

464
ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

576

NUTRITION

Exposés publiés sous la direction de

ÉMILE F. TERROINE

Professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg
Directeur de l'Institut de Physiologie générale

IX

HOMÉOTHERMIE ET THERMORÉGULATION

I

L'HOMÉOTHERMIE

PAR

J. GIAJA

Professeur à l'Université de Belgrade



PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

1938





ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES



Séries publiées sous la direction de MM.

- ANTHONY (R.), Paris. — Anatomie comparée.
- AUDUBERT (René), Paris. — Electrochimie théorique.
- BALACHOWSKY (Alfred), Grignon. — Entomologie appliquée.
- BECQUEREL (J.-P.), Paris. — Optique et magnétisme aux très basses températures.
- BERNSTEIN (S.), U. R. S. S. — Le Calcul des probabilités et l'approximation des fonctions.
- BERTRAND (G.), Paris. — Chimie biologique.
- BIBLIOTHÈQUE DE LA SOCIÉTÉ PHILOMATHIQUE DE PARIS
- BOUTRY (G.-A.), Paris. — Mesures.
- BLARINGHEM (L.), Paris. — Biologie végétale.
- BLASCHKE (W.), Hambourg. — Géométrie.
- BLOCH (Eugène), Paris. — Physique atomique et spectroscopie.
- BOHN (Georges), Paris. — Zoologie expérimentale.
- BORDET (J.), Bruxelles. — Microbiologie.
- BOSLER (J.), Marseille. — Astrophysique.
- BRILLOUIN (Léon), Paris. — Théorie des quanta.
— Acoustique théorique et Pratique.
- BRILLOUIN (J.), Paris. — Acoustique du Bâtiment.
- BROGLIE (Louis DE), Paris. — I. Physique théorique ; II. Philosophie des Sciences.
- BROGLIE (Maurice DE), Paris. — I. Physique atomique expérimentale ; II. Applications des Rayons X.
- BRUNSCHVICG (Léon), Paris. — Le Progrès de l'esprit.
- CABRERA (D.), Madrid. — Exposés sur la théorie de la matière.
- CAMICHEL (Ch.), Toulouse. — Hydraulique (générale et appliquée).
- CARNAP (Rudolph), Chicago.
- CARTAN (E.), Paris. — Géométrie.
- CAULLERY (M.), Paris. — Biologie générale.
- CAYEUX (L.), Paris. — Géologie.
- CHEVALIER (Jacques), Grenoble. — La Morale.
- COLLÈGE DE FRANCE. — Conférences publiées sous les auspices et aux frais de la Fondation Singer Polignac.
- CONGRÈS INTERNATIONAL DE PHILOSOPHIE DES SCIENCES (Paris, 1935).
- CONGRÈS INTERNATIONAL DE PHYSIQUE organisé par l'Union Internationale de Physique et la Physical Society of London (1934).
- CONSERVATOIRE NATIONAL DES ARTS ET MÉTIERS. — Conférences d'Actualités scientifiques et Industrielles.
- COTTON (A.), Paris. — Magnéto-optique.
- CURIE (M^{me} Pierre), Paris. — Radioactivité et physique nucléaire.
- DAMIANOVICH (M. Horacio), Argentine. — La Chimie de l'Hélium et des éléments analogues.
- DANTCHAKOFF (Véra), Lithuanie. — La cellule germinale dans l'ontogenèse et l'évolution.
- DARMOIS (E.), Paris. — Chimie-physique.
- DARMOIS (Georges), Paris. — Statistique mathématique.
- DARROW (K. K.), New York. — L'Effet thermionique et la Photoélectricité.
- DEBYE (P.), Berlin. — Structure de la Matière.
- DENJOY (Arnaud), Paris. — Ensembles et Fonctions.
- DONNAN (F. G.), F. R. S., Londres. — The Colloidal state (L'Etat colloïdal).
- DUCLAUX (J.), Paris. — Leçons de Chimie Physique appliquée à la Biologie.
- DUESBERG (J.), Liège. — Biologie générale en rapport avec la cytologie.
- ENRIQUES (F.), Rome. — Philosophie et histoire de la pensée scientifique.
- ENRIQUES (F.) et SANTILLANA (G. de), Rome. — Histoire de la Pensée Scientifique.
- EPHRUSSI (Boris), Paris. — Génétique.
- FABRE (R.), Paris. — I. Toxicologie et Hygiène Industrielle ; II. Leçons de Toxicologie.
- FABRY (Ch.), Paris. — Optique et Radiations.
- FAURÉ-FREMIET (E.), Paris. — Biologie (Embryologie et Histogenèse).
- FESSENKOFF (B.), U. R. S. S. — Astrophysique (Photométrie).
- FLEURY (P.), Paris. — Leçons de Métrologie (générale et appliquée).
- FOUCHÉ (P.), Paris. — Phonétique générale et expérimentale.
- FOURNEAU (E.), Paris. — Chimie thérapeutique.
- FRAIPONT (Ch.), Liège. — Paléontologie et les grands problèmes de la biologie générale.
- FRECHET (Maurice), Paris. — Analyse générale.
- FROUMKINE (Alexandre), U. R. S. S. — Phénomènes superficiels.
- GAY (M. L.), Montpellier. — Thermodynamique et chimie.

ug 133789196

2464
ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

576

NUTRITION

Exposés publiés sous la direction de

ÉMILE F. TERROINE

Professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg
Directeur de l'Institut de Physiologie générale

IX

HOMÉOTHERMIE ET THERMORÉGULATION

I

L'HOMÉOTHERMIE

PAR

J. GIAJA

Professeur à l'Université de Belgrade



PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

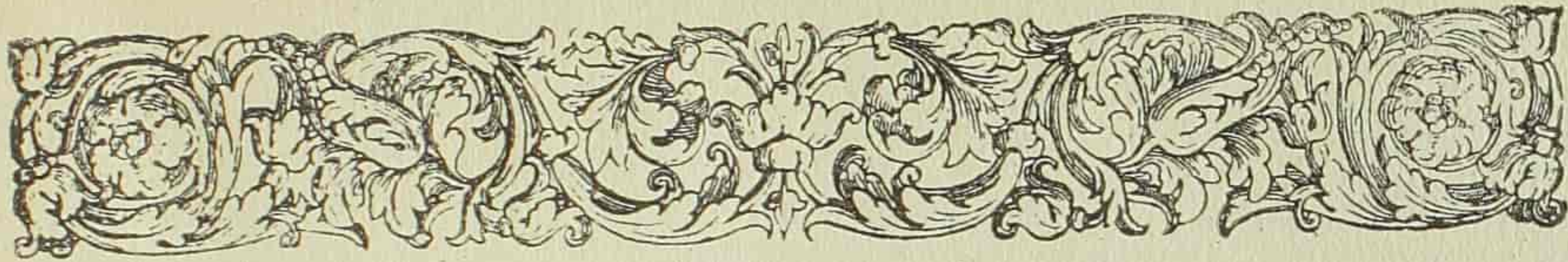
1938



УНИВ. БИБЛИОТЕКА
Ф. И. Бр. 3723. 1

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

COPYRIGHT 1938 BY LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE HERMANN ET C^{ie},
PARIS.



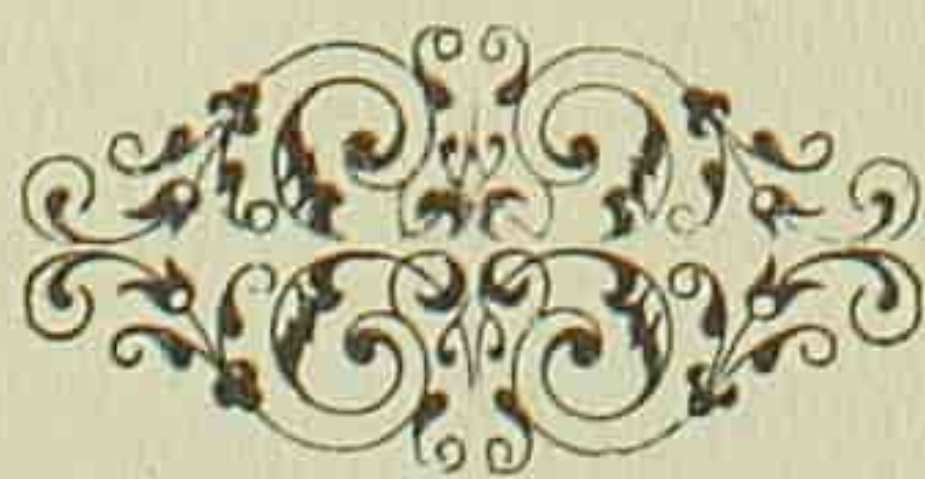
AVANT-PROPOS

LE présent fascicule est consacré à l'*Homéothermie* ; un autre, y faisant suite, concerne la *Thermorégulation*.

Quoique ces deux questions soient intimement liées l'une à l'autre, car il n'y a pas de véritable homéothermie sans thermorégulation, dont elle est la conséquence, on peut distinguer, d'une part, le fait thermométrique, pour ainsi dire, de la constance de la température corporelle et, d'autre part, le mécanisme par lequel l'homéothermie est réalisée.

C'est à cette distinction que correspondent les deux fascicules. Le premier contient en plus de la question de l'homéothermie proprement dite, celle du métabolisme de base. Celui-ci étant en réalité le niveau auquel se réduisent les échanges lorsque la thermorégulation est théoriquement supprimée par la réalisation de certaines conditions extrinsèques et intrinsèques à l'organisme à sang chaud.

Le second fascicule concerne le mécanisme de la thermorégulation et les troubles dont elle est passible. On y trouvera à la fin la Bibliographie relative à l'ouvrage entier.



PREMIÈRE PARTIE
L'HOMÉOTHERMIE

I. — Le fait de l'homéothermie.



DE tout temps on a distingué les « animaux à sang froid » des « animaux à sang chaud ». Ces derniers sont pour ainsi dire une exception dans le monde vivant, puisqu'il n'y a que les mammifères et les oiseaux qui en font partie, tous les autres animaux appartenant au premier groupe, et le règne végétal, au point de vue de la température corporelle par rapport à celle du milieu, se trouvant dans le même cas.

Ce qui est en réalité particulier aux « animaux à sang chaud » ce n'est pas la température relativement élevée de leur corps, mais la constance de cette température malgré les variations de la température ambiante ; car il y a des cas où les « animaux à sang froid » peuvent avoir une température au même niveau que celle des « animaux à sang chaud » et même à un niveau qu'elle n'atteint jamais chez ceux-ci : tel le cas d'un petit poisson, *Leuciscus thermalis*, vivant dans les sources thermales de Ceylan à la température de 50°. Aussi c'est la dénomination d'*homéothermes*, d'animaux à température constante, et celle de *poïkilothermes*, d'animaux à température variable, qui sont adoptées depuis que BERGMANN les a proposées en 1847.

Le fait de l'homéothermie est facile à constater. Un oiseau, un mammifère — excepté les hibernants à l'état de torpeur — maintiennent leur température à un niveau presque invariable malgré des variations plus ou moins étendues de leur milieu thermique. L'homme même, quoiqu'on ait dit pour l'homme civilisé qu'il est un homéotherme dégénéré, peut être exposé sans modifications vestimentaires, à des températures variables, provoquant le senti-

ment de chaud ou celui de froid, sans que sa température centrale en soit modifiée.

Il n'en est pas de même pour les poïkilothermes : leur température varie avec celle de leur milieu, et dans le même sens que celle-ci.

II. — Homéothermie endogène et homéothermie exogène.

Ce qui caractérise les homéothermes ce n'est pas la constance relative de leur température *en elle-même*, car tous les organismes poïkilothermes vivant dans un milieu naturel à température à peu près constante ont également une température peu variable. C'est le cas de tous les organismes aquatiques vivant au-dessous d'une certaine profondeur, des parasites internes des homéothermes et dans une certaine mesure des habitants poïkilothermes de la forêt tropicale.

Par conséquent, ce qui est particulier aux homéothermes, c'est la constance de leur température par rapport à la variabilité de la température de leur milieu ; encore faut-il ajouter : par rapport à cette variabilité entre certaines limites.

Les « animaux à sang chaud » ne se distinguent donc pas par les conditions de température réalisées au sein de leur protoplasme, mais par la régulation physiologique de cet état. La constance de la température corporelle, parfois au même niveau, est réalisée, comme nous venons de le voir, également chez d'innombrables espèces d'organismes poïkilothermes, qui en réalité ne sont pas poïkilothermes puisque leur température ne varie, au cours de leur existence, guère plus que celle des homéothermes. Mais ils s'en distinguent par le fait que chez eux la régulation est externe, physique, elle concerne le milieu ambiant, tandis que chez les homéothermes elle est interne, physiologique. Dans le premier cas l'homéothermie est exogène, dans le second elle est endogène. L'homme civilisé, en se créant une température sous-vestiale presque constante par la façon de se vêtir et par la régulation de sa température ambiante, tend vers l'*exohoméothermie*.

Dans l'*exohoméothermie*, la régulation de la température corporelle pour n'être pas physiologique n'en est pas moins, parfois, une condition biologique indispensable : il y a de nombreux poï-

kilothermes, les *sténothermes*, qui, au contraire des *eurythermes*, ne peuvent supporter une variation quelque peu étendue de leur température corporelle. Ainsi les coraux ne peuvent supporter une température inférieure à 20° ; aussi sont-ils dans leur étendue strictement limités à une étroite zone équatoriale où la température de la mer aux faibles profondeurs ne varie pas plus de 2 à 3° autour de 25°. Il y a d'autre part des poïkilothermes parasites ne pouvant supporter le refroidissement de leur hôte : durant l'hibernation les marmottes se débarrassent des nombreux cestodes qui habitent leur intestin, de même qu'infestées par le Trypanosome soudanense elles guérissent lorsqu'elles sont mises en hibernation (cité d'après BRUMPT [28]). Par conséquent, l'homéothermie ne saurait être définie comme étant une qualité particulière du protoplasme ne pouvant fonctionner qu'entre des limites étroites de température, d'autant plus que des hypothermies profondes peuvent ne pas être mortelles chez les homéothermes, oiseaux et mammifères.

Dans cet ordre d'idées, vu la constance de la température de certains milieux aquatiques, la constance de la température corporelle comme condition de vie était réalisée avant l'apparition des homéothermes. Aussi l'homéothermie des mammifères et des oiseaux, l'*endohoméothermie*, ne fut pas, au cours de l'évolution, une réalisation de nouvelles conditions internes de vie ; ce fut seulement la réalisation d'un nouveau mécanisme physiologique, assurant dans un milieu ambiant à température variable ce qui existait déjà dans un autre milieu.

Enfin, si la vie a été primitivement localisée dans un milieu à température peu variable, dans ce cas ce qui serait nouveau au cours de l'évolution, au point de vue des conditions thermiques de la manifestation de la vie, ce n'est pas l'apparition de l'homéothermie mais celle des poïkilothermes proprement dits, adaptés à la vie dans un milieu à température variable. Chez ces vrais poïkilothermes, puisque chez eux uniquement la température corporelle varie notablement, on voit apparaître des moyens spéciaux de défense en rapport avec la variabilité de la température de leur protoplasme, tels l'engourdissement hibernant, stades de métamorphose en rapport avec les saisons, etc.

Au point de vue des conditions thermiques du milieu interne des organismes animaux, dans les conditions naturelles d'existence,



il y a donc lieu de distinguer trois cas : 1° l'*endohoméothermie* ; 2° l'*exohoméothermie* et 3° la *poïkilothermie*.

III. — Signification de l'homéothermie.

Toutes les manifestations de la vie étant dans leur intensité fonction de la température de la matière vivante, l'activité des organismes dont la température est subordonnée à celle du milieu subit le rythme des variations thermiques de ce dernier. Dans les profondeurs du milieu aquatique ces variations sont insignifiantes, de sorte que la constance de la température et de l'activité des organismes y est assurée par la thermorégulation de leur milieu ambiant. Aussi le milieu aquatique n'a-t-il pas donné naissance à des représentants de l'endohoméothermie ; ceux qu'il contient, les cétacés, sont, comme on le sait, des homéothermes terrestres adaptés au milieu aquatique.

Dans le milieu aérien, avec ses variations thermiques en général plus ou moins importantes, la vie suit le rythme annuel des saisons chez tous les organismes qui n'ont pas réussi à s'émanciper de l'influence du milieu thermique sur leur température propre. Le règne végétal donne des exemples, connus de tout le monde, du rythme saisonnier de la vie. Chez les animaux poïkilothermes habitant un milieu à température variable, la vie a également une allure irrégulière et périodique.

Pour que la vie dans ces conditions de milieu thermique ait pu devenir un phénomène continu, émancipé du milieu thermique, il a fallu que des organismes réalisassent un milieu thermique intérieur constant. C'est ce qui est réalisé chez les homéothermes, les oiseaux et les mammifères. De même qu'au cours de l'évolution les organismes ont acquis un milieu chimique intérieur constant indépendant du milieu extérieur, les deux classes de vertébrés, apparues les dernières ont acquis la fonction de thermorégulation leur assurant la constance du milieu thermique intérieur.

Il est évident que l'acquisition d'une fonction qui a transformé un phénomène à caractère périodique et irrégulier, qu'est la vie des poïkilothermes, en un phénomène continu et régulier, doit être considéré comme un progrès et un perfectionnement organique. Peu de faits sont à ce point favorable à la théorie du perfectionne-

ment organique que l'est l'apparition de l'homéothermie. Il est vrai qu'elle peut être également envisagée comme un des résultats de la concurrence vitale : l'homéothermie rendant les organismes capables de lutte et de défense en toute saison (STIGLER [183]). Cependant les homéothermes par la lutte contre le froid et le besoin continu de nourriture peuvent succomber dans des conditions qui sont à l'avantage des poïkilothermes. Aussi voit-on des homéothermes, les hibernants, devenir poïkilothermes dans ces conditions. Ce phénomène de vie latente est, selon POLIMANTI [164], une fonction de défense de l'organisme. Quoi qu'il en soit, l'homéothermie est incontestablement un perfectionnement de la vie, tandis que l'on peut discuter l'avantage qu'elle offre dans la lutte pour l'existence.

Une autre signification de l'homéothermie serait, en dehors de la fixité de la température corporelle, le niveau absolu de cette température, voisin en général de 37 à 40°, favorable à une activité intense des phénomènes de la vie. Cependant il est un fait que des poïkilothermes à température corporelle basse, tels les poissons des ruisseaux alpestres, accusent une activité musculaire comparable à celle des homéothermes les plus agiles.

Les homéothermes, par suite de la constance de leur milieu thermique intérieur, ne sont pas assujettis, à l'instar des poïkilothermes, aux variations thermiques de leur milieu. Cependant celles-ci ne sont pas sans aucun retentissement sur leurs fonctions, et c'est même par ces réactions particulières qu'est assurée l'homéothermie. La vie des homéothermes également se ressent du rythme saisonnier : leurs téguments protecteurs, le plumage et le pelage, subissent des modifications saisonnières ; les fonctions de reproduction, surtout chez les animaux vivant à l'état de nature, ont en général un caractère périodique annuel.

IV. — Le milieu thermique.

On rencontre des homéothermes presque sous toutes les latitudes, depuis les régions polaires jusqu'aux régions équatoriales. Aussi peut-on dire qu'ils sont adaptés à tous les climats et exposés à tous les extrêmes des éléments climatiques. Voici quelques données sur les valeurs extrêmes de la température, d'après G. HELLMANN [95].

Température moyenne annuelle : maximum (Massaua, mer Rouge) $30^{\circ},2$; minimum (Framheim, Antarctique, quartier d'Amundsen) -26° . La température moyenne annuelle du pôle sud, qui est à l'altitude de 2.454 m., doit être au-dessous de -30° . Le centre des glaces du Groenland aurait une température moyenne de -2° (Wegener). D'après les calculs, la température moyenne annuelle du pôle nord serait de -22° .

Ce qui importe au point de vue biologique, pour l'homéothermie notamment, plus que les valeurs moyennes, ce sont les valeurs absolues que peut atteindre la température d'un même lieu. Les variations diurnes de température sont particulièrement grandes dans les steppes et les déserts situés à une certaine altitude. La plus grande différence entre la température moyenne du mois le plus chaud et celle du mois le plus froid a été observée au pôle du froid sibérien : température moyenne du mois de juillet $15^{\circ},1$, celle du mois de janvier $-51^{\circ},2$, donc une différence de $66^{\circ},3$. Les amplitudes les plus faibles se trouvent dans les petites îles des basses latitudes du Pacifique, îles Marshall $0^{\circ},4$, île Nauru $0^{\circ},6$, au sud près de l'équateur.

La température la plus basse observée à la surface de la Terre est d'environ -70° (Werchovjansk, Sibérie), la plus élevée 57° (Vallée de la Mort, Amérique du Nord).

V. — Le niveau de la température des homéothermes.

La constance de la température des homéothermes n'est que relative. De nombreux facteurs internes et externes ont une influence sur la température de l'homéotherme. Mais ce qui ressort nettement de toutes ces oscillations de la température corporelle, c'est précisément le mécanisme de la thermorégulation, qui les maintient dans des limites assez étroites.

La température d'un homéotherme variant normalement, on n'a pas intérêt à donner, à un dixième de degré près, les valeurs obtenues au hasard des mesures, chez diverses espèces d'oiseaux et de mammifères. Les cas rapportés plus bas exceptés, on peut dire d'une façon générale que la température des mammifères est d'environ $37-39^{\circ}$, celle des oiseaux d'environ 41° ; la température de l'homme

est d'environ 37°. Il s'agit naturellement de la température profonde, telle celle prise dans le rectum à une certaine profondeur ou à l'entrée de l'intestin dans le cloaque. La température superficielle du corps et de certaines de ses parties (extrémités des membres) peut varier notablement. En réalité l'homéothermie ne concerne pas l'organisme entier, mais un noyau central seulement. De plus la température profonde n'est pas la même en tous les points : il y a une topographie thermique.

Chez l'homme, les mesures ayant été faites sur plus de vingt sujets en parfait équilibre physiologique et en dehors de toute activité musculaire, R. FABRE et H. HIRIBERRY [49] ont trouvé comme maximum journalier 37°15 à 37°6 et comme minimum 36°45 à 36°8. Trois individus, quoique également en parfait état de santé, accusaient des températures nettement en dehors des limites habituelles : maximum 38°2, minimum 37°4 à 37°8. Trois autres individus avaient : maximum 36°35 à 36°8, minimum 35°65 à 35°9. Ces états d'hyperthermie et d'hypothermie n'étaient pas transitoires.

Voici quelques données, récentes la plupart, concernant la température de quelques mammifères et oiseaux :

| Animal | Température | Auteur |
|--------------------------------|-------------------|-----------------------------------|
| Souris | 37° (35°25 à 39°) | CHEVILLARD [34] |
| Rat | 36-38° | GELINEO [60] |
| Mouton et chèvre.... | 39°2 ± 0°5 | RITZMAN, WASHBURN, BENEDICT [171] |
| Taureau | 38° | BENEDICT et RITZMAN [23] |
| Eléphant..... | 35°9 ± 0°5 | BENEDICT et LEE [20] |
| <i>Troglodytes</i> (passereau) | 40°2 | BALDWIN [11] |
| Pigeon | 39,6 — 41,5° | NICHITA et IFTIMESCO [150] |
| Poule..... | 41-42° | NICHITA et IFTIMESCO [151] |



Les mammifères primitifs ont leur température moins élevée :

| Animal | Température | Auteur |
|--|-------------|-----------------------------------|
| Ornithorhynque..... | 32° | MARTIN [139] |
| Echidné..... | 29° | MARTIN [139] |
| Paresseux (<i>Bradypus tridactylus</i>)..... | 32° | O. DE ALMEIDA et B. DE FIALHO [3] |
| Tatou..... | 34° | <i>Idem</i> [5] |
| Gamba (<i>Didelphis didelphi</i>)..... | 34°6 | E. GLEY et A. O. DE ALMEIDA [88] |

Les marsupiaux australiens, contrairement au gamba, petit marsupial du Brésil, ont, d'après MARTIN, leur température au même niveau que les homéothermes supérieurs (36°-37°).

1. VARIATIONS QUOTIDIENNES DE LA TEMPÉRATURE : LE CYCLE NYCTHÉMÉRAL.

Dans les conditions ordinaires d'existence, la température centrale de l'homme accuse des variations périodiques formant un cycle nycthémeral, avec un minimum le matin et un maximum le soir, atteignant une différence de un degré.

On a retrouvé chez les animaux, oiseaux et mammifères, le phénomène du cycle nycthémeral. Ainsi chez la souris (CHEVILLARD [34]) la température accuse un maximum dans la soirée entre 21 et 24 heures et un minimum entre 9 et 12 heures, ces moments correspondant respectivement aux périodes d'activité (alimentation) et de repos de l'animal. L'écart peut atteindre presque 3°. BACQ [10] constate le rythme nycthémeral chez le coq : élévation de la température dans la matinée, écart maximum de 1°. Le phénomène ne change pas, que l'animal soit nourri ou à jeun. Chez le pigeon, d'après BURCKARD, DONTCHEFF et KAYSER [29], le cycle nycthémeral est des plus nets, avec un maximum le jour et un minimum la nuit. Ce rythme serait dû aux excitations visuelles et auditives, la cécité expérimentale et l'isolement le faisant disparaître. Un passereau étudié spécialement par BALDWIN et KENDEIGH [11], *Troglodytes ædon ædon* accuse également un

cycle nycthémeral de température : celle-ci croît graduellement pendant la matinée, pour atteindre un maximum vers midi et décroître dans l'après-midi. Ce rythme peut être renversé en tenant l'animal à l'obscurité pendant le jour et à la lumière pendant la nuit. L'anesthésie détruit le rythme et la température reste constante. Chez les oiseaux nocturnes, tel le hibou, la courbe de leur température montre une allure inverse de celle des animaux diurnes (GALBRAITH et SIMPSON [56], fait confirmé par SCHARNKE [180]). D'après ce dernier auteur le pigeon accuserait une courbe de température avec deux sommets pendant la journée, l'un au début, l'autre à la fin du jour.

Le cycle nycthémeral de température suit le cycle nycthémeral des échanges ; les deux relèvent sans doute de la même cause.

On a essayé d'inverser le cycle nycthémeral de la température en inversant les conditions d'existence. Chez l'homme, PIÉRON et TOULOUSE [161] ont observé sur les veilleuses d'hôpital, chargées de la surveillance de nuit depuis longtemps, une inversion du rythme des variations de la température, mais pas chez toutes. MAUREL [140] a réussi à inverser le rythme chez le lapin en renversant les conditions d'existence, obscurité le jour, lumière la nuit.

2. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE AMBIANTE SUR LA TEMPÉRATURE CORPORELLE.

Si la température ambiante exerce une influence sur la température des homéothermes, cette influence ne saurait être du genre de celle que l'on observe chez les poïkilothermes, puisque ces deux groupes se distinguent précisément par le comportement de leur température par rapport à celle du milieu. Chez les poïkilothermes la température corporelle suit la température ambiante dans ses variations. Il ne saurait être question de rien de semblable chez les homéothermes. Il s'agit naturellement de leur température centrale, leur périphérie n'étant pas homéotherme. D'autre part, l'homéothermie centrale n'existe que pour des variations entre certaines limites de la température ambiante. Pour tout homéotherme il y a une température ambiante assez élevée à laquelle l'homéothermie sera rompue, l'hyperthermie faisant son apparition : c'est sa *température critique supérieure*. De même il y a pro-

bablement pour tous les homéothermes une température assez basse à laquelle apparaît l'hypothermie (théoriquement il serait possible qu'un organisme par le système de sa production calorifique et de sa protection contre la déperdition de chaleur maintinsse sa température même au froid voisin du zéro absolu ; lorsque l'on constate que le chien résiste à -160° , quelle doit être la limite de résistance au froid des animaux polaires ?). Cette limite du maintien de l'homéothermie du côté du froid est la *température critique inférieure*.

La question qui nous occupe pour le moment est celle de l'influence de la température ambiante entre les limites de la résistance homéothermes. A ce sujet il y a lieu de mettre à part les mammifères primitifs, le monotrèmes. La température de l'échidné varie notablement avec celle du milieu : elle augmente de 4 à 6° lorsque la température ambiante passe de 5 à 30° (MARTIN [139]). D'après le même auteur, les marsupiaux ont déjà une température indépendante dans les mêmes limites de la température ambiante. Un édenté, le paresseux, maintient aux basses températures même, à 6° , sa température presque constante (A. O. ALMEIDE et B. DE A. FIALHO [3]).

Parmi les observations concernant spécialement cette question, mentionnons celles de L. CHEVILLARD [34] sur la souris. D'après cet auteur, la température extérieure n'a qu'une faible influence sur la température de l'animal : à $17^{\circ},5$ la moyenne trouvée est de $35^{\circ}9$, tandis qu'à 30° elle est de $36^{\circ}3$, soit une différence de $0^{\circ}4$ pour une variation extérieure de 12° .

Encore faut-il ajouter que, selon le même auteur, la souris est par ailleurs à la limite de l'homéothermie par rapport aux autres homéothermes, la précision et la rapidité de ses mécanismes thermorégulateurs étant loin d'être parfaits.

Chez le rat, d'après GELINEO [60], la température, pourvu qu'elle soit prise profondément dans le rectum, est indépendante de celle du milieu. Les conclusions contraires auxquelles était arrivé antérieurement PRZIBRAM [166, 167] tiennent, ainsi que l'a reconnu récemment cet auteur, à ce que la température était prise à une trop faible profondeur dans le rectum.

Chez les oiseaux, une étude détaillée de BALDWIN et KENDEIGH [11] sur un passereau montre que la température de l'animal,

sujette à des variations sous l'influence de nombreuses causes, tels le travail musculaire et les émotions, est indépendante des variations de la température ambiante.

On peut donc conclure que la définition des homéothermes parfaits est exacte : tant qu'ils n'ont pas été forcés par le froid ou le chaud, leur température profonde est pratiquement indépendante de celle du milieu ambiant.

On a observé chez l'homme et les animaux des variations de leur température sous l'influence du froid ou du chaud, de sens contraire à celles du milieu. Ainsi sous l'influence du froid intense, LEFÈVRE [121] constate chez l'homme au début une faible élévation de la température. Inversement, placés à leur neutralité thermique, le rat et la souris, selon GIAJA, CHAHOVITCH et MALES [73] accusent une baisse passagère de leur température. Ce fait n'a pas été retrouvé par CHEVILLARD chez la souris.

Ce qui précède concerne les animaux adultes. Chez le jeune rat une variation de la température ambiante de 5° provoquerait une variation de même sens de 0°7 de la température du corps.

3. INFLUENCE DU TRAVAIL SUR LA TEMPÉRATURE CORPORELLE.

La température centrale s'élève durant le travail musculaire intense. De plus, cette élévation, pour le même travail accompli, est d'autant plus considérable que la température ambiante est plus élevée. LEFÈVRE et AUGUET [124] donnent les valeurs suivantes de l'« isotherme », c'est-à-dire du niveau auquel l'élévation de la température s'arrête durant le travail à différentes températures ambiantes :

| Température ambiante | Isotherme |
|----------------------|---------------|
| 11° | 37,95 à 38° |
| 16° | 38,05 à 38°10 |
| 22° | 38,35 à 38°40 |
| 35° | 38,50 à 38°55 |

VI. — La température critique inférieure.

C'est la température ambiante la plus basse à laquelle l'homéotherme peut maintenir, par ses seuls mécanismes réflexes de la

thermorégulation, sa température normale ; c'est donc une des limites de la résistance homéotherme.

La température critique d'un homéotherme donné dépend de la durée de la résistance au froid qu'on lui impose. Car, ainsi qu'on le verra plus loin, la puissance thermogénétique, dans la lutte extrême contre le froid, diminue par suite de l'apparition de la « fatigue thermogénétique ». Il y a à ce point de vue une analogie entre la puissance musculaire et la puissance thermogénétique. L'une et l'autre sont fonction du temps. On pourrait chercher quelle est la température la plus basse qu'un homéotherme peut supporter indéfiniment. Mais c'est l'effort thermogénétique de durée limitée que l'on doit envisager pour apprécier la puissance de la fonction de thermorégulation. Les données suivantes concernent cet effort de durée limitée.

R. PICTET [160] a montré qu'un chien a pu résister une heure environ au froid de -92° . GIAJA et GELINEO [80, 81] ont déterminé chez un certain nombre d'oiseaux et de mammifères la *température critique inférieure*, c'est-à-dire la température la plus basse à laquelle ceux-ci peuvent maintenir leur température normale durant une heure environ. Ils ont trouvé les valeurs suivantes :

| | | | |
|--------------------|---------------|----------------------|----------------|
| Verdier | -30° | Dindon, au-dessus de | -40° |
| Moineau | -30° | Canard | -90° |
| Chardonneret | -30° | Oie | -100° |
| Alouette | -40° | Rat | -25° |
| Pigeon | -85° | Cobaye | -15° |
| Tourterelle | -45° | Lapin | -45° |
| Poule | -50° | Chien | -160° |

Ces valeurs n'ont rien d'absolu. Il y a des différences individuelles et puis, comme nous l'avons dit, elles dépendent de la durée de l'effort. En tout cas elles donnent une idée de la résistance au froid des homéothermes en pleine possession de leur mécanisme thermorégulateur. La température critique inférieure dépend, comme nous le verrons plus loin, de l'entraînement de l'homéotherme au froid, c'est-à-dire de son milieu thermique antérieur. Elle doit dépendre également du degré d'agitation de l'air ambiant ; les données précédentes ont été obtenues dans un faible courant d'air. Comme on le voit du tableau précédent, les homéothermes de plus faible taille ont en général une température critique inférieure moins basse que ceux de forte taille ; ce fait ne semble pas tenir à une différence de pouvoir thermogénétique, comme on le verra plus

loin, mais à une différence du pouvoir calorique déperditeur en rapport avec la moindre épaisseur des couches protectrices chez les animaux de faible taille.

Lorsque la température critique inférieure est dépassée, l'homéotherme entre en hypothermie, il est « forcé » par le froid. Comme nous le verrons plus loin, les homéothermes se remettent d'hypothermies profondes de 10 degrés et plus.

Nous n'avons aucune donnée précise concernant la température critique inférieure de l'homme. Il ne peut s'agir que de l'homme nu, car par les vêtements on pourrait l'abaisser au degré voulu. A moins d'être spécialement entraîné au froid, il n'y a pas de doute que l'homme nu et immobile ne peut résister longtemps à des températures voisines de 0° sans tomber en hypothermie.

VII. — La température critique supérieure.

C'est la température ambiante la plus élevée à laquelle l'homéotherme peut maintenir sa température centrale à son niveau normal. La température critique supérieure varie largement avec l'état hygrométrique et le degré d'agitation de l'air ambiant. Dans un air calme et saturé de vapeur d'eau, la température critique supérieure est inférieure à la température de l'homéotherme, les moyens de thermolyse dont il dispose étant presque sans effet dans ces conditions (polypnée, sudation).

Par contre, dans un air parfaitement sec et agité, l'homéotherme peut avantageusement lutter contre une température ambiante de beaucoup supérieure à la sienne. On ne manque de citer à ce sujet le cas, rapporté par *BLAGDEN*, d'un séjour dans un four de boulanger.

De même qu'aux températures basses, l'adaptation est un facteur important de la résistance au chaud. Comme l'ont constaté *MAYER* et *NICHITA* [143], la « température de forçement » (notre température critique supérieure) du lapin s'élève lorsque cet animal est exposé tous les 3-4 jours pendant 3 heures à la température s'élevant progressivement de 23 à 39° ; il devient capable de maintenir sa température constante à la température ambiante de 33° et même de 37°. A ces températures l'augmentation de la consommation d'oxygène devient moins importante par adaptation.

GELINEO [60, 61] a trouvé que la température à laquelle les animaux (rat, verdier, tourterelle) entrent en hyperthermie est différente selon la température à laquelle ils ont été adaptés : elle est plus élevée pour les animaux ayant vécu dans un milieu chaud que pour ceux ayant vécu dans un milieu froid :

| Animal | Température d'adaptation | Température critique supérieure |
|-------------------|--------------------------|---------------------------------|
| Verdier..... | 14 à 20° | 33°5 |
| Verdier..... | 29 à 32° | 36°7 |
| Tourterelle | —2 à +12° | 36°0 |
| Tourterelle | 29 à 32° | 38°0 |
| Rat..... | —2 à +12° | 32°0 |
| Rat..... | 12 à 18° | 33°0 |
| Rat..... | 29 à 32° | 35°0 |

Lorsque la température critique supérieure est dépassée, l'hyperthermie fait son apparition. Les homéothermes sont beaucoup moins résistants envers l'hyperthermie qu'envers l'hypothermie. Tandis qu'ils peuvent se remettre d'un refroidissement de 10 degrés et plus, une hyperthermie de 5 degrés est en général fatale.

VIII. — Le champ d'accommodation de l'homéothermie.

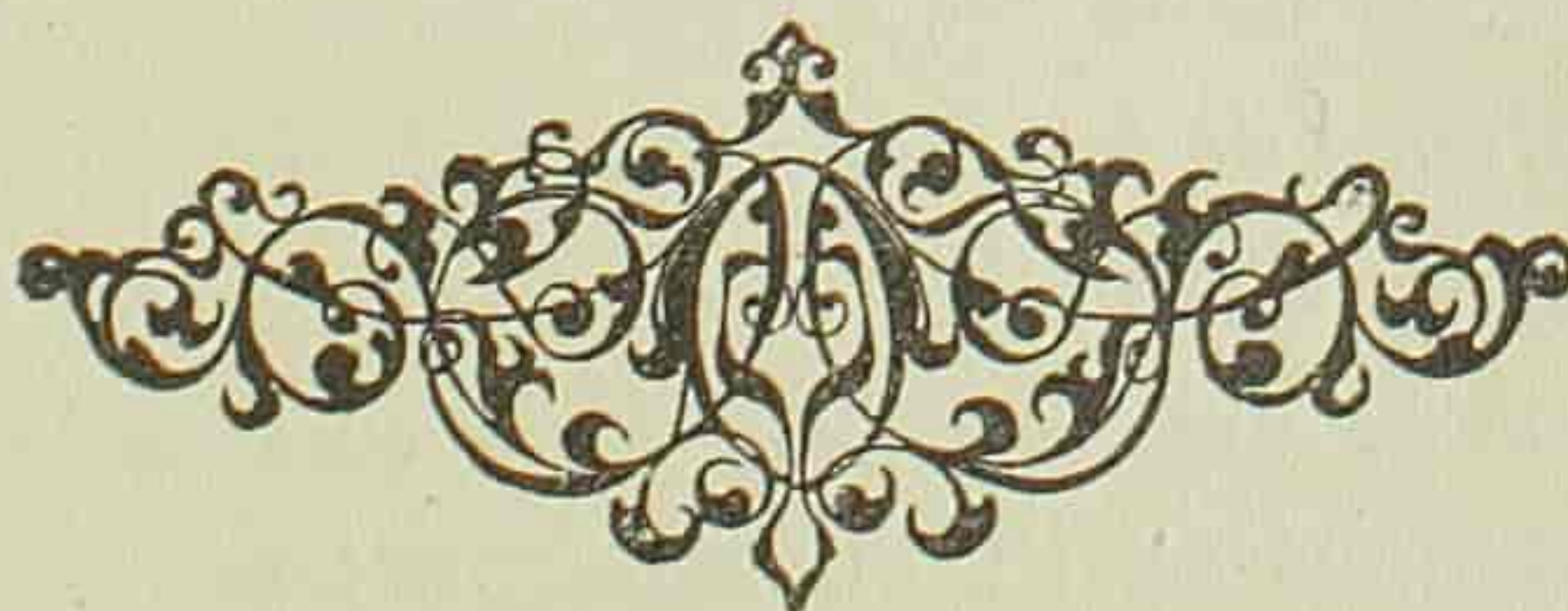
C'est la différence entre la température critique supérieure et la température critique inférieure, autrement dit c'est l'espace thermométrique pour lequel l'homéotherme peut maintenir sa température à son niveau normal. Vu ce qui a été dit au sujet des températures limites de l'homéothermie, nous ne pouvons donner que des valeurs relatives et approximatives de l'étendue du champ d'accommodation de l'homéothermie. En prenant comme température critique supérieure la température du corps même (ce qui est au-dessous de la température que les homéothermes dans des conditions favorables peuvent supporter) et comme température critique inférieure les valeurs que nous avons données (p. 16), on obtient les valeurs suivantes du champ d'accommodation de l'homéothermie de quelques animaux :

| | |
|--|------|
| Passereaux (verdier, moineau, chardonneret). | 70° |
| Alouette, tourterelle | 80° |
| Pigeon | 125° |

| | |
|---------------------|----------|
| Poule, dindon | 70-90° |
| Canard, oie..... | 130-140° |
| Rat | 65° |
| Cobaye | 55° |
| Lapin..... | 85° |
| Chien | 200° |

Nous le répétons, ces valeurs, par suite du caractère adaptatif, c'est-à-dire variable, des limites du champ d'accommodation de l'homéothermie, n'ont rien d'absolu. Toutefois elles donnent une idée de la puissance de l'accommodation de l'homéothermie des animaux vivant aux températures moyennes.

Au moment de la naissance le champ d'accommodation est nul ou très peu étendu, il s'établit ensuite plus ou moins vite selon l'espèce animale.



DEUXIÈME PARTIE

LE MÉTABOLISME DE BASE

I. — Esquisse du mécanisme de l'homéothermie. Terminologie.

Lorsqu'un homéotherme se trouve à une température assez basse lui imposant manifestement la lutte contre le froid et qu'on élève progressivement cette température, on constate que sa production calorifique diminue au fur et à mesure que la température ambiante s'élève. On arrive ainsi à une limite de température, au-delà de laquelle commence la lutte contre le chaud (polypnée, sudation). Si on a pris la précaution que l'homéotherme fût à jeun et au repos, on obtient dans ces conditions la *dépense énergétique de fond* ou le *métabolisme de base*, et la température, ou la zone de température, à laquelle il se manifeste est sa *neutralité thermique* (fig. 1). On admettait que le métabolisme de base représente le niveau le plus bas des échanges de l'homéotherme ; nous verrons (fasc. II) qu'il n'en est pas toujours ainsi.

Inversement, en abaissant la température ambiante à partir de la neutralité thermique, les combustions deviennent de plus en plus intenses, jusqu'à une limite de température ambiante au delà de laquelle l'organisme ne peut plus maintenir sa température normale, l'hypothermie faisant son apparition. Cette limite de température est, comme nous l'avons déjà dit, la *température critique inférieure* ; la production calorifique à cette température, maximum de l'état homéotherme, est le *métabolisme de sommet*.

Ce mécanisme thermorégulateur fondé sur la variation de l'intensité des combustions intra-organiques en fonction de la température ambiante, ou mieux de la déperdition calorifique, constitue la *thermorégulation chimique* (RUBNER), et la chaleur qu'elle met en

jeu à partir de la neutralité thermique, et qui s'ajoute à celle de la dépense de fond, est la *chaleur complémentaire* ou encore la *chaleur réglable* (LEFÈVRE). La différence numérique entre le métabolisme de sommet et le métabolisme de base donne la valeur de cette chaleur réglable ou de la *marge de la thermogénèse* (LAPICQUE). L'espace thermométrique entre la neutralité thermique et la température critique inférieure représente le *champ d'accommodation* de la thermorégulation chimique.

Si, partant de la température de la neutralité thermique on

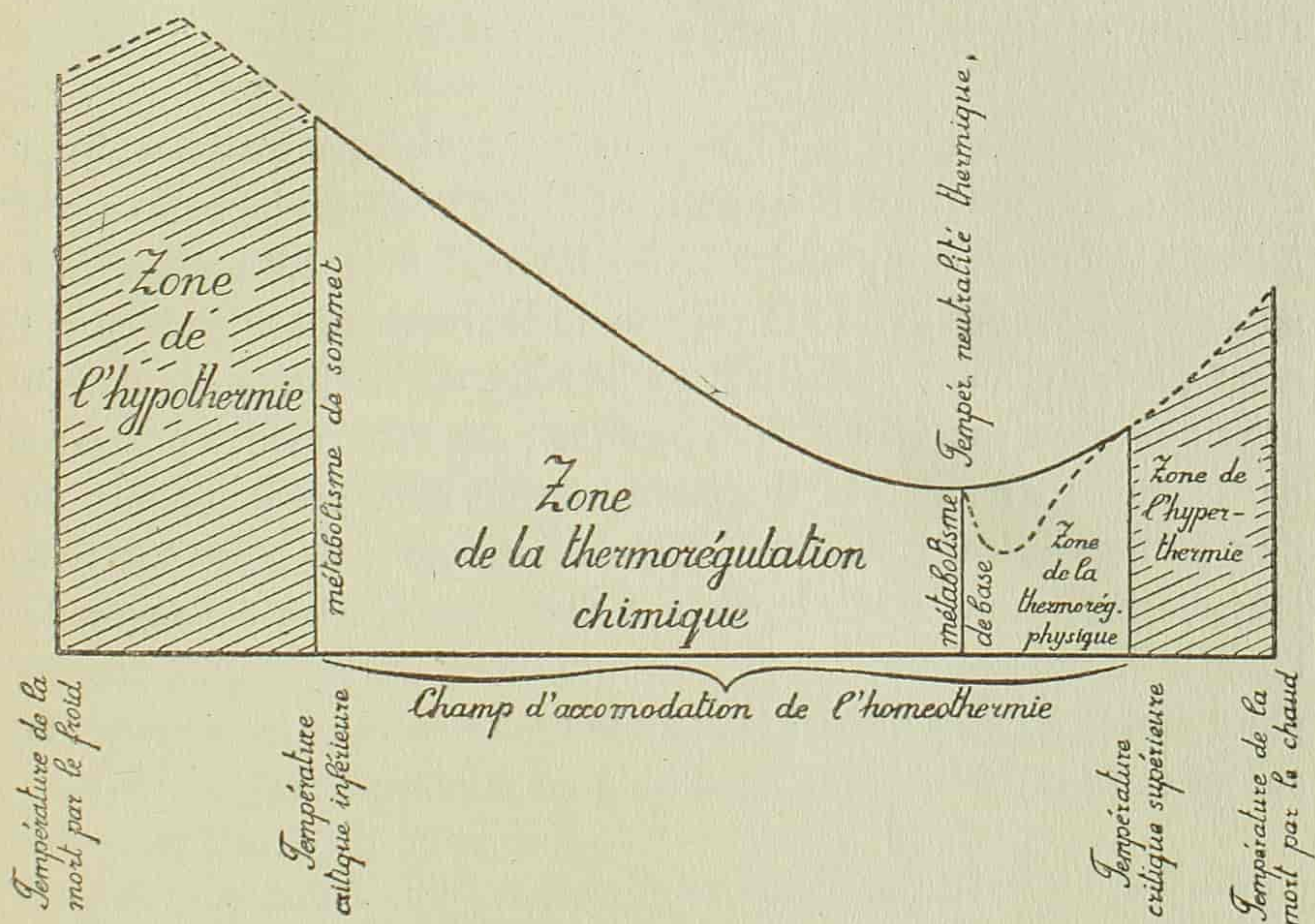


Fig. 1. — Schéma de la thermorégulation.

élève graduellement la température ambiante, l'homéotherme met en jeu les moyens dont il dispose pour augmenter sa déperdition calorique ; aussi dans cette zone de températures au-dessus de la neutralité thermique, la thermorégulation se fait surtout par la régulation de la déperdition de chaleur ; c'est la *zone de la thermolyse*, tandis qu'aux températures inférieures à la neutralité, la régulation se faisant surtout par la production de chaleur, c'est la *zone de la thermogénèse*. La thermolyse se faisant par des moyens physiques, la thermorégulation dans la zone de la thermolyse est désignée par *thermorégulation physique*.

La température à laquelle l'homéotherme est forcé par le chaud

est la *température critique supérieure*. La différence entre cette température et celle de la neutralité thermique exprime l'étendue du *champ de l'accommodation de la thermorégulation physique*, tandis que l'espace entre la température critique supérieure et la température critique inférieure exprime l'étendue du *champ d'accommodation de l'homéothermie*. Au delà de ces deux températures apparaissent d'une part l'hyperthermie, d'autre part l'hypothermie. Dans ces zones de température corporelle anormale, l'organisme lutte pour le retour à sa température normale. Ces zones sont limitées à leur tour par les températures auxquelles toute lutte est rendue impossible, la mort survenant brusquement par le froid ou par le chaud.

Ce qui précède n'est qu'une esquisse schématique du mécanisme de la thermorégulation, mais qu'il est bon d'avoir toujours présente à l'esprit pour en comprendre toutes les modalités. En premier lieu on doit remarquer que ni la zone de la thermorégulation chimique n'est exclusivement chimique, ni la zone de la thermorégulation physique n'est exclusivement physique ; ces deux modes prennent part simultanément à la thermorégulation avec prédominance de l'un ou de l'autre. Ensuite, le métabolisme de base n'est pas toujours le minimum auquel peuvent être abaissés les échanges de l'homéotherme, comme on le verra plus loin, de sorte qu'il correspond plutôt à l'état des échanges à la limite entre la lutte contre le chaud et la lutte contre le froid qu'à un minimum réel.

II. — La calorification fondamentale.

Comme on vient de le voir dans l'esquisse précédente, la dépense énergétique de l'homéotherme n'a pas une valeur invariable, le maintien de l'homéothermie dans les conditions variables du milieu et dans les différents états physiologiques étant réalisé en partie par la variabilité de la dépense énergétique.

Il y a dans la dépense énergétique de l'homéotherme une partie variable, contingente, pouvant être supprimée, et une partie fondamentale correspondant aux besoins inéluctables de l'entretien de la vie homéotherme, que l'on obtient seule lorsque sont supprimées toutes les fonctions contingentes. Parmi celles-ci les plus

importantes sont : le travail musculaire volontaire, la production de chaleur dans le but de calorification, la mise en jeu de la thermorégulation physique, le travail de l'appareil digestif dû à la présence d'aliments, la dépense due aux transformations immédiates des produits de la digestion. Par conséquent, pour atteindre expérimentalement cette partie fondamentale de la calorification de l'homéotherme, celui-ci devra être à l'état de repos, dans un milieu ambiant à la température de sa neutralité thermique et à jeun depuis un certain temps. Dans ces conditions les échanges seront réduits au niveau du métabolisme de base.

C'est MAGNUS-LÉVY [133] qui dès 1899 insista sur la nécessité de distinguer dans la dépense essentiellement variable des homéothermes la partie fondamentale, le *Grundumsatz*, que nous trouvons défini, quelques années plus tard, comme il suit : « C'est la plus faible valeur des échanges, l'expression numérique de la dépense d'énergie nécessaire à l'entretien de toutes les fonctions permanentes, c'est-à-dire de celles indispensables au maintien de la vie. Ces fonctions sont, entre autres, les mouvements visibles de l'activité de la respiration et du cœur, l'activité variable des muscles lisses, les courants liquides (sécrétions) ne dépendant pas ou ne dépendant qu'en partie de la force propulsive du cœur, les phénomènes en rapport avec les échanges et l'usure protoplasmique, etc. »

Cette notion de *métabolisme de base*, dénomination ayant actuellement prévalu, s'est imposée à tous les physiologistes, soit à la suite de MAGNUS-LÉVY, soit indépendamment, visant sous différentes dénominations et définitions la même chose en réalité.

Ainsi LOEVY [126] entend par *Erhaltungsumsatz* : « les échanges nécessaires à l'entretien des fonctions continues importantes pour la vie ».

LEFÈVRE [121] dès 1902 définit l'énergie physiologique : « la plus importante, indépendante de tout besoin calorique et qui est en rapport avec l'activité des organes », pour faire de cette notion la base de ses études, insistant sur son importance et en tirant toutes les conséquences expérimentales et théoriques qu'elle comporte.

KELNER [107], reconnaissant l'influence de la température ambiante sur les échanges, distingue une « énergie dynamique », « partie servant directement aux fonctions vitales des cellules et aux

activités de l'organisme : fonctionnement des glandes, mouvement de l'appareil respiratoire et du cœur, qui ne peuvent être diminuées par l'apport de chaleur du milieu ambiant ».

La notion de métabolisme de base est à plusieurs points de vue d'une importance capitale. Elle permet d'atteindre dans la dépense essentiellement variable de l'homéotherme une partie profonde, fixe dans des conditions données, pouvant servir de terme de comparaison. C'est notamment dans la recherche d'une loi bioénergétique dans la série des homéothermes que l'on verra toute l'importance théorique du métabolisme de base, qui est également devenu en clinique le terme d'épreuve de l'état des échanges énergétiques.

1. CONDITIONS D'OBTENTION.

a) *La neutralité thermique.*

Parmi les conditions d'obtention du métabolisme de base il y a la température ambiante qui doit être au niveau de la neutralité thermique. Cette température est, en réalité, la limite entre la lutte contre le froid et la lutte contre le chaud. On ne peut plus affirmer actuellement qu'à cette température les échanges de l'homéotherme atteignent leur valeur la plus basse, car nous verrons plus loin que les échanges baissent, chez certains homéothermes au moins, avec l'apparition des phénomènes de la thermolyse (polypnée, sudation). Sans être le niveau le plus bas des échanges, le métabolisme de base est l'état de la moindre activité des mécanismes thermorégulateurs : la thermorégulation chimique étant réduite, et les mécanismes spéciaux de la thermolyse n'entrant pas encore en jeu à cette température de la neutralité thermique. Aussi les homéothermes cherchent-ils instinctivement à se placer dans les conditions de neutralité thermique qui équivaut à l'état de repos le plus complet que peut atteindre leur mécanisme thermorégulateur.

Expérimentalement on trouve la neutralité thermique d'un homéotherme donné en suivant sa dépense énergétique lorsque l'on élève graduellement la température ambiante, en partant d'une température assez basse, les autres conditions d'obtention du mé-

tabolisme de base étant réalisées. La température à laquelle les échanges accusent leur plus faible valeur, avant l'apparition des phénomènes mentionnés de la thermolyse, est la température de la neutralité thermique de l'homéotherme en question.

La neutralité thermique peut être à différentes températures selon l'espèce animale. Pour une même espèce ou pour un même individu elle varie avec le pouvoir protecteur calorique de ses vêtements. Les chiens à poils courts ont leur neutralité thermique à une température plus élevée que ceux à poils longs (RUBNER [176]). En tondant un animal on élève sa neutralité thermique. Plus l'homme se vêt chaudement, plus sa neutralité thermique est basse ; elle peut être ainsi amenée à des températures très au-dessous de zéro. Par la façon de se vêtir l'homme tend instinctivement à maintenir sa température sous-vestiale à la neutralité thermique pour toutes les températures ambiantes.

D'après LEFÈVRE [121], la neutralité thermique ambiante de l'homme dans différentes conditions a les valeurs suivantes :

| | |
|--|--------|
| Dans le bain | 35-36° |
| Dans un courant d'air de 3 m. 50 à la sec., nu et au repos | 30° |
| Dans les mêmes conditions, vêtu demi-saison.. | 25-26° |
| Atmosphère calme | 22-23° |

Chez les animaux il n'est pas toujours aisé de déterminer le niveau exact de leur neutralité thermique, surtout chez ceux de forte taille, bien protégés par leur plumage ou leur pelage. Chez ces animaux la pente de la courbe de la thermorégulation chimique est très douce, de sorte que pour des différences de température ambiante très notables on ne constate guère de différence dans la production calorique dans la zone des températures élevées. Chez ces animaux il s'agit pratiquement d'une zone de neutralité thermique plutôt que d'une température. Toutefois il se pourrait que réellement les échanges fussent fixes dans cette zone, la thermorégulation physique jouant seule sans en modifier l'intensité, comme l'admet RUBNER dans ses expériences sur le chien.

Voici quelques données concernant la neutralité thermique des animaux adaptés aux températures moyennes :

| Animal | Neutralité thermique | Auteur |
|---------------------|----------------------|-----------------------------|
| Souris | 29-30° | CHEVILLARD [34] |
| Rat | 30-33° | TERROINE et TRAUTMANN [193] |
| — | 29-34°5 | BENEDICT et MAC LEOD [21] |
| — | 25-29° | KIKO GOTO [108] |
| — | 32-33° | GIAJA [66] |
| Cobaye | 30° | RUBNER [176] |
| Lapin | 15-20° | E. LE BRETON [118] |
| Chien à poil ras .. | 25-26° | HÉDON [94] |
| — à poil épais . | 20-21° | <i>Id.</i> |
| Chèvre | 13-21° | MAGNE |
| Mouton | 21-25° | BENEDICT et RITZMAN [23] |
| Chimpanzé | 20-29° | BRUHN et BENEDICT [27] |
| Chardonneret | 30° | GIAJA et MALES [84] |
| Inséparable | 31° | <i>Id.</i> |
| Serin | 34°5-36° | GELINEO |
| Tourterelle | 31°5-35°5 | <i>Id.</i> [61] |
| Pigeon | 24°3-24°8 | NICHITA et IFTIMESCO [150] |
| Coq | 26° | BACQ [10] |
| — | 26-27° | TERROINE et TRAUTMANN [193] |
| — | 20-28° | ALEX. GIAJA [65] |
| Poule | 22° | NICHITA [151] |
| Dindon | 20-28° | ALEX. GIAJA [65] |
| Oie | 18-25° | <i>Id.</i> [65] |

Le niveau de la neutralité thermique, de même que celui du métabolisme de base, varie avec le milieu thermique d'adaptation. Ainsi selon la température à laquelle ils ont antérieurement séjourné un certain temps, les animaux suivants ont leur neutralité thermique au niveau respectif (GELINEO [60-61]) :

| Rat | | Verdier | |
|--------------------------|----------------------|--------------------------|----------------------|
| Température d'adaptation | Neutralité thermique | Température d'adaptation | Neutralité thermique |
| 0-2° | 29-30° | 14-20° | 30-31° |
| 16-20° | 30-32° | 29-32° | 33-35° |
| 30-32° | 32-34°5 | <i>Tourterelle</i> | |
| | | —2-12° | 31°5-35°5 |
| | | 29-32° | 34-36°5 |

Ce fait de la variabilité de la neutralité thermique avec le milieu thermique d'adaptation tient à ce que le métabolisme de base varie dans les mêmes conditions, ainsi qu'on le verra plus loin : il est d'autant plus élevé que la température d'adaptation est plus basse.

Tout ce qui précède concerne la neutralité thermique dans les conditions d'obtention du métabolisme de base, c'est-à-dire à l'état de repos et de jeûne. Evidemment, la neutralité thermique baisse lorsque l'homéotherme produit du travail musculaire, la chaleur accompagnant ce travail remplace la chaleur de la régulation chimique. De même la chaleur produite par le travail de l'appareil digestif et par l'action dynamique spécifique des aliments abaisse la neutralité thermique. Ainsi un chien qui, à jeun, a sa neutralité thermique à 31°, l'abaisse à 22° après avoir été abondamment nourri (RUBNER [176]).

Le déplacement de la neutralité thermique par l'ingestion d'aliments peut être mis en évidence par la modification de la température à laquelle apparaît la polypnée thermique chez un même individu selon qu'il est à jeun ou alimenté. Ainsi un canard à jeun présente de la polypnée à 29°-30°, tandis qu'alimenté de viande la polypnée apparaît déjà à 24°5 (GIAJA et MALES [83]).

Importance de la notion de neutralité thermique.

On ne saurait trop insister sur l'importance de la notion de neutralité thermique, non seulement dans la détermination du métabolisme de base, mais en général dans l'étude des échanges matériels et énergétiques des homéothermes. En effet, l'organisme se trouve dans deux états essentiellement différents selon qu'il est à sa neutralité thermique ou à une température inférieure à celle-ci. Dans ce dernier cas sa dépense est un mélange de chaleur réglable et d'énergie de fond dans des proportions variées. De nombreux exemples, dont nous citerons quelques-uns, montrent que l'organisme se comporte différemment selon qu'il est dans l'un ou l'autre de ces états, et à quelles confusions l'on s'expose en n'en tenant pas compte.

L'action dynamique spécifique des aliments, mise en évidence par RUBNER [176] est directement soumise à l'état énergétique de l'homéotherme : elle ne se manifeste dans toute son ampleur qu'à la neutralité thermique, diminuant avec l'abaissement de la température ambiante, pour disparaître complètement, masquée par la chaleur réglable de la thermorégulation chimique, lorsque la température ambiante est assez éloignée de la neutralité thermique.

Pour les mêmes raisons, l'*isodynamie* dans les substitutions ali-

mentaires n'apparaît pas à la température de la neutralité thermique. Ce n'est qu'à des températures exigeant la production d'une certaine proportion de chaleur réglable, que l'isodynamie retrouve ses droits (LAPICQUE [112], WEISS [200]).

L'*inanition* varie d'aspect selon que les homéothermes sont à la neutralité thermique ou à des températures inférieures à celle-ci. La perte relative de poids au moment de la mort par inanition dépend de la température ambiante : elle est au maximum à la neutralité thermique (TERROINE et BARTHÉLEMY [189]). Aux températures inférieures à la neutralité thermique, la mort d'inanition est en réalité une mort par défaut de calorification, c'est-à-dire une mort de froid, tandis qu'à la neutralité thermique il ne saurait en être de même (GIAJA et GELINEO [82]).

La *tension de l'oxygène* atmosphérique agit tout différemment sur la dépense énergétique selon que l'homéotherme est à sa neutralité thermique ou à des températures inférieures à celle-ci. Dans le premier cas la baisse de la tension de l'oxygène respiratoire jusqu'à la limite compatible avec la vie n'agit guère sur l'intensité de la calorification, tandis que dans le second cas la calorification est fortement diminuée, même pour des dépressions moyennes (moitié de la normale), rendant l'homéothermie impossible à des températures inférieures à la neutralité thermique (W. LINTZEL [120], MAYER, CORDIER, HAMON, KOLODNY, CHEVILLARD [37, 91], GIAJA et GELINEO [76]).

Les *substances pyrétiques*, comme on le verra plus loin, agissent différemment selon que l'homéotherme est à la neutralité thermique ou à des températures plus ou moins inférieures à celle-ci. Selon la température ambiante elles peuvent produire de l'hyperthermie ou de l'hypothermie (GIAJA et DIMITRIJEVIĆ [74, 75]).

Le *métabolisme azoté endogène* varie dans son intensité avec la température ambiante ; il atteint son minimum à la neutralité thermique (TERROINE et M^{me} SORG-MATTER [192]).

Les phénomènes d'*avitaminose* et de *croissance* varient également selon que l'homéotherme est à la neutralité thermique ou à des températures inférieures.

Ces exemples montrent toute l'importance de la notion de neutralité thermique et en général de la température ambiante dans l'étude des homéothermes : si l'on n'en tient pas toujours compte suffisamment c'est que l'influence de la température ambiante ne

se manifeste pas directement sur les homéothermes, leur température restant constante malgré les variations de la première. Aussi a-t-on la fausse impression que rien n'est changé chez eux tant que leur température corporelle reste constante. Mais c'est grâce à des changements profonds que l'homéotherme garde son indépendance envers la température ambiante, et l'on peut dire que, en réalité, la température ambiante agit plus profondément sur l'homéotherme que sur le poïkilotherme, celui-ci ne faisant que suivre la température ambiante, tandis que le premier s'y oppose en réagissant.

b) *Le jeûne.*

Une autre condition à respecter dans l'obtention du métabolisme de base est l'état de jeûne. Le travail de l'appareil digestif et les transformations immédiates des produits absorbés, précédant leur assimilation, provoquent une dépense contingente qu'il y a lieu d'éliminer dans la mesure du métabolisme de base. Cette dépense peut être considérable, de plus elle est variable selon la nature des aliments, aussi bien au point de vue du travail qu'ils imposent à l'appareil digestif que de l'action dynamique spécifique qu'ils exercent.

La durée du jeûne précédant la mesure du métabolisme de base, de 12 heures chez l'homme, ne doit être que de quelques heures chez les homéothermes de petite taille : 6 heures chez la souris (CHEVILLARD [34]), de même pour les petits passereaux (4 à 6 heures), ces animaux mourant en quelques jours d'inanition, tandis qu'elle doit être de plusieurs jours chez les ruminants dont l'appareil digestif ne s'évacue que très lentement.

c) *Le repos musculaire.*

D'après la définition même du métabolisme de base, toute activité musculaire doit être exclue, les muscles doivent être à l'état de résolution aussi complète que possible ; aussi chez l'homme la mesure du métabolisme de base doit être faite dans la position couchée, celle que l'individu prend habituellement pendant le sommeil (MAYER et DELCOURT-BERNARD [41]). Chez les animaux cette condition de repos est plus difficilement réalisée, aussi doit-on

prendre des précautions particulières pour que la mesure du métabolisme de base ne soit pas faussée par la dépense de l'activité musculaire. Parmi ces précautions citons la propreté des animaux, les parasites (puces, poux) étant une cause d'agitation incessante ; en faisant butter la tête des oiseaux contre un plafond disposé dans l'appareil de mesure, on les oblige à rester assis et on diminue leurs mouvements, de la tête surtout (Alex. GIAJA [65]) ; on obtient le même résultat en plaçant les animaux (poules) dans des cages métalliques adaptées à la taille et à la forme des sujets (NICHITA [151]). Un dispositif d'enregistrement des mouvements est recommandable (HARRIS et BENEDICT [93]), pour ne prendre en considération que les périodes d'immobilité de l'animal.

C'est surtout les animaux de petite taille qui ont une tendance à s'agiter. Chez la souris une agitation extrême augmente les échanges de 21 à 120 %, mais une agitation même modérée peut être une cause d'erreur importante (CHEVILLARD). La question de l'influence que peut avoir un travail même très léger sur la valeur du métabolisme de l'homme a été le sujet de discussions (BENEDICT, LEFÈVRE, TERROINE...) ; il est prudent d'éviter dans la mesure du métabolisme de base de l'homme tout mouvement, tout travail extérieur.

d) *Le moment de la mesure.*

La valeur du métabolisme de base oscillant périodiquement dans l'espace de 24 heures, formant ainsi un cycle nyctéméral, il y a lieu de faire les mesures, pour qu'elles soient comparables, au même moment de la journée.

2. MESURE DE LA SURFACE CORPORELLE.

Le métabolisme de base est défini par son caractère fondamental et inéluctable dans la dépense énergétique de l'homéotherme. Aussi sa définition ne saurait être attachée au mode d'expression que l'on peut adopter en le rapportant soit à la surface du corps, soit à sa masse, soit en fonction de quelque autre valeur. Dans la plupart des cas le métabolisme de base est le mieux exprimé en

fonction de la surface, surtout dans ses rapports interspécifiques concernant les homéothermes de différentes tailles. Dans ce cas la mesure de la surface a évidemment la même importance que la mesure des échanges qu'on exprimera en sa fonction. Or, dans la mesure de la surface du corps on rencontre des difficultés d'ordre théorique et pratique.

On peut s'imaginer qu'il n'est pas aisé de mesurer la surface d'un animal, avec les replis de la peau, qu'il s'agisse de la méthode consistant à mesurer la peau étendue sur une surface plane, ou de celle consistant à recouvrir la surface de l'animal d'un enduit que l'on mesure ensuite. On ne doit pas oublier que toutes les formules proposées pour le calcul de la surface en fonction du poids de l'animal reposent sur des données expérimentales. Ainsi la fameuse « formule de Meeh » $S = K \sqrt[3]{P^2}$ nécessite la détermination expérimentale de K , dont la valeur n'est constante que pour des animaux de diverses tailles mais géométriquement semblables. Cette formule n'a rien de particulier par rapport aux formes animales ; elle s'applique à toutes les formes, géométriques ou non, la valeur de K variant selon la forme et étant constante pour les corps géométriquement semblables. Sa plus faible valeur est pour la sphère ; elle est de 4,8 pour la sphère de densité 1, la surface S étant mesurée en centimètres carrés et le poids P en grammes.

En attribuant à K la même valeur, 10 en général, dans le calcul de la surface de divers animaux, comme le font quelques auteurs, on commet certainement des erreurs. Il est indispensable de déterminer expérimentalement la valeur de K pour diverses espèces ; et encore faut-il tenir compte qu'au sein d'une même espèce les formes de différentes tailles ne sont pas toujours géométriquement semblables. Il est manifeste que les poussins ont une forme plus arrondie que les poulets adultes, et que chez les premiers, par conséquent, la valeur de K doit être moins élevée, ainsi que le confirment les mesures directes sur des poulets au cours de la croissance [66] :

| Poids (gr.) | Surface (cm ²) | K correspondant |
|-------------|----------------------------|-----------------|
| 30 | 63 | 6,54 |
| 44 | 110 | 8,8 |
| 193 | 386 | 11,5 |

Les méthodes de mesure de la surface corporelle et les résultats qu'elles donnent ont été critiquement exposés par BENEDICT [15]. Chez les homéothermes adultes les valeurs de K varient de 8,4 à 11,8.

Dans la mesure de la surface corporelle il y a aussi une difficulté d'ordre théorique lorsqu'elle sert à exprimer le métabolisme de base. Doit-on prendre en considération la surface totale du corps ou seulement la surface déperditrice de chaleur ? Dans ce dernier cas on devra déduire de la surface totale ses parties qui ne sont pas libres, telles la surface du tronc recouverte par les membres et la surface recouvrante de ceux-ci. C'est surtout chez les oiseaux que la différence est importante entre les deux cas, par suite de la partie importante du corps recouverte par les ailes ; mais pendant le vol toute la surface est déperditrice. Ensuite, prendra-t-on en considération l'étendue de la surface externe des téguments, surface du pelage et du plumage, ou celle de la peau ?

Il y a tant de difficultés aussi bien pratiques que théoriques pour exprimer les échanges en fonction de la surface qu'il y aura toujours une large marge d'incertitude dans les résultats se rapportant à cette question.

3. FACTEURS MODIFIANT LE MÉTABOLISME DE BASE.

De nombreux facteurs exercent leur influence sur le niveau du métabolisme de base. Il dépend, pour une même espèce, de l'âge, du sexe, de l'état antérieur de l'alimentation, des sécrétions internes. Il est modifié dans de nombreux états pathologiques. On trouvera dans les revues d'ensemble de E. TERROINE et E. ZUNZ [194] et de GRAFE [89] des données à ce sujet. Ici nous n'envisageons le métabolisme de base qu'au point de vue de l'homéothermie et de la thermorégulation. A ce point de vue il représente le fond de la calorification de l'homéotherme. Tous les facteurs exerçant une modification quantitative importante sur le métabolisme de base, agissent par cela même sur le mécanisme de l'homéothermie. C'est à propos de la thermorégulation que nous examinerons l'influence des sécrétions internes sur le métabolisme de base.

Un facteur modificateur du métabolisme de base, qui est directement en rapport avec la thermorégulation, c'est le milieu

thermique auquel l'homéotherme est adapté. Ensuite, à un état d'adaptation donné le métabolisme de base, de même que la température corporelle, subit des variations formant un cycle nycthémeral.

4. LE CYCLE NYCTHÉMÉRAL DES ÉCHANGES.

Les échanges, de même que la température centrale, varient au cours des 24 heures. Les auteurs sont en général d'accord pour attribuer la diminution des échanges durant la nuit, de 15 % chez le pigeon, au repos, à la suppression des excitations extérieures. Toutefois l'augmentation des échanges dans le cycle nycthémeral durant le jour ne saurait être de même nature que celle produite par le travail musculaire ou l'action dynamique spécifique. Ces deux suppléments de dépense peuvent être noyés dans la marge de la thermogénèse lorsque celle-ci est rendue assez vaste par l'abaissement de la température ambiante. Il n'en est pas de même du supplément diurne du cycle nycthémeral. Selon BURCKARD, DONT-CHEFF et KAYSER [29], le rythme nycthémeral garde la même amplitude à différentes températures ambiantes, à 30°, 20° et 5°.

Par conséquent, ce n'est pas à l'augmentation des échanges que l'on peut attribuer l'élévation de la température le jour, l'organisme sachant dissiper des suppléments caloriques autrement importants sans modifier sa température centrale. D'autre part il ne s'agit pas d'une augmentation des échanges semblable à celle produite par le travail musculaire, puisque nous la voyons subsister même lorsque l'organisme est obligé de produire de la chaleur supplémentaire pour sa calorification. C'est, comme l'a remarqué depuis longtemps LEFÈVRE [121], à des oscillations de la fonction nerveuse, soumise comme toute autre à la loi physiologique du repos et de l'activité, que le phénomène du cycle nycthémeral des échanges doit son origine.

De même que dans la fièvre, la production calorique augmentée n'est pas la cause première de l'élévation du niveau de la température — la production calorique du travail musculaire modéré ne produisant pas la fièvre, — dans le cycle nycthémeral c'est l'activité périodiquement plus forte des centres thermorégulateurs qui accorde la température corporelle à un niveau plus élevé.

L'élévation diurne des échanges est une sorte de fièvre physiologique, par rapport à l'état de repos nocturne.

5. INFLUENCE DU MILIEU THERMIQUE D'ADAPTATION SUR LE MÉTABOLISME DE BASE.

On a beaucoup insisté sur les conditions à réaliser lors de la mesure du métabolisme de base, chez l'homme notamment, afin de pouvoir obtenir des valeurs fixes, représentant le métabolisme normal, et déceler toute déviation pathologique. On sait que des tables ont été soigneusement dressées par HARRIS et BENEDICT [93] permettant de savoir quelle est la valeur normale moyenne du métabolisme de base en fonction du sexe, de l'âge, du poids et de la taille. On a également cherché à en fixer les différences par rapport aux diverses races humaines.

Les facteurs influençant extemporanément ou à court délai le métabolisme de base sont bien connus et c'est sur eux que porte toute l'attention lors de sa mesure. Mais il y a également des facteurs d'adaptation dont l'effet n'est pas supprimé instantanément avec la cause. Tel est le milieu thermique ambiant dans lequel l'homéotherme a vécu pendant un certain temps avant la mesure de son métabolisme de base. En plaçant lors de cette mesure l'homéotherme à sa neutralité thermique, on supprime la chaleur réglable de la thermorégulation chimique, mais on ne supprime pas, ainsi qu'on le verra, l'effet de la température ambiante à laquelle l'homéotherme était accoutumé. De sorte qu'en ne tenant pas compte de ce facteur d'adaptation on sera exposé à attribuer les différences trouvées à des causes qu'elles n'ont pas en réalité.

Un fait bien établi ces derniers temps est le pouvoir d'adaptation du mécanisme de la thermorégulation au milieu thermique ambiant. En dehors de la réaction instantanée de ce mécanisme aux variations du milieu thermique, il y a également une accommodation lente, une véritable adaptation de l'organisme aux changements de ce milieu. Nous allons examiner en premier lieu l'adaptation du métabolisme de base, réservant aux chapitres respectifs l'adaptation des autres éléments de la thermorégulation.

Plusieurs auteurs avaient observé que le métabolisme de base varie selon les saisons, qu'il est plus élevé en hiver qu'en été. PALMER, MEANS et GAMBLE [153] ont trouvé que le même indi-

vidu, dont le poids est resté invariable, produisait à la même température ambiante 19,2 calories par kilogramme-heure en été et 21,4 en hiver. BENEDICT et MAC LEOD [21], comparant leurs résultats obtenus sur des rats au cours de plusieurs années, constatent que la dépense énergétique, mesurée à la même température ambiante, est plus élevée en hiver qu'en été. GESSLER [63], comparant la valeur de son métabolisme de base au cours de quatorze mois avec la courbe des températures mensuelles du lieu (HEIDELBERG), constate un rapport entre les deux. ENGELMANN [48] a tenu des lapins pendant un temps prolongé à la température de 33° et il a constaté une baisse de leur métabolisme de base à la suite du séjour dans ce milieu chaud. Toutefois, comme le remarque STIGLER [183], l'auteur n'ayant pas tenu compte de la température de ses animaux, on ne sait si l'abaissement constaté n'est pas provoqué par l'effet dépressif de l'hyperthermie. D'après OZORIO DE ALMEIDA [2], le métabolisme de base de l'homme est moins élevé dans les régions tropicales. KNIPPING [110] trouve que le métabolisme de base des Européens baisse d'environ 160 calories par 24 heures, après un séjour prolongé dans les régions tropicales.

Il est probable que dans ces influences climatiques et saisonnières c'est la température ambiante, ou mieux l'intensité des pertes de chaleur auxquelles est assujetti l'organisme, qui est la principale cause des variations adaptatives de la dépense énergétique de fond de l'homéotherme. Dans ce cas ces effets doivent dépendre de la façon dont l'homme règle artificiellement ses pertes de chaleur et en premier lieu de la façon dont il se vêt. C'est surtout à l'effet du froid que l'homme peut se soustraire presque complètement. Ainsi les habitants de la Sibérie, par leurs vêtements de fourrure doublés de fourrure (« dokha »), couchant sur des poêles, peuvent ne pas être exposés, malgré le froid rigoureux, à une déperdition calorique plus intense que les habitants de certaines régions équatoriales, grelottant à peine vêtus, durant les nuits particulièrement fraîches. Aussi les résultats parfois contradictoires obtenus au sujet de l'influence du climat sur les échanges ne doivent pas nous étonner et on ne pourra rien conclure de bien établi tant qu'on n'aura pas fait sur l'homme des expériences vraiment comparatives éliminant les différences de tous les autres facteurs hormis le facteur climatique. De même les particularités du métabolisme de base observées par rapport aux races humaines, tant qu'elles

n'auront pas été constatées dans des conditions climatiques, de protection vestimentaire, alimentaires et autres à tous points identiques, ne doivent être acceptées qu'avec réserve.

Que la thermogénèse aux températures inférieures à la neutralité thermique est passible d'adaptation, on le savait depuis les expériences de LARGUIER DES BANCELS [115] sur le pigeon. Cet auteur a constaté par la méthode alimentaire, qu'en faisant passer l'animal d'un milieu thermique à un autre, il fallait un certain temps pour que la dépense s'adapte au nouveau milieu, l'influence prolongée d'un état de la température extérieure ne disparaissant pas en même temps que celui-ci. En passant d'un milieu chaud à un milieu froid, la dépense est au début moins élevée qu'après un certain temps de séjour dans ce nouveau milieu, et inversement. Nous examinerons cette question lorsque nous parlerons de l'adaptation de la thermorégulation chimique. Ici il s'agit de l'adaptation du métabolisme de base. ARTUNDO [6 bis] a montré que le métabolisme du rat varie avec la température du milieu d'adaptation.

GIAJA et GELINEO [79] ont montré qu'un séjour prolongé à 32° abaisse considérablement le métabolisme de base du rat. GELINEO [60, 59, 62] a étudié avec beaucoup de soin cette question de l'influence du milieu thermique sur la thermorégulation du rat et des petits passereaux. Exposant les animaux à différentes températures constantes et mesurant de temps à autre leur métabolisme de base, il montre que celui-ci est fonction du milieu thermique d'adaptation. Des rats adultes exposés successivement durant plusieurs semaines à diverses températures accusent des différences considérables de niveau de leur métabolisme de base, ainsi que le montre l'exemple suivant :

| Température d'adaptation | Métabolisme de base (cal. m ² · 24 h.) |
|--------------------------|--|
| 5-10° | 859 |
| 16-20° | 676 |
| 30-32° | 517 |

Un passereau, le verdier, du poids de 27 grammes, a un métabolisme de base de 1.900 calories lorsqu'il est adapté à la température de 14-20°, et de 1.300 calories seulement lorsque la température d'adaptation est de 29-32°.

On voit par ces exemples que le métabolisme de base a varié

de 60 % chez le rat, de 48 % chez le verdier, sous l'influence d'une variation de 20° dans le premier cas, de 13° dans le second, de la température ambiante d'adaptation.

Le même fait a été constaté par GELINEO [60] chez les jeunes rats au cours de la croissance : leur métabolisme de base, selon le milieu thermique d'adaptation, à 0° ou 31°, diffère dans le rapport de 2 à 1.

L'adaptation complète au milieu thermique se fait chez le rat dans l'espace de deux à trois semaines, que le passage se fasse des basses températures aux températures élevées ou inversement.

On saisira aisément l'importance de ces faits tant au point de vue écologique (adaptation aux climats et aux saisons) qu'au point de vue des conséquences théoriques et pratiques qui en découlent. On verra plus loin qu'il n'y a pas que le métabolisme de base qui est fonction du milieu thermique d'adaptation, mais qu'il en est de même de tous les éléments de la thermorégulation : neutralité thermique, métabolisme de sommet, thermorégulations chimique et physique, températures critiques inférieure et supérieure.

Les mêmes faits de l'adaptation au milieu thermique ont été retrouvés par CHEVILLARD [34] chez la souris. Les animaux élevés à 18° diminuent leur thermogénèse au cours de l'adaptation au milieu de 30° de 30 %, et leur thermolyse latente de 50 %.

Les mesures du métabolisme de base ne tenant pas compte du milieu thermique d'adaptation rendent inopérantes les autres précautions prises lors de ces mesures et mènent à des conclusions erronées. Pour obtenir le *métabolisme de base proprement dit*, c'est-à-dire débarrassé des contingences du milieu thermique d'adaptation, l'homéotherme doit être adapté à une température voisine de sa neutralité thermique à l'état d'alimentation, c'est-à-dire qu'il doit être placé pendant un certain temps dans les conditions excluant toute production de chaleur réglable de sa thermorégulation chimique. Une « chambre neutre » doit faire partie de l'outillage de tout laboratoire de bioénergétique.

Dans ces conditions le métabolisme de base atteint son niveau le plus bas de l'état d'homéothermie. C'est le *métabolisme de base proprement dit* [60].

Aux températures inférieures à la neutralité thermique, l'homéotherme s'adapte en ajoutant au métabolisme de base proprement dit une proportion de chaleur d'autant plus importante que la température d'adaptation est plus basse. Cette *chaleur de l'adap-*

tation thermique [60] ne disparaît que par l'adaptation à la neutralité thermique, c'est-à-dire à la suite d'un séjour prolongé à cette température.

Comme on le voit, en dehors de la chaleur réglable de la thermorégulation chimique, qui apparaît et disparaît instantanément avec les variations de la température ambiante, il y a également une sorte de chaleur réglable au sein de la dépense de fond, avec cette différence que cette chaleur n'apparaît et ne disparaît que lentement sous l'action de la température extérieure.

6. RÔLES DE LA DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE MINIMUM DE L'HOMÉOTHERME.

Le métabolisme de base, surtout le métabolisme de base proprement dit tel que nous venons de le définir, représente, selon l'expression consacrée, le besoin inéluctable d'énergie pour l'entretien du mécanisme de la vie homéotherme. Parmi les rôles que cette énergie doit remplir on pense en premier lieu au travail musculaire du cœur, de l'appareil de la respiration, au travail des muscles lisses de la vie végétative. Cependant il n'y a pas de doute que ces travaux musculaires n'absorbent qu'une faible partie de l'énergie du métabolisme de base. Ainsi, d'après LÖWY et SCHRÖTTER [127], le cœur et l'appareil respiratoire n'auraient à leur service que 13 % de la dépense totale de l'homme au repos (3,6 % pour le cœur, 9,4 pour l'appareil respiratoire). D'après G. LILJENSTRAND [125], l'appareil respiratoire ne dépenserait que 1-3 % de l'énergie totale du repos. ZUNTZ et HAGEMANN [204] estiment que le cœur du cheval dépense environ 5 % de l'oxygène total consommé par cet animal.

Il y a ensuite la dépense des autres fonctions organiques, le travail des glandes notamment, puis l'énergie mise en liberté dans les réactions chimiques concernant l'acte de l'assimilation, etc. Mais il n'y a pas de doute que la majeure partie de la dépense énergétique n'est pas épuisée par ces rôles explicites. Elle doit servir tout simplement à entretenir la vie des tissus et des organes en dehors de leurs fonctions particulières. La majeure partie de l'énergie de fond de l'homéotherme doit être au service du muscle qui ne se contracte pas, de la glande qui ne sécrète pas, etc. C'est donc l'entretien de la vie organique en dehors de toute fonction qui coûte le plus dans la dépense énergétique totale.

Cependant il semble y avoir dans cette dépense une partie en rapport avec l'homéothermie, comme l'indiquent quelques faits. Ainsi chez les hibernants la dépense de fond tombe très bas, et cependant la vie des tissus et organes est conservée, à une température moins élevée que normalement, il est vrai. H. MAGNE, A. MAYER et L. PLANTEFOL [131] ont montré que par excitation des voies respiratoires on arrive à abaisser les échanges du lapin à un niveau très bas, à un dixième de leur valeur normale ; l'animal passe à l'état de vie latente et se refroidit. Ajoutons le fait que les échanges de l'homéotherme forcé par le froid baissent très considérablement lorsque sa température est tombée au-dessous d'un certain niveau, cette baisse ne pouvant être attribuée uniquement à l'effet de la température sur les échanges.

Tous ces faits semblent indiquer que dans la dépense servant à la vie des tissus, déduction faite de la dépense en rapport avec les fonctions organiques et tous les autres rôles explicites, il y a lieu de distinguer chez les homéothermes deux parties distinctes. L'une correspond probablement à la dépense d'entretien de la vie cellulaire ; l'autre, quoique au service également de cette vie élémentaire, est particulière à l'état homéotherme. Elle serait l'expression d'un certain « tonus » cellulaire assurant une plus forte activité à ces organismes. Cette partie de la dépense peut être suspendue expérimentalement ou normalement, pendant un temps plus ou moins long, ainsi que nous l'avons vu dans les exemples précédents, sans que la vie de l'homéotherme en soit compromise. D'après ce qui vient d'être dit, on devrait s'attendre à ce que les échanges des tissus *in vitro* soient plus faibles que *in situ*. Cependant c'est l'inverse que l'on constate, d'après GRAFE, REINWEIN et SINGER [90]. D'autre part la suppression de l'homéothermie par la section de la moelle cervicale ne modifie pas notablement l'intensité des échanges (FREUND et GRAFE [52]).

III. — Terme de comparaison dans la recherche d'une loi bioénergétique.

Les homéothermes sont de tailles extrêmement différentes : ils pèsent depuis quelques grammes seulement (colibris, bengalis) jusqu'à plusieurs milliers de kilogrammes (éléphant, baleine).

20.000 kgr.). Aussi s'est-on demandé depuis longtemps dans quel rapport se trouvent la taille et la dépense énergétique. Peut-être a-t-on songé tout d'abord que la dépense serait proportionnelle à la masse corporelle. Nous verrons plus loin qu'une simple réflexion démontre l'absurdité d'une telle supposition.

Dans la recherche d'une loi interspécifique bioénergétique, quel est le terme de comparaison que l'on doit adopter ? En effet, la dépense énergétique d'un homéotherme est variable ; même en excluant le travail musculaire volontaire, sa valeur peut être différente selon la température ambiante et l'influence d'autres facteurs. Longtemps on a comparé la dépense énergétique de divers homéothermes à la même température ambiante (à l'état de repos), ou plus exactement aux températures ordinaires des laboratoires. C'est des données ainsi obtenues qu'on a été amené à formuler la « loi des surfaces ».

Nous savons actuellement qu'en procédant de cette façon on compare des termes n'ayant pas la signification qu'on leur attribue dans la loi bioénergétique interspécifique. Que mesure-t-on en réalité à ces températures moyennes plus ou moins inférieures à la neutralité thermique ? On mesure un mélange en proportions variées du métabolisme de base et de la chaleur réglable. A une même température du milieu, la valeur de cette somme mesure la déperdition calorique totale de l'homéotherme ou, autrement dit, en premier lieu le pouvoir protecteur calorique de sa surface. Dans cette zone de chaleur réglable il suffit de tondre ou de plumer quelque peu l'animal pour voir sa dépense augmenter. Pour intéressantes qu'elles soient, ces données ne représentent pas le terme de comparaison caractéristique, stable, ayant une signification profonde pour l'énergétique de l'homéotherme, que l'on se propose d'atteindre.

Dans la recherche d'une loi bioénergétique interspécifique, c'est le métabolisme de base, expression des besoins profonds inévitables de l'organisme homéotherme qu'il y a lieu de prendre en considération. Et encore est-ce le « métabolisme de base proprement dit » que l'on doit viser. Nous venons en effet de voir dans quelle mesure le milieu thermique d'adaptation exerce une influence sur la grandeur du métabolisme de base, qui peut, selon la température du milieu auquel l'homéotherme est adapté, varier du simple au double. Si l'on ne tient pas compte de ce fait, on com-

parera entre elles des valeurs qui en réalité ne sont pas comparables. De plus, l'adaptation à une même température ambiante de divers homéothermes ne rend pas leur métabolisme de base comparable. En effet, à une même température ambiante inférieure à la neutralité thermique, deux homéothermes ne se trouvent pas forcément dans les mêmes conditions de thermorégulation : l'un pourra à cette température avoir une calorification supplémentaire réglable très importante, l'autre presque nulle. C'est le cas, par exemple, pour l'oie et le moineau, à la température ambiante de 15° : l'oie a à cette température presque la même dépense qu'à sa neutralité thermique, tandis que le moineau a sa calorification presque doublée ; ils se trouvent donc à la même température ambiante dans des conditions différentes d'adaptation, et le métabolisme de base de l'un n'est pas comparable au métabolisme de base de l'autre.

Ce qu'il faut c'est que les homéothermes soient adaptés chacun à sa température de neutralité thermique respective. Dans ces conditions on obtiendra leur métabolisme de base proprement dit, c'est-à-dire débarrassé de la partie aléatoire dépendant de la température du milieu dans lequel l'homéotherme a séjourné antérieurement, seule valeur vraiment comparable et à signification bioénergétique profonde.

IV. — Le métabolisme de base dans la série des homéothermes.

La « loi des surfaces ».

Les premiers essais de formuler une loi bioénergétique interspécifique sont fondés, comme nous l'avons vu, sur les mesures des échanges à des températures moyennes, plus ou moins éloignées de la neutralité thermique selon l'espèce animale en question. Ces mesures firent immédiatement ressortir que la dépense énergétique n'est pas proportionnelle à la masse corporelle et qu'elle est d'autant plus élevée par unité de poids que l'homéotherme est plus petit. En rapportant la dépense à la surface corporelle, les différences, sans disparaître complètement, sont incomparablement moins importantes, et de plus elles ne sont pas en rapport avec la taille.

Ces résultats obtenus avec une première approximation justifient la « loi des surfaces » : tous les homéothermes ont la même dépense énergétique en fonction de leur surface corporelle.

TREVIRANUS [195] dès 1832, CHOSSAT [36], REGNAULT et REISET [170], VOIT [199] avaient remarqué que les petits homéothermes ont des échanges relativement plus intenses que les grands. RUBNER montra dès 1883 qu'au sein de la même espèce (chien) les échanges sont d'autant plus intenses par unité de poids que l'animal est plus petit, tandis qu'ils ont à peu près la même valeur lorsqu'ils sont rapportés à la surface. A l'aide de données expérimentales de divers auteurs, il montra que le même fait se retrouve pour les différentes espèces d'homéothermes comparées entre elles au point de vue de l'intensité de leurs échanges. Il donna ensuite un exemple de trois animaux, chien, lapin et poule, dont la dépense est différente même lorsqu'elle est exprimée en fonction de la surface, attribuant ce fait aux conditions différentes de refroidissement dans lesquelles se trouvaient ces animaux.

Après RUBNER, RICHEL [172] collationna les données de divers auteurs sur la dépense d'homéothermes variés obtenues par différentes méthodes et dans des conditions qui ne sont pas précisées, la température ambiante notamment n'étant pas indiquée. Les valeurs moyennes obtenues confirment que la dépense varie inversement avec la taille. Calculée par unité de surface corporelle, la dépense accuse une certaine uniformité, mais tout de même avec de forts écarts pour les animaux de tailles extrêmes, le bœuf et les petits passereaux. RICHEL les élimina : la surface du bœuf étant arbitrairement déterminée, les petits oiseaux étant trop mobiles ; il élimina également les marmottes « dont le chiffre est très faible, car elles sont pourvues d'une épaisse fourrure tout à fait exceptionnelle ».

Cette dernière remarque de RICHEL montre bien que lui-même se rendait compte que ce qu'il comparait était en réalité le pouvoir déperditeur des surfaces, puisque l'épaisse fourrure de la marmotte lui fait rejeter cet animal. Mais on se demande alors ce que signifie la « loi des surfaces » énoncée dans ces conditions. Elle ne peut signifier autre chose que : tous les homéothermes, à peu près également protégés par leur fourrure ou leur plumage, à une même température ambiante ont à peu près, par unité de surface, la même perte de chaleur. Point n'est nécessaire d'insister qu'ainsi définie cette loi n'est qu'un truisme, et qu'elle ne peut être géné-

rale, comme le reconnaît RICHET lui-même en excluant de sa portée la marmotte, qui toutefois n'est pas une exception, car le pouvoir protecteur du pelage et du plumage doit être très différent chez divers homéothermes. Aussi il n'y a rien d'étonnant que la « loi des surfaces » ne se vérifia pas ultérieurement dans ces conditions de température en dehors de la neutralité thermique. LAPICQUE [113] montra qu'aux températures inférieures à la neutralité thermique les grands animaux, c'est-à-dire ceux mieux vêtus, accusent une dépense plus faible, en fonction de la surface, que les petits, moins bien vêtus. Voici les valeurs que nous avons obtenues chez quelques oiseaux, à la température de 17°, c'est-à-dire sans tenir compte de leur neutralité thermique :

| | | |
|--------------------|--------------------------------------|---|
| Chardonneret | 3.369 cal. par m ² -24 h. | |
| Tourterelle..... | 2.069 | — |
| Caille | 1.822 | — |
| Dindon..... | 1.751 | — |
| Oie | 1.125 | — |

Dans ces conditions de température ambiante, la production de chaleur étant déterminée par la déperdition, si l'on n'admet dans le cadre de la loi des surfaces que les homéothermes ayant à peu près le même pouvoir déperditeur de leur surface, comme le fait RICHET et après lui RUBNER, il est évident que leur production calorique devra être à peu près proportionnelle à leur surface, c'est-à-dire à leur déperdition calorique, pour que l'homéothermie soit réalisée. Aussi lorsque RUBNER indique parmi les conditions à réaliser pour que la loi des surfaces se manifeste, la suivante : « les animaux que l'on compare doivent avoir des surfaces de mêmes qualités déperditrices », il lui enlève toute signification. La loi des surfaces aura une signification bioénergétique si elle se vérifie surtout pour des animaux à pouvoir déperditeur de leur surface différent, à la température de leur neutralité thermique, c'est-à-dire lorsque la production calorique n'est plus déterminée par la déperdition. C'est précisément dans ces conditions de température ambiante qu'elle est le plus près de se vérifier (LAPICQUE [114])

Lorsque la notion de dépense de fond et celle de neutralité thermique furent acquises, la vérification de la loi des surfaces s'imposa dans ces conditions d'obtention du métabolisme de base. Rappelons que c'est le « métabolisme de base proprement dit » qu'il y aurait lieu de prendre en considération, car nous avons vu com-

bien se ressent le niveau du métabolisme de base du milieu thermique auquel est adapté l'homéotherme. Jusqu'à présent nous n'avons que quelques données seulement, réunies dans le tableau suivant, résultats inédits de GELINEO, concernant le « métabolisme de base proprement dit » des diverses espèces, qui est le

| Animal | Température d'adaptation | Calories par kgr 24 h. | Calories par m ² -24 h. |
|---|--------------------------|------------------------|------------------------------------|
| Serin (<i>Serinus canarius</i>) 17,5 gr. | 29-31° | 504 | 1.310 |
| Verdier (<i>Chloris chloris</i>) 27 gr. | 29-32° | 346 | 1.037 |
| Tourterelle (<i>Turtur risorius</i>) 130 gr. | 29-32° | 191 | 640 |

terme de comparaison sur lequel doit être fondée la loi bioénergétique quantitative des homéothermes. En absence d'un plus grand nombre de telles données expérimentales nous prendrons en considération dans ce qui suit celles concernant le métabolisme de base mesuré dans les conditions ordinaires.

MAMMIFÈRES.

| Animal | Poids | Calories par | | Auteurs |
|--|----------|--------------|-----------------------|------------------------------------|
| | | kgr.-h. | m ² -24 h. | |
| Souris naine..... | 8 gr. | 5,0 | 270 | BENEDICT et LEE [19] |
| Souris (blanche, sauvage, grasse) | 19-57 | 5,4-7,5 | 520-545 | BENEDICT et LEE [19] |
| Souris blanche..... | 24 | | 870 | CHEVILLARD [34] |
| Rat blanc..... | 234 | 5,03 | 640 | GELINEO [60] |
| Rat-taube..... | 170 | 5,87 | 799 | GIAJA et MALES [84] |
| Cobaye..... | 400-700 | 3,9 | 888 | TERROINE et TRAUTMANN [193] |
| Hérisson..... | 885 | 2,24 | 693 | GIAJA et MALES [84] |
| Lapin..... | 2-3 kgr. | 3,4 | 868 | TERROINE et TRAUTMANN [193] |
| Chien..... | 5 — | 2,39 | 868 | HÉDON [94] |
| Chèvre..... | 36 | 0,8 | 700 | RITZMAN, WASBURG et BENEDICT [171] |
| Chimpanzé..... | 48 — | 1,64 | 980 | BRUHN et BENEDICT [27] |
| Porc..... | | | 1.036 | DEIGHTON [40] |
| Homme..... | 65 | 1,00 | 900 | BENEDICT |
| Bœuf..... | 600 | 0,50 | 964 | ARMSBY, FRIES et BRAMAN [6] |
| Éléphant..... | 3.700 | 0,54 | 2.060 | BENEDICT [16] |

OISEAUX.

| Espèce animale | Poids gr. | Calories par | | Auteurs |
|---|-----------|--------------|-----------------------|----------------------------|
| | | kgr.-24 h. | m ² -24 h. | |
| Bengali | 7-8 | 481 | 950 | LAPICQUE [113] |
| Veuve à collier (<i>Vidua principalis</i>) | 10-15 | 384 | 1.296 | TERROINE et TRAUTMAN [193] |
| Chardonneret (<i>Carduelis elegans</i>) | 12 | 480 | 1.485 | GIAJA et MALES [84] |
| Serin (<i>Serinus canarius</i>) | 17 | 538 | 1.395 | GELINEO [59] |
| Hirondelle (<i>Hirundo rustica</i>) | 18 | 450 | 1.622 | GIAJA et MALES [84] |
| Linotte (<i>Acanthis cannabina</i>) | 19 | 537 | 1.433 | GELINEO [59] |
| Verdier (<i>Chloris chloris</i>) | 22 | 437 | 1.422 | GIAJA et MALES [84] |
| Moineau (<i>Passer domesticus</i>) | 30 | 353 | 1.274 | <i>Id.</i> |
| Inséparable (<i>Melospittacus undulatus</i>) | 30 | 489 | 1.764 | <i>Id.</i> |
| Caille (<i>Coturnix communis</i>) | 97 | 234 | 1.140 | <i>Id.</i> |
| Buse (<i>Falco tinnunculus</i>) | 135 | 125 | 764 | <i>Id.</i> |
| Tourterelle (<i>Turtur risorius</i>) | 130 | 159 | 809 | GELINEO [62] |
| Pigeon (<i>Columba livia</i>) | 353 | 141 | 995 | NICHITA et IFTIMESCO [150] |
| Butor (<i>Botaurus lentiginosus</i>) | 600 | 92 | 788 | BENEDICT et FOX [18] |
| Ibis (<i>Guara alba</i>) | 940 | 91 | 886 | <i>Id.</i> |
| Mouette du Chili (<i>Megalestris chilensis</i>) | 970 | 102 | 1.000 | <i>Id.</i> |
| Hibou (<i>Bubo virginianus</i>) | 1.450 | 74 | 843 | BENEDICT et FOX [18] |
| Canard (<i>Anas</i>) | 1.920 | 84 | 1.047 | GIAJA et MALES [84] |
| Héron (<i>Ardea herodias lessoni</i>) | 1.930 | 84 | 1.045 | BENEDICT et FOX [18] |
| Leguan (<i>Penelope purpurascens</i>) | 2.040 | 54 | 696 | <i>Id.</i> |
| Screamer (<i>Chauna chavaria</i>) | 2.620 | 54 | 747 | <i>Id.</i> |
| Poule (<i>Gallus</i>) | 2.700 | 64 | 1.230 | ALEX. GIAJA [65] |
| (<i>Crax daubentoni</i>) | 2.800 | 53 | 750 | BENEDICT et FOX [18] |
| Aigle marin (<i>Gernoetus melanoleucus</i>) | 2.860 | 37 | 526 | <i>Id.</i> |
| Aigle (<i>Aquila chrysaetos</i>) | 3.000 | 34 | 635 | GIAJA et MALES [84] |
| Flamingo (<i>Phoenicopterus antiquorum</i>) | 3.040 | 71 | 1.025 | BENEDICT et FOX [18] |
| Oie (<i>Anser</i>) | 3.300 | 66 | 1.137 | ALEX. GIAJA [65] |
| Pélican (<i>Pelecanus occidentalis</i>) | 3.510 | 75 | 1.143 | BENEDICT et FOX [18] |

OISEAUX (suite)

| Espèce animale | Poids gr. | Calories par | | Auteurs |
|---|-----------|--------------|----------------------|----------------------|
| | | kgr. -24 h. | m ² 24 h. | |
| (<i>Megalornis mexicana</i>) | 3.890 | 43 | 679 | BENEDICT et FOX [18] |
| (<i>Tetrapterix paradisea</i>) | 4.030 | 55 | 869 | <i>Id.</i> |
| Dindon | 5.000 | 51 | 1.680 | ALEX GIAJA [65] |
| Vautour (<i>Gypaëtus barbatus</i>) | 5.070 | 45 | 773 | BENEDICT et FOX [18] |
| Jabiru (<i>Jabiru mycteria</i>) | 5.470 | 50 | 876 | <i>Id.</i> |
| Marabout (<i>Leptoptilus javanicus</i>) | 5.710 | 54 | 961 | <i>Id.</i> |
| Cygne (<i>Cygnus buccinator</i>) | 8.880 | 47 | 975 | <i>Id.</i> |
| Condor (<i>Vultur gryphus</i>) | 10.320 | 34 | 741 | <i>Id.</i> |
| Casoar (<i>Casuarius bennetti</i>) | 17 000 | 30 | 763 | <i>Id.</i> |

Dans les deux tableaux précédents nous avons rassemblé les données obtenues dans les conditions requises pour le métabolisme de base ou dans des conditions qui s'en approchent. L'adaptation préalable au milieu thermique n'a pas été prise en considération ; il s'agissait probablement dans la plupart des cas d'animaux adaptés à des températures moyennes. Toutes les mesures n'ont pas été faites à la neutralité thermique ; celles de BENEDICT et FOX [18] ont été faites à des températures inférieures ; toutefois, pour les oiseaux de forte taille surtout, les différences qui en découlent ne doivent pas être considérables pour qu'on ne puisse prendre en considération les nombreuses mesures de ces auteurs. Comme nous le disions à propos du métabolisme de base proprement dit, on manque encore de données expérimentales précises assez nombreuses pour l'étude de la loi bioénergétique interspécifique.

Une place à part est à faire pour les homéothermes imparfaits et à température corporelle à niveau bas. Les monotrèmes et les marsupiaux étudiés par MARTIN [139] ont indubitablement, d'après les données concernant leur production d'acide carbonique, un métabolisme de base très bas, ne dépassant pas 300 calories par m²-24 heures. Par contre, un petit marsupial du Brésil, le gamba,

aurait, d'après E. GLEY et O. DE ALMEIDA, un métabolisme assez élevé comparable à celui des homéothermes supérieurs.

Un édenté, le paresseux, étudié par O. DE ALMEIDA et B. DE FIALHO [3], dont la température moyenne est de 32°, a un métabolisme de base inférieur à 300 calories. Le tatou, un autre édenté, a, également, d'après les mêmes auteurs, des échanges respiratoires relativement très faibles.

L'inspection des tableaux précédents montre que la dépense énergétique en fonction de la surface présente des dérogations à une loi des surfaces stricte. Il est impossible d'admettre, comme on le faisait naguère, que « tous les homéothermes ont un métabolisme de base d'environ 1.000 calories par m²-24 heures ». Cependant en comparant la dépense en fonction de la surface à celle en fonction de la masse, on ne peut se dérober à l'impression que la surface est le facteur qui, de quelle façon que ce soit, domine l'intensité des échanges des homéothermes. Nous n'entendons pas dire par cela que c'est la surface corporelle qui a fixé le niveau des échanges, mais que celui-ci est fonction surtout de facteurs proportionnels à la surface.

Dans le tableau concernant les mammifères, si nous exceptons la souris naine et l'éléphant, les deux termes pondéraux extrêmes, on voit pour une série d'homéothermes du poids de 20 grammes à 600 kilogrammes la dépense en fonction du poids diminuer lorsque celui-ci augmente, pour atteindre chez le bœuf une valeur plus de dix fois inférieure à celle de la souris. Tout autre est l'aspect des valeurs des échanges en fonction de la surface. La plus grande différence va à peu près du simple au double, et de plus les variations ne semblent pas être en rapport avec la taille (la souris de CHEVILLARD a à peu près la même valeur que le bœuf de ARMSBY).

La même remarque s'impose à l'inspection du tableau concernant les oiseaux. Tandis que la dépense énergétique d'un oiseau de 10-15 grammes est par unité de poids 12 fois plus forte que celle d'un casoar de 17 kilogrammes, exprimée en fonction de la surface elle varie dans toute la série à peu près dans le rapport de 1 à 3. Les valeurs les plus élevées, en fonction de la surface, sont fournies par les oiseaux de petite taille. Il n'y a pas de doute que l'adaptation à la neutralité thermique abaisserait le métabolisme de base de ces petits oiseaux surtout, qui dans les conditions ordinaires de température ambiante sont en général plus éloignés de leur neutralité

thermique que ne le sont les oiseaux de forte taille à plumage épais.

Des faits et considérations précédentes nous croyons pouvoir conclure ce qui suit : le métabolisme de base, dans la série des homéothermes, sans être rigoureusement proportionnel à la surface corporelle est tout de même dominé plus par ce facteur que par tout autre facteur connu ; c'est dans ce sens que nous entendrons la « loi des surfaces » dans les pages suivantes.

1. SUR LA SIGNIFICATION DE LA « LOI DES SURFACES ».

Deux problèmes sont posés par la « loi des surfaces » : quelle est son origine et quelle est sa signification ? Tandis que la première question est le sujet de plusieurs hypothèses, la seconde, au point de vue de l'homéothermie, obtient une réponse d'une évidence incontestable.

Occupons-nous premièrement de cette seconde question.

Il est bien entendu que la « loi des surfaces » concerne la dépense à la neutralité thermique, c'est-à-dire celle qui n'est pas régie par la déperdition calorifique. Par contre, aux températures inférieures à la neutralité, les échanges, à l'état de repos, ne font que suivre les pertes de chaleur. Par conséquent, si la « loi des surfaces » se vérifiait dans ces dernières conditions, elle signifierait que tous les homéothermes ont en général une même déperdition de chaleur par unité de leur surface, ce qui serait étonnant au plus haut degré. Cependant c'est dans ces conditions qu'on a cherché tout d'abord à la justifier (RICHEL, RUBNER).

On s'est aperçu ensuite que la « loi des surfaces » est le plus près de se vérifier à la neutralité thermique et on s'est demandé quelle signification pouvait bien avoir une production calorifique proportionnelle à la surface dans des conditions où la production calorifique n'est plus commandée par la déperdition (LAPICQUE).

Il est aisé cependant de démontrer que c'est précisément dans ces conditions qu'une « loi des surfaces » a sa pleine signification, car elle est une des conditions de l'existence de l'homéothermie même.

En effet, toutes autres choses égales, c'est de la valeur du métabolisme de base que dépend le niveau de la neutralité thermique, point de départ de la lutte contre le chaud d'une part, de la lutte contre le froid d'autre part. Lorsque les homéothermes de différentes tailles, toutes autres choses égales, ont leur métabolisme

de base proportionnel à leur surface, ils ont alors une même température de neutralité thermique. Par contre, si leur dépense de fond était proportionnelle au poids corporel, c'est-à-dire d'autant moins élevée par unité de surface que l'animal est plus petit, la neutralité thermique varierait avec la taille : elle serait d'autant plus basse que l'homéotherme est plus gros.

Pour mettre en évidence toute l'importance d'une « loi des surfaces », ne serait-elle qu'approximative, pour l'homéothermie, voyons quelles seraient les conséquences d'une « loi des masses », c'est-à-dire d'une dépense de fond proportionnelle dans la série des homéothermes au poids corporel.

Prenons un exemple de deux homéothermes de taille très différente, le bœuf et la souris. Ces deux homéothermes ont par unité de surface à peu près la même dépense de fond, tandis que par unité de poids celle du bœuf est à peu près dix fois moindre que celle de la souris. Si la production calorique du bœuf était dix fois plus forte qu'elle n'est en réalité, on peut s'imaginer que sa neutralité thermique serait dans ce cas très basse ; elle serait tellement basse, comme on peut le démontrer par le calcul, que le bœuf serait obligé de lutter contre le chaud même aux températures les plus basses réalisées à la surface de la Terre.

Au contraire, si la souris avait par unité de masse le même métabolisme de base que le bœuf, c'est-à-dire ne représentant qu'un dixième de sa valeur réelle, sa température de neutralité thermique se confondrait presque avec sa température corporelle et, ce qui est plus important encore, pour un abaissement insignifiant de la température ambiante à partir de cette neutralité thermique, sa calorification chimique atteindrait déjà plusieurs fois la valeur du métabolisme de base, épuisant la marge de son accommodation thermique.

Ces considérations sont seulement théoriques et n'ont d'autre excuse que de montrer par l'absurdité d'une « loi des masses » toute la signification de la « loi des surfaces » régissant les échanges des homéothermes à la neutralité thermique. Dans le cas d'une « loi des masses » la neutralité thermique varierait avec la taille : elle serait d'autant plus basse que l'animal est plus grand. Ces différences de niveau de la neutralité thermique seraient telles que non seulement les homéothermes de taille quelque peu différente ne pourraient habiter un même milieu thermique, mais que même les conditions

thermiques extrêmes offertes à la surface de la Terre ne suffiraient pas pour l'existence des homéothermes de différentes tailles que l'on rencontre actuellement les uns à côté des autres. Par conséquent, si le métabolisme de base était fonction de la masse des homéothermes, leur taille diminuerait en général en allant des pôles vers l'équateur, tout en ne présentant d'ailleurs que des différences moins importantes que celles existant actuellement pour les homéothermes habitant une même région.

Il est évident que des moyens extraordinaires de thermolyse et de protection, bien plus puissants que ceux dont disposent actuellement les homéothermes, pourraient compenser les inconvénients d'une « loi des masses » que nous venons d'exposer. La « loi des surfaces » a précisément rendu inutiles de tels moyens, qui devraient eux à leur tour être fonction de la taille.

L'homéothermie a embrassé des organismes de tailles très différentes, pesant depuis quelques grammes jusqu'à plusieurs tonnes. C'est la « loi des surfaces » qui a rendu possible l'homéothermie à un même niveau de température corporelle indépendamment de la taille et du milieu thermique. Un des faits les plus frappants de la distribution géographique des homéothermes est la cohabitation d'animaux de différente taille dans un milieu thermique, de sorte que l'on ne trouve presque pas de rapport entre la taille et la distribution géographique. « L'autruche, le plus grand oiseau, habite les tropiques et sous-tropiques. L'énorme moas de la Nouvelle-Zélande habitait la zone tempérée. Le condor (*Sarcocamphus*), l'autruche américaine (*Rhea*), les grands pingouins (*Apterodytes*) habitent les régions froides. L'ours polaire ne le cède pas au lion pour la taille » (HESSE) [96].

Cependant les homéothermes de tailles variées ne sont pas toujours placés dans les mêmes conditions d'homéothermie dans un même milieu thermique même lorsque leur dépense de fond serait exactement proportionnelle à la surface. Car il n'y a pas que l'étendue de la surface qui compte au point de vue de la déperdition calorifique ; il y a aussi le pouvoir déperditeur de cette surface. Or, pour des raisons de similitude géométrique exigeant qu'un certain rapport soit conservé entre les dimensions des différentes parties d'un organisme, quelle qu'en soit sa taille, les petits animaux sont en général moins bien protégés par leur fourrure ou leur plumage, l'épaisseur de ces enveloppes, de la peau et du tissu sous-cutané

étant moindre chez les animaux de faible taille que chez les grands. On ne peut imaginer un moineau ayant le plumage de la même épaisseur que celui de l'oie, ni une souris ayant une couche de tissu adipeux sous-cutané de même épaisseur que les grands mammifères. Aussi voit-on les petits animaux être en général plus sensibles au froid que les grands. La conséquence en est « qu'il faut que les homéothermes soient au-dessus d'une certaine taille pour habiter les régions froides : on ne trouve d'homéothermes de la taille des colibris que dans les tropiques » (HESSE). C'est à peu près la seule restriction à l'indépendance de la distribution géographique des homéothermes de leur taille.

Comme on le voit, le niveau du métabolisme à la neutralité thermique est gros de conséquences au point de vue de l'homéothermie. Quoique dans ces conditions de neutralité thermique la production calorifique ne soit pas au service de la calorification, son intensité n'est pas indifférente pour l'homéothermie, car elle représente, comme le remarque RUBNER, « dans un certain sens la promptitude de travail pour les besoins de la thermorégulation chimique ».

Dans les considérations précédentes nous avons supposé que la déperdition calorifique se faisait uniquement par la surface corporelle, tandis qu'elle se fait également par la surface respiratoire. Cette dernière déperdition étant relativement faible par rapport à la première et de plus la surface respiratoire devant être approximativement proportionnelle à la surface corporelle, la simplification que nous avons faite ne change en rien les conclusions précédentes.

Nous verrons plus loin qu'il est probable que la « loi des surfaces » est valable pour les poïkilothermes dans la même mesure que pour les homéothermes. Tandis que de toute évidence la loi régissant les échanges des homéothermes en fonction de leur taille est de la plus grande importance pour l'homéothermie même, on semble n'attribuer à cette loi aucune importance au point de vue de ses conséquences chez les poïkilothermes : ceux-ci n'ayant aucun besoin de calorification, il paraît sans importance dans quel rapport se trouve leur production calorifique par rapport à la surface corporelle. Cependant, théoriquement, si les échanges des poïkilothermes étaient proportionnels à leur masse, toutes autres choses égales, dans un même milieu thermique les poïkilothermes de différentes tailles ne seraient pas dans les mêmes conditions thermiques



intérieures : il y aurait une différence entre leur température et celle du milieu d'autant plus importante qu'ils seraient de taille plus forte. Il est évident que le grand esturgeon, ayant d'après les calculs de RUBNER une dépense énergétique par unité de poids cent fois plus faible que celle d'un petit poisson doré d'un gramme, aurait une température bien plus élevée que celle de son milieu si sa production calorifique était augmentée cent fois. Théoriquement, une « loi des surfaces » chez les poïkilothermes, toutes autres choses égales, placerait les animaux de différentes grandeurs dans des mêmes conditions d'écoulement de leur chaleur ; une « loi des masses » aurait pour conséquence une variation de la température corporelle avec la taille : elle serait d'autant plus élevée que l'animal est plus grand.

2. ORIGINE DE LA « LOI DES SURFACES ».

Nous venons de montrer que la dépense de fond des homéothermes ne saurait trop s'éloigner d'une proportionnalité avec la surface corporelle, cette « loi des surfaces » étant une des conditions de l'existence d'homéothermes de tailles variées. Mais l'importance de cette loi pour l'homéothermie ne signifie pas qu'elle est de ce fait en rapport avec celle-ci par son origine. Il y a deux possibilités à ce sujet : ou bien la « loi des surfaces » est une acquisition en rapport avec l'homéothermie, ou bien elle est l'expression d'un principe d'organisation des êtres vivants en général par rapport à leur taille.

La réponse à cette question importante de bioénergétique doit être cherchée dans la loi régissant les échanges des poïkilothermes en fonction de leur taille.

a) *Les échanges des poïkilothermes en fonction de leur taille.*

Les données à ce sujet sont loin d'être concordantes. Les recherches déjà anciennes de JOLYET et REGNARD [105] sur les poissons parlent en faveur d'une proportionnalité des échanges des poïkilothermes à la surface corporelle. Les résultats obtenus par KNAUTH [109] sur la carpe servent à ZUNTZ et CROHNHEIM [203] à justifier la loi des surfaces chez les poïkilothermes, tandis qu'ils amènent TERROINE [194] à une conclusion tout opposée : ils ne justifient pas la loi des surfaces.

TERROINE et M^{lle} DELPECH [190] ont étudié la question de l'intensité des échanges des poïkilothermes en fonction de leur taille, interspécifiquement et intraspécifiquement. Leurs résultats concernant les grenouilles, les tanches et les anguilles ne parlent pas plus en faveur d'une proportionnalité des échanges au poids qu'à la surface. Il y a cependant à l'intérieur de chaque espèce une tendance marquée des échanges à diminuer avec l'accroissement de la taille, les échanges étant évalués par unité de poids. Les auteurs concluent cependant que la loi des surfaces est exclusivement une loi d'homéothermie.

MALES [134], qui a étudié à fond les échanges énergétiques de la grenouille, démontre toute l'importance de l'état de ces poïkilothermes (captivité, mouvements, accoutumation à l'appareil respiratoire) dans la mesure de leurs échanges. Prenant une série de précautions, il montre que l'intensité en général plus élevée des échanges des animaux de faible taille tient à leur plus grande mobilité. Lorsque celle-ci est supprimée, la dépense est rigoureusement proportionnelle au poids. Selon cet auteur c'est donc la « loi des masses » qui régirait l'intensité des échanges au sein d'une même espèce poïkilotherme.

Il est très difficile d'obtenir chez les poïkilothermes des valeurs comparables de leur métabolisme de repos, celui-ci étant tellement faible par rapport aux échanges de fond des homéothermes, que tous les facteurs pouvant le modifier, le mouvement surtout, ont une répercussion beaucoup plus forte que chez ces derniers.

Les recherches plus récentes, notamment celles de BENEDICT [17] plaident en faveur d'une « loi des surfaces » régissant le métabolisme des poïkilothermes dans le même sens que celui des homéothermes. De même des recherches calorimétriques de RUBNER [176 bis] sur les poissons il ressort que les échanges par unité de poids sont d'autant plus élevés que l'animal est plus petit. En rapportant la dépense énergétique à la surface corporelle, on voit les grandes différences obtenues par unité de masse « disparaître presque complètement, quoique la concordance ne soit pas aussi complète que chez les animaux à sang chaud, d'une part parce que l'on n'est pas maître de l'état nutritif, de l'autre parce que les animaux ne peuvent être tenus complètement immobiles ». Cette dernière remarque enlève presque toute valeur à ces expériences de RUBNER et on est en droit de se demander si la plus grande intensité des échanges des

poissons de faible taille ne tient pas à leur plus grande mobilité. Notons cette considération théorique de RUBNER : qu'il ne saurait y avoir de rapport causal entre la surface et la production calorifique des poïkilothermes, rapport qu'il admet chez les homéothermes.

L'étude de BENEDICT [17] sur les grands reptiles est précieuse, d'autant plus qu'elle a été menée en cherchant à établir une comparaison avec l'énergétique des homéothermes, de sorte que nous y pouvons chercher la réponse à la question de l'origine de la loi régissant le métabolisme des homéothermes. Les sujets d'étude de BENEDICT furent des reptiles, serpents, lézards, alligators du Jardin zoologique de New-York.

BENEDICT a dressé le tableau suivant de la dépense des poïkilothermes à 16°, en fonction du poids d'une part, en fonction de la surface d'autre part, ajoutant à ses propres résultats concernant les grands poïkilothermes ceux d'autres expérimentateurs concernant les poïkilothermes de petite taille. (Les chiffres suivis de + devraient être plus élevés, ceux suivis de — moins élevés, en considération de la température ambiante à laquelle ils ont été obtenus.)

| Animal | Poids | Chaleur produite par 24 h. | |
|---|----------|----------------------------|--------------------|
| | | par kgr. | par m ² |
| Epinoche | 2,5 gr. | 29,4 | 42,4 |
| Poisson doré | 4,0 | 12,0 | 22,4 |
| — | 9,3 | 8,2 + | 19,0 + |
| Lézard | 21 | 5,3 + | 11,6 + |
| Grenouille | 48 | 12,8 | 46,2 |
| Grenouille | 35 | 5,8 | 17,5 |
| Tortue | 135 | 6,5 | 33,0 |
| Lézard | 110 | 12,0 | 46,0 |
| — | 374 | 4,2 | 30,0 + |
| Grenouille | 600 | 7,5 | 64,0 |
| Alligator | 1.380 | 5,0 | 47,0 |
| Uromastix | 1.250 | 4,5 | 29,0 |
| Tortue | 3-4 kgr. | 1,0 — | 17,0 — |
| Serpent (<i>Drymarchon</i>) | 2 | 1,14 | 11,0 |
| Serpent (<i>Crotalus</i>) | 2-5 | 0,77 | 9,6 |
| Serpent (<i>Boa</i>) | 7-8 | 0,55 | 9,8 |
| Serpent (<i>Python</i>) | 15 | 0,70 | 13,0 |
| Alligator | 53 | 0,85 — | 25,4 — |

Ces valeurs concernent les échanges à la température ambiante de 16°, température qui, pour certains reptiles, est assez basse pour provoquer une sorte de torpeur, aussi faut-il prendre en considéra-

tion plutôt les résultats obtenus à la température de 30°, consignés dans le tableau suivant :

| Animal | Poids | Chaleur produite par 24 h. Calories | |
|----------------------------------|-----------|--|--------------------|
| | | par kgr. | par m ² |
| Grenouille | 46-50 gr. | 15,9 | 57,0 |
| Tortue | 135 gr. | 21,3 | 109,0 |
| Lézard | 374 gr. | 6,2 | 44,4 |
| Lézard | 1 kgr. | 5,9 | 59,0 |
| Tortue | 3-4 kgr. | 5,2 | 73,2 |
| Serpent (<i>Drymarchon</i>) . | 2 kgr. | 5,3 | 58,0 |
| Serpent (<i>Crotalus</i>)..... | 2-5 kgr. | 4,0 | 52,8 |
| Serpent (<i>Boa</i>) | 7-8 kgr. | 2,7 | 47,0 |
| Serpent (<i>Python</i>)..... | 15 kgr. | 3,0 | 46,0 |

Comme on le voit, les différences par unité de poids sont plus considérables que celles par unité de surface. Toutefois, pour des variations du poids de 374 grammes à 15 kilogrammes, les échanges par unité de poids ne varient que du simple au double. Les valeurs obtenues par unité de surface ont à peu près dans leurs rapports le même aspect que celles exprimant la « loi des surfaces » des homéothermes. On peut donc conclure de ces données que cette loi est dans la même mesure applicable aux poïkilothermes qu'aux homéothermes.

RUBNER et BENEDICT arrivent aux mêmes conclusions : chez les poïkilothermes les échanges à une même température sont plus élevés en fonction du poids lorsque l'animal est plus petit ; par unité de surface les différences sont bien moins considérables et elles sont sans rapport avec la taille. Si RUBNER ajoute qu'il ne peut être question d'une loi des surfaces chez les poïkilothermes, c'est qu'il considérait que cette loi était d'une précision qu'elle est loin d'atteindre chez les homéothermes, comme il fut démontré par la suite. Nous savons en effet qu'on ne peut plus soutenir que tous les homéothermes ont une dépense de fond de « 1.000 calories environ par m²-24 heures » ; elle varie en réalité au moins du simple au triple, ce qui est tout de même une faible variation en comparaison de celles que présentent les valeurs des échanges en fonction du poids, qui décroissent régulièrement lorsque la taille augmente.

Comme nous l'avons vu, tous les auteurs n'arrivent pas aux mêmes conclusions que RUBNER et BENEDICT au sujet de l'appli-

cation de la « loi des surfaces » aux poïkilothermes. Aussi allons-nous examiner les deux possibilités, c'est-à-dire premièrement le cas d'une « loi des surfaces » valable dans le même sens pour les homéothermes et les poïkilothermes, puis ensuite le cas où cette loi serait particulière aux homéothermes, et les conséquences qui en découlent dans les deux cas quant à l'origine de la « loi des surfaces ».

b) *Les échanges des tissus.*

Si la « loi des surfaces » est commune aux poïkilothermes et aux homéothermes, comme nous allons l'admettre en premier lieu, dans ce cas ce n'est pas dans l'homéothermie que l'on doit chercher son origine ; elle doit avoir ses racines plus profondément : ou bien dans les cellules mêmes ou bien dans un principe d'organisation commun à tous les organismes.

Les tissus homologues séparés de l'organisme ont-ils un métabolisme d'autant plus élevé qu'ils proviennent d'organismes plus petits, ou bien ne se différencient-ils à ce point de vue que sous l'influence de facteurs extracellulaires ne se manifestant que lorsque les cellules font partie d'organismes de différentes tailles ?

Pour obtenir une réponse à cette question d'une importance fondamentale, on doit s'adresser aux résultats obtenus dans l'étude de la respiration des tissus isolés de l'organisme. Malheureusement, à ce sujet également les auteurs sont arrivés à des conclusions diamétralement opposées.

On mesure les échanges gazeux de menus fragments ou de coupes très minces d'organes, soit suspendus dans une atmosphère humide, soit plongés dans un liquide approprié. Point n'est nécessaire d'insister sur les difficultés d'obtenir dans ces conditions des échanges comparables à ceux propres à la cellule lorsqu'elle est à l'état normal comme partie constitutive de l'organisme. Les tissus privés d'irrigation sanguine doivent être réduits à l'état de parcelles très ténues ou de coupes très minces si l'on ne veut pas que les cellules soient à l'état d'asphyxie. D'autre part, plus les fragments sont petits et les coupes minces, plus importante est par rapport à leur masse la couche superficielle de cellules mutilées et par conséquent anormales. Aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner que les résultats obtenus dans l'étude de la respiration des tissus sont souvent inconstants et mènent à des conclusions contradictoires.

Selon les uns, les tissus homologues ont des échanges de la même intensité quelle que soit la taille de l'homéotherme dont ils proviennent.

TERROINE et ROCHE [191] ont mesuré comparativement les échanges respiratoires de fragments de cerveau, de foie, de rein et de muscle des animaux suivants : coq, pigeon, veuve à collier d'or, lapin, cobaye et souris. Ils ont obtenu pour chaque catégorie de tissus une identité d'intensité respiratoire, c'est-à-dire que la taille des animaux dont proviennent les tissus n'a aucune influence sur l'intensité de leurs échanges, tandis que les échanges de ces animaux varient d'intensité entre 1 (lapin) et 10 (veuve). Aussi concluent-ils : « Les tissus ne possèdent pas en eux-mêmes les causes différentielles de la production calorique ; c'est donc du dehors qu'ils reçoivent l'impulsion variable qui commande à la grandeur de leurs échanges *in vivo*. » D'autre part, TERROINE n'admettant pas que la « loi des surfaces » soit valable pour les poïkilothermes, cet auteur arrive à la conclusion, comme nous le verrons plus loin, que cette loi est la conséquence d'une adaptation homéotherme.

GRAFE, REINWIN et SINGER [90] arrivent à la suite de leurs expériences à formuler les mêmes conclusions : les échanges respiratoires des tissus homologues isolés ont la même valeur, rapportés à leur poids sec, quelle que soit la taille de l'animal dont ils proviennent, de la souris au bœuf. Il y a en réalité une faible baisse du côté des animaux de forte taille, baisse insignifiante comparée à celle qu'accusent les organismes entiers. Par conséquent, les cellules homologues ont une dépense énergétique uniforme et ce n'est que dans la communauté de l'organisme homéotherme qu'apparaît la spécificité énergétique dans le sens de la « loi des surfaces ».

D'après ces résultats, le rapport existant entre la taille et les échanges n'aurait pas sa cause dans le métabolisme élémentaire de la cellule. Cette cause serait moins profonde, elle n'apparaîtrait que par suite de l'association des cellules en complexes organiques de différentes grandeurs.

Ayant admis pour le moment que la « loi des surfaces » est valable également pour les poïkilothermes, les résultats précédents montrant, d'autre part, qu'elle ne réside pas dans les différences élémentaires des cellules, c'est donc dans un principe d'organisation commun aux homéothermes et aux poïkilothermes qu'il y a lieu de chercher son origine.

SARRUS et RAMEAUX [178] furent les premiers à prévoir, par des considérations théoriques, la nécessité d'une loi des surfaces chez les homéothermes *.

H. v. HOESSLIN [97], en 1888, chercha une explication de la loi des surfaces dans un principe général d'organisation. A une époque où les notions de neutralité thermique et de métabolisme de base n'étaient pas encore dégagées, v. HOESSLIN a l'idée nette d'une dépense de fond qui n'est pas déterminée par la déperdition calorifique et que c'est à elle que s'applique la loi des surfaces. Il fut soutenu dans cette idée judicieuse par une conclusion erronée : la température ambiante n'a presque pas d'influence sur la production calorifique des homéothermes, la thermorégulation se faisant presque exclusivement par des moyens physiques (expériences sur le chien). H. v. HOESSLIN admet que non seulement la surface corporelle, mais aussi toutes les surfaces et sections de l'organisme sont fonction du poids $P^{\frac{2}{3}}$. Par conséquent, l'aire de section des vaisseaux étant proportionnelle à $P^{\frac{2}{3}}$ il s'ensuit que dans l'unité de temps les quantités de sang, et par conséquent d'oxygène également, traversant l'unité de masse d'un organe seront proportionnels à $P^{\frac{2}{3}}$; d'où proportionnalité des combustions à $P^{\frac{2}{3}}$, c'est-à-dire à la surface corporelle. H. v. HOESSLIN essaya de vérifier la loi des surfaces chez les poïkilothermes, sachant que sa théorie ne serait pas soutenable dans le cas où cette loi ne s'appliquerait pas à ceux-ci également. Il en trouva la vérification dans les données expérimentales de JOLYET et REGNARD concernant les poissons.

TEISSIER [184], en 1927, sans connaître le travail précédent, arrive à une théorie au fond semblable à celle de v. HOESSLIN. Par des considérations théoriques se réduisant à la définition de la similitude biologique, similitude tétradimensionnelle, et de l'identité des rendements homologues, TEISSIER retrouve sans difficulté les divers faits expérimentaux, notamment la loi des surfaces. Les écarts de forme et de chimisme entre divers homéothermes interviennent pour expliquer les écarts de la loi des surfaces et non cette loi même qui résulte purement et simplement de la différence

* E. LE BRETON [117] a donné l'historique de la loi des surfaces.

de taille entre les animaux comparés. Le problème de la grandeur du métabolisme apparaît comme un problème essentiellement biométrique. Les lois qui la régissent traduisent simplement les relations nécessaires qui unissent entre elles les diverses grandeurs physiques que l'activité d'un animal met en jeu, et il est tout à fait inutile de supposer qu'il existe entre les animaux obéissant à la loi des surfaces des différences de composition chimique corrélatives de leur différence de taille.

Pour A. PÜTTER [168] également, la loi régissant le métabolisme des homéothermes en fonction de leur taille réside dans des caractères profonds de leur organisation. L'intensité de leur métabolisme n'est pas, selon PÜTTER, proportionnelle à la surface corporelle mais à ce qu'il désigne par *surfaces actives*, qui sont les surfaces correspondant aux parties libres des cellules caractéristiques d'un organe ; l'étendue de ces surfaces, dans un système hétérogène, comme limite entre les phases, détermine l'intensité des réactions.

c) *Valeurs absolues des échanges des tissus
et des échanges de l'organisme.*

Quel que soit le facteur qui rende, à partir de cellules homologues à métabolisme de même intensité, les échanges conformes à la « loi des surfaces », la question se pose de savoir dans quel sens se fait cette différenciation : l'intensité des échanges des tissus isolés est-elle augmentée lorsqu'ils font partie de l'organisme et cela d'autant plus que l'organisme est plus petit ; ou bien au contraire est-il abaissé, et cela d'autant plus que l'organisme est plus grand ?

Quoique de nombreux faits semblent indiquer que le système nerveux incite les combustions cellulaires et que les tissus isolés ne devraient avoir que des échanges inférieurs à ceux qu'ils ont dans l'organisme, les expériences de GRAFE, REINWEIN et SINGER font formuler à leurs auteurs des conclusions contraires. Comparant l'intensité respiratoire des tissus isolés à celle de l'organisme entier, ils trouvent que chez la souris les tissus isolés ont à peu près la même intensité respiratoire que celle qu'ils ont lorsqu'ils sont à leur place dans l'organisme à l'état normal ; tandis que chez les animaux plus grands que la souris, les tissus isolés accusent des échanges plus intenses que *in situ*, cette différence étant d'autant plus considérable que l'animal est plus grand, de sorte que chez l'homme les divers

tissus séparés de l'organisme augmentent de ce fait leurs échanges dix fois environ et chez le bœuf vingt fois environ.

Par conséquent, le système nerveux aurait chez les homéothermes une action frénatrice sur les échanges, qui, presque nulle chez la souris, atteindrait chez le bœuf 95 % de l'intensité des échanges des tissus isolés. Les auteurs se demandent si ce n'est pas l'irrigation sanguine moins intense par unité de surface des tissus chez les animaux de forte taille qui serait la cause de la moindre intensité de leurs échanges *in situ* que lorsqu'ils sont isolés et saturés d'oxygène.

Une constatation faite par NAKAMURA [148], citée par les auteurs précédents, corrobore leurs conclusions : après dégénération des nerfs rachidiens la consommation d'oxygène des muscles devient sept fois plus forte.

A ce sujet la question suivante se pose : si l'on peut admettre que dans l'étude de la respiration cellulaire le même rapport est conservé entre les intensités de leurs échanges propres *in situ*, peut-on admettre qu'il en est de même de la valeur absolue de ces échanges ?

Les considérations précédentes sur l'origine de la « loi des surfaces » reposent sur les résultats concernant la respiration des tissus isolés de l'organisme, montrant que les tissus homologues ne se distinguent pas *in vitro* au point de vue de l'intensité de leurs échanges selon la taille de l'homéotherme dont ils proviennent. Mais tous les auteurs ne sont pas d'accord sur cette question de faits. MEYERHOF, WELS [147], E. LE BRETON et CH. KAYSER [119] concluent de leurs expériences, que l'on retrouve dans l'intensité de la respiration des tissus isolés la même dépendance de la taille de l'organisme dont ils proviennent que lorsqu'il s'agit des échanges de l'organisme entier : la respiration *in vitro* des tissus homologues des divers homéothermes est par unité de poids inversement proportionnelle à la taille de l'organisme dont ils proviennent.

Dans ce cas la « loi des surfaces » aurait une tout autre origine : c'est dans les cellules mêmes qu'il y a lieu de la chercher.

Pour BENEDICT [13 bis], si la production de chaleur est proportionnelle à la surface, cela ne tient pas à ce que celle-ci déterminerait la thermolyse, mais à ce que la masse protoplasmique active est proportionnelle à la surface. Par « masse active » il entend la masse produisant de la chaleur, par opposition à la graisse, le tissu adipeux, en partie le squelette qui n'en produisent pas.

Cette théorie a été soutenue et discutée notamment par G. SCHAEFFER et E. LE BRETON [117]. Pour ces auteurs, la différence d'intensité des échanges par unité de poids en fonction de la taille tient avant tout à ce que les protoplasmes des divers homéothermes ne sont pas identiques et que leur activité métabolique est fonction de leur composition chimique et de leur état physico-chimique. A ces activités différentes se sont adaptés les débits sanguins et, probablement, tous les autres mécanismes qui doivent se mettre à la hauteur de l'activité métabolique des cellules. Au fur et à mesure de l'augmentation du volume du corps, c'est-à-dire de la diminution de sa surface par rapport à sa masse, il y a paraplasmatisation progressive des éléments actifs, sans quoi l'homéothermie ne pourrait être maintenue, la diminution de la surface par rapport au poids exigeant une diminution correspondante de l'intensité des échanges. La puissance métabolique fondamentale des tissus de l'homéotherme adulte est, selon ces auteurs, le facteur limitatif de la taille des espèces. Si le protoplasme d'une souris adulte est très actif, cet animal ne peut croître au delà d'une certaine taille, car sa surface deviendrait trop petite par rapport à son volume pour qu'elle puisse écouler la chaleur de son service physiologique.

d) *Origine de la « loi des surfaces » dans les cas où elle serait particulière aux homéothermes.*

Tant qu'on ne sera pas d'accord sur les faits fondamentaux, on est obligé d'envisager les différentes théories qui découlent des résultats contradictoires. Nous avons vu que d'après quelques auteurs les tissus *in vitro* ne se ressentent pas, au point de vue de leur intensité respiratoire, de la taille de l'organisme dont ils proviennent, tandis que d'autres auteurs retrouvent dans les échanges des tissus la « loi des surfaces » des organismes. De même au sujet des poïkilothermes les auteurs ne sont pas d'accord si la « loi des surfaces » leur est applicable. Si la « loi des surfaces » est valable pour les poïkilothermes également, comme nous l'avons admis jusqu'ici, il est évident que dans ce cas elle doit être par son origine indépendante de l'homéothermie et que c'est dans quelque principe d'organisation ou dans un rapport entre la constitution chimique et la

taille, communs aux homéothermes et aux poïkilothermes, que son origine doit être cherchée.

Mais si la « loi des surfaces » est particulière aux homéothermes, comme le pensent quelques auteurs, c'est alors dans l'homéothermie que l'on doit chercher son origine et sa signification. Cette dernière est évidente et nous ne reviendrons pas sur ce que nous avons exposé à ce sujet. Dans un même milieu thermique, des homéothermes de différente taille, toutes autres choses égales, ont une déperdition calorique proportionnelle à leur surface ; il doit en être, par conséquent, de même de leur production calorique. Il suffit alors d'admettre que le métabolisme des homéothermes, dans sa partie fixe, s'est adapté à un niveau voisin de sa déperdition calorique ordinaire, pour obtenir l'explication d'une loi des surfaces approximative, c'est-à-dire telle qu'on l'observe en réalité. Si la « loi des surfaces » est propre aux homéothermes, on doit admettre qu'elle est de nature adaptative.

E. TERROINE admet que la « loi des surfaces » n'est valable que pour les homéothermes et qu'elle est, par conséquent, par son origine attachée à l'apparition de l'homéothermie. Pour cet auteur, la loi des surfaces est le résultat d'un accord, au cours de l'évolution, entre la production calorique fondamentale et la déperdition. Cette adaptation s'est faite par une différenciation, en fonction de la taille de l'homéotherme, de l'intensité de quelque facteur agissant sur le métabolisme cellulaire. Constatant « qu'à travers toute la série des homéothermes, la constitution du tissu le plus important, le muscle, montre l'impossibilité d'établir l'existence de différences, qu'elles portent sur la concentration ou la nature des substances albuminoïdes, des substances nucléiniques, des substances lipoidiques ou des substances minérales », TERROINE en tire la conclusion que « la doctrine qui fait reposer les différences qui séparent les homéothermes, quant à la grandeur de leur métabolisme de base, sur des différences correspondantes dans les propriétés de leur masse active, ne peut invoquer en sa faveur aucune démonstration positive directe, bien au contraire ». La « loi des surfaces » n'a pas sa cause, selon TERROINE, dans une variation ni quantitative ni qualitative de la masse active. Les causes qui gouvernent la grandeur de la production calorique fondamentale sont extérieures aux cellules dans lesquelles la combustion s'opère ; elles ne résident pas non plus dans l'action excitante du système nerveux central :

l'anesthésie laisse, en effet, persister une production calorifique dont la valeur reste proportionnelle à la surface. Il semble qu'il faille chercher l'origine des différences de grandeur de production calorifique, par rapport au poids, dans des causes telles que la différence de débit sanguin des organes, le taux du sang en excitants cellulaires déversés par les glandes à sécrétion interne [187 et 185].

3. COMPARAISON DES VALEURS ABSOLUES DES ÉCHANGES DES HOMÉOTHERMES AVEC CELLES DES POÏKILOTHERMES.

En dehors de la question des échanges des poïkilothermes par rapport à leur taille en comparaison avec les homéothermes, il y a aussi la question de la valeur absolue, du niveau des échanges chez les uns et les autres. Chez les homéothermes la dépense de fond est généralement autour de 800 calories par m²-24 heures. Les poïkilothermes, ne serait-ce que ceux de faible taille dont le métabolisme est plus intense, accusent-ils, dans les mêmes conditions de température corporelle que les homéothermes, des échanges du même ordre de grandeur, pour que l'on puisse dire avec RUBNER que les homéothermes diffèrent des poïkilothermes uniquement par l'acquisition de la fonction de thermorégulation ?

RUBNER a montré lui-même qu'il n'en est pas ainsi : il trouve chez les poissons, à la température ambiante de 16°, une production calorifique moyenne de 33,08 calories par m²-24 heures, tandis que la dépense de fond des homéothermes était estimée à cette époque à 1.000 calories. Par conséquent, conclue RUBNER, la dépense des poissons dans ces conditions n'est que de 3 % environ de celle des homéothermes. Toutefois, cette comparaison n'est pas justifiée, car ce sont les échanges pour une même température corporelle qu'il y a lieu de comparer.

Cette comparaison n'est guère réalisable qu'avec les poïkilothermes pouvant supporter sans troubles une température de 37° environ. C'est ce que BENEDICT [17] a réalisé avec les grands reptiles, pour lesquels ces conditions de température n'ont rien d'anormal. Remarquons que dans les expériences de RUBNER que nous venons de mentionner, la différence est tellement grande entre la dépense des poissons et celle des homéothermes, qu'elle ne disparaîtrait pas si les poissons pouvaient supporter normalement les températures

élevées. C'est ce que confirment les résultats de BENEDICT concernant les reptiles.

BENEDICT a comparé les échanges d'homéothermes et de poïkilothermes de même taille et de même température corporelle. Il trouve ainsi qu'un chien de 11,5 kilos produit 34 calories par kilogramme-24 heures, tandis qu'un serpent (*Boa*) de 10 kilos, à la température ambiante de 37° (température que cet animal supporte sans troubles), produit 5,5 calories. En calculant la production calorifique par m²-24 heures, on arrive à une production moyenne de 100 calories pour les poïkilothermes à 37°, tandis que celle des homéothermes est de 800 calories. Il semble donc bien établi que, pour une même température corporelle, les homéothermes ont des échanges beaucoup plus intenses que les poïkilothermes.

a) *Causes de la valeur élevée des échanges des homéothermes.*

La thermorégulation, comme nous venons de le voir, n'est pas la seule différence fondamentale entre les homéothermes et les poïkilothermes. L'homéotherme ne peut être considéré comme étant simplement un poïkilotherme ayant acquis la faculté de maintenir par une fonction spéciale sa température à un niveau constant. L'homéotherme est par rapport au poïkilotherme en premier lieu un organisme à échanges de fond très intenses. Quelles sont les causes de cette différence entre l'intensité des échanges de ces deux groupes d'organismes ?

On a trouvé chez les poïkilothermes une plus forte teneur en eau et en cendres ; mais cette particularité ne peut seule, selon BENEDICT, expliquer l'énorme différence existant entre les échanges des homéothermes et ceux des poïkilothermes. Une particularité des tissus des homéothermes, apparaissant déjà à première vue, c'est la plus grande richesse de leur vascularisation sanguine, qui fait distinguer la chair des animaux à sang chaud de celle des animaux à sang froid. La tortue, avec sa chair rouge foncé, serait une exception ; aussi son métabolisme est plus élevé que celui des autres poïkilothermes et elle serait par plusieurs de ses caractères un terme intermédiaire entre les poïkilothermes et les homéothermes.

Des faits mettent en doute que chez les homéothermes il y aurait une action spéciale du système nerveux sur l'intensité des échanges. La section de la moelle cervicale transforme pour ainsi dire l'homéo-

therme en poïkilotherme, sa température variant dans le même sens que celle de son milieu. Toutefois, tant que la température de l'animal est maintenue à son niveau normal, ses échanges ne sont pas notablement modifiés (FREUND et GRAFE). RUBNER a montré que les échanges de l'homéotherme à moelle sectionnée refroidi à des températures normales pour le poïkilotherme, tombent à un niveau relativement bas. A ce niveau les échanges, d'après RUBNER, ne seraient pas notablement différents de ceux des poïkilothermes à l'état normal. D'autre part, BENEDICT comparant les échanges d'homéothermes curarisés ou à moelle coupée avec ceux de poïkilothermes normaux à même température corporelle, constate que les premiers sont beaucoup plus élevés.

D'après ce qui vient d'être dit au sujet des homéothermes il est difficile d'admettre qu'il y ait chez les poïkilothermes un effet tonique du système nerveux sur les échanges. Cependant OZORIO DE ALMEIDA et BRANCA DE FIALHO [4] constatent qu'en moyenne le métabolisme est cinq fois plus élevé chez la grenouille normale que chez le même animal à système nerveux central détruit et ventilation pulmonaire artificielle. MALES [134] trouve chez la grenouille à moelle détruite, le centre respiratoire étant conservé, une dépense de 0,049 centimètre cube d'oxygène par gramme-heure à la température de 25°, contre 0,143 centimètre cube pour la grenouille normale. L'anesthésie abaisse également les échanges [135]. Mais pour cet auteur cet effet n'aurait lieu que par l'intermédiaire des fonctions organiques, en premier lieu par les mouvements respiratoires. Selon HILL [96 bis] les muscles isolés de la grenouille ont des échanges de la même intensité que l'animal même à l'état de repos.

Tandis que la suppression de l'homéothermie par le curare ou la section médullaire se rapporte à des états expérimentaux anormaux, le phénomène d'hibernation est un état poïkilotherme apparaissant normalement chez certains homéothermes, aussi la comparaison des échanges des hibernants durant le sommeil avec ceux des poïkilothermes présente-t-elle un intérêt particulier du point de vue qui nous occupe.

RUBNER a calculé que la marmotte à l'état d'hibernation accuse à 16° une production d'environ 78 calories par m²-24 heures, valeur, dit-il, que l'on retrouve chez certains amphibiens dans les mêmes conditions de température ambiante. Aussi conclue-t-il que « pour la transformation des animaux à sang froid en animaux à sang

chaud, aucune modification profonde du chimisme ni de la grandeur de l'intensité relative de la dépense d'énergie n'est nécessaire ».

Cette question a été reprise par BENEDICT dans l'étude mentionnée sur les grands poïkilothermes. Se basant sur les données de NAGAI relatives aux échanges de la marmotte à l'état de torpeur, il arrive à une conclusion contraire à celle de RUBNER : la dépense de la marmotte à 16° est beaucoup plus élevée que celle des poïkilothermes à la même température, qu'elle soit rapportée à l'unité de surface ou à l'unité de poids. Dans ce dernier cas elle est 12 à 13 fois supérieure, en comparant la marmotte à des poïkilothermes du même poids. BENEDICT tire la même conclusion des mesures de MAREŠ [136] également sur la marmotte en état d'hibernation, et comme conclusion générale : la production calorifique de la marmotte en hibernation est régie par des lois entièrement différentes de celle régissant les dépenses des poïkilothermes.

La chauve-souris en hibernation à la température de 3°, étudiée par HARI [92], a un métabolisme double de celui des poïkilothermes de même poids. Les souris à l'état de torpeur, refroidies à 21° (ASZODI [7 bis]), ont, d'après les calculs de BENEDICT, un métabolisme ne représentant que le quart des échanges à l'état normal ; cependant les poïkilothermes, à la même température, ont un métabolisme n'atteignant que 17 % de cette valeur.

Les différences entre les intensités des échanges des poïkilothermes et des homéothermes, soit à l'état normal, soit curarisés ou à moelle sectionnée, se retrouvent dans l'étude de la respiration de leurs tissus homologues. RYUTA USUI [177], BASS [13], comparant l'intensité respiratoire à la même température, du foie et du cerveau de la grenouille, de la souris et du cobaye, constatent que les tissus de ces organes ont des échanges beaucoup plus actifs chez les homéothermes que chez les poïkilothermes. ROCHE [173] arrive à la même conclusion. Par conséquent, la cause de la différence entre les homéothermes et les poïkilothermes au point de vue de l'intensité de leurs échanges réside en premier lieu dans leurs cellules. Les homéothermes ne diffèrent donc pas des poïkilothermes uniquement par le pouvoir de thermorégulation, mais aussi par l'intensité beaucoup plus forte de leurs échanges dans les mêmes conditions de température corporelle. Le passage de la poïkilothermie à l'homéothermie s'est fait à l'aide des trois facteurs suivants :

1° élévation de la calorification fondamentale ; 2° diminution du pouvoir déperditeur calorique de la surface corporelle ; 3° régulation de la calorification et de la déperdition de façon à maintenir la température corporelle à un niveau fixe.

b) *Signification du niveau élevé des échanges des homéothermes.*

Quelle interprétation peut-on donner de cette élévation extraordinaire des échanges des homéothermes par rapport aux autres animaux ? L'homéothermie ne consiste pas uniquement, par rapport à la poïkilothermie, en une invariabilité de la température corporelle par rapport à celle du milieu ; elle est caractérisée aussi par le niveau élevé de cette température fixe, que le milieu thermique n'atteint pas généralement. C'est même ce niveau plutôt que sa fixité qui a frappé les observateurs et qui a valu à ces organismes la dénomination d' « animaux à sang chaud » par rapport aux poïkilothermes dénommés « animaux à sang froid », car ce n'est qu'exceptionnellement que la température variable de ces derniers, dans les conditions naturelles d'existence, peut s'élever au niveau de la température des homéothermes.

Sans faire des hypothèses sur les conditions dans lesquelles s'est effectué le passage de l'état poïkilotherme à l'état homéotherme, il est évident que dans les conditions dominantes du milieu thermique actuel les homéothermes ne peuvent maintenir leur niveau de température qu'en ayant soit une déperdition calorique diminuée, soit une production calorique augmentée, par rapport aux poïkilothermes, soit les deux à la fois.

C'est ce dernier cas qui se trouve réalisé.

Si les homéothermes avaient leurs échanges de fond de la même intensité que ceux des poïkilothermes, avec les moyens de protection dont ils disposent actuellement ils ne pourraient la plupart du temps maintenir leur température élevée que par une production incessante de chaleur supplémentaire, comparable à la chaleur réglable de la thermorégulation chimique. Mais une telle calorification aurait toute chance de devenir à la longue une partie fixe des échanges, ainsi que nous le montre l'adaptation extemporanée du niveau du métabolisme de base au milieu thermique, comme nous l'avons vu antérieurement. La forte intensité des échanges de fond des homéothermes peut donc être considérée comme étant une adap-

tation de la calorification fixe aux besoins de l'homéothermie, notamment au niveau élevé de la température fixe des homéothermes par rapport à leur milieu thermique. Il est évident que le même effet aurait pu être obtenu par la seule diminution de la déperdition calorifique, la production restant au niveau des poïkilothermes : mais dans ce cas les moyens de protection contre les pertes de chaleur devraient être autrement puissants que ceux dont ils disposent en réalité.

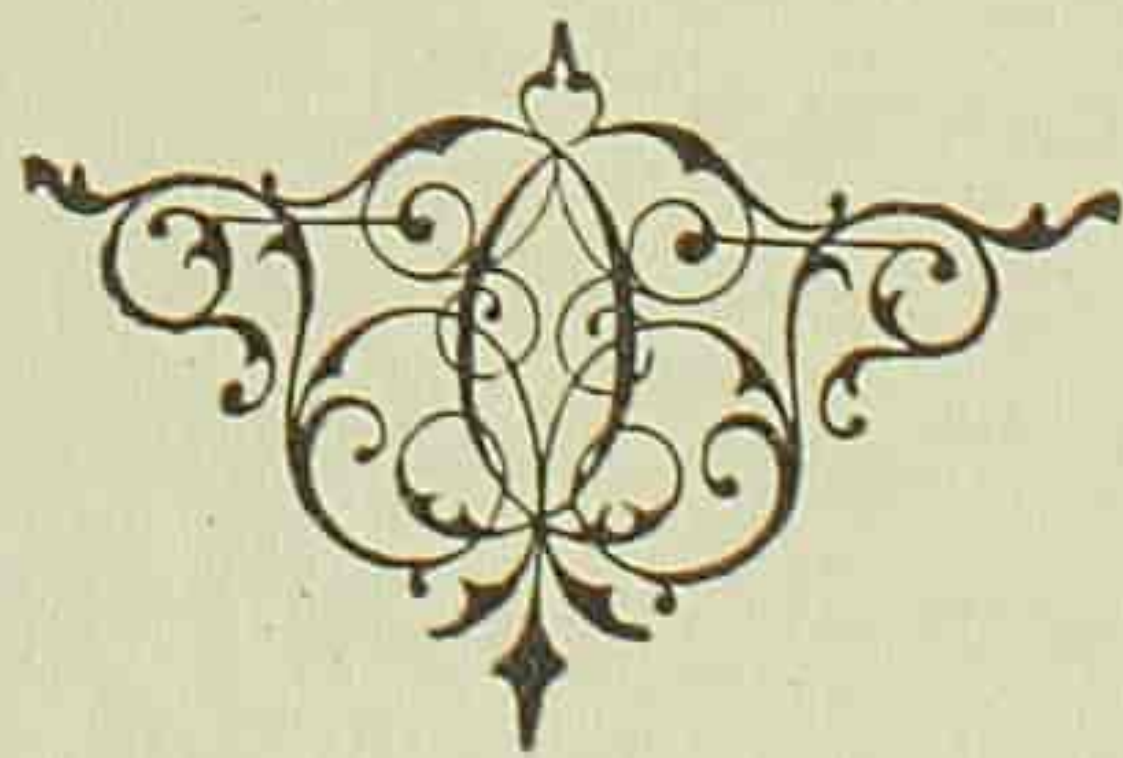


TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

L'HOMÉOTHERMIE

| | Pages |
|---|-------|
| I. <i>Le fait de l'homéothermie</i> | 5 |
| II. <i>Homéothermie endogène et homéothermie exogène</i> | 6 |
| III. <i>Signification de l'homéothermie</i> | 8 |
| IV. <i>Le milieu thermique</i> | 9 |
| V. <i>Le niveau de la température des homéothermes</i> | 10 |
| 1. Variations quotidiennes de la température : le cycle nycthéméral | 12 |
| 2. Influence de la température ambiante sur la température corporelle | 13 |
| 3. Influence du travail sur la température corporelle | 15 |
| VI. <i>La température critique inférieure</i> | 15 |
| VII. <i>La température critique supérieure</i> | 17 |
| VIII. <i>Le champ d'accommodation de l'homéothermie</i> | 18 |

DEUXIÈME PARTIE

LE MÉTABOLISME DE BASE

| | |
|--|----|
| I. <i>Esquisse du mécanisme de l'homéothermie. Terminologie</i> | 20 |
| II. <i>La calorification fondamentale</i> | 22 |
| 1. Conditions d'obtention | 24 |
| a) La neutralité thermique | 24 |
| Importance de la notion de neutralité thermique | 27 |
| b) Le jeûne | 29 |
| c) Le repos musculaire | 29 |
| d) Le moment de la mesure | 30 |
| 2. Mesure de la surface corporelle | 30 |
| 3. Facteurs modifiant le métabolisme de base | 32 |
| 4. Le cycle nycthéméral des échanges | 33 |
| 5. Influence du milieu thermique d'adaptation sur le métabolisme de base | 34 |
| 6. Rôles de la dépense énergétique minimum de l'homéotherme .. | 38 |

| | |
|--|----|
| III. <i>Terme de comparaison dans la recherche d'une loi bioénergétique..</i> | 39 |
| IV. <i>Le métabolisme de base dans la série des homéothermes. La « loi des surfaces »</i> | 41 |
| 1. Sur la signification de la « loi des surfaces » | 48 |
| 2. Origine de la « loi des surfaces » | 52 |
| a) Les échanges des poikilothermes en fonction de leur taille.. | 52 |
| b) Les échanges des tissus | 56 |
| c) Valeurs absolues des échanges des tissus et des échanges de l'organisme | 59 |
| d) Origine de la « loi des surfaces » dans le cas où elle serait particulière aux homéothermes | 61 |
| 3. Comparaison des valeurs absolues des échanges des homéothermes avec celles des poikilothermes | 63 |
| a) Causes de la valeur élevée des échanges des homéothermes | 64 |
| b) Signification du niveau élevé des échanges des homéothermes | 67 |







ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES



Séries publiées sous la direction de MM.

- GIBRAT (Robert), Paris. — Impasses économiques.
- GIBSON (C. S.), London.
- GOMEZ (Domingo M.), Paris. — Recherches d'Hémodynamique et Cardiologie.
- GOURSAT (E.), Paris. — Leçons sur les Hypergéométriques (et sur quelques fonctions qui s'y rattachent).
- GREENWOOD (Thomas), London. — Logique et méthodologie.
- GUICHARD (Marcel), Paris. — Philosophie et histoire des mesures.
- GUILLAUME (G. et Ed.), Paris. — Économique Rationnelle.
- HADAMARD (J.), Paris. — Analyse mathématique et ses applications.
- HENRI (Victor), Liège. — Physique moléculaire.
- HERBRAND (Jacques), Paris. — Exposés mathématiques publiés à sa mémoire.
- HUBER (M.), Paris. — Statistique et Applications.
- JARRY-GUÉROULT (Robert), Paris. — Dynamique Sociale.
- JAVILLIER (Maurice), Paris. — Chimie agricole.
- JOFFÉ (A. F.), Leningrad. — Physique des corps solides.
- JOLEAUD (L.), Paris. — Biogéographie.
- JOLIOT (F.), Paris. — Physique et chimie nucléaire.
- JOUNIAUX (A.), Lille. — Chimie analytique (Chimie physique, minérale et industrielle).
— Leçons de Chimie analytique.
- KOLTZOFF (N.-K.), Moscou. — La génétique et les problèmes de l'évolution.
- KRYLOFF (N.), U. R. S. S. — Mécanique non linéaire (Étude des oscillations non linéaires et des systèmes dynamiques y intervenant).
- LAHY (J. M.), Paris. — Psychologie appliquée.
- LANGVIN (P.), Paris. — I. Relativité ; II. Physique générale.
- LAPIQUE (Louis), Paris. — Physiologie générale du système nerveux.
- LAUGIER (H.), Paris. — Biologie du travail et Biotypologie.
- LECOMTE DU NOUY (P.), Paris. — Biophysique moléculaire.
- LEVI (Giuseppe), Turin. — L'accroissement des organismes.
- LUTFALLA (Georges), Paris. — Économie théorique et Statistique économique.
- MAGNAN (A.), Paris. — Morphologie dynamique et mécanique du mouvement.
- MARGARIA (Rodolfo), Parme. — Physiologie du travail musculaire.
- MARIE (Ch.), Paris. — Electrochimie appliquée.
- MAURAIN (Ch.), Paris. — Physique du globe.
- MAYER (André), Paris. — Physiologie.
- MILLOT (J.), Paris. — Anthropologie physiologique et pathologique.
- MINEUR (Henri), Paris. — Astronomie stellaire.
- MISES (Richard de), Istanbul. — Théorie moderne des probabilités.
- MONTEL (P.), Paris. — Théorie des Fonctions.
- MORRIS (Charles W.), Chicago. — Philosophie scientifique.
- MUSCELEANU (Chr.), Bucarest. — Physique générale et Quanta.
- NADSON (G. A.), U. R. S. S. — Biologie (Rayonnements, Facteurs chimiques et physiques).
- NEEDHAM (J.), Cambridge. — Chemical Embryology (Embryologie chimique).
- NICLOUX (M.), Strasbourg. — Chimie analytique (Chimie organique et biologique).
- NOYES (Albert W. jr.), Providence R. I. (U. S. A.). — Photochimie.
- OCAGNE (Maurice d'), Paris. — Procédés généraux de calcul (Calcul numérique. — Calcul graphique. — Calcul nomographique. — Calcul mécanique).
- OEHMISCHEN (E.), Paris. — Mécanismes naturels et technique humaine.
- OMBREDANE (A.), Paris. — Psycho-physiologie du langage.
- ORCEL (J.), Paris. — Minéralogie.
- PASCAL (P.), Paris. — Chimie générale et minérale.
- PÉREZ (Ch.), Paris. — Biologie zoologique.
- PERRIN (J.), Paris. — Atomistique.
- PIÉRON (Henri), Paris. — Physiologie des Sensations.
- PLATRIER (Ch.), Paris. — Géométrie cinématique ; Mécanique Newtonienne (Cours de l'École Polytechnique).
- POLICARD (A.), Lyon. — Histophysiologie.
- PORTEVIN (A.), Paris. — Métallurgie et Métallographie.
- PUBLICATIONS DU LABORATOIRE D'ESSAIS (Conservatoire national des Arts et Métiers. Paris).
- PRENANT (Marcel), Paris. — I. Biologie écologique ; Leçons de Zoologie ; Publications de l'Institut mathématique de l'Université de Strasbourg.
- RANDOIN (L.). — Équilibre d'alimentation et de nutrition.



ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES



Séries publiées sous la direction de MM.

- REICHENBACH (Hans), Istanbul. — Logique et théorie de la Science.
- RÉUNION INTERNATIONALE DE CHIMIE PHYSIQUE 1933. — Paris.
- REY (A.), Paris. — Histoire des Sciences.
- RIBAUD (G.), Paris. — Hautes températures.
- RIVERS (Thomas M.), New-York. — Filterable Viruses.
- ROCARD (Y.), Paris. — Théories mécaniques (Hydrodynamique-acoustique).
- SAND (René), Bruxelles. — Médecine sociale et service social.
- SANNIÉ (Dr Charles), Paris. — Criminologique. — Identification et Police scientifique.
- SANTILLANA (G. de) New-York. — L'Homme et l'outil (Man and Gadget).
- SARTIAUX (M. F.), Paris. — Histoire des Techniques.
- SERVIEN (Pins), Bucarest. — Esthétique.
- SESMAT (Augustin), Paris. — Systèmes de Référence et Mouvements (Physique classique).
— Systèmes de Référence et Mouvements (Physique relativiste).
- SIMON (Franz), Oxford. — Physique des basses températures.
- SOUÈGES (R.), Paris. — Embryologie et morphologie végétales.
- SPEARMAN (C.), Londres — Analyse factorielle en psychologie.
- TAKAGI, Tokyo. — Mathématiques générales
- TAMIYA-(HIROSHI), Tokyo. — Biologie (Physiologie cellulaire).
- TARSKI (Alfred), Varsovie. — Métalogique et mathématique.
- TAYLOR (Hugh S.), Princeton. — Heterogeneous catalysis.
- TCHAKHOTINE (S.), Paris. — L'Organisation dans la Science.
- TCHITCHIBABINE (A.), U. R. S. S. — Chimie organique (Série hétérocyclique).
- TEISSIER (Georges), Paris. — Biométrie et statistique biologique.
- TERROINE (E.-F.), Strasbourg. — Nutrition.
- TOUSSAINT (M. A.), Paris. — Leçons d'aérodynamique appliquée.
- URBAIN (G.), Paris. — Théories chimiques.
- URBAIN (Pierre), Paris. — Géochimie.
- VALÉRY (Paul), Paris. — Conférences du Centre Universitaire Méditerranéen de Nice.
- VERLAINE (Y.), Liège. — Psychologie animale.
- VERNADSKY (W. J.), U. R. S. S. — Problèmes biogéochimiques.
- WALLON (Dr Henri), Paris. — Psycho-biologie de l'enfant.
- WAVRE (R.), Genève. — Conférences Internationales des Sciences mathématiques de l'Université de Genève.
- WEISS (P.), Strasbourg. — Magnétisme.
- WURMSER (R.), Paris. — Biophysique.

Actualités Scientifiques et Industrielles

Série 1937 (Suite).

549. LÉON BRILLOUIN. La structure des corps solides dans la physique moderne. 18 fr.
550. LOUIS CARTAN. Spectrographie de masse. Les isotopes et leurs masses..... 20 fr.
551. THOMAS GREENWOOD. Les fondements de la logique symbolique..... 20 fr.
552. GEORGES HOSTELET. Les fondements expérimentaux de l'analyse mathématique des faits statistiques..... 15 fr.
553. L. LISON. Les méthodes de reconstruction graphique en technique microscopique..... 15 fr.
554. R.-J. GAUTHERET. La culture des tissus végétaux : Son état actuel, comparaison avec la culture des tissus animaux..... 20 fr.
555. RAOUL HUSSON. Principes de métrologie psychologique..... 20 fr.
556. M. J.-A. GAUTIER. Recherches dans la série de la pyridine. Etude de quelques α -pyridones..... 18 fr.
557. JEAN BORDAS. Le soja et son rôle alimentaire..... 8 fr.
558. M. MANGOLD. L'utilisation alimentaire de la cellulose..... 8 fr.
559. RAYMOND GUILLEMET. Le problème du pain : Les méthodes d'appréciation de la valeur boulangère des farines et des blés..... 12 fr.
560. RAYMOND GUILLEMET. Le problème du pain. La fermentation panaire..... 20 fr.
561. RAOUL GOUIN. La considération du poids vif dans les études d'alimentation. 7 fr.
562. B. CABRERA. Dia- et paramagnétisme et structure de la matière..... 20 fr.
563. JEAN LA BARRE. Les régulations hormonales du métabolisme glucidique..... 20 fr.