

2979



ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

100



EXPOSÉS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE  
en rapport avec la Cytologie

Publiés sous la direction de

J. DUESBERG

Recteur de l'Université de Liège

I

POLARISATION  
ET DÉPOLARISATION  
CELLULAIRES

PAR

M. DUBUISSON

Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de Liège



PARIS

HERMANN & C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

1934





# LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE HERMANN ET C<sup>ie</sup>

6, rue de la Sorbonne, Paris V<sup>e</sup>

## *Actualités Scientifiques et Industrielles*

### Série 1929 :

I. L. DE BROGLIE. La crise récente de l'optique ondulatoire.	
II. G. FOEX. Les substances mésomorphes, leurs propriétés magnétiques.	
III. BLOCH EUGÈNE. Les atomes de lumière et les quanta.	
IV. L. DUNOYER. La cellule photo-électrique et ses applications.	
V. G. RIBAUD. Le rayonnement des corps incandescents.	
VI. Lt.-Colonel JULLIEN. Applications du courant électrique à la réalisation d'instruments de musique.	
VII. BLOCH LÉON. Structure des spectres et structure des atomes.	
VIII. V. KAMMERER. Les hautes pressions de vapeur.	
IX. R. MESNY. Les ondes dirigées et leurs applications.	
<i>Conférences réunies en un volume.....</i>	35 fr.

### Série 1930 :

X. G. RIBAUD. Température des flammes .....	5 fr.
XI. J. CABANNES. Anisotropie des molécules. Effet Raman .....	8 fr.
XII. P. FLEURY. Couleurs et colorimétrie .....	5 fr.
XIII. G. GUTTON. Les ondes électriques de très courtes longueurs et leurs applications .....	4 fr.
XIV. P. DAVID. L'électro-acoustique .....	5 fr.
XV. L. BRILLOUIN. Les statistiques quantiques .....	5 fr.
XVI. F. BALDET. La constitution des comètes .....	5 fr.
XVII. G. DARMOIS. La structure et les mouvements de l'univers stellaire.	3 fr.

### Série 1931 :

XIX. A. PÉRAND. La haute précision des mesures de longueur .....	5 fr.
XX. P. AUGER. L'effet photo-électrique des rayons X dans les gaz...	5 fr.
XXII. F. PERRIN. Fluorescence, durée élémentaire d'émission lumineuse.	5 fr.
XXIII. M. DE BROGLIE. Désintégration artificielle des éléments par bombardement des rayons alpha .....	5 fr.
XXV. J.-J. TRILLAT. Les applications des rayons X à l'étude des composés organiques.....	5 fr.
XXVI. J.-J. TRILLAT. L'état liquide et les états mésomorphes .....	5 fr.
XXVII. Ph. LE CORBEILLER. Les systèmes auto-entretenus et les oscillations de relaxation.....	8 fr.
XXVIII. F. BEDEAU. Le quartz piézo-électrique, ses applications à la T. S. F.....	5 fr.
XXIX. E. DARMOIS. L'hydrogène est un mélange : Ortho et para-hydrogène .....	5 fr.
XXX. R. AUDUBERT. Les piles sensibles à l'action de la lumière .....	8 fr.

### Série 1932 :

(Voir quatrième page de la couverture).



UNIVERS. LIEGE  
BIBLIOTH.LABOR.  
MORPHOL.INVERT.  
N<sup>o</sup> 16





187  
M  
4



2979  
BIBLIOTHEQUE ED. VAN BENEDEK

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

100

EXPOSÉS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE  
en rapport avec la Cytologie

Publiés sous la direction de

J. DUESBERG

Recteur de l'Université de Liège

I

POLARISATION  
ET DÉPOLARISATION  
CELLULAIRES

PAR

M. DUBUISSON

Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de Liège



PARIS

HERMANN & C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

—  
1934



Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation  
réservés pour tous pays.

COPYRIGHT 1934 BY LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE HERMANN ET C<sup>ie</sup>,  
PARIS.





## INTRODUCTION

**C**e sujet n'est point nouveau : il y a bien trente ans que les physiologistes cherchent à pénétrer les phénomènes de polarisation et de dépolarisation des cellules vivantes. Jusqu'en 1915 environ, nos connaissances sur la structure, la composition et le comportement des membranes physiologiques et sur les mécanismes de la polarisation et de la dépolarisation de ces membranes ressortissaient essentiellement du domaine de l'hypothèse. Au cours des quinze dernières années, les acquisitions expérimentales se sont considérablement accrues, surtout en ce qui concerne les propriétés de la membrane physiologique et l'irritabilité cellulaire. Les incertitudes et les tâtonnements n'en sont pas moins considérables et l'hypothèse occupe encore une place importante. La question est donc, plus que jamais, d'actualité.

Dans les pages qui suivent, j'ai essayé de résumer nos connaissances sur ce problème important. Je ne fais qu'effleurer le sujet qui est sans doute un des plus complexes de la biologie. Aux phénomènes de polarisation et de dépolarisation cellulaires se rattachent en effet les problèmes des interphases, des tensions de surface, des effets pelliculaires, de la perméabilité cellulaire, de l'imbibition, de la conductibilité électrique des tissus, de la composition chimique des protoplasmes, de l'irritabilité, etc., c'est-à-dire une foule de domaines très étendus. On ne peut pas encore, en raison de l'état actuel de ces questions, avoir une idée précise du mécanisme intime de la polarisation et de la dépolarisation cellulaire ; on ne peut, qu'à grande peine, relier quelques faits : c'est ce que j'ai timidement essayé de faire ici.







## TECHNIQUE

L'existence d'une différence de potentiel (D. P.) entre le protoplasme et le milieu extérieur d'une cellule a été démontrée, tant sur des cellules isolées que sur des tissus.

Ces D. P. sont généralement faibles (de l'ordre du millivolt) et il faut, pour les mesurer, recourir à des instruments sensibles. Il convient, en outre :

1. — Pour éviter la polarisation entre les électrodes et la substance vivante, d'employer seulement des électrodes du type « impolarisable » ;

2. — Pour éviter la polarisation interne du tissu et pour prévenir tout déplacement d'ions dans les cellules, d'utiliser des instruments qui ne consomment pratiquement aucun courant (électromètres ou galvanomètres à très grande résistance ohmique).

### Electrodes impolarisables

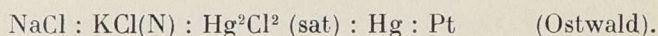
Les électrodes les moins polarisables sont celles constituées d'une solution saline dont l'un des ions est de la même nature que l'électrode et dont l'autre existe normalement dans le tissu. Comme il y a du  $\text{Cl}^-$  et du  $\text{Na}^+$  dans tous les tissus, on peut, par exemple, utiliser la combinaison :

$\text{NaCl} : \text{AgCl} : \text{Ag}$  (D'ARSONVAL).

Dans un tube de verre, effilé à l'une de ses extrémités et rempli de sérum physiologique, on plonge un barreau d'Ag, fraîchement recouvert, par électrolyse, de AgCl. Une mèche d'ouate, imbibée de la solution, empêche celle-ci de s'écouler par l'extrémité effilée du tube : c'est par celle-ci que l'électrode prend contact avec le tissu. L'inconvénient de ce type d'électrode est l'altérabilité, à la lumière, du AgCl. On obvie à cet inconvénient en entourant le tube de verre de peinture rouge ou noire (L. LAPICQUE).



Pour les mesures qui nécessitent une grande précision, cette électrode convient mal pour la raison suivante : lorsqu'un métal est plongé dans la solution d'un de ses sels, il se produit, entre l'électrode métallique et la solution, une D. P. <sup>1)</sup>. C'est donc le cas pour l'électrode de D'ARSONVAL. Si on utilise deux électrodes identiques, les D. P. produites pour chacune d'elles sont égales et s'annulent <sup>2)</sup> ; mais c'est dans la préparation de deux électrodes *identiques* et stables que l'on rencontre certaines difficultés. Le mieux est d'utiliser un système, facile à constituer, dont la f. é. m. est bien connue et constante. L'électrode au calomel est celle qui convient le mieux :



On en trouve actuellement divers modèles dans le commerce.

### Instruments de mesure

Il existe, à l'heure actuelle, quatre types d'instruments sensibles qui permettent de mesurer les D. P. cellulaires <sup>3)</sup>.

1. — L'électromètre capillaire de LIPPMANN, basé sur les déformations que subit une colonne mercurielle capillaire, en contact avec une solution d'H<sup>2</sup>SO<sup>4</sup> à 20 % ;

2. — Les oscillographes électromagnétiques de DUBOIS et MATTHEWS, basés sur la déformation que subit une lame d'acier, courte et rigide, placée dans un champ magnétique ;

3. — L'oscillographe cathodique dans lequel la trajectoire d'un faisceau d'électrons peut être déviée par l'action d'un champ électrique ;

---

<sup>1)</sup> Cette D. P. peut être calculée par la loi de NERNST :

$$E = \frac{RT}{nF} \cdot \log_e \frac{P}{p},$$

dans laquelle T : température absolue ; R : constante des gaz (8,3 joules par seconde) ; n : valence de l'ion commun ; F : faraday (96.000 coulombs) ; P : pression de dissolution électrolytique du métal ; p : pression osmotique de l'ion commun dans la solution.

<sup>2)</sup> La D. P. totale des deux électrodes devient en effet :

$$E = \frac{RT}{nF} \cdot \left( \log_e \frac{P}{p} - \log_e \frac{P}{p} \right) = 0.$$

<sup>3)</sup> On trouvera des renseignements précis dans MONNIER, A. M. (57).



4. — Le galvanomètre à corde d'EINTHOVEN dont l'équipage mobile est constitué d'un fil conducteur extrêmement mince et tendu dans un champ magnétique puissant. C'est le plus utilisé de ces quatre instruments.

### Le Galvanomètre à corde d'Einthoven

Une corde d'environ  $3\ \mu$  de diamètre, en quartz, recouverte d'une mince couche conductrice d'or ou d'argent, est tendue dans le champ d'un puissant électro-aimant. Lorsque la corde est traversée par un courant, elle est déviée de sa position de repos, dans l'une ou l'autre direction, selon le sens d'arrivée du courant. Les mouvements de la corde sont amplifiés par un système optique qui projette l'ombre du conducteur, fortement agrandie, sur une plaque photographique que l'on peut rendre mobile de façon à enregistrer, d'un mouvement continu, les déviations de la corde. Avec une corde d'environ 4.000 ohms, modérément tendue (la sensibilité de l'instrument est d'autant plus grande que la corde est moins tendue, mais ses excursions sont aussi moins fidèles, en raison de l'allongement de la période propre de la corde), il est possible, la résistance du tissu compris entre les électrodes étant du même ordre de grandeur que celle de la corde du galvanomètre, d'obtenir une excursion de 1 millimètre à 1 mètre de distance, pour une D. P. de  $10^{-4}$  à  $10^{-5}$  volts.

Il y a intérêt à introduire un appareil amplificateur à lampes entre les électrodes impolarisables et le galvanomètre, en raison des avantages suivants :

1. — On augmente, à volonté, la sensibilité de l'appareil, en utilisant un nombre convenable d'étages amplificateurs ;
2. — On opère ainsi dans de bonnes conditions électrométriques parce que le dispositif n'emprunte pratiquement aucun courant au tissu, la résistance de grille de la première lampe de l'amplificateur étant généralement très élevée ( $10^6$  ohms)<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Sous une D. P. de 1 mv., un tel circuit laisserait passer seulement  $10^{-9}$  ampères. La triode électrométrique PHILIPPS, n° 4060, est particulièrement adaptée à cet usage.

L'amplificateur le mieux approprié est l'amplificateur à haute fréquence



### Les membranes physiologiques

En dehors de l'existence, bien démontrée, d'une membrane cellulaire (cellulosique, chitineuse, etc.), visible au microscope et dont le rôle est essentiellement protecteur (*membrane anatomique*), nous possédons une série de preuves de la présence, à la périphérie du protoplasme cellulaire, d'une pellicule limitante dont les propriétés particulières, complexes, sont remarquablement intéressantes (*membrane physiologique*). Cette pellicule jouant un rôle capital dans les phénomènes de polarisation et de dépolarisation cellulaires, je crois utile de donner, dès maintenant, un aperçu de l'état actuel de nos connaissances sur cet élément important de la cellule.

#### Existence, à la périphérie du protoplasme, d'une pellicule douée de propriétés particulières.

1. — Déjà, en 1863, SCHULTZE, M. [73] avait signalé, chez des Foraminifères, que si les pseudopodes d'un même individu viennent à se rencontrer, on peut observer leur fusionnement ; par contre, si les pseudopodes d'une cellule viennent à rencontrer les prolongements protoplasmiques d'une autre, ils ne se fusionnent pas. Cette observation a été répétée depuis, un grand nombre de fois, sur divers Rhizopodes. Elle plaide en faveur de l'existence, à la périphérie du protoplasme, d'une pellicule dont le comportement diffère, non seulement d'une espèce de cellule à une autre, mais aussi, dans les limites d'une même espèce, d'un individu à l'autre.

2. — CHAMBERS, R. [17 à 21] et ses collaborateurs, analysant la consistance du contenu de diverses cellules au moyen du micro-manipulateur, sont arrivés à constater que le protoplasme se comporte comme un sol, tandis que sa limite extérieure présente la nature d'un gel.

---

de BEAUVAIS et BRILLOUIN. Le courant de plaque de la dernière lampe (ce courant existe toujours, même en l'absence d'une D. P. sur le circuit d'entrée) doit être compensé avant de brancher l'amplificateur sur le galvanomètre, sinon on briserait la corde de l'instrument.



3. — Un grand nombre d'auteurs ont signalé que diverses substances, telles NaOH (HARVEY [28, 29], chez les Paramoecies),  $\text{NH}_4\text{Cl}$  (JAKOBS, M. H., chez les œufs de Stéllérides), l'acide picrique (POLLAK, H. [70], chez l'Amibe),  $\text{CaCl}_2$  (SPEK, chez *Opalina*), agissent sur les cellules, de manières toutes différentes si ces produits sont mis en contact extérieurement à la cellule ou s'ils sont injectés au sein même du protoplasme. Et il est intéressant de mentionner que l'acide picrique, injecté au dedans de la cellule, est beaucoup moins toxique que s'il est appliqué au dehors (POLLAK, H. [70]).

4. — Certains ions ont, comme on sait, une action élective sur l'excitabilité cellulaire : on connaît bien, par exemple, depuis les travaux de RINGER, l'importance des ions  $\text{Ca}^{++}$  et  $\text{K}^+$  dans le maintien de l'automatisme et de la rythmicité cardiaques. STRAUB, W. [76] a montré récemment que l'action des  $\text{Ca}^{++}$  sur le cœur s'effectue en un temps très court (de l'ordre de 0,1 seconde) et il paraît bien que cette action soit localisée au niveau de la membrane physiologique, car la vitesse de pénétration des ions  $\text{Ca}^{++}$  dans la cellule est trop faible pour qu'on puisse admettre que le  $\text{Ca}^{++}$  ait pu agir sur le protoplasme en un temps aussi court.

5. — CHAMBERS, R. [16, 19] a montré que la fécondation et la segmentation des œufs d'Étoile de mer ne sont possibles que pour autant que la membrane physiologique soit intacte. Lorsqu'on pique un ovule, du protoplasme fait hernie à travers l'orifice : aussi longtemps que la masse évaginée reste en communication avec le reste de la cellule, — qui comprend la membrane physiologique — elle est fécondable ; si elle se sépare de la cellule, elle ne peut être activée, même si le noyau est présent.

6. — Pour WARBURG, O. [81] la membrane physiologique de beaucoup de cellules joue un rôle capital dans les processus d'oxydations cellulaires.

7. — WILLSTÄTTER, R. <sup>1)</sup> a réussi à prouver que la membrane physiologique retient, par adsorption, des ferments, tels la saccharase, et les abandonne aussitôt que la pellicule est abîmée.

8. — Pour NEUBERG, Z. B. C. [61], la membrane physiologique de certaines cellules serait capable de fabriquer des substances optiquement actives, alors que le protoplasme des mêmes

---

<sup>1)</sup> Voir WILLSTÄTTER, R. et ROHDEWALD, M. [83] et WERTHEIMER, [82].



cellules ne pourrait que réaliser la synthèse des mêmes substances racémiques.

9. — Enfin, c'est au niveau des membranes physiologiques que siègent les mécanismes principaux de la perméabilité sélective de la cellule et, ce qui semble en être la conséquence, les phénomènes de polarisation et de dépolarisation cellulaires que nous étudions plus loin.

### Composition des membranes physiologiques

Pour OVERTON la limite du protoplasme cellulaire est constituée d'une substance grasse (mélange de lécithine et de cholestérine) et la vitesse de pénétration de certaines substances dans le protoplasme cellulaire est fonction des coefficients de solubilité de ces substances dans cette phase limitante non aqueuse et dans la phase protoplasmique (confirmé par COLLANDER, R. et BÄRLAND, H., [22]). Cette théorie est appuyée par le fait que, s'il existe des phosphatides dans les cellules, elles ont naturellement tendance à se porter à la périphérie du protoplasme, en raison de leur pouvoir d'abaisser la tension superficielle (GIBBS). Or, depuis les travaux de MAYER, SCHAEFFER, TERROINE, WEIL, etc., nous avons la certitude que le protoplasme contient des lipoïdes.

La théorie d'OVERTON se vérifie bien pour un certain nombre de substances comme le chloroforme et l'éther, qui pénètrent facilement dans les cellules et qui sont aussi très solubles dans les lipoïdes ; comme les sels et les sucres, peu solubles dans les substances grasses et vis-à-vis desquels les cellules sont relativement peu perméables. Elle ne peut, par contre, expliquer la facilité de pénétration dans les cellules d'autres substances comme l'O<sup>2</sup>, le vert de méthyle, la thionine, l'azur de méthylène, qui sont insolubles dans les phosphatides.

D'ailleurs, le principe est vraiment trop simple pour être général : les vitesses de pénétration des sucres, sels, alcools, acides gras et des alcaloïdes, diffèrent énormément d'une cellule à l'autre.

Pour NIRENSTEIN, E. [62], la phase limitante externe du protoplasme serait constituée d'un mélange de graisses, d'acides gras et de bases organiques solubles dans les graisses. Les expériences que l'auteur a conduites chez les Paramoecies ont donné des



résultats qui concordent bien avec cette hypothèse : le vert de méthyle, la thionine et l'azur de méthylène, qui pénètrent bien dans la cellule (RUHLAND, HOBER et GARMUS), sont solubles dans un mélange d'acides gras et de diamylamine.

Ce qui complique singulièrement la question de la composition chimique de la membrane physiologique, c'est que, contrairement à l'opinion classique que l'on se fait des phosphatides, il est possible d'isoler des cellules de racines végétales des phosphatides qui sont *solubles dans l'eau et insolubles dans l'éther* (HANSTEEN-CRANNER [27]). Il paraît audacieux de ne voir, dans la membrane physiologique, comme le veulent OVERTON et NIRENSTEIN, qu'un simple solvant ou un mélange de solvants et de ramener toute la question de la perméabilité cellulaire à un simple phénomène physique de dissolution. On ne peut en effet exclure, *à priori*, la possibilité pour les substances constituant de la membrane physiologique, d'entrer temporairement en combinaison avec ce qui pénétrera ensuite dans la cellule. Et dans le cas particulier où la membrane physiologique serait en majeure partie constituée d'acides gras, on imagine aisément la possibilité de la formation (avec les colorants basiques par exemple) de sels transitoires.

Certains sels possédant la propriété de modifier la perméabilité cellulaire (le Ca la diminue, le K l'augmente), certains auteurs ont cru que ces faits pourraient s'expliquer si on attribuait à la membrane physiologique une nature colloïdale. Pour MOND, A. [53 à 55], la membrane des globules rouges du sang serait constituée d'albumines colloïdales et de phosphatides. Les modèles artificiels que l'auteur a utilisés (euglobuline, caséine, collodion préalablement traité à la Rhodamine), se comportent en effet, vis-à-vis des cations et des anions, comme les globules rouges, perméables aux anions et imperméables aux cations (voir p. 29).

Il est certain que la présence de colloïdes dans la phase limitante protoplasmique enrichit notablement nos possibilités d'interprétation des divers phénomènes que nous observons au niveau de cette phase. Pour peu, par exemple, que le pH des liquides intercellulaires vienne à se modifier, s'écartant ou s'éloignant du ou des points isoélectriques des protéines membranaires, il y aura des modifications dans la distribution des charges électriques, dans les propriétés adsorbantes, imbibitrices, etc.. des colloïdes. Le comportement variable des cellules selon les conditions exté-



rieures s'explique mieux ainsi que par la théorie lipoïdique. La théorie colloïdale permet, en outre, de comprendre qu'il n'existe pas *une* membrane physiologique, identique dans toutes les cellules, mais un grand nombre de membranes qui diffèrent selon les cellules et les phases internes (protoplasme) et externes (milieu) en présence <sup>1)</sup>.

Si l'on tient compte du rôle important que joue la membrane physiologique dans un grand nombre de propriétés cellulaires, on ne peut se représenter cette pellicule protoplasmique que de manière très compliquée.

La facilité de pénétration dans les cellules de substances qui se dissolvent bien dans les graisses ; les relations de proportionnalité qui existent entre les quotients lipocytiques cellulaires et la rapidité de pénétration de l'eau dans ces mêmes cellules (MAYER et SCHAEFFER), la destruction des membranes physiologiques par les poisons qui émulsionnent les graisses (saponine) ; l'action du pH sur la perméabilité sélective des membranes physiologiques (MOND) ; l'influence très rapide des ions alcalins et alcalino-terreux sur la perméabilité (STRAUB) ; l'existence de ferments synthétiques et hydrolysants dans la membrane physiologique (WILLSTÄTTER, WERTHEIMER) et les propriétés synthétisantes particulières de cette membrane (NEUBERG) font, qu'à l'heure actuelle, les membranes physiologiques peuvent être considérées comme des complexes colloïdaux de protéines et de lipoïdes carbonés, de combinaisons organo-métalliques labiles et de ferments synthétiques et hydrolysants, spécifiques pour la cellule.

### Résistivité des membranes physiologiques

Si nous admettons qu'il y a, dans la pellicule protoplasmique, une majeure partie de substances grasses et peu d'ions libres, nous

---

<sup>1)</sup> La perméabilité de la peau de la grenouille est différente suivant qu'on considère la limite extérieure ou intérieure de ce tissu. Les caractéristiques de l'interphase entre le milieu et le protoplasme de la cellule de *Nitella* sont différentes de celles de la pellicule qui sépare le protoplasme des vacuoles contenant le suc cellulaire (OSTERHOUT) [65]. Dans une même cellule, il y a autant d'interphases différentes qu'il y a d'enclaves de composition différente : nous pouvons considérer une membrane physiologique à la périphérie du noyau, d'autres au niveau des mitochondries, vacuoles, etc.

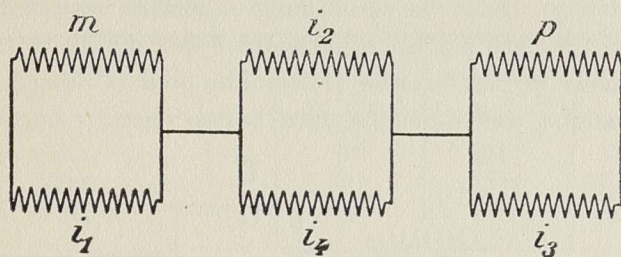


devons lui reconnaître une faible conductibilité électrique. On a pu confirmer expérimentalement cette hypothèse.

Lorsqu'on mesure la résistance électrique d'un tissu, on ne peut utiliser le courant continu, en raison de la facilité avec laquelle les tissus vivants se polarisent. On diminue ces risques de polarisation en utilisant un courant alternatif.

En utilisant un courant de basse fréquence (300 oscillations par seconde), la résistance d'un tissu, déterminée au pont de Wheatstone, est, en réalité, une impédance qui comprend la résistance des protoplasmes, des membranes physiologiques, des membranes anatomiques, des espaces intercellulaires.

Si nous considérons un cylindre de tissu homogène, nous voyons que le courant peut emprunter deux voies différentes : 1) traverser les espaces intercellulaires ; 2) traverser les cellules et les espaces intercellulaires. Si nous appelons  $i_1$ , la résistance des espaces ;  $m$ , celle des membranes physiologiques ;  $p$ , celle du protoplasme : le schéma qui correspond à cette disposition peut se représenter



et se compose de trois résistances en série :

$$\frac{mi_1}{m + i_1}; \quad \frac{i_2i_4}{i_2 + i_4}; \quad \frac{i_3p}{i_3 + p}.$$

Appelons  $r$  la première et  $R$  la somme des deux autres

$$r = \frac{mi_1}{m + i_1}; \quad R = \frac{i_2i_4}{i_2 + i_4} + \frac{i_3p}{i_3 + p}.$$

La résistance totale de ce circuit est  $R + r$  (1).

Mais outre ces résistances purement ohmiques, on peut démontrer l'existence d'une capacitance dans les tissus :

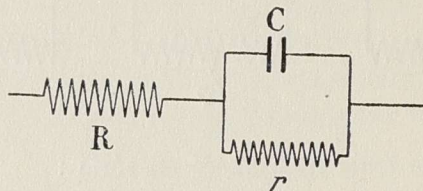
a) Si on introduit un tissu vivant dans une des branches d'un pont de Wheatstone, il n'est pas possible d'obtenir le silence au



téléphone si on ne dispose que de résistances ohmiques dans la branche opposée.

b) Lorsqu'un tissu vivant est soumis à l'action d'un courant continu, l'intensité du courant qui traverse le tissu croît progressivement jusqu'à un maximum ; à l'ouverture du circuit, cette intensité est progressivement décroissante. L'étude attentive de cette décroissance révèle qu'elle n'est pas identique à la décharge pseudologarithmique d'un condensateur à diélectrique parfait et indique plutôt l'existence, dans le tissu, d'une capacité de polarisation, analogue à celle produite par les électrodes métalliques (condensateur à fuite).

c) La conductibilité d'un tissu est plus grande en haute fréquence qu'en basse fréquence et la différence constatée est trop importante pour être due à la capacité formée par les électrodes. On admet aujourd'hui que ce sont les membranes physiologiques des cellules qui constituent le diélectrique de la capacité tissulaire, les armatures conductrices du condensateur étant formées par les substances protoplasmiques et intercellulaires, conductrices de l'électricité. Dans ces conditions, le schéma représenté p. 13 doit être complété par un condensateur qui shunte la résistance membranaire  $m$ . La formule (1), établie pour la résistance purement ohmique, doit donc être modifiée en tenant compte du fait



que la résistance  $r$  est shuntée par la capacité  $C$  (PHILIPPSON, M. [69]). L'impédance d'un tel système est donnée par l'équation <sup>1)</sup>:

$$Z = \sqrt{R^2 + \frac{r^2 + 2rR}{1 + C^2\omega^2 r^2}}, \quad (1)$$

<sup>1)</sup> L'impédance  $Z_1$  formée par la capacité  $C$ , shuntée par la résistance  $r$ , est donnée par

$$\frac{1}{Z_1} = \frac{1}{Z'} + \frac{1}{Z''}, \quad \text{où} \quad Z' = \frac{-j}{C\omega} \quad \text{et} \quad Z'' = r;$$

d'où

$$Z_1 = \frac{\frac{-jr}{C\omega}}{r + \frac{-j}{C\omega}} = \frac{\frac{r}{C\omega} - \frac{\pi}{2}}{\sqrt{r^2 + \frac{1}{C^2\omega^2} - \varphi}} \quad \text{avec} \quad \text{tg } \varphi = \frac{1}{C\omega r}.$$



dans laquelle on retrouve les symboles  $R$ ,  $r$  et  $C$  déjà définis et  $\omega = 2\pi\nu$ ,  $\nu$  étant la fréquence du courant. Si l'impédance est mesurée en courant continu,  $\nu = 0$  et  $Z_B = R + r$ ; si l'impédance est mesurée en courant de fréquence infinie,  $\nu = \infty$  et  $Z_H = R$ . En pratique un courant alternatif dont  $\nu = 500$  fournit, d'après PHILIPPSON [69], des résultats très analogues à ceux du courant continu, étant données les faibles capacités en jeu dans les tissus. En ce qui concerne les courants de H. F., si  $\nu = 10^7$ , on peut pratiquement assimiler  $\nu$  à l' $\infty$  (PHILIPPSON, M. [69]). Ainsi, la différence des résistances mesurées en B. F. et en H. F. ( $Z_B - Z_H$ ) =  $r$  (résistance de la membrane et résistance intercellulaire). Si  $r$  et  $R$  sont connus, on peut tirer la valeur de  $C$  de l'équation (1) :

$$C = \frac{\sqrt{\frac{2rR + r^2}{Z^2 + R^2}} - 1}{2\omega r}$$

PHILIPPSON, M. qui est le premier à avoir étudié la résistance des tissus sous cet aspect a trouvé, par exemple, par centimètre cube de tissu, à 25°C :

	R (en ohms)	$r$ (en ohms)	$C_1$ *) (en farads)
Foie de cobaye .....	200	1780	$5,9 \cdot 10^{-7}$
Muscle de cobaye .....	110	1490	$4,2 \cdot 10^{-7}$
Tubercule de pomme de terre....	250	4330	$4,5 \cdot 10^{-8}$

\*)  $C_1$  : c'est-à-dire la capacité ramenée à la fréquence 1.

L'impédance  $Z_1$  est donc équivalente à une résistance ohmique :

$$Z_0 = \frac{r}{C\omega} \cdot \frac{C\omega}{\sqrt{1 + C^2\omega^2 r^2}} \cos\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) = \frac{r}{1 + C^2\omega^2 r^2},$$

et une résistance inductive :

$$Z_i = \frac{r}{C\omega} \cdot \frac{C\omega}{\sqrt{1 + C^2\omega^2 r^2}} \sin\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) = -\frac{C\omega r}{1 + C^2\omega^2 r^2}.$$

En appliquant la formule générale donnant l'impédance totale d'un système quelconque

$$Z = \sqrt{R^2 + \left(L\omega + \frac{1}{C\omega}\right)^2}$$

pour les deux résistances ohmiques ( $R$  et  $Z_0$ ) et la résistance inductive  $Z_i$ , on a

$$Z = \sqrt{(R + Z_0)^2 + Z_i^2} = \sqrt{R^2 + \frac{2rR + r^2}{1 + C^2\omega^2 r^2}}.$$



Les différences trouvées entre les valeurs de  $R$  et de  $r$  montrent bien l'écart énorme qui doit exister entre la résistivité de la substance protoplasmique et celle de la membrane physiologique.

La résistance des membranes physiologiques a aussi pu être déterminée directement sur des cellules isolées des algues *Valonia* et *Nitella* (BLINKS, L. R. [7 à 9]). Si deux électrodes sont posées aux deux extrémités de la cellule, le courant peut emprunter essentiellement deux voies distinctes :

1. La membrane physiologique (résistance  $x$ ), le suc cellulaire (résistance  $S$ ), la membrane physiologique (résistance  $x$ ). Total  $2x + S$ .

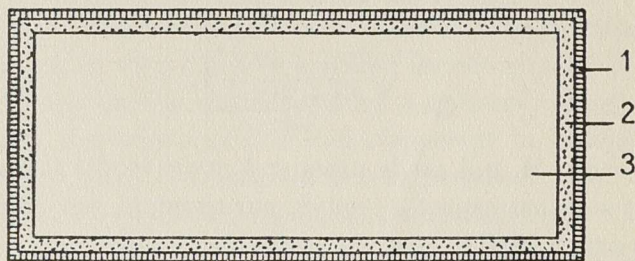
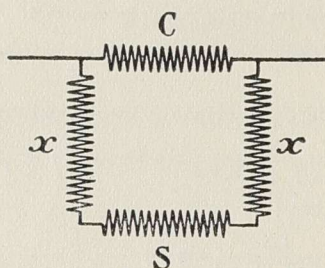


FIG. 1. — Schéma d'une cellule de *Nitella*.

1. Membrane cellulosique ;
2. Protoplasme ;
3. Suc cellulaire (hydroleucite),

2. — Cheminer le long de la membrane cellulosique, extérieurement à la membrane physiologique (résistance  $C$ ).



La résistance totale d'un tel circuit est donné par l'équation :

$$\frac{1}{Z} = \frac{1}{2x + S} + \frac{1}{C},$$

et

$$x = \frac{1}{2} \left( \frac{ZC}{C - Z} - S \right).$$



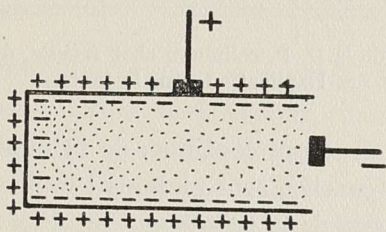
On mesure  $S$  lorsque la cellule est morte (la membrane physiologique est alors détruite et sa résistance  $x$  devient négligeable). La résistance  $C$  de la paroi cellulosique peut être mesurée en vidant la cellule de son contenu qu'on remplace par de l'air.

BLINKS trouva ainsi, chez *Valonia*, une résistance membranaire supérieure à  $10.000 \omega$  par  $\text{cm}^2$  et de  $250.000 \omega$  chez *Nitella*.

Comme on le voit, les valeurs trouvées pour la résistivité des membranes physiologiques indiquent que ces pellicules sont peu perméables aux ions et qu'elles sont constituées en majeure partie de substances non ionisées, soit que la proportion des électrolytes  $y$  soit très faible, soit que la constante électrique d'un certain nombre de ses constituants soit particulièrement petite <sup>1)</sup>.

### Différences de potentiel mises en évidence dans les tissus

Entre les différents points de la surface d'un tissu homogène, intact, il n'y a pas, en général, de D. P. Mais si l'organe examiné est hétérogène, c'est-à-dire constitué de masses cellulaires différenciées morphologiquement ou physiologiquement, il est généralement possible de trouver, à la surface de ce tissu, deux points entre lesquels il existe une D. P. (LANGELAAN, J. [33 b]).



Si on applique une électrode à la surface d'un tissu (muscle, nerf, fruit), l'autre sur une surface de section, fraîchement établie dans le même tissu, on trouve une D. P. dont la valeur dépend du tissu étudié. C'est le *courant de démarcation* ou *courant de repos* ou *courant de lésion*. Pour le gastrocnémien de la Grenouille, on

<sup>1)</sup> La constante diélectrique de la cholestérine est de 5.2 ; celle de la lécitine de 13.



trouve :  $\pm 0.03$  volt ; pour le nerf péronier du Chat :  $\pm 0.05$  v. ; pour la pomme :  $\pm 0.04$  v. On peut trouver ainsi une D. P. dans tous les organes, mais sa valeur diffère légèrement d'un tissu à l'autre. Cette D. P. est la conséquence de la *polarisation* des tissus. Les charges positives sont généralement réparties à la périphérie du tissu.

### Différences de potentiel mises en évidence dans les cellules

Dans les dernières années, divers chercheurs ont réussi à démontrer l'existence de D. P. cellulaires, en opérant sur une seule cellule de grande taille. Les espèces qui ont servi à leurs expériences sont surtout *Nitella* et *Valonia*. *Valonia* est une algue

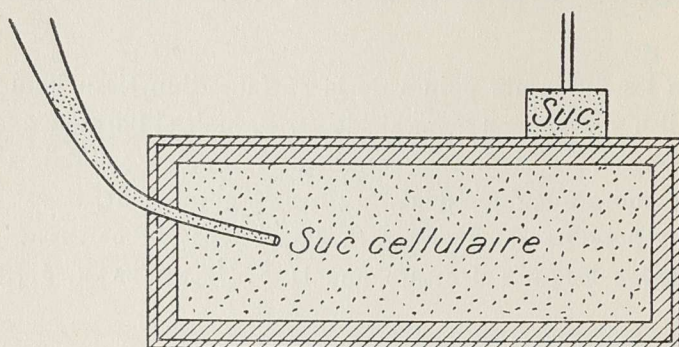


FIG. 2. — Mesure de la D. P. cellulaire chez *Nitella*, d'après OSTERHOUT.  
Explication dans le texte.

verte, marine, à structure continue, de la famille des Siphonées. Le corps est multinucléé, sans cloisons ; le protoplasme est condensé à la périphérie de la cellule, autour d'un énorme hydroleucite. *Nitella* est une algue verte, d'eau douce, de la famille des Characées, cloisonnée en une série de cellules dont certaines, multinucléées, peuvent atteindre plusieurs centimètres de longueur. Les mesures effectuées sur ces algues montrent qu'on ne réussit à trouver une D. P. que si les deux électrodes sont situées, l'une dans le suc cellulaire, l'autre sur la face externe de la membrane. On rencontre certaines difficultés dans la réalisation de cette expérience. Lorsqu'on introduit une électrode à travers la membrane cellulaire, il est difficile d'avoir la certitude qu'elle



plonge réellement au sein même du suc de la cellule, parce que la membrane physiologique, sorte de gel, peut se déprimer sous la pression de la microélectrode (qui reste ainsi extérieure au protoplasme tout en étant en dedans de la membrane anatomique (CHAMBERS, R., [19]) ou se déchirer et se reconstituer aussitôt. De sorte que la seule méthode sûre consiste à utiliser, en guise d'électrode interne, l'extrémité fortement effilée d'un capillaire de verre et de ne mesurer la D. P. qu'au moment précis où, obéissant aux forces capillaires, on aperçoit une pénétration de suc protoplasmique dans la micropipette. A ce moment, et à ce moment seulement, on peut avoir la certitude que la membrane physiologique est réellement percée et que la D. P. observée est bien celle qui existe de part et d'autre de la membrane physiologique. OSTERHOUT, W. J. V. [63] fut le premier à réaliser cette expérience chez *Valonia*. Elle fut répétée dans la suite par toute une série de chercheurs (sur *Nitella*, *Valonia*, *Chara*, [15, 26, 32, 33, 67, 77, 78]). Les valeurs trouvées sont, en moyenne, de 0,03 v, le suc cellulaire étant le plus généralement négatif par rapport à la membrane.

### Origine des D. P. cellulaires, de part et d'autre des membranes physiologiques

La D. P. qui existe entre un point extérieur d'un tissu et une surface de section, fraîchement établie, dans le même tissu (polarisation tissulaire), peut être augmentée si on élève la température du tissu, mais cette élévation de température n'est efficace que si elle porte sur la région *saine* du tissu (BERNSTEIN). On observe que la D. P. est *proportionnelle* à la température absolue. Quoique les coefficients de température, lorsqu'il s'agit de systèmes aussi complexes et hétérogènes que les cellules vivantes, ne puissent pas, à coup sûr, servir à distinguer un phénomène physique d'un phénomène chimique, cette constatation plaide en faveur d'une origine physique des potentiels cellulaires.

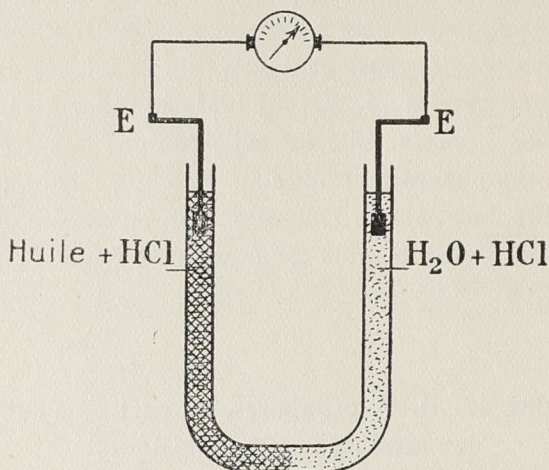
Plusieurs théories ont été émises pour expliquer les origines des D. P. cellulaires. On peut les ramener à cinq essentielles :



1. — La théorie des potentiels diphasiques ;
2. —       »       »       »       de diffusion ;
3. —       »       »       »       de Donnan-Nernst ;
4. —       »       »       »       d'oxydo-réduction ;
5. —       »       »       dipoles.

### I. — LA THÉORIE DES POTENTIELS DIPHASIQUES

a) *Chaînes huileuses.* — Si dans l'une des branches d'un tube en U on introduit de l'eau acidulée par HCl, dans l'autre de l'huile



qui a été préalablement agitée avec le même acide, on peut mettre en évidence une D. P. entre les deux phases. On admet que cette D. P. a pour origine le fait que l'un des ions de HCl est, plus que l'autre, soluble dans la phase huileuse. En raison de cette différence de solubilité, il s'établirait, à l'interphase, une double couche de Helmholtz.

Ces chaînes huileuses peuvent être constituées de diverses manières. En voici quelques exemples :

- |                    |  |                                       |
|--------------------|--|---------------------------------------|
| 1. — KCl (m/10)    | <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px; margin: 0 5px;"> lécithine<br/>+<br/>m. crésol </div> </div> | + (0,042 v., LOEB J. et BEUTNER, R.)  |
| 2. — KCl (m/250)   | <div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px; margin: 0 5px;"> lécithine<br/>+<br/>m. crésol </div> </div> | + (0,118 v., LOEB, J. et BEUTNER, R.) |
| 3. + NaCl   phénol | KCl —  | (0,012 v., BEUTNER, A.)               |
| 4. + NaCl   phénol | Na <sup>2</sup> SO <sup>4</sup> —  | (0,035 v., BEUTNER, R.)               |



5. + NaCl | o-toluidine | NaI — (0,106 v., BEUTNER, R.)

6. + NaCl |  $\begin{array}{c} \text{nitrobenzol} \\ + \\ \text{Ac.pierique} \end{array}$  |  $\begin{array}{c} \text{nitrobenzol} \\ \text{pur} \end{array}$  | NaCl — (0,100 v., CREMER.)

L'étude approfondie de ces différents systèmes a conduit aux résultats suivants :

1. — La D. P. qui existe entre une solution d'électrolytes et une phase huileuse dépend de la concentration de l'électrolyte (comparer les exemples 1 et 2 ci-dessus.)

2. — Si deux solutions d'électrolytes de nature et de concentration identiques sont séparées par une phase huileuse, il n'y a pas de D. P. aux deux extrémités de la chaîne.

3. — Si deux solutions d'électrolytes différents sont séparées par une phase huileuse, il existe une D. P. aux deux extrémités de la chaîne (voir les exemples 3, 4 et 5 ci-dessus). Cette D. P. dépend de la concentration des deux électrolytes et de la nature des ions qui les constituent.

On observe que les cations surtout sont influents dans le cas où on utilise les huiles acides ; les anions, au contraire, dans le cas des huiles basiques.

En classant les anions, en commençant par ceux dont l'influence « négativante » est la plus prononcée, on obtient :

— Sulfate, propionate, butyrate, valérianate, chlorure, bromure, nitrate, iodure, sulfocyanate, salicylate + (BEUTNER A. [5], MATSUO [47]) ;

et, pour les cations :

— K, Na, Ba, Ca, Mg + (BEUTNER).

Vis-à-vis des huiles acides (aldéhyde benzoïque, guajacol) les ions alcalins agissent selon leur poids atomique :

— Cs, Rb, K, Na, Li + (MATSUO) ;

Vis-à-vis des huiles basiques (o-toluidine, aniline) ils agissent de manière inverse :

— Li, Na, K, Rb, Cs + (MATSUO).

b) *Chaînes albumineuses*. — Elles ont été étudiées surtout par HOBER [31] et ses élèves : MATSUO [47], VORSCHUTZ [80], NATANSEN [58] et par MOND [52]. Ces auteurs ont expérimentalement déterminé les D. P. qui existent entre les membranes arti-



ficielles de gélatine, de caséine, d'euglobuline, etc... et des solutions aqueuses diverses. Ils ont déterminé que :

1. — Si deux solutions d'électrolytes de nature et de concentration identiques sont séparées par des substances albumineuses, il n'y a pas de D. P. aux deux extrémités de la chaîne.

2. — Si la gélatine est à un  $p.H$  supérieur à 4,7 ( $= p. i.$ ), les solutions d'électrolytes sont d'autant moins positives qu'elles sont moins concentrées ; si le  $p.H.$  est  $< p. i.$ , c'est l'inverse.

3. — Si deux solutions d'électrolytes différents, mais de même concentration moléculaire, sont séparées par de la gélatine, il existe, entre les deux extrémités de la chaîne, une D. P. qui dépend de la nature des ions en cause.

Au-dessus du  $p.i.$  de la gélatine, ce sont surtout les cations qui agissent ; en dessous, les anions.

Au-dessus du  $p.i.$  les cations se sérient comme suit :

— Cs, Rb, K, Na, Li + ;

En dessous, la série s'inverse ; de sorte que la gélatine au  $pH > p. i.$  se comporte comme une huile acide et réciproquement.

Les anions se sérient comme suit :

— Sulfate, chlorure, sulfocyanure, salicylate +

4. — Les colorants acides et basiques provoquent des D. P. supérieures aux sels inorganiques.

#### COMPARAISON DES CHAINES DIPHASIQUES, HUILEUSES ET ALBUMINEUSES, AVEC LES TISSUS VIVANTS

Quelques auteurs (BIEDERMANN [6], HOBBER [31], BEUTNER [5], LOEB et BEUTNER [38], MATSUO [47], FUJITA [23] ont étudié les potentiels de chaînes dans lesquelles la phase non miscible à l'eau était constituée par un tissu vivant. En voici quelques exemples :

1. + NaCl | muscle | KCl — (0,030 v., HOBBER)
2. + NaCl | muscle | KI — (0,010 v., HOBBER)
3. —  $\frac{KCl}{m/10}$  | pomme |  $\frac{KCl}{m/50}$  + (0,028 v., BEUTNER)
4. —  $\frac{KCl}{m/5}$  | pomme |  $\frac{KCl}{m/50}$  + (0,035 v., BEUTNER).

L'étude d'exemples analogues à ceux ci-dessus a conduit aux résultats suivants :



1. — Plus les solutions d'électrolytes sont concentrées, moins elles sont positives par rapport aux tissus vivants (MATSUO [47] sur le foie de la grenouille et sur la pomme ; LOEB, J. et BEUTNER, R. [38] sur la pomme ; BEUTNER [5] sur la peau du doigt et sur la pomme).

2. — Les D. P. observées dépendent de la nature des ions en cause.

Les anions peuvent se sérier comme suit : <sup>1)</sup>

— Tartrate, sulfate, formiate, acétate, propionate, butyrate, valérianate, chlorure, sulfocyanure, iodure, salicylate + (série tirée de HÖBER et de MATSUO) ;

et les cations :

— K, Cs, Rb, Na, Li + (MATSUO)

— H, Rb, K, Na, Li, Ca, Ba, Mg, Al + (FUJITA) <sup>2)</sup>

3. — Les colorants acides et basiques produisent des D. P. plus élevées que les sels inorganiques (MATSUO).

Comme le montrent les résultats obtenus à la suite des recherches effectuées, d'une part, sur les chaînes diphasiques artificielles, d'autre part sur les tissus, il y a de sérieuses convergences. En comparant ces divers résultats, on constate en effet que la concentration de l'électrolyte modifie la D. P. des tissus et des chaînes diphasiques (huile et albumine), qu'il n'y a pas de D. P. si deux électrolytes identiques sont séparés par un tissu, de l'huile ou de la gélatine ; que les ions (surtout les cations) influencent spécifiquement les D. P. des tissus et des chaînes huileuses et albumineuses.

Un certain nombre d'auteurs voient dans ces convergences des raisons sérieuses d'admettre que les D. P. cellulaires sont des potentiels diphasiques qui résultent du fait que les membranes physiologiques sont constituées de phases non miscibles à l'eau, (ceci est en conformité avec ce que nous savons de ces pellicules protoplasmiques), immédiatement au contact des suc protoplasmiques et intercellulaires, qui sont des phases essentiellement

---

<sup>1)</sup> Pour FUJITA, A [23], les anions ne donnent pas de différences appréciables ce qui, pour cet auteur, constitue un argument en faveur de la perméabilité sélective des membranes physiologiques aux cations.

<sup>2)</sup> Pour LOEB et BEUTNER [38], le Li, Na, K, Mg, Ca et Ba agiraient de même en solution équimoléculaire.



aqueuses. Ces chercheurs sont toutefois partagés sur le fait de savoir si la membrane physiologique se comporte comme une phase huileuse ou albumineuse. Dans l'ensemble, les convergences signalées sont plutôt en faveur de la dernière hypothèse.

Si tentantes que puissent être les analogies entre les D. P. cellulaires et les potentiels diphasiques, l'hypothèse qu'on a cru pouvoir en tirer paraît insuffisante. On peut y opposer, en effet, les considérations suivantes :

1. — Les D. P. cellulaires sont généralement plus élevées que celles qui résulteraient simplement des potentiels diphasiques.

2. — Il est difficile d'expliquer la dépolarisation, souvent totale, qui accompagne l'activité des tissus, en invoquant des changements brusques dans la constitution des phases cellulaires ; les phénomènes de dépolarisation et les changements dans la perméabilité cellulaire qui les accompagnent (voir plus loin) indiquent plutôt que les D. P. cellulaires sont le résultat de processus dynamiques et non statiques.

3. La théorie des potentiels diphasiques établit que si deux solutions d'électrolytes, identiques de nature et de concentration, sont séparées par une phase non miscible à l'eau, il n'existe pas de D. P. aux deux extrémités de la chaîne. Or, OSTERHOUT, W.J.V.[65], opérant sur *Nitella*, a montré que si on applique à l'extérieur de la cellule, du suc identique au suc cellulaire (qu'on peut extraire de cellules voisines), on trouve une D. P. normale <sup>1)</sup>.

4. — La théorie des potentiels diphasiques n'apporte, pour l'instant, aucune lumière sur la perméabilité sélective des membranes et sur les modifications de cette perméabilité au cours de l'activité des tissus.

## 2. — LA THÉORIE DES POTENTIELS DE DIFFUSION

Si deux solutions, contenant le même électrolyte, mais à des concentrations différentes, sont mises librement en contact l'une avec l'autre, une partie de la substance dissoute de la solution la plus concentrée tend à passer dans la solution la moins concentrée. Si le corps dissous est constitué de 2 ions (*a* et *b*)

---

<sup>1)</sup> Ceci peut s'expliquer cependant si on admet, comme OSTERHOUT, que le protoplasme cellulaire de *Nitella* comporte au moins deux membranes dissemblables (voir la note p. 12).



dont les vitesses sont inégales dans le milieu considéré, celui des deux ions qui possède la vitesse la plus grande (*a* par exemple) à tendance à se déplacer plus vite que l'autre (*b*). Il ne peut cependant, en raison des forces électrostatiques toujours considérables (Arrhénius), s'éloigner bien loin de son congénère, qu'il entraîne en quelque sorte derrière lui. On peut donc considérer schématiquement, au cours de tels phénomènes, l'existence, à un moment donné, dans la solution, de deux plans parallèles entre eux, très rapprochés l'un de l'autre et perpendiculaires au sens de la diffusion de l'électrolyte. Le premier de ces plans correspond à une concentration plus élevée des ions *a*, les plus rapides ; le second des ions *b*, les moins rapides. En avant du premier plan et en arrière du second, il existe donc une D. P. dont le sens est déterminé par la position respective des ions. Cette D. P. peut être calculée par la formule de NERNST, dans le cas où deux ions seulement interviennent (comme dans l'exemple choisi). Alors

$$E = \frac{\frac{u}{\omega} - \frac{\nu}{\omega'}}{u + \nu} RT \log_e \frac{C_1}{C_2}$$

dans laquelle *u* et *ν* représentent respectivement les mobilités des ions rapides et lents ; *ω* et *ω'*, leurs valences ; *C*<sub>1</sub> et *C*<sub>2</sub> les concentrations des deux solutions en contact, la première étant la plus concentrée.

Pour la plupart des électrolytes, la différence de vitesse des ions dans l'eau est petite et la D. P. est minime. Elle devient appréciable si des ions H<sup>+</sup> ou OH<sup>-</sup> entrent en ligne de compte, parce que ce sont les ions les plus mobiles <sup>1)</sup>.

Trois cas peuvent se présenter :

1. Si rien ne s'oppose à la diffusion des électrolytes, les concentrations des deux solutions seront égales à un moment donné. On voit, par l'équation qui précède, que si

$$C_1 = C_2, \log_e \frac{C_1}{C_2} = 0 \text{ et } E = 0.$$

Une D. P. ne pourra donc exister que pour autant que les phénomènes de diffusion ne soient pas achevés.

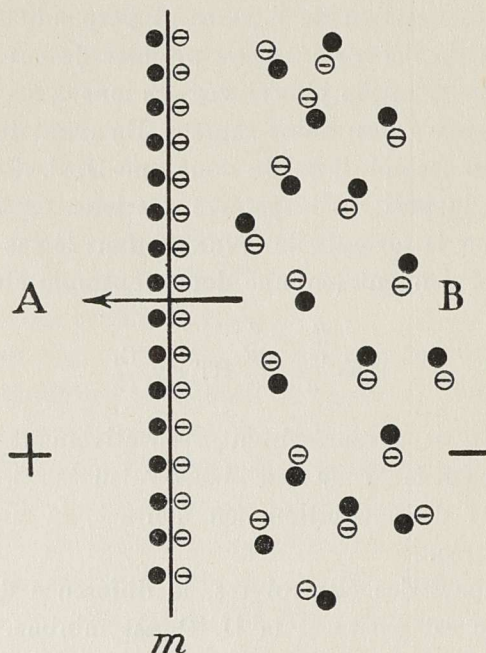
2. S'il existe un obstacle à la diffusion du corps dissous, par

<sup>1)</sup> H<sup>+</sup> a une conductibilité de 318, OH<sup>-</sup> de 174. Viennent ensuite Br<sup>-</sup> (66,7), I<sup>-</sup> (66,7), Cl<sup>-</sup> (65,9), K<sup>+</sup> (56,3) etc...



exemple une membrane très difficilement perméable aux 2 ions considérés, l'équilibre définitif ne pourra être atteint qu'après des temps très longs.

3. — Si la membrane est imperméable à l'un des deux ions, l'autre seul aura tendance à traverser. Il ne pourra pas s'éloigner bien loin, en raison des forces électrostatiques qui le retiennent à son congénère. Le résultat de ce conflit est un alignement pro-



gressif, tout le long de la membrane, d'anions d'une part, de cations de l'autre. Si l'épaisseur de la membrane était plus considérable que la distance maxima qui peut séparer les deux ions — ce qui est généralement le cas pour les membranes artificielles — la couche des ions qui peuvent traverser la membrane sera simplement engagée dans l'épaisseur même de la membrane. Il n'en existera pas moins, de part et d'autre de celle-ci, une D. P. qui va en augmentant et dont le pôle positif est situé du côté des cations (schéma 6).

La formule de NERNST

$$E = \frac{\frac{u}{\omega} - \frac{\nu}{\omega'}}{u + \nu} \cdot RT \log_e \frac{c_1}{c_2},$$



indique que la D. P. E sera surtout considérable si l'un des facteurs  $c_1$  ou  $c_2$  devient négligeable. Dans le cas d'une membrane qui serait seulement perméable à l'un des ions d'un électrolyte, le potentiel de diffusion atteindrait donc une valeur notable et d'autant plus considérable que la mobilité de l'ion est plus grande.

De telles membranes artificielles existent. MICHAELIS et FUJITA [50] ont démontré que des membranes de collodion desséchées pendant plusieurs jours à basse température, sont perméables seulement aux cations. MICHAELIS [48] a recherché si les D. P. constatées de part et d'autre de telles membranes séparant une solution  $m/10$  de KCl, et une solution contenant un autre chlorure à la même concentration  $m/10$ , correspondent bien à ce que l'on sait sur la mobilité des cations. MICHAELIS a trouvé les résultats suivants :

KCl	membrane de collodion sélectivement perméable aux cations.	HCl	— (0,093 v.)
		RbCl	— (0,008 v.)
		NH <sub>4</sub> Cl	— (0,006 v.)
		KCl	— (0,000 v.)
		NaCl	+ (0,048 v.)
		LiCl	+ (0,074 v.)
		KBr	— (0,002 v.)
		KI	— (0,000 v.)

Les résultats de ces mesures sont en conformité avec ce que l'on sait de la conductibilité électrique de ces cations.

Ils permettent de sérier les cations dans l'ordre :

— H, Rb, NH<sub>4</sub>, Na, Li +

MICHAELIS [48] émet l'hypothèse que les membranes de collodion, perméables aux cations seulement, sont chargées négativement. Cette manière de voir laisse supposer qu'en inversant la charge de la membrane, celle-ci deviendrait perméable aux anions et imperméable aux cations. C'est ce que MOND et HOFFMANN [55] ont observé. Des membranes de collodion, chargées positivement après traitement par la Rhodamine B, sont électivement perméables aux anions. Des mesures analogues à celles que fit MICHAELIS ont été effectuées par MOND et HOFFMANN qui ont utilisé divers sels de sodium :



NaCl	membrane	NaSCN	+ (0,060 v.)
	de	NaNO <sub>3</sub>	+ (0,051 v.)
	collodion	NaI	+ (0,033 v.)
	sélectivement	NaBr	+ (0,020 v.)
	perméable	NaCl	+ (0,000 v.)
	aux	Na-O-CH <sub>3</sub>	— (0,007 v.)
	cations	Na <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	— (0,038 v.)

Ces résultats permettent de sérier les anions dans l'ordre :

— Sulfate, acétate, bromure, iodure, nitrate, sulfocyanure +

Comme le montrent ces considérations, il peut résulter des D. P. importantes du contact d'une solution d'électrolyte et d'une membrane sélectivement perméable à l'un des ions de la solution.

Peut-on imaginer des phénomènes de ce genre dans les tissus vivants ? Le protoplasme cellulaire est un milieu relativement riche en ions, comme l'indiquent les mesures de conductibilité électrique ; reste à savoir si la membrane physiologique peut être considérée comme sélectivement perméable à certains d'entre eux. Cette opinion fut avancée par BERNSTEIN [4]. LOEB et BEUTNER [37] y apportèrent quelques preuves expérimentales, mais c'est surtout depuis les travaux de MICHAELIS et FUJITA [49], FUJITA [23], MOND [53], MOND et HOFFMANN [55]. ZAIN [84], que la notion de perméabilité sélective des membranes physiologiques paraît bien établie.

MICHAELIS et FUJITA observent que les pommes n'abandonnent du K dans les solutions où elles séjournent que si celles-ci contiennent un électrolyte dont le cation peut s'échanger avec le K (NaCl par exemple). Si les membranes cellulaires de la pomme étaient perméables à la fois aux anions et aux cations, des sels de K diffuseraient au dehors des cellules, même en l'absence de NaCl. Ces constatations sont donc en faveur d'une perméabilité sélective des membranes physiologiques aux cations.

FUJITA, expérimentant également sur la pomme, trouve que les D. P. cellulaires dépendent des cations de l'électrolyte qui constitue l'électrode. Les anions seraient sans effet appréciable.

MOND, R., confirme l'influence prépondérante des cations dans la genèse des D. P. dans l'intestin de la grenouille <sup>1)</sup>. Pour MOND

<sup>1)</sup> Pour HÖBER [31] et MATSUO [47], les anions ne sont pas sans effets sur les D. P. cellulaires.

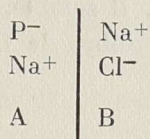


et HOFFMANN, la membrane des globules rouges serait perméable aux anions, imperméable aux cations et ces cellules se comporteraient donc différemment de la plupart des autres (cellules végétales, cellules musculaires). Mais MOND a montré que la perméabilité sélective des globules rouges aux anions, qui implique l'existence d'une membrane chargée positivement, n'existe que pour autant que le *p.H.* du milieu soit plus petit que 8. Au-dessus de cette valeur, les globules deviennent perméables aux cations. Ces constatations plaident en faveur de la nature protéinique de la membrane physiologique dont le *p.i.* des constituants serait dans le voisinage de 8 (globine = 8.1).

Les arguments en faveur de la perméabilité sélective des membranes sont donc sérieux et, de toutes les théories auxquelles on a recouru pour expliquer l'origine des D. P. cellulaires, c'est la théorie des potentiels de diffusion, permanents en raison de la présence d'une membrane sélectivement perméable, qui est, à juste titre, actuellement la plus en faveur <sup>1)</sup>.

### 3. — THÉORIE DES POTENTIELS DE DONNAN — NERNST.

Dans un récipient à deux compartiments A et B, séparés par une membrane qui est perméable aux ions et imperméable aux colloïdes, introduisons, dans le compartiment A, une suspension de protéinate de Na (PNa) et dans le compartiment B une solution de NaCl.



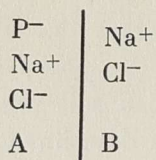
Au bout d'un certain temps, on constate qu'il existe du Na<sup>+</sup> et du

<sup>1)</sup> OSTERHOUT [64], par des mesures très précises sur les D. P. qui existent chez *Nitella* et *Valonia*, par rapport à des solutions de concentrations diverses de NaCl et de KCl, trouva des valeurs très concordantes entre les D. P. calculées d'après la formule des potentiels de diffusion et celles mesurées expérimentalement (à 3,5 % près). Par contre, en basant ses calculs sur les potentiels diphasiques, en utilisant l'équation  $E = RT \log_e \frac{C_1}{C_2}$  (de valeur douteuse dans ce cas), il trouva une moins bonne corrélation (différence 7 à 8 %).



$\text{Cl}^-$  dans les deux compartiments et que les proportions de  $\text{PNa}$  et de  $\text{NaCl}$  dans A, de  $\text{NaCl}$  dans B sont constantes

$$C_{\text{Na}_A^+} \cdot C_{\text{Cl}_A^-} = C_{\text{Na}_B^+} \cdot C_{\text{Cl}_B^-}$$



Or, en raison de l'existence de  $\text{PNa}$  dans le compartiment A,

$$C_{\text{Na}_A^+} > C_{\text{Na}_B^+}, \quad \text{donc} \quad C_{\text{Cl}_B^-} > C_{\text{Cl}_A^-}.$$

et le liquide du compartiment B possède une charge négative par rapport à celui du compartiment A. En raison des forces attractives entre deux ions de signes opposés, les ions négatifs en excès du compartiment B viennent s'aligner tout le long de la membrane, en face des ions positifs en excès du compartiment A. Il se constitue ainsi une double couche de HELMHOLTZ. Lorsque l'équilibre de DONNAN est établi, la D. P. existante est donnée par la loi :

$$E = \frac{RT}{nF} \log_e \frac{C_1}{C_2}.$$

Malheureusement, si on fait une application numérique de cette équation avec des grandeurs de l'ordre des grandeurs physiologiques, on trouve des D. P. plus faibles que celles qui existent en réalité dans les cellules. Il semble, qu'au point de vue de la polarisation cellulaire, l'équilibre de DONNAN soit de peu d'importance.

#### 4. — LA THÉORIE DES POTENTIELS D'OXYDO-RÉDUCTION

LUND, E. J. [41 à 45], ayant déterminé pour un certain nombre de tissus que les D. P. cellulaires sont proportionnelles aux coefficients d'oxydations cellulaires, croit pouvoir généraliser et déclare que la polarisation est due à des potentiels d'oxydo-réduction qui se développent à l'intérieur et à l'extérieur des cellules et dont les valeurs sont différentes.



La D. P. est donnée par la loi :

$$E = E_0 - \frac{RT}{nF} \log_e \frac{ox}{red}.$$

*red* étant la concentration de la substance oxydable (réducteur) et *ox*, la concentration de la substance oxydée (oxydant).

La f. é. m., à un moment donné, dépend de la vitesse de formation et de la vitesse d'élimination des substances *red* et *ox*. La constance de la valeur *E* à l'état de repos serait due à la fixité du quotient respiratoire. Cette loi ne représente donc pas un équilibre au sens strict du mot, mais un "*flux equilibrium*" constant. Le KCN diminue la D. P. cellulaire (cuticule de la grenouille) parce qu'il diminue les oxydations.

Cette hypothèse intéressante est actuellement à l'étude ; il serait prématuré de la discuter.

## 5. — LA THÉORIE DES DIPOLES

Cette théorie est basée sur le fait que des molécules non symétriques, situées dans la couche superficielle d'un liquide, sont soumises, par le manque de symétrie des conditions, à une orientation définie. Les molécules qui constituent les membranes physiologiques (protéines, lipoides) sont asymétriques, chimiquement et électriquement. On peut y considérer en effet des groupements hydrocarboné et acide dans le cas des acides gras ; aminé et acide dans le cas des protéines. Ces molécules ont donc deux pôles. Leur orientation à la surface d'un liquide aqueux sera telle que le pôle qui se mouille le plus facilement plonge dans l'eau, tandis que l'autre est dressé à la surface. Dans le cas des acides gras par exemple, le groupement acide, hydrophile, sera interne par rapport à la surface du liquide ; le groupement hydrocarboné externe. Le groupement acide plongeant dans l'eau s'ionise, perd des ions  $H^+$ , et acquiert par ce fait une charge négative ; le groupement hydrocarboné se charge positivement. La pellicule de substance grasse à la surface du liquide aqueux aura donc une charge positive externe et une charge négative interne, c'est-à-dire qu'elle est polarisée dans le même sens que la membrane physiologique. Cette notion due à HARDY (1913), LANGMUIR (1916) et HARKINS (1917), est trop récente encore pour que



nous puissions en mesurer l'importance dans les phénomènes cellulaires ; elle retient actuellement bon nombre de physico-chimistes. (Voir article de ADAM, N. K., [3]). Il est probable qu'elle présente un intérêt considérable dans la question qui nous occupe. Les propriétés dipôles sont si générales pour les pellicules de surface non miscibles aux liquides sous-jacents qu'on peut, *a priori*, considérer l'existence de phénomènes de ce genre aux limites protoplasmiques. Cette propriété, qui serait commune à toutes les membranes physiologiques, permettrait de se figurer la constance des D. P. cellulaires (+ 0,03  $\nu$ ), très peu variables d'une cellule à l'autre, malgré les différences quantitatives importantes qui existent dans la distribution des sels ionisables du protoplasme. On ne voit pas encore cependant, à la lumière de cette théorie, quelles sont les raisons pour lesquelles la polarisation cellulaire est liée à la perméabilité des membranes physiologiques (voir p. 27).

### Les modifications qui surviennent dans les D. P. au cours des activités cellulaires

#### A. Courants d'action, définition, propagation.

1. — Supposons deux électrodes impolarisables, A et B, posées sur un organe quelconque (muscle, glande, nerf, cellule

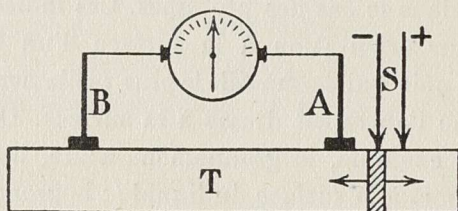


FIG. 3. — T, tissu ; B et A, électrodes qui se rendent au galvanomètre ; S, électrodes d'excitation.

vé étale). Nous savons que si le tissu est intact, on n'observe pas de D. P. Si on apporte dans le voisinage de l'électrode A par exemple, un stimulus suffisamment intense (choc, piqure, traumatisme, acide, courant électrique) on observe brusquement une D. P., l'électrode A devenant négative par rapport à l'autre.



Cette D. P. s'annule bientôt pour réapparaître aussitôt, mais cette fois c'est l'électrode B qui apparaît négative par rapport à l'électrode A. Cette seconde D. P. disparaît à son tour et si on n'applique pas un nouveau stimulus, les deux électrodes restent isopotentielles.

Comme ces manifestations électriques sont généralement accompagnées de phénomènes mécaniques (contraction, sécrétion) on appelle de telles perturbations : *courants d'action*. Le courant d'action que nous venons d'étudier est un courant *diphasique* puisqu'il comporte deux variations électriques séparées par une période de courant nul.

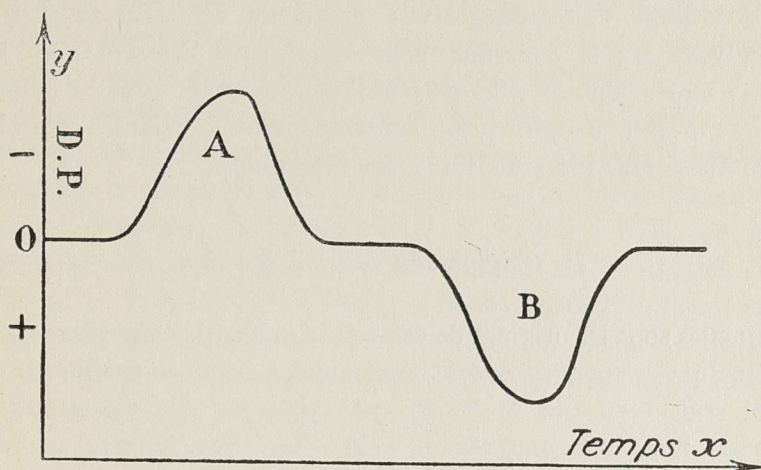


FIG. 4. — Courant d'action diphasique.

2. — Si nous tuons une région déterminée de l'organe étudié, par brûlure ou par application de chloroforme, et que nous posions l'électrode B sur cette région : en répétant identiquement la même expérience que celle décrite sous le n° 1, on observe cette fois la production de la première phase seulement du courant d'action. La variation électrique est donc constituée d'une onde *monophasique*.

3. — Si les deux territoires où sont posées les électrodes ont été tués tous deux, aucun stimulus n'est capable de provoquer une D. P. mesurable entre les deux électrodes.

4. — En répétant l'expérience décrite en 1, mais en variant les distances respectives des électrodes, on observe que la période isopotentielle qui sépare les deux phases successives du courant



d'action est d'autant plus longue que la distance entre les électrodes est plus grande.

Si on compare ces différentes expériences entre elles, et si on tient compte du fait qu'à la suite d'un stimulus suffisant, un organe entre en activité tout d'abord au point excité et que les processus d'excitation se transmettent de cellule en cellule tout le long du tissu, pour se terminer à l'extrémité opposée, on arrive à constater que : l'activité cellulaire se traduit *par une électronégativité passagère qui se propage de proche en proche*.

Dans le courant d'action classique représenté fig. 4, la première onde traduit l'électronégativité passagère du tissu situé sous l'électrode A ; la deuxième celle située sous l'électrode B. Les tissus morts n'étant plus activables ne donnent plus ce phénomène : de là la simplification constatée dans le courant d'action d'un tissu mortifié sous l'une des électrodes.

#### B. Origines du courant d'action

Quelles sont les origines de cette électronégativité passagère ?

Quelques expériences vont nous aider à situer le problème.

Si nous mesurons la D. P. qui existe entre deux électrodes posées, l'une sur une région tuée d'un tissu, l'autre sur une région saine et au repos, nous trouvons une D. P., la région saine étant positive par rapport à la région mortifiée. C'est un courant de démarcation, qui nous fournit une mesure du degré de polarisation du tissu.

Si l'organe, au repos jusque là, entre en activité, l'onde électro-négative qui le traverse a pour effet, là où elle passe, de réduire le potentiel de telle manière qu'à ce moment les deux électrodes sont à peu près au même potentiel. Le potentiel du tissu mort étant nul, il en résulte que l'onde électro-négative est en réalité un courant de *dépolarisation cellulaire*. Il en existe d'autres preuves : les substances qui diminuent le degré de polarisation cellulaire réduisent aussi l'amplitude des courants d'action (influence des anesthésiques, HÖBER) ; la fatigue, qui réduit l'amplitude du courant d'action, diminue aussi celle du courant de démarcation (LEVIN [36] et FURUSAWA [25] sur les nerfs de Crustacés).



*Un courant d'action résulte donc de la dépolarisation plus ou moins complète <sup>1)</sup>, et d'ailleurs passagère, de la cellule.*

Cette constatation implique comme corollaire que *tout ce qui dépolarise temporairement la cellule est capable de l'exciter*. C'est bien ce qu'on observe en effet :

1. Lorsqu'un tissu est traversé par un courant électrique continu, d'intensité et de durée suffisantes, il produit, à la fermeture du courant, une excitation qui prend son origine à la cathode c'est-à-dire là où la dépolarisation survient en premier lieu.

2. — Si la continuité d'une membrane cellulaire physiologique se trouve interrompue, par une blessure ou un traumatisme quelconque, la polarisation de cette cellule se trouve évidemment altérée et on observe que cette blessure est le point de départ d'une excitation qui se propage dans tout le tissu.

3. Une application de KCl agit généralement comme excitant cellulaire. De nombreux auteurs ont prouvé que son action est dépolarisante (négativante). Le chloroforme, à faible concentration agit de même. OSTERHOUT W. J. V. et HILL, S. E. [68] ont montré qu'une application de KCl à 0,05 m. ou de chloroforme en un point de la surface d'une grande cellule de *Nitella* est susceptible de provoquer une série d'excitations, qui se suivent régulièrement et se propagent dans le reste de la cellule. L'auteur en a enregistré les courants d'action.

### *C. Quelles sont les perturbations ioniques qui sont la cause de la dépolarisation cellulaire ?*

L'étude de cette question sera facilitée par l'examen des diverses théories de l'excitabilité, dont nous résumons, ci-dessous, les données essentielles.

NERNST [60], frappé par le fait que les courants de haute fréquence peuvent, sans autre dommage qu'une élévation de température, traverser les tissus vivants, a été amené à élaborer l'hypothèse suivante. Le courant électrique, agissant sur un tissu

---

<sup>1)</sup> En fait, la région active d'un tissu n'est pas toujours rigoureusement isopotentielle par rapport au tissu mort, c'est pourquoi il n'est pas certain qu'au cours de l'excitation d'un tissu, sa dépolarisation soit chaque fois totale (OSTERHOUT, W. J. V., [65]).



organisé — qui peut être assimilé à un conducteur électrolytique — ne peut y produire que des déplacements d'ions. Ces déplacements amènent des changements de concentration de certains sels de part et d'autre des membranes, imperméables aux sels considérés. D'autre part, quand un courant d'une certaine densité amène ou écarte de ces membranes une certaine quantité de sel, des phénomènes de diffusion tendent à provoquer un retour de ce sel à son état et à sa place initiale. Il y a ainsi, dans un tissu, sous l'influence d'un courant électrique, un conflit entre les effets du courant et la diffusion. Une excitation naîtra dans tous les cas où la différence entre ces deux systèmes antagonistes atteint une certaine valeur, c'est-à-dire lorsque la concentration des sels aura atteint ou dépassera une valeur positive  $A$ , telle que :

$$A = C - C_0.$$

( $C$  = concentration réalisée ;  $C_0$  = concentration des sels avant le passage du courant).

Lorsque la fréquence d'un courant alternatif atteint une valeur telle que les ions, en raison de leur inertie, ne parviennent plus à suivre les sollicitations alternatives du courant, les sels ne peuvent plus s'accumuler à des concentrations suffisantes et le seuil d'excitabilité ne peut pas être atteint. NERNST arrivait ainsi à considérer pour un tissu vivant, que l'intensité la plus faible ( $i$ ) (seuil), capable d'exciter l'organe, est liée à la fréquence ( $\nu$ ) du courant par la relation :

$$\frac{i}{\sqrt{\nu}} = \text{constante.}$$

(Cette loi s'est vérifiée pour une certaine gamme de fréquences, [300 à 1000 par seconde] en dessous et au-dessus de laquelle le seuil est toujours plus élevé).

Le seuil d'intensité le plus faible, capable de produire un stimulus, serait ainsi lié au temps par la relation :

$$i \cdot \sqrt{t} = \text{constante.}$$

Il y a, à cette loi, de nombreuses objections. Par exemple, si  $t$  croît indéfiniment, on voit que  $i$  tend vers 0, ce qui est contraire au fait bien connu que quel que soit le temps de passage d'un courant dans un tissu vivant, il y a une intensité au-dessous de



laquelle le courant est inefficace. En outre, cette loi ne tient pas compte de cet autre fait d'observation générale, qu'un courant constant, efficace s'il est brusquement établi, ne l'est plus s'il est progressivement amené. NERNST le reconnaît et croit pouvoir attribuer ce dernier fait à l'existence, dans les tissus, de phénomènes « *d'accommodation* » qui n'auraient pas le temps d'intervenir si le courant est brusquement établi.

Pour HILL, A. V. [30] les membranes cellulaires en cause sont tout à fait *impermeables*, non seulement aux sels, mais aux *ions* et les phénomènes d'excitation sont dus, non à des accumulations de sels, comme le croit NERNST, mais à des accumulations d'ions que tendent à contrecarrer les phénomènes de diffusion. Procédant à une étude mathématique de la question, HILL arrive à une loi qui, pour être plus complète que celle de NERNST, ne paraît donner satisfaction que grâce au fait qu'elle comporte trois paramètres arbitraires <sup>1)</sup>. D'ailleurs, pas plus que celle de NERNST, elle ne rend compte des phénomènes relatifs aux courants progressifs.

Pour LAPICQUE, L. [34], la membrane physiologique, au repos, serait assez peu perméable aux ions. Au moment d'une excitation électrique, les anions s'éloigneraient de la cathode qui amène le courant d'excitation et traverseraient, en partie, la membrane physiologique, de dehors en dedans. Les anions qui n'ont pas traversé s'accumuleraient à la face externe de la membrane. Cette concentration d'ions négatifs, appellerait, en face d'elle — c'est-à-dire du côté interne de la membrane — une accumulation de charges positives. L'excitation dépendrait du rapport des concentrations en ions de part et d'autre de la membrane, rapport qui sera d'autant plus élevé que le courant d'excitation sera plus brusquement établi. En d'autres mots, pour atteindre le seuil d'excitabilité, il faut apporter au tissu un courant qui ait une valeur suffisante pour vaincre à la fois la diffusion des ions (décrément), le travail de repolarisation cellulaire et un phénomène

---

<sup>1)</sup> Cette loi est

$$i = \frac{\lambda}{1 - \mu\theta}.$$

dans laquelle  $\lambda$ ,  $\mu$ ,  $\theta$  sont des constantes hypothétiques qui tiennent compte, de manière complexe, de la distance entre les membranes en cause, de la constante de diffusion des ions, de leur différence de concentration, etc...



antagoniste de l'excitation qui se produit sous l'action même du courant excitant et s'oppose à ce que l'excitation soit réalisée.

LAPICQUE, L., par des considérations basées sur l'énergie dépensée pour une excitation, est arrivé à une loi d'excitation <sup>1)</sup> qui rend compte de la plupart des phénomènes observés et qui ne comprend qu'un seul paramètre arbitraire dont la valeur dépend du tissu envisagé.

D'autres chercheurs ont étudié également des théories de l'excitabilité (LASSALLE, LILLIE, EBBECKE, OZORIO DE ALMEIDA), mais sans apporter de lumière nouvelle sur les phénomènes intimes de la dépolarisation cellulaire.

En résumé, les diverses théories de l'excitabilité se ramènent, au point de vue de la répartition de sels ou d'ions au niveau de la membrane physiologique, à trois essentielles :

1. — Les cellules comportent des membranes perméables aux ions, mais imperméables aux sels. L'excitation résulte d'une accumulation de sels au voisinage de ces membranes (NERNST).

2. — Les membranes cellulaires sont imperméables aux ions, L'excitation résulte d'une accumulation d'ions au voisinage de ces membranes (HILL).

3. — Les membranes physiologiques sont plus ou moins perméables aux ions. Au stade d'excitation, il y aurait une accumulation d'ions au voisinage de ces membranes. L'excitation sera possible si la vitesse avec laquelle s'effectue cette concentration est plus grande que la vitesse de transit des ions à travers la membrane.

Si nous recherchons, parmi les théories ci-dessus, celle qui cadre le mieux avec les deux faits que nous avons précédemment établis, à savoir :

1. — Que l'excitation cellulaire est accompagnée d'un courant d'action qui est un phénomène de dépolarisation plus ou moins complète de la membrane physiologique ;

---

<sup>1)</sup> Cette loi est:

$$i = a \frac{\sqrt{t + \theta} + \sqrt{(t - \theta)^2 + 0,16\theta^2}}{2t}$$

dans laquelle :  $a$ , seuil d'intensité ;  $t$ , temps de passage du courant, (ces deux valeurs sont directement mesurables) ;  $\theta$ , constante de temps qui vaut 3,8 fois la chronaxie du tissu.



2. — Que la polarisation de cette membrane est vraisemblablement due à des phénomènes de diffusion d'ions, dont certains ne peuvent pas ou peuvent difficilement traverser la membrane : on voit tout de suite que seule la théorie de LAPICQUE est compatible avec ces données, puisque seule elle admet une perméabilité *relative* des membranes aux ions.

Si, au cours des processus d'excitation, des modifications surviennent dans la vitesse de transit de certains ions à travers la membrane physiologique, il doit survenir corrélativement des modifications dans la perméabilité cellulaire ou dans la conductibilité électrique des membranes physiologiques. C'est ce qui est généralement admis. A l'heure actuelle, on a pu établir expérimentalement qu'il existe des relations entre l'irritation et la perméabilité cellulaires.

Chez les végétaux (EBBECKE et HECHT, 1923), les courants électriques de basse fréquence diminuent la résistance ohmique des tissus.

Des Spirogyres soumises à des chocs électriques, deviennent perméables à des colorants (fuchsine acide) qui ne pénétraient pas auparavant (HOBER et BANUS, 1923).

Après application de chocs mécaniques violents sur un point d'une algue (*Griffithsia*), OSTERHOUT, W. J. W. a observé que les chromatophores de tout le thalle abandonnent leur pigment dans le protoplasme, progressivement, au fur et à mesure que cette excitation mécanique se propage dans le végétal.

KCl pénètre mal dans les cellules de *Nitella* placées à l'obscurité ; il y rentre beaucoup mieux lorsque le thalle est exposé à la lumière du jour (HOAGLAND et DAVIS, 1923).

BROOKS, N. M. <sup>1)</sup> [14] a déterminé que l'augmentation de la perméabilité des cellules végétales est inversement proportionnelle à la longueur d'onde.

LILLIE, A. a montré que les solvants des lipoides, les stimuli électriques, mécaniques et chimiques provoquent, chez les larves (*Trochosphaeres*) d'*Arénicola* une diffusion du pigment hors des tissus.

---

<sup>1)</sup> Au sujet des modifications de la perméabilité cellulaire chez les Végétaux en fonction de l'éclairage, voir aussi les travaux de RUHLAND, W., [72], TCHAHOTINE, S., [79], BRAUNER, L., [12].



Le muscle, soumis à l'action de courants alternatifs, présente une augmentation de la perméabilité au moment de sa contraction (MAC CLENDON, J., [45*b*]). RAPPORT, D. et RAY, G. B. [71] observèrent également une augmentation de la perméabilité cellulaire pendant les systoles cardiaques. Mais la relation exacte entre l'irritation et la perméabilité des myones est encore discutée (ACHELIS, I. [2] ; MOND, R. et NETTER, H. [56]) et est peut-être beaucoup plus compliquée qu'elle ne paraît à première vue.

Pour EMBDEN et son école [22 *c*], il faut considérer deux augmentations de la perméabilité du muscle (sarcoplasme ?) au cours de la contraction : la 1<sup>re</sup>, due à l'excitation elle-même (localisée à la cathode dans les cas d'excitations par courants électriques, GULACSY V. [26 *c*], SCHEMINSKY, F. [72 *b*]) ; la 2<sup>e</sup>, due à la formation d'acide lactique <sup>1)</sup>. Au cours de ces phénomènes, de l'acide phosphorique est libéré au dehors des myones.

Des expériences nombreuses que j'ai entreprises à ce sujet, (enregistrement photographique des modifications qui surviennent dans la résistance membranaire au cours de la contraction simple et tétanique) seront publiées prochainement (DUBUISSON, M. [22 *c*]). Elles indiquent nettement une augmentation de la perméabilité du muscle ( $\pm 10\%$  si la contraction est maximale), aux ions, pendant la contraction.

Les substances qui diminuent la chronaxie du muscle augmentent son aptitude à l'imbibition et augmentent, par conséquent, la perméabilité du tissu (LAPICQUE, L.).

BRONK, D. W. et GESELL, R. [13] ont trouvé une augmentation de la conductibilité électrique des glandes salivaires pendant la sécrétion provoquée. PESERICO [68 *b*] et VAN HARREVELD [79 *b*] ont confirmé ces résultats.

GILDEMEISTER, M. [26*b*] a fait des constatations dans le même sens sur la peau de la Grenouille.

BLINKS, L. R. [10, 11] a, dans ce domaine, réalisé une expérience fort suggestive. Par l'intermédiaire de deux électrodes, l'une plongeant dans le suc cellulaire d'une grande cellule de *Nitella*, l'autre posée au dehors, au contact de la membrane cellulosique, l'auteur fait passer, au travers du protoplasme et de la

---

<sup>1)</sup> L'ion lactique augmente effectivement la perméabilité cellulaire (QUENSEL [70 *b*]).



membrane physiologique, un courant continu, de l'intérieur vers l'extérieur de la préparation (courant dépolarisant). En mesurant simultanément la résistance de la cellule (cette résistance élevée est surtout due à la présence de la membrane physiologique, voir p. 12), BLINKS trouve une valeur d'autant plus faible que la D. P. appliquée est plus élevée. Au moment où le courant dépolarisant atteint un certain seuil ( $+ 0,015$  v.), il se produit brusquement un courant d'action et, simultanément, une chute très sérieuse de la résistance membranaire, indiquant ainsi un passage important d'ions à travers la membrane. Cette expérience indique que l'apparition d'un courant d'action, chez *Nitella*, est précédée d'une augmentation de la perméabilité cellulaire.

Si cette notion que l'excitation est précédée d'une augmentation de la perméabilité de la membrane physiologique est générale, on peut prévoir que *tout ce qui est susceptible d'augmenter la perméabilité cellulaire est capable d'exciter la cellule et de la dépolariser*. Nous trouvons deux preuves de cette affirmation, l'une dans des expériences d'OSTERHOUT, W. J. V. et HILL, S. E. [68]; l'autre, dans les travaux de NATTAN-LARRIER, M. [59]. [OSTERHOUT, W. J. V. et HILL, S. E., par application de chloroforme ou de KCl (qui augmentent la perméabilité cellulaire) sur une cellule de *Nitella* ont réussi à produire des excitations rythmiques dans la cellule (voir p. 35). NATTAN-LARRIER, M., travaillant sous la direction de LAPICQUE, L. et M., a prouvé que les substances qui augmentent l'imbibition diminuent la chronaxie (au pH de 4.7, l'imbibition est minima, la chronaxie maxima pour le muscle).

Avons-nous des indices expérimentaux pour attribuer à certains ions plutôt qu'à d'autres, un rôle essentiel dans les phénomènes de dépolarisations membranaires ? Le fait bien établi que la membrane physiologique est toujours chargée positivement par rapport au contenu cellulaire et les expériences de BLINKS, en vertu desquelles seul un courant continu qui traverse la membrane physiologique *du dedans au dehors* est capable d'augmenter la perméabilité cellulaire, de dépolariser la cellule et d'introduire un phénomène d'excitation, aussi bien que l'observation courante qu'un stimulus naît toujours à la cathode, au moment de la fermeture d'un courant continu, laissent prévoir que ce passage d'ions est dû surtout ou bien à la pénétration d'anions dans la cellule ou à la sortie de cations.



Nous avons montré antérieurement que la plupart des cellules sont relativement peu perméables aux anions et, au contraire, perméables aux cations (sauf certaines cellules comme les globules rouges). Ces faits ne sont établis que pour des cellules au repos et nous n'avons pas de renseignements sur la perméabilité sélective des membranes physiologiques pendant l'excitation. Le comportement des pellicules protoplasmiques peut différer en effet, puisqu'il paraît admis (voir p. 29) que la sélectivité des membranes physiologiques peut se modifier, par exemple si le *pH* de ses constituants protéïniques descend ou monte au-dessus du *p.i.* de ces substances. Si la membrane se comportait au point de vue de sa perméabilité pendant l'excitation comme pendant le repos, nous devrions admettre, pour la plupart des cellules, que l'augmentation de la perméabilité membranaire soit le résultat de la sortie des cations. C'est ce point de vue que défend OSTERHOUT, W. J. V. [70]. Pour cet auteur, l'augmentation de la perméabilité cellulaire est due à un passage de  $K^+$  du protoplasme, à travers la membrane physiologique, vers l'extérieur de la cellule. Lorsque la période d'excitation est achevée les  $K^+$  retourneraient à leur point de départ, soit par diffusion, soit à la faveur du courant de polarisation qui se reforme. Entre le moment où le  $K$  quitte le suc cellulaire de la cellule végétale et le moment où il y revient, il existerait une période réfractaire aux excitations. Si le retour à l'équilibre de repos s'effectue incomplètement, il y aurait du  $K$  en excès dans les environs immédiats de la membrane physiologique, ce qui se traduirait par des phénomènes de fatigue. Cette manière de voir se trouve indirectement confirmée par une observation de MAC DONALD [46]. Ce chercheur qui a étudié la distribution du  $K$  dans différents tissus, par des méthodes chimiques <sup>1)</sup>, a remarqué une accumulation de ce métal dans les membranes de nerfs blessés et aux endroits blessés seulement. Cette observation est d'importance pour la question qui nous occupe puisque une blessure agit de manière analogue à un stimulus électrique ou chimique (voir p. 35) en provoquant une onde d'excitation qui se traduit par un courant d'action. Des expé-

---

<sup>1)</sup> Le réactif utilisé par cet auteur est le Cobalt-Nitrite de Sodium acétique qui produit, en présence de sels de  $K$ , un précipité formé de petits cristaux jaune-orangés de Cobalt-Nitrite de  $K$ , insolubles dans l'eau froide.



riences systématiques encore inédites, de BUREAU, qui se poursuivent actuellement dans nos laboratoires, sur diverses cellules végétales, montrent que tous les agents d'excitation (température, courant électrique, poisons à faibles doses, acides, bases, anesthésiques) provoquent une sortie, d'ailleurs réversible pour un excitant à doses physiologiques, d'ions  $K^+$ , au dehors des cellules.









## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

2. ACHELIS, I. D., *Pflüger's Archiv.*, 1932, CCXXX, 412.
3. ADAM, N. K., *Kolloid. Zeitschr.*, 1932, LXI.
4. BERNSTEIN, J., *Biochem. Zeitschr.*, 1913, L, 393.
5. BEUTNER, R., *Biochem. Zeitschr.*, 1912, XLVII, 73.
6. BIEDERMANN, W., *Sitzber. d. Wien Akad.*, 1880, LXXXI, 74.
7. BLINKS, L. R., *Science*, 1928, LXVIII, 235.
8. BLINKS, L. R., *Journ. gen. physiol.*, 1929-30, XIII, 361.
9. BLINKS, L. R., *Journ. gen. physiol.*, 1929-30, XIII, 495.
10. BLINKS, L. R., *Journ. gen. physiol.*, 1929-30, XIII, 793.
11. BLINKS, L. R., *Journ. gen. physiol.*, 1930-31, XIV, 139.
12. BRAUNER, L., *Ztschr. Bot.*, 1924, XVI, 113.
13. BRONK, D. W. et GESELL, R., *Am. journ. physiol.*, 1926, LXXVII, 570.
14. BROOKS, M. M., *Amer. journ. physiol.*, 1926, LXXVI, 190.
15. BROOKS, S. C. et GELFAN, S., *Protoplasma*, 1928, V, 86.
16. CHAMBERS, R., *Proc. soc. exp. Biol. a. Med.*, 1919, XVII, 41.
17. CHAMBERS, R., *Proc. soc. exp. Biol. a. Med.*, XVII, 14.
18. CHAMBERS, R., *Proc. soc. exp. Biol. a. Med.*, 1922, XX, 72.
19. CHAMBERS, R., *Journ. gen. physiol.*, 1922-23, V, 189.
20. CHAMBERS, R., *Journ. gen. physiol.*, 1926, VIII, 369.
21. CHAMBERS, R., *Journ. gen. physiol.*, 1927, X, 739.
22. COLLANDER, R. et BÄRLUND, H., *Soc. sci. Fennica comm. biol.*, 1926, II.
- 22b. DUBUISSON (M.), *Arch. intern. Physiol.*, 1933 (sous presse).
- 22c. EMBDEN (G.), *Tagung. d. dtsh. physiol. ges. Hamburg*, 1920 et Tübingen, 1924 (voir aussi EMBDEN et ADLER, *Hoppe-Seylers Zeitschr.*, 1922, CXVIII, 1 ; EMBDEN et LANGE, *Klin. Wschr.*, 1924, 111, 1291 et LANGE (H.), *Hoppe-Seylers Zeitschr.*, 1922, CXX, 249.
23. FUJITA, A., *Biochem. Zeitschr.*, 1925, CLVIII, II.
24. FUJITA, A., *Biochem. Zeitschr.*, 1925, CLIX, 370.
25. FURUSAWA, *Journ. physiol.*, 1929, LXVII, 325.
26. GICKLHORN, J., et UMRATH, K., *Protoplasma*, 1928, IV, 228.
- 26b. GILDEMEISTER, M., *Pflüger's Archiv.*, 1912, CXLIX, 389.
- 26c. GULACSY (V.), *Pflüger's Archiv.*, 1929, CCXXIII, 407.
27. HANSTEEN-CRANNER, *Ber. d. deutsch. bot. ges.*, 1919, XXXVII, 380.
28. HARVEY, N., *Journ. exp. zool.*, 1911, X, 508.
29. HARVEY, N., *Amer. journ. physiol. chemie*, 1913, XXXI, 335.
30. HILL, A. V., *Journ. of physiol.*, 1910, XL, 190.
31. HÖBER, *Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1910, CXXXIV, 341.
32. JOST, L., *Sitzber. Heidelb. ak. d. Wiss.*, 1927, XIII.
33. KÜMMEL, K., *Planta*, 1929, IX, 564.



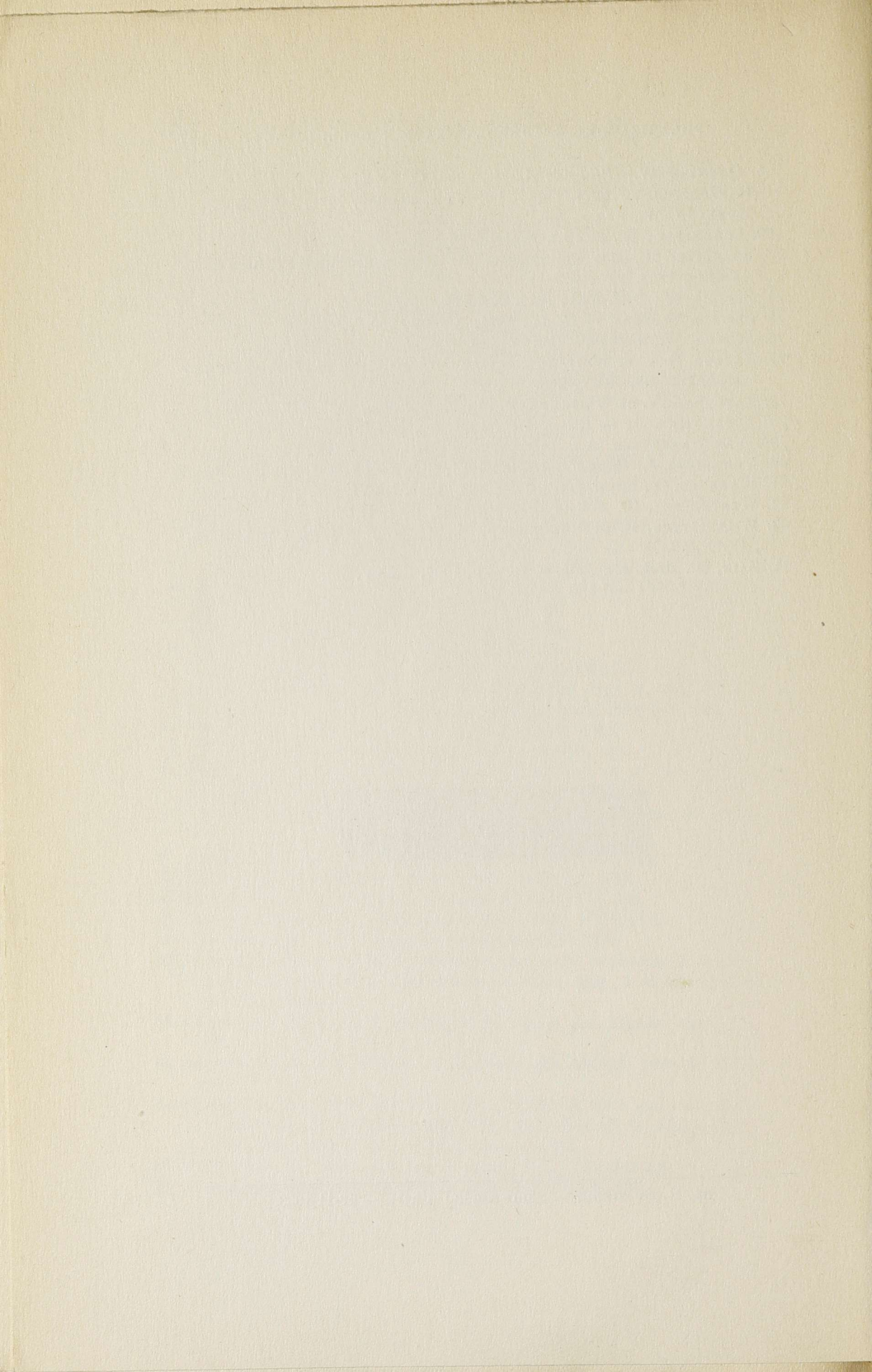
- 33b. LANGELAAN (J. W.), *Arch. Néerl. de Physiol.*, 1930, XV, 138.
34. LAPICQUE, L., *L'excitabilité en fonction du temps*, Les Presses Universitaires de France, Paris, 1926.
35. LAPICQUE, L. et M., *C. R. Soc. biol.*, 1914, LXXVII, 288.
36. LEVIN, *Journ. physiol.*, 1927, LXIII, 113.
37. LOEB, J. et BEUTNER, R., *Biochem. Zeitschr.*, 1912, XLI, 1.
38. LOEB, J. et BEUTNER, R., *Biochem. Zeitschr.*, 1912, XLIV, 303.
39. LOEB, J. et BEUTNER, R., *Biochem. Zeitschr.*, 1913, LI, 288.
40. LOEB, J. et BEUTNER, R., *Biochem. Zeitschr.*, 1912, LI, 300.
41. LUND, E. J., *Journ. exp. Zool.*, 1926, XLIV, 383.
42. LUND, E. J. et KENYON, W. A., *Journ. exp. Zool.*, 1927, XLVIII, 333.
43. LUND, E. J., *Journ. exp. Zool.*, 1928, LI, 265.
44. LUND, E. J., *Journ. exp. Zool.*, 1928, LI, 291.
45. LUND, E. J., *Journ. exp. Zool.*, 1928, LI, 327.
- 45b. MAC CLENDON (J. F.), *Amer. Journ. Physiol.*, 1912, XXIX, 302.
46. MAC DONALD, *Proc. roy. soc.*, 1900, LXVII, 310.
47. MATSUO, T., *Arch. ges. Physiol.*, 1923, CC, 132.
48. MICHAELIS, L., *Journ. gen. physiol.*, 1927, X, 575 et 685 et XII, 147.
49. MICHAELIS, L. et FUJITA, A., *Bioch. Zeitschr.*, 1925, CLVIII, 28.
50. MICHAELIS, L. et FUJITA, A., *Bioch. Zeitschr.*, 1926, CLXI, 47.
51. MICHAELIS, L. et PERLZWEIG, A. W., *Journ. gen. physiol.*, 1926-27, X, 575.
52. MOND, R., *Arch. ges. Physiol.*, 1924, CCIII, 247.
53. MOND, A., *Pflüger's Arch.*, 1927, CCXVII, 618.
54. MOND, A., *Pflüger's Archiv.*, 1928, CCXX, 194.
55. MOND, A. et HOFFMANN, *Pflüger's Archiv.*, 1928, CCXXIV, 702.
55. MOND, A. et HOFFMANN, *Pflüger's Archiv.*, 1928, CCXIX, 467.
56. MOND, R. et NETTER, H., *Arch. ges. Physiol.*, 1930, CCXXIV, 702.
57. MONNIER, A. M., *Congrès Intern. Electric.*, Paris, 1932.
58. NATANSEN, H., *Pflüger's Archiv.*, 1922, CXCVI, 637.
59. NATTAN-LARRIER, M., *Relation entre l'imbibition et la chronaxie du muscle strié*. Thèse de Paris, 1928.
60. NERNST, *Hachrichten K. ges. d. Wiss. zu Göttingen, math-phys. Kl.*, 1899, 104.
61. NEUBERG, Z. B. C., *Ztschr. angew. Chem.*, 1932, XLV, 539.
62. NIRENSTEIN, E., *Pflüger's Archiv.*, 1920, CLXXIX, 233.
63. OSTERHOUT, W. J. V., *Journ. gen. physiol.*, 1924, VII, 561.
64. OSTERHOUT, W. J. V., *Journ. gen. physiol.*, 1930, XIII, 715.
65. OSTERHOUT, W. J. V., *Biological reviews*, 1931, VI, 369.
66. OSTERHOUT, W. J. V., *Injury, recovery, and death, in relation to conductivity and permeability*. Monographs on exper. biol., J. B. Lippincott. Co. Philadelphia.
67. OSTERHOUT, W. J. V., et HARRIS, E. S., *Journ. gen. physiol.*, 1927, XI, 391.
68. OSTERHOUT, W. J. V. et HILL, S. E., *Journ. gen. physiol.*, 1929-30, XIII, 459.
- 68b. PESERICO (E.), *Arch. ital. biol.*, 1926, LXXVII, 88 ; *Atti della reale academia naz. dei Lincei*, 1926, III, 346 ; *Arch. di Sc. biolog.*, 1927, IX, 184 ; *Boll. d. Soc. di. biol. Sperm.* I, 257.
69. PHILIPPSON, M., *Bull. acad. roy. sc. belge.*, 1921, VII, 387-405.
70. POLLAK, H., *Proc. soc. exp. Biol. a. Med.*, 1927, XXV, 154.



- 70b. QUENSEL (W.), *Pflüger's Archiv*, 1932, CCXXX, 423.  
71. RAPPORT, D. et RAY, G. B., *Am. journ. physiol.*, 1927, LXXX, 126.  
72. RUHLAND, W., *Jahrb. Bot.*, 1911, L, 200.  
72b. SCHEMINSKY (F. et Fr.), *Pflüger's Archiv*, 1930, CCXXV, 145.  
73. SCHULTZE, M., *Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen*, Leipzig 1863.  
74. SEIFRIZ, W., *Biol. bull.*, 1918, XXXIV, 307.  
75. SEIFRIZ, W., *Ann. of Botan.*, 1921, XXXV, 269.  
76. STRAUB, W., *Verhandl. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte*, 1912.  
77. TAYLOR, C. V. et WHITAKER, D. M., *Carnegie instit. of Washington year book*, 1925-26, XXV, 248.  
78. TAYLOR, C. V. et WHITAKER, D. M., *Protoplasma*, 1927, III, I.  
79. TCHAHOTINE, S., *C. R. soc. biol.*, 1921, LXXXIV, 464.  
79b. VAN HARREVELD (A.), *Arch. Néerl. Physiol.*, 1930, XV, 151  
80. VORSCHUTZ, J., *Pflüger's Archiv*, 1921, CLXXXIX, 181.  
81. WARBURG, O., *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1910, LXVI, 305.  
82. WERTHEIMER, E., *Kolloid Zeitschr.*, 1932, LXI, 181.  
83. WILLSTÄTTER, R. et ROHDEWALD, M., *Ztschr. f. physiol. Chem.*, 1932, CCIX, 40.  
84. ZAIN, H., *Arch. ges. Path. u. Pharm.*, 1927, CXXV, 53.









# LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE HERMANN ET C<sup>ie</sup>

6, rue de la Sorbonne, Paris V<sup>e</sup>

P. AUGER. L'effet photo-électrique des rayons X .....	5 fr.
E. BLOCH. L'ancienne et la nouvelle théorie des quanta .....	90 fr.
MARCEL BOLL. Exposé électronique des lois de l'électricité.....	15 fr.
— L'idée générale de la mécanique ondulatoire et de ses premières applications .....	15 fr.
— L'électron et les phénomènes chimiques.....	5 fr.
— La synthèse des ondes et des corpuscules, d'après l'ou- vrage de K. DARROW, 1931 .....	10 fr.
LEON BRILLOUIN. Les nouvelles statistiques quantiques. Les électrons dans les métaux .....	5 fr.
L. DE BROGLIE. Recueil d'exposés sur les ondes et corpuscules, broché ..	20 fr.
Relié.....	30 fr.
— Introduction à l'étude de la mécanique ondulatoire, broché	85 fr.
Relié .....	95 fr.
— Théorie de la quantification dans la nouvelle mécanique.	70 fr.
CAMPBELL. La théorie électrique moderne. Théorie électronique .....	50 fr.
— La relativité. Théorie quantique des spectres.....	25 fr.
— La structure de l'atome.....	28 fr.
CHWOLSON. Traité de physique en 14 fascicules et deux suppléments..	823 fr.
EDDINGTON. Etoiles et atomes.....	35 fr.
RENÉ FORTRAT. Introduction à l'étude de la physique théorique, 7 fasci- cules. Chaque fascicule broché.....	10 fr.
Relié.....	14 fr.
VICTOR HENRI. Physique moléculaire, Matière et Energie.....	110 fr.
VICTOR HENRI. Structure des molécules.....	30 fr.
MIE. Principe de la théorie Einsteinienne et de la gravitation .....	10 fr.
H. OLLIVIER. Cours de physique générale (3 <sup>e</sup> édition) :	
Tome I .....	85 fr.
Tome II .....	65 fr.
Tome III .....	100 fr.
MAX PLANCK. Thermodynamique .....	45 fr.
PERRY. Mécanique appliquée, en 2 volumes.....	100 fr.
RICHARD P. La gamme.....	28 fr.
THOMPSON (S.). Radiations visibles et invisibles.....	25 fr.
THOMPSON (Sir J. J.). Les rayons d'électricité positive .....	30 fr.
WOLFERS. Eléments de la physique des rayons X.....	25 fr.
— Sur quelques nouvelles propriétés de la lumière et de	

ULg - U.D. Zoologie



\*099402431\*

LIBER



# LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE HERMANN ET C<sup>ie</sup>

6, rue de la Sorbonne, Paris V<sup>e</sup>

## Actualités Scientifiques et Industrielles

Série 1929, 1930, 1931 :

(Voir deuxième page de la couverture).

Série 1932 :

XXXI. L. DE BROGLIE. Généralisation des relations d'incertitude .....	6 fr.
XXXII. IRÈNE CURIE et F. JOLIOU. L'existence du neutron .....	6 fr.
XXXIII. JEAN-LOUIS DESTOUCHES. Etat actuel de la théorie du neutron .....	18 fr.
XXXIV. S. ROSENBLUM. Origine des rayons gamma ; structure fine du spectre magnétique des rayons alpha .....	12 fr.
XXXV. A. MAGNAN. Premiers essais de cinématographie ultra-rapide .....	15 fr.
XXXVI. A. SAINTE-LAGUE. Probabilités et morphologie .....	6 fr.
XXXVII. N. MARINESCO. Influence des facteurs électriques sur la végétation .....	7 fr.
XXXVIII. ANDRÉ GEORGE. Mécanique quantique et causalité .....	6 fr.
XXXIX. L. BRILLOUIN. Notions de mécanique ondulatoire ; les méthodes d'approximation .....	10 fr.
XL. E. BAUER. Critique des notions d'éther, d'espace et de temps, cinématique de la relativité .....	7 fr.
XLI. F. PERRIN. La dynamique relativiste et l'inertie de l'énergie .....	6 fr.
XLII. L. DE BROGLIE. Conséquences de la relativité dans le développement de la mécanique ondulatoire .....	6 fr.
XLIII. G. DARMOIS. La théorie Einsteinienne de la gravitation, les vérifications expérimentales .....	7 fr.
XLIV. E. CARTAN. Le parallélisme absolu et la théorie unitaire du champ .....	6 fr.
XLV. P. LANGEVIN. La relativité, conclusion générale .....	6 fr.
XLVI. A. MAGNAN. Cinématographie jusqu'à 12.000 vues par seconde .....	15 fr.
XLVII. CH. FRAIPONT et SUZANNE LECLERO. L'évolution, adaptations et mutations. Berceaux et migrations .....	9 fr.
XLVIII. CH. FRAIPONT. Adaptations et mutations. Position du Problème .....	6 fr.
XLIX. HANS REICHENBACH. La philosophie scientifique : vues nouvelles sur ses buts et ses méthodes .....	10 fr.
L. P. SWINGS. Les bandes moléculaires dans les spectres stellaires .....	7 fr.
LI. H. BRASSEUR. Structure et propriétés optiques des carbonates .....	7 fr.

Série 1933 :

52. G. URBAIN. La symbolique chimique. Première partie .....	12 fr.
53. G. URBAIN. La coordination des atomes dans la molécule et la symbolique chimique. Deuxième partie .....	12 fr.
54. M. CHATELET. Spectres d'absorption visibles et ultra-violet des solutions .....	7 fr.
55. L. LEPRINCE-RINGUET. Les transmutations artificielles : particules alpha, neutrons, protons, rayons cosmiques .....	15 fr.
56. E. NÉCULCEA. Sur la théorie du rayonnement .....	7 fr.
57. G. FOURNIEB et M. GUILLLOT. Sur l'absorption exponentielle des rayons $\beta$ du radium E .....	10 fr.
58. JEAN PERRIN. La recherche scientifique .....	6 fr.
59. L. BRILLOUIN. La diffraction de la lumière par des ultra sons .....	10 fr.
60. A. MAGNAN et A. SAINTE-LAGUE. Le vol au point fixe .....	10 fr.
61. M. PRETTRE. L'inflammation et la combustion explosive au milieu gazeux. Première partie : Hydrogène et oxyde de carbone .....	15 fr.
62. P. CURIE. Les rayons $\alpha$ , $\beta$ , $\gamma$ , des corps radionucléaires en relation avec la structure nucléaire .....	12 fr.
63. H. MINEUR. L'Univers en expansion .....	12 fr.
64. T. CAHN. Les phénomènes biologiques dans le cadre des sciences exactes .....	6 fr.
65. A. MAGNAN et A. PLANIOL. Sur l'excédent de puissance des insectes .....	8 fr.
66. A. MAGNAN et A. PLANIOL. Sur l'excédent de puissance des insectes .....	8 fr.
67. J. TRILLAT. Organisation et principes de l'enseignement en U. R. S. S. .....	12 fr.
68. E. MEYERSON. Réel et déterminisme dans la physique quantique .....	10 fr.
69. P. URBAIN. Les sciences géologiques et la notion d'état colloïdal .....	18 fr.
70. L. GOLDSTEIN. Les théorèmes de conservation dans la théorie des chocs électroniques .....	9 fr.
71. L. BRILLOUIN. La méthode du champ self-consistant .....	12 fr.
72. E. CARTAN. Les espaces métriques fondés sur la notion d'aire .....	12 fr.
73. P. SWINGS. Molécules diatomiques. Etude des termes spectraux .....	12 fr.
74. P. SWINGS. Molécules diatomiques. Etude des termes spectraux .....	14 fr.
75. G. CHAMPETIER. La structure de la cellulose dans ses rapports avec la constitution des sucres .....	8 fr.
76. R. CARNAP. L'ancienne et la nouvelle logique .....	8 fr.
78. VERA DANTCHAKOFF. Le devenir du sexe .....	15 fr.