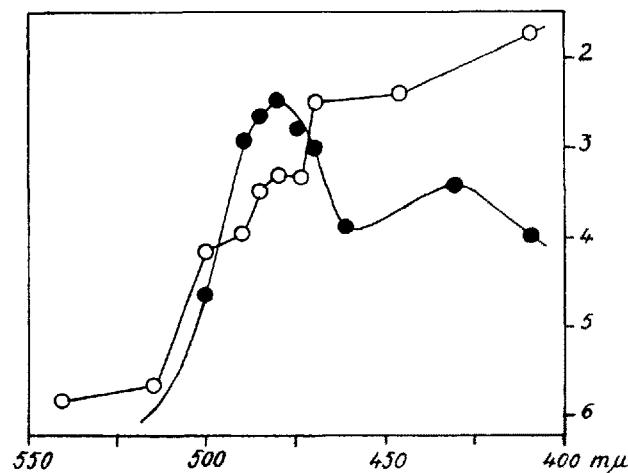


Fig. 7. Efficacité de l'action des radiations lumineuses sur les réactions phototropiques de la coléoptile d'Avoine. En cercles noirs, les réponses de la pointe de la coléoptile; en cercles blancs, celles de la base de la coléoptile. Efficacité symbolisée par les logarithmes de l'énergie relative nécessaire pour déclencher les réactions (CH. HAIG, 1934).

visible (mais dans des radiations plus courtes pour les Végétaux que pour les Animaux), le deuxième caractérisé par une autre courbe qui a son maximum probable vers $365\text{ m}\mu$ dans le proche ultra-violet, comme pour les Animaux.

E. BÜNNING³, qui passe en revue en 1939 les travaux récents sur le phototropisme végétal, en tire les conclusions suivantes: la courbe de sensibilité du premier type (maximum vers $500\text{ m}\mu$) coïncide à peu près avec la courbe d'absorption des radiations par le carotène β ,

¹ A. LUNTZ, Z. vergl. Physiol. 14, (1931); p. 85 en particulier.

² CH. HAIG, Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.) 20, 476 (1934).

³ E. BÜNNING, Physiologie des Wachstums und der Bewegungen (Berlin 1939), p. 175.

¹ Voir par exemple: E. NUERNBERGK, Phototropismus und Phototaxis bei Pflanzen, Hb. norm. u. pathol. Physiol. 12, 36 (1929).

pigment sensibilisateur qui semble bien être, pour les Végétaux, l'analogue du pourpre rétinien et des autres pigments caroténiques des photorécepteurs visuels des

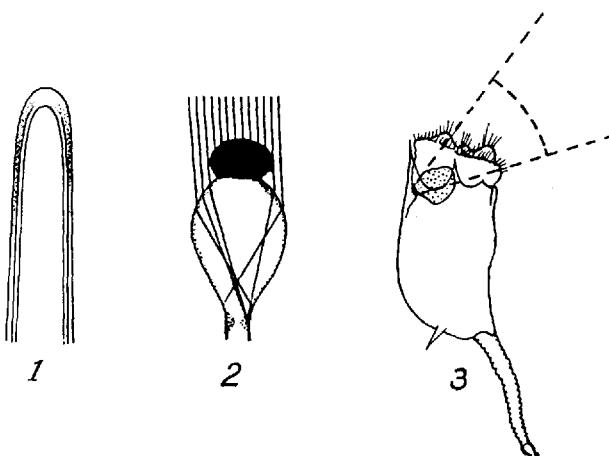


Fig. 8. «Yeux» rudimentaires. 1 «œil de carotène» de la coléoptile d'Avoine (en grisé); 2 «œil de carotène» du sporangiophore de *Pilobolus kleinii* (Mucorinées), avec indication de la marche des rayons lumineux atteignant le carotène; dans le sporangiophore, qui joue le rôle d'une lentille, les rayons se concentrent en certains points de la région du carotène (en grisé); le sporangie (en noir) joue le rôle d'un écran opaque. (Ces deux dessins d'après E. BÜNNING, 1939.) — 3 ocelle cérébral de *Brachionus pala*, avec indication du champ visuel approximatif de cet «œil de direction» ou «de sens lumineux» (G. VIAUD).

Animaux. De fait, la coléoptile d'Avoine présente à sa pointe un véritable «œil», c'est-à-dire une région où se trouve localisée une forte concentration de carotène β ; de même, *Pilobolus* a, dans ses sporangiophores, des localisations de carotène β en des points particulièrement favorables à l'action directrice des rayons lumineux; il est vraisemblable que c'est le carotène β qui est le pigment sensibilisateur du stigma des Flagellés Verts, etc. Quant à la courbe du deuxième type (maximum vers $365 \text{ m}\mu$), elle ne peut être, dit BÜNNING, que celle du protoplasme incolore, non-différencié quant à la photoréception.

Il y a donc chez les Végétaux une sensibilité primitive du protoplasme à la lumière qui se manifeste par des réactions phototropiques. A cette sensibilité protoplasmique vient s'ajouter, chez beaucoup de Végétaux, mais non chez tous, la sensibilité plus fine et plus précise des localisa-

tions chargées de carotène β . Le plus souvent les réactions tropiques des Végétaux à la lumière sont la résultante des réactions partielles de croissance ou de locomotion et d'orientation dues aux excitations du protoplasme incolore et des «yeux de carotène».

Ainsi les recherches expérimentales sur le phototropisme végétal et le phototropisme animal en lumières monochromatiques ont abouti à des conclusions presque identiques touchant la nature des organes récepteurs en jeu et leurs fonctions «sensori-motrices». Il semble bien que le protoplasme possède partout, chez les êtres inférieurs au moins, Animaux et Végétaux, la même fonction phototropique primitive; à cette photoréception fondamentale, vient s'ajouter, chez les Végétaux, la photoréception des «yeux de carotène» et chez les Animaux la photoréception visuelle (fig. 8).

Nous pouvons alors esquisser l'évolution générale de la photoréception de la manière suivante: a) photoréception protoplasmique primitive, à laquelle est liée comme fonction sensori-motrice la photokinèse positive¹ (sensibilité de type dermatoptique chez les Animaux, sensibilité du protoplasme incolore chez les Végétaux); b) photoréception par récepteurs plus ou moins différenciés, chargés de pigments sensibilisateurs (carotène β des Végétaux, pigments d'origine caroténique chez les Animaux), ayant surtout, au moins

¹ Nous assimilons ici volontairement la courbure phototropique positive des Plantes et la photokinèse positive des Végétaux mobiles et des Animaux. Ce sont des réactions tout à fait semblables, en effet, par leurs aspects cinétiques, sauf un, qui tient à ce que la première est le fait d'organismes fixés et la seconde le fait d'organismes libres: elles obéissent l'une et l'autre aux mêmes lois générales, comme il a été dit plus haut.

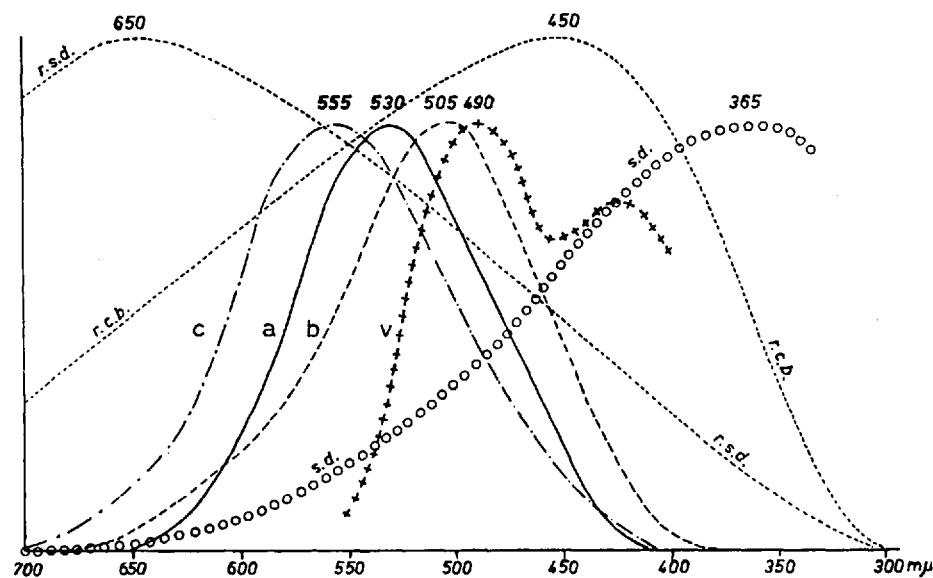


Fig. 9. Evolution de la photoréception — s. d. courbe de la sensibilité dermatoptique composée d'après les données de plusieurs auteurs (V. GRABER, A. LUNTZ, CH. HAIG, L. M. BERTHOLF et G. VIAUD); a courbe de la sensibilité visuelle chez beaucoup d'Inférieurs (d'après C. von HESS, G. VIAUD et de nombreux auteurs); b courbe de la sensibilité des bâtonnets rétiniens de l'Homme; c courbe de la sensibilité des cônes rétiniens de l'Homme; v courbe de la sensibilité de l'«œil de carotène» de l'Avoine (CH. HAIG); r. s. d. courbe de l'intensité du rayonnement solaire direct (empruntée à F. VLÈS); r. c. b. courbe de l'intensité du rayonnement du ciel bleu (F. VLÈS).

chez les Animaux inférieurs, une fonction d'orientation axiale dans le comportement phototropique. Il n'est pas douteux qu'il y ait eu un progrès dans le passage de l'un à l'autre de ces deux modes de photoréception, progrès marqué par une meilleure utilisation de l'énergie solaire: en effet, les rayons solaires qui transportent le plus d'énergie ont des longueurs d'onde voisines de $650 \text{ m}\mu$ (lumière solaire directe) et de $450 \text{ m}\mu$ (lumière diffusée par le ciel bleu); le progrès de la photoréception a consisté dans un déplacement du maximum de sensibilité des récepteurs, de la région ultra-violette à la région moyenne du spectre visible, laquelle est encadrée par les radiations groupées autour des $\lambda 650$ et $450 \text{ m}\mu$ (fig. 9).

Du point de vue de la biologie générale, il nous paraît intéressant de souligner quelques caractères de cette évolution (en dehors du caractère adaptatif déjà signalé):

1^o Il est manifeste qu'elle ne s'est pas faite d'une manière continue. Au moment où la sensibilité de type visuel est née, les substances photosensibles qui la caractérisent ont déplacé brusquement et considérablement vers la région moyenne du spectre visible le maximum d'absorption de la lumière.

2^o Ces substances photosensibles spéciales ne se sont pas distribuées n'importe où dans l'organisme, mais elles se sont concentrées en des points déterminés (pointe de la coléoptile, ocellus céphalique, etc.) qui jouent un rôle particulièrement important dans l'orientation à la lumière. Autrement dit, non seulement il y a eu apparition brusque de propriétés nouvelles, mais apparition simultanée de propriétés complémentaires, morphologiques et physiologiques.

3^o Cette évolution s'est produite parallèlement dans le règne animal et dans le règne végétal et a abouti à des résultats que l'on jugera presque identiques si l'on se borne à les considérer sous leurs aspects fondamentaux, tels qu'ils apparaissent dans les réactions phototropiques.

C'est pourquoi nous tenons à insister, en terminant, sur l'hypothèse géniale de l'identité foncière du phototropisme animal et du phototropisme végétal, soutenue par J. LOEB dès 1890 dans son ouvrage: *Der Heliotropismus der Thiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen*. Nous voyons aujourd'hui que cette identité repose principalement sur l'existence d'une fonction sensori-motrice primitive, la photokinèse positive, liée au protoplasme même, qui polarise les organismes et les porte vers la lumière; secondairement, sur l'existence de dispositifs d'orientation plus perfectionnés, assez analogues morphologiquement de part et d'autre et utilisant à peu près les mêmes substances photosensibles.

Zusammenfassung

Der tierische Phototropismus hängt bekanntlich weitgehend von der Wellenlänge des beeinflussenden Lichts ab. Wie der Verfasser nachweist, sind vier Haupttypen der Wirksamkeitskurven monochromatischer Strahlen zu unterscheiden. Diese zeigen, daß es zwei grundsätzlich verschiedene Arten der Lichtrezeption bei Tieren gibt: 1. die «visuelle» Photorezeption und 2. die «dermatoptische» Photorezeption. Die erstere ist auf Photorezeptoren zurückzuführen, die spezielle Substanzen mit einer maximalen Absorption zwischen etwa 500 und $550 \text{ m}\mu$ besitzen (Beispiel: Sehpurpur). Die letztere beruht auf der Lichtempfindlichkeit des undifferenzierten und farblosen Protoplasmas, das vor allem auf die ultravioletten Strahlen von etwa $360 \text{ m}\mu$ reagiert. Die «visuelle» Photorezeption kommt hauptsächlich für die genaue phototropische Orientierung in Betracht. Die «dermatoptische» Lichtrezeption ist vor allem für die «positive Photokinesis», d.h. für die lokomotorischen Bewegungen nach dem Licht bestimmend. — Bei den Pflanzen gibt es, nach neuen Arbeiten, ebenfalls zwei Arten der Photorezeption: Lichtrezeption durch lokalisierte mit β -Carotin beladene Rezeptoren, und ferner eine Photorezeption des farblosen Protoplasmas bei Pflanzen. Der Verfasser erörtert den möglichen Fortschritt in der Entwicklung der Photorezeption: von der primitiven photosensoriellen Funktion des Protoplasmas (bei Pflanze und Tier) bis zur Sehfunktion der Tiere und bis zur besonderen Orientierungsfunktion der mit Carotin versehenen Organe der Pflanzen.

Die modernen Methoden und Ergebnisse der Geophysik

Von A. PREY¹, Wien

Die Aufgabe der Geophysik besteht darin, die physikalischen Eigenschaften der Erde, wie z.B. ihre Dichte, Temperatur, Elastizität, Viskosität, aus jenen Größen zu bestimmen, die wir an der Erdoberfläche oder in der Nähe derselben als Ausfluß von ihren inneren Eigenschaften beobachten können, mit anderen Worten, die Eigenschaften des Stoffes, aus welchem die Erde besteht, festzustellen, auf Grund deren wir die Erscheinungen,

nungen, die wir an der Erdoberfläche beobachten, erklären. Dabei wollen wir zunächst festsetzen, daß die Erde möglichst einfach aufgebaut ist und daß ihre Massen konzentrisch geschichtet sind. Erst später wollen wir daran gehen, soweit es möglich ist, Einzelheiten über den Bau der Erde abzuleiten.

Die erste Erscheinung, die wir an der Erdoberfläche beobachten und die ihren Grund in den Verhältnissen in der Tiefe der Erde haben, ist ihre Figur, dann die Schwereerscheinungen, aber auch die Fortpflanzungs-

¹ Universität Wien.