

Conception nouvelle du galvanotropisme animal Expérience sur les Planaires

Par G. VIAUD¹, Strasbourg

I. - Introduction

Le galvanotropisme est une réaction causée chez de très nombreux animaux aquatiques par le courant électrique continu (ou courant galvanique) et caractérisée par une orientation et une locomotion vers un des pôles du champ. On dit que le galvanotropisme est négatif, ou mieux *cathodique*, quand l'organisme se déplace vers la cathode. Dans ce cas, le courant électrique est *ascendant* dans son corps, car on considère conventionnellement qu'il va de l'anode vers la cathode. L'organisme est alors en position *homodrome*, puisqu'il s'oriente et se déplace dans le sens du courant. Le galvanotropisme est positif, ou *anodique*, le courant est *descendant* et la position de l'organisme *antidrome* dans le cas contraire.

Le comportement galvanotropique a été découvert chez des Protozoaires par KÜHNE en 1864. Mais c'est chez les Vertébrés (Poissons, Amphibiens) qu'il a d'abord été étudié, entre 1885 et 1895 (HERRMANN², EWALD³, BLASIUS, SCHWEIZER⁴, NAGEL⁵). Ces recherches, qui ne peuvent être considérées aujourd'hui que comme des travaux d'approche, ont cependant établi les faits suivants:

1° Le galvanotropisme des Vertébrés est généralement anodique, au contraire de celui des Protistes et des Invertébrés, généralement cathodique.

2° Toutefois, les têtards de Batraciens et les jeunes Poissons nagent vers la cathode si on emploie des courants faibles.

3° La position homodrome est celle dans laquelle les animaux sont le plus excités par le courant; ils présentent alors une vive activité (confirmation par MOORE, 1927). Mais cette position devient vite gênante ou douloureuse et les animaux l'abandonnent pour la position antidrome. Car, si le courant ascendant a une action excitante, le courant descendant a une

action calmante (cf. les phénomènes analogues découverts en 1888 par ONIMUS et LEGROS dans l'excitation électrique du névraxe des Chiens et des Hommes). Ainsi, en s'orientant vers l'anode, l'animal rechercherait la « position de la moindre souffrance ».

Les premiers travaux faits sur le galvanotropisme ont donc abouti à une explication *psychologique*. Mais cette explication ne vaut que pour le galvanotropisme anodique, elle est muette sur le cas du galvanotropisme cathodique.

Les conceptions qui ont ensuite vu le jour, à la fin du siècle dernier et pendant le premier quart de celui-ci, se sont toutes opposées à l'emploi de notions psychologiques, car celles-ci « n'expliquent rien » de l'avis de la plupart des physiologistes. Ce sont:

A. - La conception de J. LOEB¹. Elle est dans la ligne de la théorie générale des tropismes de cet auteur: l'orientation d'un animal dans un champ énergétique quelconque est due uniquement aux variations de la contraction tonique des muscles des effecteurs symétriques latéraux; ces variations de la contraction musculaire dépendent généralement de la stimulation plus ou moins grande des récepteurs symétriques; dans le cas de l'excitation par le courant électrique, ces récepteurs peuvent être des neurones moteurs centraux.

LOEB² a étudié particulièrement le cas de la Crevette *Palaemonetes*: son galvanotropisme est cathodique; l'étude de son comportement dans le courant montre que ses pattes sont fléchies du côté de l'anode, étendues du côté de la cathode. Si l'animal est mis en travers du courant, il résulte de ces flexions et de ces extensions un pivotement vers la cathode. En somme, la tension des muscles des pattes de *Palaemonetes* est toujours altérée par le courant de telle manière que le mouvement vers la cathode est facilité, tandis qu'il est rendu difficile ou impossible vers l'anode.

Ces variations de tension des muscles seraient dues à l'action du courant sur les neurones moteurs qui les commandent. L'explication donnée sur ce point par LOEB, fondée sur l'électrotonus de PFLÜGER, est entièrement hypothétique. Pour être plus bref, nous ren-

¹ Faculté des sciences de l'Université de Strasbourg.

² L. HERRMANN et F. MATHIAS, *Der Galvanotropismus der Larven von Rana temporaria und der Fische*, Pflüger's Archiv 57, 391-405 (1895).

³ J. R. EWALD, *Über die Wirkung des galvanotropischen Stroms bei der Längsdurchströmung ganzer Wirbeltiere*, Pflüger's Archiv 55, 606-621 (1894).

⁴ E. BLAZIUS et F. SCHWEIZER, *Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen*, Pflüger's Archiv 53, 493-543 (1893).

⁵ W. A. NAGEL, *Über Galvanotaxis*, Pflüger's Archiv 54, 603-642 (1895).

¹ J. LOEB, *Die Tropismen*, Wintersteins Hdb. der vgl. Physiol. t. 4 (G. Fischer, Jena 1913), p. 487-490.

² J. LOEB et S. S. MAXWELL, *Galvanotropismus in Palaemonetes*, Pflüger's Archiv 63, 121 (1896).

voyons le lecteur à l'analyse que fit ROSE¹ du travail de LOEB. ROSE note d'ailleurs que l'hypothèse de LOEB ne cadre pas avec de nombreux faits expérimentaux (par exemple, inversion du sens du galvanotropisme des Crustacés sous l'influence de substances chimiques diverses).

B. — *Le galvanotropisme selon H. S. JENNINGS*². En opposition sur cette question avec sa théorie générale des réactions des animaux inférieurs aux agents physiques, JENNINGS admet que le galvanotropisme est un comportement dépourvu de finalité ou de caractère adaptatif. Il est sans rapport avec les besoins de l'organisme, il n'obéit pas à la «loi de l'optimum» (évitement de conditions défavorables, recherche de conditions favorables). Mais, dit-il, c'est une exception, qui confirme la règle; car c'est une pure réaction de laboratoire, sans rapport avec les conditions normales de vie.

JENNINGS appuie ses conclusions sur le galvanotropisme des Ciliés, en particulier celui des Paramécies. Ce comportement avait été étudié par de nombreux auteurs (VERWORN, LUDLOFF, STATKEWISCH, etc.); il l'a été par JENNINGS lui-même. Les Paramécies sont cathodiques. La cause de cette réaction est, dit JENNINGS, «le renversement des cils cathodiques» sous l'influence du courant. Quelle que soit la position de la Paramécie dans le courant, toujours les cils de la partie de son corps tournée vers la cathode battent en sens inverse de leur sens normal (les cils «anodiques» continuant à battre normalement). Le renversement des cils cathodiques explique l'orientation vers la cathode, car il produit un pivotement vers ce pôle quand l'animal est en travers du courant. Le galvanotropisme serait donc uniquement fondé sur un phénomène ciliaire causé par le courant³.

Cette explication est certainement inadéquate:

1° Quand on inverse le courant, on voit souvent (JENNINGS l'a observé lui-même) les Paramécies pivoter du côté *aboral* de leur corps, quelle que soit leur position dans le courant nouvellement établi, pour s'orienter vers la nouvelle cathode. Ce pivotement est «leur réaction ordinaire aux changements des conditions environnantes». Les Paramécies s'orientent donc parfois *activement* dans le courant. — 2° Les segments postérieurs de Paramécies (coupées transversalement au niveau de la bouche) vont vers la cathode comme les Paramécies entières; cependant, on n'observe pas dans ces segments de cils rebroussés constamment vers la cathode; c'est seulement lorsque le segment change de direction, pour éviter un obstacle, qu'on voit une modification de la direction des battements ciliaires qui ramène le segment à l'orientation cathodique

(ALVERDES, 1923). — 3° Le renversement des cils cathodiques existe aussi chez les Planaires (PEARL¹, 1903); pourtant elles s'orientent vers la cathode par flexion de la partie antérieure de leur corps dans cette direction: réaction, dit PEARL, qui ressemble à toutes les réactions «positives» des Planaires à des stimuli faibles de nature diverse.

C. — *Le galvanotropisme selon G. BOHN*². Suivant la conception générale de cet auteur, les tropismes de LOEB ne sont pas dus à des excitations de récepteurs symétriques bilatéraux (car nombreux sont les animaux sans symétrie bilatérale qui présentent cependant des tropismes). Ce sont en réalité des «mouvements polarisés», ou impulsions motrices déclenchées et orientées par l'agent stimulant chez des organismes doués d'une polarité interne. Il est vrai que la polarisation antéro-postérieure est plus générale que la symétrie bilatérale.

BOHN examine en particulier le cas des Planaires. Ces animaux ont une organisation polarisée bien connue surtout depuis les travaux de CHILD, qui se manifeste dans leur morphogénèse et leur métabolisme comme dans leur locomotion (polarité directionnelle). Tous ces phénomènes doivent être rapportés, pense BOHN, à une polarisation fondamentale «électrochimique» de l'organisme, de ses tissus, des cellules et même des molécules qui le composent.

La dépendance de la polarité directionnelle des Planaires relativement à leur organisation polarisée se manifeste bien dans la vieille expérience de DUGÈS: cet auteur a coupé transversalement des Planaires en plusieurs segments; chacun d'eux se déplaçait comme la Planaire entière, c'est-à-dire vers sa partie antérieure. Les segments de Planaire sont donc polarisés comme le sont les morceaux brisés d'un aimant permanent.

BOHN suppose que la même structure polarisée est capable d'expliquer la polarisation des mouvements déclenchés par une stimulation physique ou chimique. Mais il ne donne aucun fait décisif à l'appui. De plus, pour rendre compte des changements de sens des mouvements polarisés (ou changements de «signe» des tropismes loebiens), il suppose que la polarisation interne de l'animal est capable de s'inverser périodiquement. D'où l'hypothèse que les organismes sont des «systèmes électro-chimiques polarisés oscillants».

La critique de cette conception est aisée: elle manque de preuves expérimentales (l'expérience de DUGÈS ne portant que sur la polarité directionnelle). Pour la «polarité réactionnelle», on ne voit pas comment on peut la rattacher à la polarisation interne: il manque ici une notion intermédiaire fondée sur des faits. Cependant, l'idée de BOHN de relier le galvanotropisme

¹ M. ROSE, *La question des Tropismes* (P. U. F., Paris 1929).

² H. S. JENNINGS, *Behavior of the Lower Organisms* (Columbia University Press, New-York 1906).

³ Pour plus de détails, voir par exemple: G. VIAUD, *Les Tropismes* (P. U. F., Paris 1951), p. 61.

¹ R. PEARL, *The Movements and Reactions of Fresh-Water Planarians a Study in Animal Behaviour*, Quart. J. microscop. Sci. 46, 509-714 (1903).

² G. BOHN, *La forme et le mouvement* (Flammarion, Paris 1921).

à une structure électro-chimique polarisée de l'organisme, est peut-être excellente et peut servir d'hypothèse de travail.

Principales recherches faites depuis 1920. Depuis l'abandon, sous la pression des idées de LOEB, des premières conceptions sur le galvanotropisme (HERRMANN, EWALD, etc.) qui faisaient intervenir des notions psychologiques, toutes les théories, même celle de JENNINGS, n'ont voulu expliquer ces réactions qu'à l'aide de notions physiologiques, biophysiques ou biochimiques. Comme nous l'avons vu, elles tentaient le plus souvent de ramener la réaction globale d'orientation et de locomotion dans le courant galvanique à des réactions segmentaires ou partielles; seul BOHN conçut nettement le rôle de l'organisme entier (facteur polarisation). Mais, pour tous ces auteurs, la stimulation agit, directement ou indirectement, sur les effecteurs, sans l'intermédiaire de facteurs psychologiques.

A l'enthousiasme suscité à la fin du siècle dernier par les expériences de galvanotropisme a succédé un désintérêt presque total. On avait cru y voir les bases de départ pour de nouvelles recherches sur l'excitabilité des tissus par l'électricité; mais le développement considérable de l'électro-physiologie des nerfs a fait complètement oublier ces tentatives. Aucun travail d'importance capable de renouveler la question du galvanotropisme n'a vu le jour après les conceptions que nous venons de citer. Cependant, des travaux ultérieurs très intéressants ont apporté des faits nouveaux, que nous allons brièvement exposer:

A. — HYMAN et BELLAMY¹ (1922) ont étudié chez un grand nombre de formes animales (et aussi chez les Planaires) la polarité électrique du corps et les rapports de cette polarité avec le sens des réactions galvanotropiques. Ils ont trouvé que, chez tous les Invertébrés examinés, la tête est électriquement négative par rapport à la partie postérieure et que tous ces organismes présentent du galvanotropisme cathodique; les Vertébrés, par contre, ont une polarité électrique inverse et sont généralement anodiques.

SCHAEFER remarque, à propos de ce travail, que «le fait que les animaux, dont l'extrémité antérieure présente une tension de repos négative par rapport à l'extrémité postérieure, s'orientent vers la cathode, ne nous apporte aucune explication causale satisfaisante»².

B. — KAMADA³ (1928–1931), étudiant le galvanotropisme des Paramécies et son inversion en galvanotropisme anodique sous l'influence d'agents chimiques, observe que tous les effets du courant (excita-

tion, battements ciliaires, déformation et désintégration du corps) se produisent plus facilement (avec des seuils plus bas ou des temps d'exposition moins longs) en position homodrome qu'en position antidrome. Ces faits prouvent que la position homodrome est celle dans laquelle l'organisme est le plus excité par le courant. KAMADA ne dit rien, à ce sujet, des Paramécies à galvanotropisme inversé; il se contente d'ailleurs de signaler les faits que nous citons et ne les utilise pas.

C. — SCHEMINSKY¹ (1931), travaillant sur les Echinodermes, distingue dans leur galvanotropisme biphasique deux ordres de réactions: les réactions primaires ou cathodiques, les réactions secondaires ou anodiques. Les réactions cathodiques apparaissent dès le seuil et peuvent continuer longtemps avec des courants faibles; les anodiques se manifestent avec des courants forts ou des expositions prolongées à des courants d'intensité moyenne. Ces dernières disparaissent si on met hors jeu le système nerveux (par résection ou action du CO₂). De ces faits, SCHEMINSKY conclut que les réactions anodiques sont des réactions de fuite, dues à la «fatigue», devant l'excitation venant de l'électrode cathodique.

Les réactions cathodiques sont dues à une action du courant sur tous les tissus de l'organisme. Ce qui le prouve, c'est que des bras détachés d'Astérie, ou même des pieds ambulacraires isolés, présentent des réactions cathodiques (et seulement ces réactions). Les tissus de ces organes isolés ont certainement une polarité (ou anisotropie) interne, car un segment de bras d'Astérie ne réagit galvanotropiquement que si sa section distale est tournée vers la cathode; il ne réagit pas en sens inverse.

Enfin, les seuils des réactions galvanotropiques sont d'autant plus bas que la taille des animaux est plus grande. Ce fait se retrouve chez d'autres formes vivantes (Poissons, par exemple) et montre bien le rôle de l'organisme entier dans ce comportement.

D. — *Le «pseudo-galvanotropisme»* de M. F. CANELLA² (1937). Bien que les Vertébrés, nous l'avons dit, puissent réagir cathodiquement avec des courants faibles, généralement ils sont anodiques. CANELLA n'étudie que les réactions anodiques des Batraciens et des Poissons. De ses observations, il conclut que ce sont des réactions de fuite vers l'anode, «la cathode étant l'électrode excitante». Si les électrodes sont de petite surface, par rapport à la section de la cuve, on voit les animaux chercher à se mettre hors du champ, sans aller vers l'anode. Si le champ emplit la cuve, ils peuvent sauter par-dessus bord. Ils cherchent donc à s'évader du champ par tous les moyens. Pour bien

¹ L. H. HYMAN et A. W. BELLAMY, *Studies on the Correlation Between Metabolic Gradients, Electrical Gradients and Galvanotaxis*, Biol. Bull. 5, 313–347 (1922).

² H. SCHAEFER, *Elektrophysiologie*, vol. I, (Deuticke, Wien 1940), pag. 74.

³ T. KAMADA, *The Time-intensity Factor in the Electro-Destruction of the Membrane of Paramecium*, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. IV, Zool. 2, 41–49 (1928); *Polar Effect of Electric-current on the Ciliary Movements of Paramecium*, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. IV, Zool. 2, 285–298 (1931).

¹ FE. SCHEMINSKY, *Zur Analyse der zweiphasischen Galvanotaxis der Echinodermen*, Pflüger's Archiv 226, 366–376 (1931). — FE. SCHEMINSKY, FR. SCHEMINSKY et F. BUKATSCH, *Elektrotaxis, Elektrotropismus, Elektronarkose und verwandte Erscheinungen*, Tab. Biol. 19, 2 (1941), Cellula, 76–262.

² M. F. CANELLA, *Si può parlare di galvanotropismo negli Ictiosidi?*, Boll. Soc. ital. Biol. sper. 12, 1–3 (1937).

indiquer que ces réactions anodiques sont très différentes du galvanotropisme des Invertébrés, CANELLA les appelle «pseudo-galvanotropisme».

Conclusions sur ces nouvelles recherches. Les travaux de la plupart de ces auteurs mettent en évidence une structure polarisée ou anisotrope des organismes galvanotropiques, sans aller au-delà de cette constatation.

D'autre part, SCHEMINSKY et CANELLA remettent en honneur des notions psychologiques: fatigue, fuite, recherche des conditions les moins défavorables.

Mais ces notions ne s'appliquent qu'au galvanotropisme anodique, qui n'est qu'un «pseudo-galvanotropisme». Aucune réponse n'est donnée aux questions posées par le galvanotropisme cathodique, primaire et même unique chez beaucoup d'espèces.

Les faits que nous avons relatés tendent à montrer qu'il existe, aussi bien chez les Vertébrés que chez les Protistes et les Invertébrés, une *tendance primaire* de l'organisme à s'orienter en sens cathodique. Mais en quoi consiste cette tendance? Quelles expériences peuvent donner à cette notion une signification positive?

II.—Nos recherches sur le galvanotropisme des Planaires

Bien que ces recherches ne soient pas encore terminées, nous croyons devoir les exposer dès maintenant sous leur aspect actuel, car elles donnent les bases d'une conception nouvelle du galvanotropisme. Leur point de départ est dans les pages de BOHN que nous avons citées plus haut. Nous avons pensé en les lisant qu'il convenait de vérifier l'hypothèse du facteur organisation polaire de l'animal dans le déterminisme de ses réactions galvanotropiques, et de préciser la nature et le rôle de ce facteur. Faites sans autre idée préconçue, ces recherches nous ont conduit à des conclusions que nous étions bien loin de soupçonner quand nous les avons entreprises.

1° *Choix du matériel biologique.* Nous avons choisi les Planaires (l'espèce *Planaria* = *Dugesia lugubris* O. Schm.), d'abord parce que les conceptions de BOHN étaient fondées sur des expériences faites avec ces animaux, ensuite parce qu'on peut les segmenter sans tuer les segments et même en leur conservant la possibilité de se régénérer (une partie égale à 1/273 de Planaire peut régénérer une Planaire entière!); ce qui permet d'étudier commodément la polarité interne des Planaires et la capacité de réponse galvanotropique des diverses parties de leur corps.

Les expériences que nous avons faites sont de deux sortes: a) Etude des réactions galvanotropiques des Planaires entières et de leurs parties (description de ces réactions, mesures de leurs seuils, mesures des vitesses de locomotion en fonction de la densité du courant);

b) Etude de la résistance électrique du corps des Planaires et de leurs parties, en sens homodrome et en

sens antidrome. Cette étude avait pour but de déceler une anisotropie des tissus du corps de la Planaire, en sens longitudinal, quant à la conduction du courant. Une telle anisotropie nous a paru en effet plus importante pour mettre en évidence la structure polarisée de l'organisme que la polarité de surface, déjà découverte par HYMAN et BELLAMY.

2° *Appareillage.* a) Etude des réactions galvanotropiques: Nous nous sommes servi de cuves rectangulaires en verre ayant à leurs extrémités des électrodes impolarisables à paroi d'amiante. Le compartiment du milieu, contenant les animaux d'expérience, avait de l'eau jusqu'à une hauteur déterminée (mesure facile de la surface de section du champ électrique). Des accumulateurs, des résistances variables, un inverseur de courant et un galvanomètre permettant des mesures de l'ordre de 10^{-6} A, complétaient l'appareillage.

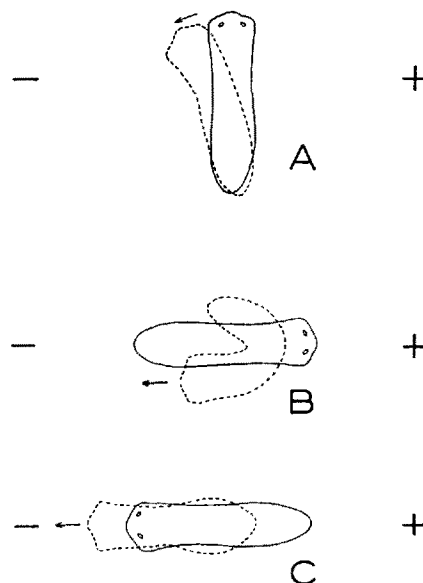


Fig. 1. Orientation d'une Planaire dans un courant galvanique. A, position préalable transverse; B, position préalable antidrome; C, position préalable homodrome.

b) Etude de la résistance du corps de la Planaire: montage comprenant essentiellement un réducteur de potentiel (pour obtenir des courants d'excitation de l'ordre de 10^{-7} A passant par le corps de la Planaire¹) et un système amplificateur à lampe triode pour faire plus aisément les lectures au galvanomètre. La Planaire était placée sur une lame de verre et asséchée avec du papier-filtre. Le courant était amené par des électrodes en argent chloruré, placées l'une à la tête, l'autre à la queue.

3° *Description du galvanotropisme des Planaires.* Le galvanotropisme d'un animal comprend ordinairement deux aspects réactionnels: l'orientation vers un des

¹ Le débit indiqué ici est mesuré en court-circuitant les électrodes. Mais il est beaucoup plus faible quand la Planaire est placée entre électrodes, car la résistance de l'animal est de l'ordre de 10^5 à $10^8 \Omega$.

pôles, l'électrocinèse ou augmentation de la vitesse de progression sous l'influence du courant.

a) *Orientation.* Elle a lieu vers la cathode et se fait par une courbure de la partie antérieure du corps quand l'animal est en position transverse au moment de la fermeture du courant ou quand il est en position antidrome. Si l'animal est en position homodrome, on observe seulement un mouvement de progression vers la cathode, débutant par une contraction de la partie postérieure (Fig. 1). Les réactions d'orientation supposent la mise en jeu des muscles longitudinaux (PEARL).

b) *Electrocinèse.* A cette orientation est jointe une locomotion (glissement sur le fond), dont la vitesse est généralement régulière. Mais il n'y a pas d'électrocinèse chez les Planaires: si on augmente l'intensité du courant à partir du seuil d'orientation (vers $30 \mu A/cm^2$) on observe une diminution progressive de la vitesse de locomotion vers la cathode. Cette décroissance est logarithmique et a lieu selon trois pentes successives (Fig. 2).

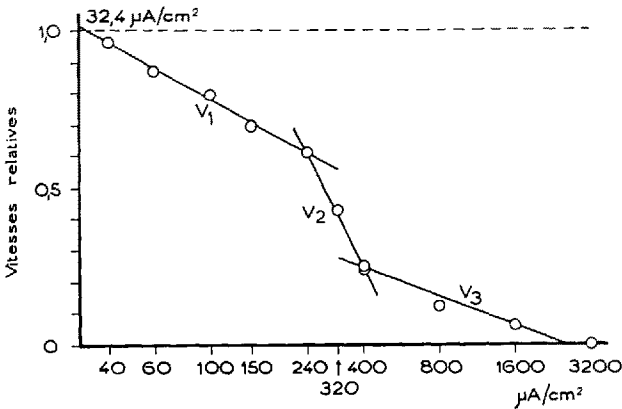


Fig. 2. Variations des vitesses de progression vers la cathode de *Planaria lugubris* en fonction de la densité du courant. Coordonnées semi-logarithmiques. Seuil moyen de la réaction galvanotrope: $32,4 \mu A/cm^2$.

Ce phénomène est sans doute particulier à la progression ciliaire: la diminution de vitesse avec l'accroissement de la densité du courant est due au fait du renversement des cils «cathodiques», facteur inhibiteur dont l'importance dépend de l'intensité du courant. On observe le même phénomène chez les Paramécies (VIAUD¹, 1951).

Mais le pharynx isolé des Planaires, qui se comporte pendant le temps de sa survie (une heure ou deux seulement) comme un Ver annelé, et se déplace non par le moyen de cils, mais par des mouvements péristaltiques de reptation, dus aux contractions de ses muscles longitudinaux et circulaires, manifeste contrairement à la Planaire entière, une électrocinèse très nette: augmentation logarithmique de sa vitesse de progression vers la cathode en fonction de la densité du

courant (à partir d'un seuil voisin de $125 \mu A/cm^2$) (Fig. 3).

4° *Mise en évidence de facteurs de polarisation dans le galvanotropisme des Planaires.* Rappelons d'abord

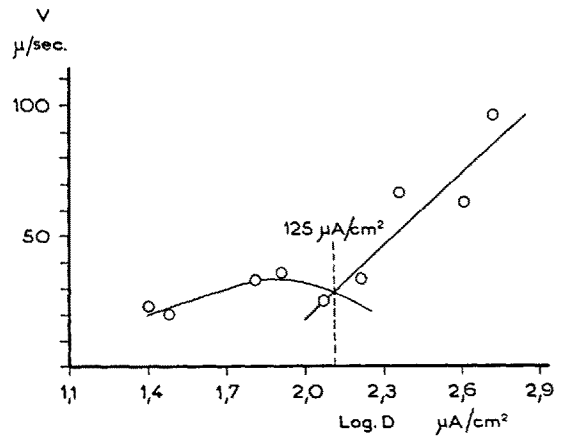


Fig. 3. Variations des vitesses de déplacement «à reculons» vers la cathode de pharynx isolés de *Planaria lugubris* en fonction de la densité du courant. Coordonnées semi-logarithmiques. Seuil moyen de la réaction galvanotrope: $125 \mu A/cm^2$. Au-dessous du seuil, on observe des contractions qui peuvent produire un déplacement vers la cathode, mais non un galvanotropisme régulier.

l'expérience de DUGÈS (1828) sur les segments transversaux des Planaires: ils se déplacent, pendant quelque temps au moins, dans le même sens que la Planaire entière. Ce fait indique l'existence chez les segments d'une polarité directionnelle analogue à celle de la Planaire entière et de même sens (Fig. 4).

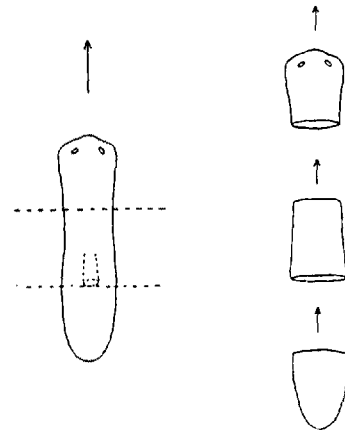


Fig. 4. Expérience de DUGÈS. Polarité directionnelle d'une Planaire et de segments transversaux du même individu.

WULZEN (1917) a montré que les pharynx isolés se meuvent par mouvements péristaltiques vers leur partie distale. Si nous nous référons à la place qu'occupe le pharynx dans la Planaire entière, nous voyons que le pharynx, lorsqu'il est isolé, est doué d'une polarité directionnelle de sens contraire de celle de l'animal entier. Le sens de la polarité directionnelle du pharynx dépend évidemment de sa position dans le corps de la

¹ G. VIAUD, Réactions galvanotropiques de pharynx isolés de *Planaria lugubris*, C. r. Soc. Biol. 144, 1203 (1950).

Planaire et de sa fonction de capture et d'ingurgitation des aliments (Fig. 5).

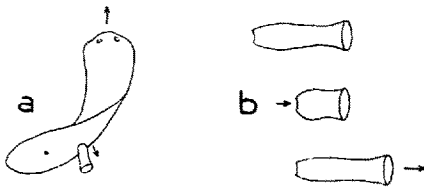


Fig. 5. Observations de WULZEN. Polarités directionnelles de sens inverse d'une Planaire et de son pharynx. *a* Planaire entière avec son pharynx en place. *b* Le pharynx isolé et ses mouvements péristaltiques.

Nous avons montré de plus que segments et pharynx de Planaires sont doués d'une *polarité réactionnelle*: les uns et les autres se dirigent vers la cathode dans un champ électrique, tout comme les Planaires entières (Fig. 6). L'analogie des segments de Planaires et des morceaux d'aimant se poursuit donc dans les réactions galvanotropiques. Ces faits montrent bien que toutes les parties d'une Planaires sont douées de quelque polarité interne qui commande leurs mouvements polarisés.

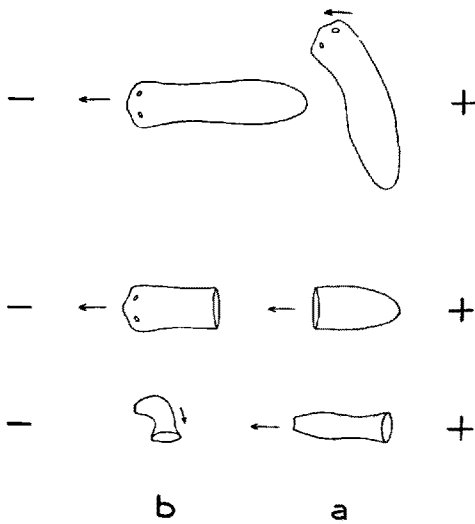


Fig. 6. Orientation et déplacement galvanotropiques d'une Planaire entière, de ses segments antérieur et postérieur et de son pharynx isolé. (En *a*, le pharynx progresse à reculons vers la cathode; en *b*, il essaie de se retourner vers la cathode, sans y parvenir.)

Toutefois, il faut noter ici une différence importante entre le comportement des pharynx et celui des segments transversaux. Tandis que ces segments se déplacent dans le courant comme les Planaires entières, c'est-à-dire tête ou partie antérieure vers la cathode, les pharynx isolés se déplacent partie proximale vers la cathode, c'est-à-dire à *reculons* par rapport à leur polarité directionnelle. Parfois on les voit essayer de se retourner, de s'orienter partie distale vers la cathode. Mais ils ne dépassent guère en général la position transverse; et alors ou bien ils reviennent à leur orientation première et continuent de progresser

à reculons vers la cathode; ou bien, s'ils réussissent à se mettre en ligne dans le courant, partie distale vers la cathode, toute réaction galvanotropique (progression en ce sens) cesse aussitôt; et pourtant on s'attendrait à ce qu'ils progressent plus aisément selon leur polarité directionnelle qu'à reculons (Fig. 6). A quoi tiennent ces faits?

5° *Le déterminisme de la polarité réactionnelle dans le galvanotropisme des Planaires.* La polarisation des réactions de la Planaire, de ses segments et de son pharynx isolé dans le champ électrique, doit certainement provenir de quelque polarité ou anisotropie physiologique ou biophysique de ces organismes et des tissus qui les composent, comme l'avait pensé BOHN.

Les expériences nous ont montré que nous avons affaire à deux sortes d'anisotropie:

a) Anisotropie d'excitation. La Planaire entière présente une anisotropie d'excitation suivant son axe longitudinal. Les seuils de ses réactions galvanotropiques sont plus bas quand on la dispose avant la fermeture du courant en position homodrome que quand on la met en posi-

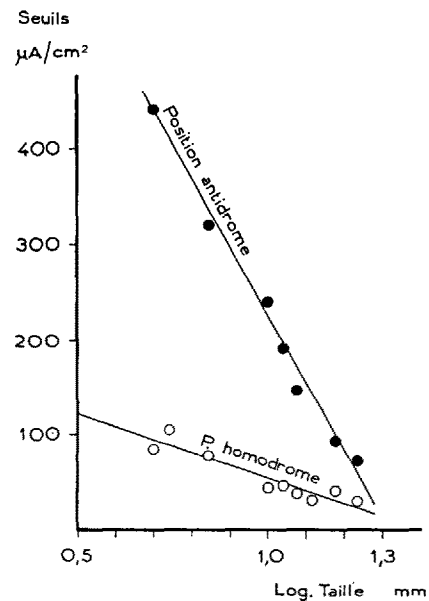


Fig. 7. Anisotropie d'excitation chez *Planaria lugubris*. Variations des seuils galvanotropiques en position préalable homodrome et en position préalable antidrome en fonction de la taille de l'animal. Coordonnées semi-logarithmiques.

tion antidrome. Ce phénomène se manifeste avec toute la netteté désirable si l'on étudie les variations des seuils homodromes et antidromes en fonction de la taille du corps des animaux: les seuils varient logarithmiquement en raison inverse de la taille et toujours les seuils homodromes sont inférieurs aux seuils antidromes (Fig. 7).

Cela signifie évidemment que la Planaire est plus sensible au courant électrique lorsqu'elle est en position homodrome que lorsqu'elle est en position antidrome.

b) Anisotropie électrique. Les mesures de résistance du corps de la Planaire suivant son axe longitudinal

montrent également une anisotropie notable à ce point de vue: les résistances en position homodrome sont plus faibles que les résistances en sens antidrome; c'est-à-dire que les tissus conduisent mieux le courant en sens homodrome qu'en sens antidrome. Cette

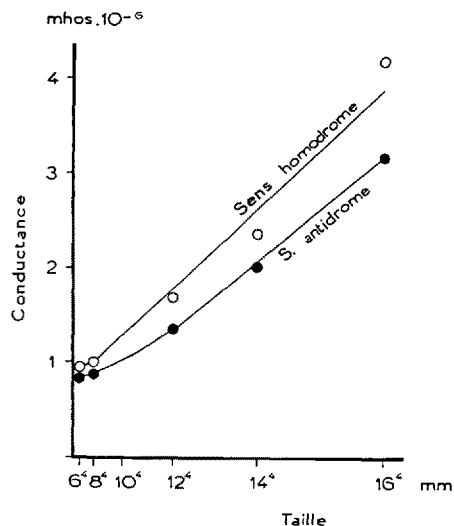


Fig. 8. Anisotropie électrique chez *Planaria lugubris*. Variations de la conductance électrique du corps de la Planaire en sens homodrome et en sens antidrome en fonction de la taille. En abscisses: quatrième puissance de la taille.

conductance (dans l'un et l'autre sens) croît approximativement suivant la puissance quatrième de la taille (Fig. 8). L'anisotropie électrique (calculée en faisant la différence des conductances dans les deux sens) varie de même avec la taille.

Il est à supposer que l'anisotropie électrique est la base biophysique de l'anisotropie d'excitation: on peut admettre en effet que la Planaire est d'autant plus sensible à l'action du courant que ses tissus sont plus facilement traversés par celui-ci¹.

c) *Anisotropie d'excitation et anisotropie électrique des segments*. Les mêmes phénomènes se retrouvent dans les segments transversaux des Planaires: ces segments ont des seuils plus bas en sens homodrome qu'en sens antidrome (le sens homodrome étant celui dans lequel la partie antérieure du segment est tournée vers la cathode). Mais les seuils sont toujours nettement plus élevés chez les segments postérieurs que chez les segments médians et surtout que chez les segments antérieurs, qui ont des seuils très voisins de ceux des Planaires entières. Ces faits démontrent l'existence d'un gradient de sensibilité au courant en sens longitudinal dans la Planaire entière; cela n'a rien d'étonnant puisque la majeure partie du système nerveux se trouve dans la région céphalique.

D'autre part, l'anisotropie électrique, ou de conduction du courant, se manifeste dans chacun des

segments: ils conduisent mieux le courant en sens homodrome qu'en sens antidrome. Cette anisotropie est du même ordre pour les divers segments; elle semble donc être une propriété de tous les tissus de la Planaire.

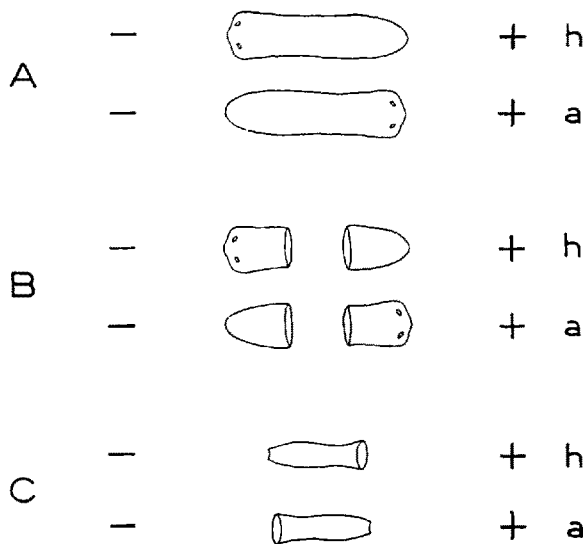


Fig. 9. Définitions des positions homodrome et antidrome pour: A, la Planaire entière; B, ses segments antérieur et postérieur; C, son pharynx isolé. Les lettres h et a désignent les positions homodrome et antidrome. En position homodrome, la conductance et l'excitabilité sont plus grandes qu'en position antidrome. L'orientation et le déplacement galvanotropiques ont lieu vers la cathode.

d) *Anisotropie d'excitation et anisotropie électrique des pharynx isolés*. Nous convenons d'appeler position homodrome pour le pharynx isolé la position dans laquelle sa partie distale est tournée vers l'anode; en position antidrome sa partie distale est tournée vers la cathode. Cette convention s'impose en effet si l'on veut comparer les anisotropies du pharynx avec celles de la Planaire: il faut considérer le pharynx comme s'il était encore en place dans la Planaire (Fig. 9).

Les expériences montrent que les pharynx isolés sont facilement excités par le courant lorsqu'ils sont en position homodrome et donnent alors des réactions galvanotropiques dont on peut déterminer les seuils (comme il a été dit plus haut). Par contre, quand ils sont en position antidrome, ils ne réagissent pas ou ne réagissent que par des contractions même pour des intensités élevées du courant d'excitation. Il y a donc chez les pharynx isolés une anisotropie d'excitation semblable à celle des Planaires entières et de même sens.

D'autre part, les mesures de résistance au passage du courant montrent que les pharynx conduisent mieux le courant en sens homodrome qu'en sens antidrome: l'anisotropie du pharynx est du même ordre que celle d'une Planaire de même taille (5 mm environ): $0,13 \text{ mho} \times 10^{-6}$. Les pharynx isolés sont donc doués d'une anisotropie électrique semblable à celle des Planaires entières et de même sens¹.

¹ G. VIAUD, *Galvanotropisme, anisotropie d'excitation et anisotropie électrique chez une Planaire* (*Planaria = Dugesia lugubris* O. Schm.), J. Physiol. 44, 343-345 (1952).

¹ G. VIAUD, *Anisotropie d'excitation galvanique et anisotropie électrique de segments et de pharynx isolés de Planaria = Dugesia lugubris* O. Schm., C. r. Soc. Biol. 146, 1382 (1952).

Ainsi toutes les parties du corps d'une Planaire présentent des anisotropies d'excitation et de conduction électrique analogues à celles que présente la Planaire entière, et de même sens.

e) *Inversion expérimentale des anisotropies et inversion du sens du galvanotropisme.* Tous les faits rapportés ci-dessus aboutissent à prouver l'existence d'une liaison constante entre les anisotropies mises en évidence et le sens du galvanotropisme: la plus grande conductance en sens homodrome détermine vraisemblablement l'orientation vers la cathode, qui correspond aussi à la position homodrome dans le champ.

Une contre-épreuve de cette liaison serait donnée si, inversant par quelque moyen l'anisotropie de conduction électrique, on obtenait consécutivement l'inversion de l'anisotropie d'excitation et l'inversion du sens de l'orientation galvanotropique.

Nous avons réalisé un peu empiriquement l'inversion de l'anisotropie électrique d'un certain nombre de Planaires (une vingtaine) en les soumettant plus ou moins longtemps à l'action de rayons ultra-violets et en faisant de temps à autre, au cours de cette exposition, des mesures de résistance au passage de courants très faibles. Dans tous les cas où nous avons réussi (la moitié de 40 individus ainsi traités), nous avons obtenu un renversement du galvanotropisme (de cathodique en anodique). Dans quelques cas, les animaux n'étant pas trop malmenés par les ultra-violets et par les mesures de résistance nous avons vérifié que leur anisotropie d'excitation était aussi inversée.

Donc, si, chez une Planaire, la conductance des tissus est plus grande en sens antidrome qu'en sens homodrome, cette Planaire est aussi plus excitable en position homodrome qu'en position antidrome et, dans un champ électrique, elle s'oriente vers l'anode. Nous n'avons d'ailleurs aucune explication à donner sur cette action des rayons ultra-violet.

f) *La loi du maximum d'excitation.* On peut résumer les faits établis jusqu'ici en disant que l'anisotropie électrique du corps de la Planaire commande l'anisotropie d'excitation de cet organisme qui, à son tour, détermine le sens des réactions galvanotropiques; dans le cas normal:

Conduct. homo. > Conduct. anti. → Excit. homo >
Excit. anti → Galvanotr. cathodique.

Mais l'explication du sens des réactions galvanotropiques n'est évidemment pas encore complète. Pourquoi l'anisotropie d'excitation détermine-t-elle le sens de ces réactions?

La réponse à cette question est cependant immédiate: puisque la Planaire s'oriente dans le courant de manière à atteindre la position homodrome si c'est dans cette position qu'elle est le plus excitable, et la position inverse si c'est en position antidrome qu'elle est le plus excitable, il s'ensuit qu'elle s'oriente toujours vers la

position qui lui donne, de la part du courant, le maximum d'excitation.

Si nous généralisons ce fait – et les faits déjà connus par ailleurs, concernant le galvanotropisme d'autres espèces, paraissent bien nous y autoriser –, nous pouvons énoncer la loi suivante, ou *loi du maximum d'excitation*: *Un animal galvanotropique s'oriente toujours dans le courant de manière à être excité au maximum par celui-ci.*

Il est évident que cette loi ne peut s'appliquer qu'au galvanotropisme véritable, ou primaire, et non aux réactions de fuite décrites par SCHEMINSKY ou au pseudo-galvanotropisme de CANELLA. Dans de telles réactions, l'animal s'oriente au contraire de manière à être excité au minimum par le courant.

Le cas particulier des pharynx isolés de Planaires doit encore retenir notre attention. Nous avons vu que la direction «normale» de déplacement des pharynx est vers leur partie distale. Toutefois, dans un champ électrique, ils se meuvent «à reculons» vers la cathode. L'antagonisme qui oppose la polarité directionnelle des pharynx à leur polarité réactionnelle est nettement visible dans leurs réactions galvanotropiques, puisqu'ils essaient souvent de se retourner, pour aller «normalement» vers la cathode, mais n'y parviennent pas. Dans cet antagonisme, c'est la polarité réactionnelle qui l'emporte, c'est-à-dire les anisotropies électrique et d'excitation. Ces faits montrent que la direction des réactions galvanotropiques est exclusivement déterminée par ces anisotropies et par la loi du maximum d'excitation.

6° *Nature des facteurs en jeu dans le galvanotropisme des Planaires.* Nous pouvons appeler biophysiques des phénomènes physico-chimiques qui ont pour siège les tissus ou les cellules d'êtres vivants; physiologiques, les phénomènes qui sont dus au fonctionnement d'organes ou d'ensembles d'organes; psychologiques, les faits de comportement, ou actions de l'organisme entier, en particulier les réponses sensori-motrices, lesquelles supposent, outre le fonctionnement coordonné d'appareils sensoriels et moteurs, la possibilité d'orienter ces réponses par rapport aux stimuli externes suivant certaines lois propres à l'organisme, ou lois de comportement.

Partant de ces définitions, nous pouvons dire que l'anisotropie électrique est un facteur biophysique, car elle dépend de phénomènes physico-chimiques ayant leur siège dans les tissus du corps de la Planaire. L'anisotropie d'excitation est un facteur physiologique, puisqu'elle dépend d'une fonction réceptrice des mêmes tissus et surtout de l'excitabilité du système nerveux (en entendant ce mot dans son sens le plus large et en comprenant, en plus du système nerveux central, les plexus du pharynx et le réseau nerveux diffus qui existe dans tout le corps de la Planaire). Enfin, l'orientation vers la position du maximum d'excitation est un facteur psychologique: elle suppose,

en effet, non seulement des liaisons entre les récepteurs (qui sont ici les tissus dans leur ensemble) et les effecteurs (muscles et cils locomoteurs), mais encore un ajustement de la réponse suivant une tendance primaire de l'organisme à s'orienter suivant la loi du maximum d'excitation.

C'est ce facteur psychologique que n'avaient aperçu ni LOEB ni aucun des auteurs qui l'ont plus ou moins suivi. Ils avaient même plutôt cherché à l'écarter. LOEB avait essayé de montrer que le stimulus électrique agit directement sur les neurones moteurs et avait inventé de toutes pièces un mécanisme capable de faire comprendre comment se produit nécessairement une orientation définie dans le champ. BOHN avait conçu une explication d'un type plus général et mieux en accord avec les faits en introduisant la notion de polarité. Mais il cherchait à rattacher directement les «mouvements polarisés» à l'organisation polaire de l'animal. Sous cette forme cette entreprise ne pouvait réussir: l'orientation d'un organisme dans un champ énergétique ne dépend pas directement de sa structure anisotrope et des forces qu'elle engendre, mais de la manière dont l'organisme est sensible à ces dernières et des lois de comportement qui dirigent sa réaction.

Chose curieuse, JENNINGS qui considérait en général tous les comportements sous l'angle de la loi de l'optimum, qui est une loi psychologique, fit une exception pour le galvanotropisme. C'est que les expériences faites par lui-même et par ses devanciers sur le galvanotropisme des Ciliés ne montraient pas à l'évidence le jeu d'une telle loi. Force lui fut donc de penser, à la manière de LOEB, que le courant agit directement sur les cils, au moins sur une partie d'entre eux. Ainsi supprimait-il, lui aussi, dans ce cas particulier, le jeu de facteurs psychologiques. L'explication se trouvait suffisamment d'accord avec les faits d'observation et elle est restée classique.

La loi de l'optimum fut reprise, comme nous l'avons dit, par SCHEMINSKY et par CANELLA, pour expliquer les réactions anodiques du galvanotropisme biphasique des Echinodermes et les réactions anodiques des Vertébrés. Mais il restait à rendre compte des réactions cathodiques. A cette question nous répondons en montrant qu'il faut admettre l'existence d'une autre loi de comportement: la loi du maximum d'excitation, tout aussi fondamentale que la loi de l'optimum et qui commande des comportements plus primitifs encore que ceux qui obéissent à cette dernière loi.

Objectera-t-on cependant, en suivant la tradition loebienne, que notre conception, n'étant pas exclusivement biophysique et physiologique, est seulement «verbale» et dénuée de valeur scientifique? L'expérience montre qu'on ne peut faire abstraction, même dans l'étude du déterminisme de réactions simples comme le galvanotropisme, de la sensibilité de l'être vivant et de ses rapports avec la réactivité de ce dernier. Certes, se contenter de parler d'une «tendance»

primaire, à propos de telles liaisons de fait entre sensibilité et réactivité, c'est s'exposer au reproche de n'avoir élaboré qu'une explication verbale. Mais établir une loi de comportement, à l'aide d'expériences, pour préciser la nature de cette tendance, c'est former une conception positive. Expliquer scientifiquement, ce n'est pas toujours découvrir des liens de causalité, tant s'en faut; c'est, plus généralement, trouver les lois auxquelles obéissent les phénomènes de certains genres. Enfin, de l'ordre des phénomènes qu'elle régit ne dépend pas la valeur d'une loi naturelle: une loi de comportement peut être aussi scientifique qu'une loi physiologique ou physique. Ce qui compte, c'est la rigueur des expériences qui l'établissent.

III. — Conclusions

Le galvanotropisme, réduit à ses aspects fondamentaux, orientation dans le courant électrique continu vers un des pôles du champ et locomotion dans cette direction, dépend d'une anisotropie de l'organisme qui se manifeste d'abord par des phénomènes biophysiques: les tissus sont plus conducteurs du courant dans un sens (généralement homodrome) que dans l'autre (sens antidrome). De ce fait, la stimulation est plus forte dans le sens où le courant passe le plus facilement que dans le sens contraire. L'organisme ressent les effets de cette stimulation: il en résulte une anisotropie d'excitation, l'organisme étant généralement plus sensible quand il est en position homodrome que lorsqu'il est en position antidrome; c'est un phénomène physiologique qui semble avoir pour siège principal le tissu nerveux. Dans sa réaction motrice à l'excitation, l'animal obéit à la loi du maximum d'excitation (phénomène psychologique) et s'oriente de manière à être excité le plus possible par le courant. D'où le galvanotropisme, en général cathodique, c'est-à-dire orientation et déplacement vers la cathode.

On peut inverser expérimentalement les anisotropies fondamentales et provoquer ainsi l'inversion du galvanotropisme qui, de cathodique, devient anodique. De telles inversions se produisent sans doute dans la nature.

Peut-être est-il exagéré de parler, avec BOHN, de «systèmes polarisés oscillants» pour caractériser les organismes galvanotropiques susceptibles de présenter tantôt des réactions cathodiques tantôt des réactions anodiques. Car l'anisotropie électrique «normale» est celle d'une conductance plus grande en sens homodrome qu'en sens antidrome, et cette anisotropie paraît présenter une assez grande stabilité. En tout cas, l'hypothèse de BOHN, d'une inversion de la polarisation (ou anisotropie) électrique de l'organisme expliquant l'inversion du sens du galvanotropisme est certainement valable pour les Planaires.

Mais il se peut que l'inversion du sens du galvanotropisme tienne aussi à d'autres facteurs. Par exemple,

dans le cas du galvanotropisme régulièrement biphasique des Echinodermes, il est fort possible que l'apparition de la phase anodique soit due à un état du système nerveux (état de fatigue), sans changement d'anisotropie électrique des tissus, et que l'animal, dans son orientation anodique, obéisse alors à la loi de l'optimum, c'est-à-dire recherche des conditions minimales d'excitation. Cette hypothèse serait évidemment à vérifier par l'expérience.

Mais, que les réactions galvanotropiques obéissent exclusivement à la loi du maximum d'excitation, comme c'est le cas des Planaires, ou qu'elles obéissent tantôt à cette loi et tantôt à la loi de l'optimum (Echinodermes, Vertébrés...), des facteurs psychologiques sont toujours nécessaires pour expliquer ces réactions. Telle est, pensons-nous, la conclusion la plus importante de notre travail.

Zusammenfassung

Die Galvanotaxis der Tiere ist fast immer kathodisch: Orientierung und Fortbewegung zur Kathode. Seit LOEB gehen die Erklärungen dahin, diese Reaktion nur mit Hilfe physiko-chemischer und physiologischer Begriffe zu erklären, jedoch ohne Erfolg. Ausgehend von einer Hypothese von BOHN über die Rolle der inneren Polarität der Organismen bei der Bestimmung ihrer

polaren Bewegungen, zeigt der Verfasser, dass im Körper von Strudelwürmern zwei Typen von Anisotropie vorhanden sind bei Verwendung sehr schwacher galvanischer Ströme in Richtung der Längsachse der Tiere: Eine Anisotropie der elektrischen Stromleitung (grössere Leitfähigkeit bei homodromer – Kopf gegen Kathode – als bei antidromer Lage – Kopf gegen Anode); eine Erregungsanisotropie (grössere Erregung durch den elektrischen Strom bei homodromer als bei antidromer Lage). Die elektrische Anisotropie der Gewebe bestimmt die Erregungsanisotropie des Organismus. Die Richtung der Galvanotaxis wird bestimmt durch das Gesetz der maximalen Erregung: das Tier orientiert sich immer so, dass es durch den elektrischen Strom maximal erregt wird. Hieraus die kathodische oder homodrome Orientierung. Die gleichen Resultate ergaben sich auch mit Teilstücken des Strudelwurmes, ebenso mit dem isolierten Rüssel. Experimentell lässt sich die elektrische Anisotropie eines Strudelwurmes umkehren; es erfolgt darauf eine Umkehrung seiner Erregungsanisotropie und seiner Galvanotaxis, die anodisch wird.

Die Anodenreaktionen von Echinodermen (zweiphasische Galvanotaxis) und der Wirbeltiere können wahrscheinlich durch das Optimum-Gesetz erklärt werden: Aufsuchen der minimalen Erregungsstellung (SCHEMINSKY, CANELLA). Im Determinismus des Verhaltens spielen jedoch immer, ob die Galvanotaxis dem Gesetz der maximalen Erregung oder dem Gesetz des Optimums unterliegt, psychologische Faktoren eine Hauptrolle.

Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. – Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. – Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. – The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

Ist der Tschernosem ein zonaler Klimabodentyp?

In allen Lehrbüchern der Bodenkunde und in den offiziellen Bodenklassifikationen finden wir den Tschernosem als Klimabodentyp des gemässigten semihumiden Klimas beschrieben. Typisch ist sein A-C-Profil mit dem fehlenden Unterboden und den Kalkkonkretionen. Auch gilt er allgemein als baumfeindlich, und anerkannt ist auch die Verlagerung von Ca nach der Tiefe. Über die Bildungsbedingungen des Tschernosems gehen die Ansichten auseinander. Aber darauf wollen wir nicht eingehen und nur die Frage seiner systematischen Stellung prüfen: ist der Tschernosem ein Klimabodentyp oder nicht?

In jedem Klima finden wir einen Bodentyp, der hauptsächlich die Kennzeichen des Klimas trägt. Wir wollen ihn als Klimasol (zonal) bezeichnen. Einen andern Bodentyp finden wir auf basenreichen Muttergesteinen, den wir als Litosol (intrazonal) bezeichnen. Recht verschiedene Böden finden wir bei der Beteiligung der

Hydrologie. Diese Böden nennen wir Hydrosol (azonal). Schliesslich können auch Hydrologie und Muttergestein neben dem Klima die Bodenbildung beeinflussen, und es bilden sich dann Hydrolitosole (azonal-intrazonal). Die Ausdrücke zonal, intrazonal, azonal und azonal-intrazonal werden in Verbindung mit der Genetik gebraucht und haben mit der geographischen Verbreitung keine Beziehung. In Eurasien verlaufen die zonalen Böden einigermaßen parallel zu den Breitengraden, während in Kolumbien und den Vereinigten Staaten von Nordamerika sie Nord-Süd gerichtet sind.

RUSSELL¹ macht darauf aufmerksam, dass die europäischen Tschernosemgebiete mit einer Lösszone zusammenfallen, und SIGMOND² klassiert den Tschernosem als «Kalkboden», wie auch den kastanienbraunen Steppenboden. WILHELMY³ anerkennt die Erklärung

¹ E. J. RUSSELL, *Condiciones del suelo y crecimiento de las plantas* (Editorial Poblet, Madrid und Buenos Aires 1934).

² A. A. J. DE SIGMOND, *Los principios de la ciencia del suelo* (Méjico 1944).

³ H. WILHELMY, *Erdkunde* 4, 1, 5 (1950).