

$\frac{9H_3}{36}$

J. GIAJA

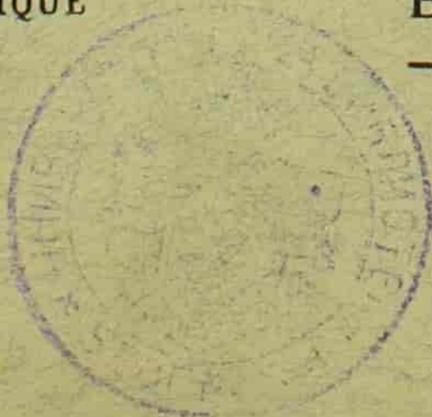
Professeur à l'Université de Beograd.

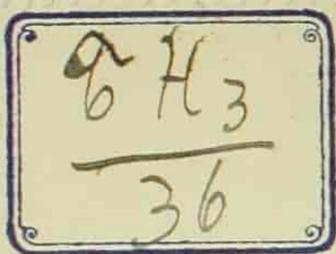
LE MÉTABOLISME DE BASE ET L'HOMÉOTHERMIE



EXTRAIT DES
ANNALES DE PHYSIOLOGIE
et de
PHYSICOCHEMIE BIOLOGIQUE
N° 5, 1928, p. 905

Gaston DOIN & C^{ie}
EDITEURS A PARIS





Le métabolisme de base et l'homéothermie

par J. GIAJA

Professeur à l'Université de Beograd.

SOMMAIRE

Introduction.

- I. — *Le métabolisme de base au point de vue de l'homéothermie.*
 - A. — Signification de la valeur des échanges le long de la marge de la thermogenèse.
 - B. — Importance de la valeur du métabolisme de base pour la fonction de thermorégulation.
 - C. — Conséquences œcologiques qu'aurait une « loi des masses » régissant le métabolisme de base.
- II. — *Considérations théoriques sur la loi qui devrait régir la valeur du métabolisme de base au point de vue de l'homéothermie.*
 - A. — La neutralité thermique et le métabolisme de base.
 - B. — Conditions de thermorégulation d'homéothermes différemment protégés contre le froid.
 - C. — Conditions de thermorégulation par rapport au milieu thermique.
- III. — *Les données expérimentales.*
 - A. — Le niveau de la température de la neutralité thermique.
 - B. — Le métabolisme de base dans la série des homéothermes et le pouvoir déperditeur calorique.
- IV. — *Les facteurs qui ont déterminé le niveau du métabolisme de base.*
 - A. — Hypothèse d'une loi des surfaces déformée par une adaptation à la fonction de thermorégulation.
 - B. — Le métabolisme de base n'est pas le minimum d'énergie nécessaire à la vie des tissus et au fonctionnement des organes.
- V. — *Discussion.*
- VI. — *Conclusions.*



INTRODUCTION

Depuis que l'on distingue dans la dépense énergétique de l'homéotherme deux parties : celle qui est variable et réglable d'après les besoins de la calorification, et celle qui est fixe, représentant le fond énergétique, la calorification de l'homéotherme présente deux problèmes nettement distincts, confondus auparavant, concernant les lois qui régissent ces deux parties de la dépense énergétique des homéothermes.

C'est surtout la partie fixe, qui n'est pas subordonnée aux besoins caloriques variables de l'homéothermie, qui s'impose à l'étude, aussi bien au sujet de sa valeur numérique le long de la série des homéothermes, qu'au sujet des causes qui ont fixé la hauteur de ce niveau. Les différentes hypothèses émises sur cette dernière question peuvent être classées en deux groupes. Les unes considèrent que la loi régissant le niveau du métabolisme de base dans la série des homéothermes est déterminée par des raisons profondes inhérentes à l'organisme, d'ordre anatomique, fonctionnel ou chimique, et que, par conséquent, les besoins de la calorification et de l'homéothermie n'ont été pour rien dans la fixation de ce niveau. Par contre, d'après une autre conception, le niveau du métabolisme de base serait essentiellement une adaptation aux besoins de la calorification de l'organisme et au service de l'homéothermie.

Quelle que soit la conception que l'on se fasse à ce sujet, et en dehors de toute hypothèse, il y a un fait incontestable, que je m'efforcerai de mettre en évidence dans les pages suivantes : *c'est que le niveau du métabolisme de base est de la plus grande importance pour la thermorégulation, qu'il est même une des conditions d'existence de l'homéothermie.* Cela, évidemment, n'implique pas que le niveau doit être une adaptation aux besoins de l'homéothermie, car il se pourrait que, déterminé uniquement par des raisons profondes n'ayant aucun rapport avec les besoins caloriques de l'homéotherme, ce niveau coïncidât à peu près avec les besoins caloriques, et que l'organisme eût adapté les autres facteurs de l'homéo-

thermie (le pouvoir déperditeur de sa surface et autres), d'après le niveau du métabolisme de base qui lui était donné, de sorte que celui-ci ait pu remplir le rôle exigé par l'homéothermie.

Dans les pages suivantes ce sont ces deux côtés du problème du métabolisme de base que je vais confronter : d'une part, les exigences posées par l'homéothermie au métabolisme de base au sujet de son niveau ; de l'autre, ce niveau envisagé comme étant par son origine absolument indépendant de ces exigences. De cette confrontation on conclura dans quelle mesure l'un est compatible avec l'autre.

Dans ce but, je commencerai par mettre en toute évidence l'importance du *niveau* du métabolisme de base pour l'homéothermie. Pour cela faire, je montrerai les conséquences qu'aurait pour les homéothermes un métabolisme de base proportionnel à leur masse. Je montrerai ensuite par quelle loi, théoriquement, le métabolisme de base devrait être régi dans la série des homéothermes pour que ceux-ci fussent placés dans les mêmes conditions d'homéothermie. Puis on verra dans quelle mesure cette loi correspond à celle trouvée par l'expérience. Enfin, en possession de ces données, nous examinerons le problème des facteurs qui ont présidé à la fixation du niveau du métabolisme de base, c'est-à-dire le problème de l'origine de la loi régissant le métabolisme de base dans la série des homéothermes.

I. — LE MÉTABOLISME DE BASE AU POINT DE VUE DE L'HOMÉOTHERMIE

A. — Signification de la valeur des échanges le long de la marge de la thermogénèse.

Le long de la marge de la thermogénèse, c'est-à-dire aux températures inférieures à celle de la neutralité thermique, la production calorifique de l'homéotherme n'a pas d'autre signification que celle d'exprimer sa déperdition calorifique, celle-ci réglant celle-là. En effet, à une température donnée, le long de la marge de la thermogénèse, il suffit de modifier

la déperdition de chaleur, par exemple en tondant ou en plumant l'animal, pour voir varier la valeur de la dépense énergétique.

A l'époque où l'on ne prêtait pas grande importance à la température ambiante dans la mesure des échanges, qui était, en général, exécutée à la « température ordinaire du laboratoire », on croyait généralement que la « loi des surfaces » régissant la production calorique des homéothermes de différente taille, était valable précisément le long de cette zone de la thermogénèse et on y voyait une raison d'être immédiate: la déperdition calorique étant fonction surtout de la surface corporelle, la production calorique devra être proportionnelle à cette surface, pour que l'équilibre calorique de l'homéotherme soit assuré. Ce raisonnement suppose que les homéothermes auxquels cette loi est applicable aient une surface à même coefficient de déperdition calorique, et RUBNER indique, en effet, cette condition parmi celles à réaliser pour la vérification de la loi des surfaces. Par conséquent, la constatation faite par quelques auteurs (L. et M. LAPICQUE (1), TERROINE et TRAUTEMANN (2), GIAJA) (3), que la loi des surfaces ne se vérifie pas aux températures inférieures à celle de la neutralité thermique, signifie que la déperdition calorique totale de différents homéothermes n'est pas la même en fonction de leur surface, ce qui est tout naturel, car, en ne tenant compte que de la déperdition cutanée, il est évident qu'il doit y avoir à ce point de vue des différences considérables entre différentes espèces animales.

Si la loi des surfaces était valable le long de la marge de la thermogénèse, cela signifierait que tous les homéothermes ont un même pouvoir déperditeur calorique en fonction de leur surface, et il s'agirait d'une « loi de la constance du pouvoir déperditeur calorique » et non d'une loi de la production calorique, cette production ne faisant que suivre aveuglément la déperdition. Il s'ensuit que si la loi des surfaces était valable le long de la marge de la thermogénèse, cette loi n'aurait pas son origine dans le métabolisme même, mais dans la structure des téguments protecteurs, dans la disposition du réseau vasculaire superficiel et dans les autres facteurs de la déperdition calorique.

La loi des surfaces ne se vérifie pas le long de la zone de l'accommodation de la thermogenèse. C'est un fait définitivement acquis. Ainsi que l'ont montré L. et M. LAPICQUE, la dépense énergétique dans ces conditions est, en général, d'autant plus grande, par unité de surface, que l'animal est de plus faible taille. Ce qui revient à dire que la déperdition calorifique de l'unité de surface est plus grande chez les animaux de petite taille que chez ceux de taille plus forte. Ce fait tient sans doute à un certain rapport géométrique qui doit exister entre l'épaisseur des enveloppes protectrices et la taille de l'animal. On ne peut presque imaginer le Moineau ayant le plumage, la peau et le tissu adipeux sous-cutané de la même épaisseur que chez l'Oie. Cette raison doit être la cause principale que la déperdition calorifique des homéothermes, en fonction de leur surface, varie, en général, inversement avec leur taille.

B. — Importance de la valeur du métabolisme de base pour la fonction de thermorégulation.

Il résulte de ce qui précède que la mesure de la production de chaleur de l'homéotherme n'aurait guère d'autre signification que de nous renseigner sur l'intensité de ses pertes de chaleur, si toutefois il n'existait une limite inférieure au-dessous de laquelle la production calorifique ne peut descendre et à laquelle, par conséquent, cette production cesse de s'accommoder d'après la déperdition. Ce niveau de la dépense énergétique de l'homéotherme, le métabolisme de base, doit répondre, dit-on, à quelque besoin primordial de l'organisme, bien plus important que la calorification, puisque la dépense énergétique ne descend pas au-dessous de ce niveau même lorsqu'elle dépasse les besoins de la calorification et que l'organisme lutte contre l'échauffement.

La loi des surfaces n'étant pas valable, ainsi que nous l'avons vu, le long de la marge de la thermogenèse, où l'on croyait qu'elle avait une pleine raison d'être (où elle serait en réalité énigmatique, vu la protection différente de la surface des animaux), on a trouvé qu'elle était le plus près de se vérifier à la température de la neutralité thermique,

c'est-à-dire à la température où toute chaleur complémentaire est supprimée et à laquelle l'animal n'a à lutter ni contre le refroidissement, ni contre l'échauffement. A la suite de cette constatation, on s'est posé la question : quelle raison y a-t-il que dans ces conditions la production calorifique soit proportionnelle à la surface et que, par exemple, la Souris soit astreinte à une production calorifique minima vingt-cinq fois environ supérieure à celle du Bœuf, par unité de masse. Comme le disent L. et M. LAPICQUE « cette loi des surfaces ne peut plus être expliquée par le besoin de chaleur » et c'est plutôt à une « loi des masses » que l'on pouvait s'attendre dans ces conditions, c'est-à-dire à une production calorifique de même valeur, ou à peu près, par unité de poids. Cependant, il est aisé de démontrer qu'une telle loi serait un grave obstacle à l'homéothermie et que la loi des surfaces a sa pleine raison d'être à la température de la neutralité thermique, et précisément au point de vue de la calorification et de l'homéothermie, puisqu'elle fait disparaître, ainsi que nous le verrons plus loin, les différences de conditions de thermorégulation créées par les différences de taille.

Demandons-nous, en effet, ce que deviendrait le niveau de la neutralité thermique si chez les homéothermes de différente taille le métabolisme de base était fonction du poids corporel au lieu de l'être de la surface, non pour démontrer l'impossibilité d'une « loi des masses » que bien d'autres raisons rendent illusoire, mais pour montrer par cet exemple *toute l'importance du niveau du métabolisme de base pour la thermorégulation et l'homéothermie.*

Avant d'en démontrer par un raisonnement mathématique les conséquences, un exemple nous permettra déjà de les entrevoir. Supposons que le métabolisme de base du Bœuf, par unité de masse, ait la même valeur que celle que nous trouvons chez la Souris. Dans ce cas la production minima de chaleur du Bœuf serait environ vingt-cinq fois plus élevée qu'elle ne l'est en réalité. Quelle serait la température de la neutralité thermique du Bœuf dans ce cas ? Nous allons le voir plus loin, mais on peut déjà affirmer qu'elle serait très basse et qu'en tout cas le Bœuf, avec sa calorification vingt-cinq fois plus élevée, ne pourrait vivre dans nos parages avec

les moyens de thermolyse dont il dispose, devant lutter contre l'hyperthermie même par les froids les plus rigoureux. Si le métabolisme de base était proportionnel au poids, le Bœuf et la Souris ne pourraient, comme ils le font actuellement, cohabiter un même lieu thermique. Inversement, si la Souris, pour avoir en fonction de sa masse le même métabolisme de base que le Bœuf, produisait vingt-cinq fois moins de chaleur, sa température de neutralité thermique serait toute voisine de sa température corporelle, de sorte qu'elle épuiserait sa marge de thermogenèse contre le froid à une température à peine inférieure à celle de son propre corps.

Cet exemple suffit, il me semble, pour montrer jusqu'à l'évidence, *qu'il n'est pas indifférent, au point de vue de l'homéothermie et de la thermorégulation, quel sera le niveau du métabolisme de base, puisque de celui-ci dépend la température de la neutralité thermique, point de départ de l'accommodation de la thermorégulation.* Aussi la question du niveau du métabolisme de base ne saurait être *a priori* considérée comme absolument indépendante de la fonction d'homéothermie.

Voyons, par un exemple numérique, les variations de la neutralité thermique qu'entraînerait l'exemple précédent :

Soit Q la production calorifique totale de l'homéotherme au régime du métabolisme de base. Cette valeur est liée à la surface corporelle S , au pouvoir déperditeur calorifique h de celle-ci à la neutralité thermique v , par l'équation suivante, où u est la température corporelle :

$$Q = Sh (u - v).$$

Faisons varier Q pour voir comment variera v , les autres membres restant les mêmes. On aura :

$$Q' = Sh (u - v'),$$

d'où :

$$\frac{Q}{Q'} = \frac{Sh (u - v)}{Sh (u - v')} = \frac{u - v}{u - v'}$$

C'est-à-dire que la différence entre la température corporelle et celle de la neutralité thermique varie proportionnellement à la valeur du métabolisme de base.



Appliquons cette donnée au cas du Bœuf dont le métabolisme de base augmenterait dans le rapport de 1 à 25, pour atteindre la même valeur, en fonction de la masse, que celui de la Souris.

Posons $u = 38$, $v = 20$. On aura :

$$\frac{1}{25} = \frac{38 - 20}{38 - v'};$$

d'où :

$$v' = -412.$$

Ainsi, dans ce cas, le Bœuf succomberait d'hyperthermie même à la température du zéro absolu, puisque l'on obtient pour v' une valeur inférieure à -273 .

**C. — Conséquences œcologiques qu'aurait
une « loi des masses »
régissant le métabolisme de base.**

Pour mieux saisir toute l'importance de la valeur du métabolisme de base au point de vue de l'œcologie et de la distribution géographique des homéothermes, nous allons examiner les conséquences qu'aurait, à ce point de vue, dans la série des homéothermes, un métabolisme de base proportionnel à la masse corporelle. Nous faisons cela non pas, nous le répétons, pour combattre une « loi des masses » qui n'existe pas, mais pour montrer l'importance capitale du *niveau* du métabolisme de base, — considéré, en général, comme la résultante de besoins *internes*, — au point de vue des relations *externes* de l'homéotherme.

Dans ce cas hypothétique, ainsi que nous l'avons déjà vu, la température de la neutralité thermique varierait inversement avec la taille. L'exemple précédent nous a donné une idée de ces variations. Elles seraient tellement importantes que non seulement les homéothermes de taille quelque peu différente ne pourraient habiter un même milieu thermique, mais même les conditions thermiques extrêmes offertes à la surface de notre planète ne suffiraient pour l'existence des différences de taille que l'on rencontre actuellement parmi

les homéothermes habitant les uns à côté des autres. Par conséquent, si le métabolisme de base était fonction du poids corporel, la taille des homéothermes diminuerait en allant des pôles vers l'équateur, tout en présentant des différences extrêmes de taille bien moins importantes que celles existant actuellement.

Un des faits les plus frappants concernant la distribution géographique des homéothermes, c'est la cohabitation, dans un même milieu thermique, d'animaux de taille extrêmement différente. Il est vrai que les animaux *de la même espèce* sont, en général, de plus forte taille dans les régions froides que dans les régions chaudes ou tempérées (règle de BERGMANN), fait favorable à l'homéothermie. Mais ce qui est bien plus général c'est l'existence, dans un même milieu, d'homéothermes de taille très différente, de sorte que l'on ne trouve presque pas de rapport entre la taille et le milieu thermique : « 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 (*Sarcoramphus*), l'Autruche américaine (*Rhea*), les grands Pingouins (*Apterodytes*) sont habitants des régions froides. L'Ours polaire ne cède pas par sa taille au Lion... Aussi les auteurs qui, dans leurs considérations sur la géographie animale, n'avaient en vue que les homéothermes ou principalement ces animaux, comme WALLACE et HEILPRIN, arrivent à la conclusion que la ressemblance presque complète de deux régions au point de vue climatique et des conditions de milieu n'a pas pour conséquence une ressemblance de la Faune (HESSE) (4). »

Cependant, et nous en verrons plus loin la raison, les homéothermes de différente taille ne sont pas toujours placés dans les mêmes conditions d'homéothermie dans un même milieu thermique. Ils sont dans de bien meilleures conditions que si leur métabolisme de base était fonction du poids corporel, mais les différences que la taille crée au point de vue de la thermorégulation ne sont pas complètement compensées, « aussi faut-il que les homéothermes soient au-dessus d'une certaine taille pour pouvoir habiter les régions froides : on ne trouve d'homéothermes de la taille des Colibris que dans les tropiques (HESSE) (4) ».

Avec cette restriction, l'indépendance par ailleurs presque absolue de la taille des homéothermes du milieu thermique réside dans la valeur de leur métabolisme de base qui place, ainsi que nous allons le voir, les homéothermes de différente taille dans des conditions semblables de thermorégulation.

II. — CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES SUR LA LOI QUI DEVRAIT RÉGIR LA VALEUR DU MÉTABOLISME DE BASE POUR QUE TOUS LES HOMÉOTHERMES SOIENT DANS LES MÊMES CONDITIONS DE THERMORÉGULATION

A. — La neutralité thermique et le métabolisme de base.

Pour que les homéothermes soient dans les mêmes conditions de thermorégulation dans un même milieu thermique, ils doivent avoir une neutralité thermique à la même température, de sorte qu'ils commencent aux mêmes températures à lutter, d'une part, contre le froid, de l'autre, contre l'échauffement. Ce niveau de la neutralité thermique est d'une importance capitale pour l'homéothermie, et comme la valeur du métabolisme de base est un des facteurs les plus importants qui en déterminent la hauteur, le métabolisme de base se trouve de ce fait être directement lié à la fonction d'homéothermie. La hauteur du métabolisme de base, c'est la position de laquelle l'homéotherme peut le plus avantageusement employer la portée de ses armes dans la lutte contre le froid, d'un côté, contre l'échauffement, de l'autre côté. Un métabolisme de base trop élevé abaisse la neutralité thermique, et, de ce fait, l'homéotherme se trouve être dans de meilleures conditions de lutte contre le froid, mais au détriment des conditions de lutte contre l'échauffement ; et inversement, lorsque le métabolisme de base est trop bas.

Pour que des homéothermes de taille différente, mais à même pouvoir déperditeur calorique de leur surface, aient leur neutralité thermique à la même température, leur métabolisme de base doit être proportionnel à leur surface.

Appliquons la formule ci-dessous employée, à deux homéothermes de différente taille :

$$Q_1 = S_1 h_1 (u_1 - v_1)$$

$$Q_2 = S_2 h_2 (u_2 - v_2)$$

Puisque nous admettons que h_2 et h_1 , et u_2 et u_1 ont la même valeur, il en résulte que pour avoir $v_1 = v_2$ (température de la neutralité thermique), on devra avoir :

$$\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{S_1}{S_2}$$

C'est la loi des surfaces. On voit qu'elle aurait grandement raison d'être valable à la neutralité thermique puisque c'est elle qui assure le même niveau de cette neutralité thermique à des homéothermes de différente taille à même pouvoir déperditeur calorique.

B. — Conditions de thermorégulation d'homéothermes différemment protégés contre le froid.

La loi des surfaces placerait les homéothermes de différente taille dans les mêmes conditions de thermorégulation dans un même milieu thermique, à condition qu'ils aient, par unité de surface, la même déperdition calorique. Celle-ci, on le sait, n'a pas lieu uniquement à la surface du corps, toutefois la déperdition cutanée est de beaucoup la plus importante, de sorte que c'est l'étendue de la surface corporelle et le pouvoir déperditeur spécifique de cette surface qui entrent surtout en ligne de compte dans la déperdition totale de chaleur de l'organisme à la neutralité thermique.

Il n'y a pas de doute que tous les homéothermes ne sont pas protégés dans la même mesure contre le froid. Leurs enveloppes protectrices sont, à ce point de vue, différentes d'une espèce à l'autre, mais, en général, comme nous l'avons déjà remarqué, leur épaisseur varie dans le même sens que la taille, de sorte que les homéothermes habitant un même milieu thermique sont différemment protégés par leurs enveloppes contre le froid selon leur taille.

Dans ce cas, un métabolisme de base proportionnel à la surface ne placerait pas les homéothermes de taille différente dans les mêmes conditions de thermorégulation, car il ne leur



fournirait pas une même température de neutralité thermique. Toutefois, si la loi des surfaces régissait le métabolisme de base, on ne pourrait dire qu'elle n'est pas utile à l'homéothermie et qu'elle n'a pas de raison d'être, car elle compenserait les différences que crée l'étendue de la surface au point de vue de la thermorégulation, mais sans compenser les différences de pouvoir déperditeur de la surface. Tandis que nous avons vu à quel point un métabolisme de base proportionnel à la masse placerait les homéothermes de taille différente dans des conditions différentes de thermorégulation, une loi des surfaces n'aurait pas des conséquences tellement prononcées, puisqu'elle ferait disparaître, comme nous l'avons vu, les différences que crée, au point de vue de la thermorégulation, le rapport de la surface et de la masse corporelle chez les homéothermes de différente taille.

Voyons quelle est la loi théorique qui devrait régir la hauteur du métabolisme de base pour que les homéothermes de taille différente, et différemment protégés contre le froid (c'est-à-dire à pouvoir déperditeur calorique de leur surface différent), soient dans les mêmes conditions de thermorégulation dans un milieu thermique donné. Cela revient à fixer les conditions pour qu'ils aient une même température de neutralité thermique.

Soit Q_1 et Q_2 la valeur du métabolisme de base rapporté au poids total de deux homéothermes à surfaces S_1 et S_2 , dont le pouvoir déperditeur calorique spécifique est respectivement h_1 et h_2 . La température corporelle, la même chez les deux homéothermes, étant u et celle du milieu, représentant la neutralité thermique, étant v , on pourra écrire :

$$\begin{aligned} Q_1 &= S_1 h_1 (u - v) \\ Q_2 &= S_2 h_2 (u - v) \end{aligned}$$

d'où :

$$\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{S_1 h_1}{S_2 h_2}$$

où, par unité de surface :

$$\frac{M_1}{M_2} = \frac{h_1}{h_2}$$

c'est-à-dire, pour que deux homéothermes différents de taille et différemment protégés contre le froid aient une même température de neutralité thermique, leur métabolisme de base, par unité de surface, devra être proportionnel au pouvoir déperditeur calorique de cette surface.

Il n'y a pas de doute que le pouvoir déperditeur calorique d'un homéotherme n'est pas une constante, aussi ne faut-il pas prendre à la lettre la loi théorique que nous venons d'énoncer, qui ne s'applique qu'à un cas idéal, qui nous donne une indication de ce que doit être approximativement la loi régissant le métabolisme de base au point de vue des exigences de la thermorégulation et de l'homéothermie.

C. — Conditions de thermorégulation par rapport au milieu thermique.

Dans un même milieu thermique, les homéothermes se trouvent dans les mêmes conditions théoriques de thermorégulation lorsque, comme nous venons de le voir, leur métabolisme de base est proportionnel (par unité de surface) au pouvoir déperditeur calorique de leur surface, ce qui leur assure une même température de neutralité thermique. Mais pour des milieux thermiques différents, la loi précédente ne place plus les homéothermes dans de mêmes conditions de thermorégulation. Pour que cela soit, la température de la neutralité thermique doit être en rapport avec le caractère thermique du milieu, c'est-à-dire plus basse pour les homéothermes habitant les régions froides que pour ceux des régions chaudes. Ce déplacement de la température de la neutralité thermique peut être réalisé de deux manières : par des différences du pouvoir déperditeur de la surface et par des différences de hauteur du métabolisme de base. Les variations inverses de ces deux facteurs concourent au même but. Il est certain que l'homéothermie emploie le premier de ces deux moyens, car on sait que les animaux sont différemment protégés par leur pelage ou leur plumage et par les autres couches protectrices, suivant qu'ils habitent les régions froides ou les régions chaudes, de sorte que la température de neutralité thermique se trouve être plus basse pour les

premiers que pour les seconds. A vrai dire, nous n'avons guère de données expérimentales à ce sujet, mais il est certain que l'Ours polaire ne produit pas de chaleur complémentaire dès que la température du milieu est inférieure à 20°, ainsi que le font des homéothermes de nos régions (voir à ce sujet KURT FLOERICKE) (5).

Un métabolisme de base élevé équivaut, au point de vue de l'abaissement de la température de la neutralité thermique, à une forte protection de la déperdition calorique : imaginons un homéotherme des régions chaudes transporté dans les régions froides ; pour que sa thermorégulation soit adaptée à ce nouveau milieu, c'est-à-dire pour que sa neutralité thermique soit en rapport avec la température du milieu, il devra ou bien être mieux vêtu, ou bien sa production calorique minima devra être plus élevée. Au sujet de la valeur du métabolisme de base par rapport au milieu thermique nous n'avons pas de renseignements. Nous ne savons pas s'il est plus élevé chez les homéothermes polaires que chez les homéothermes des tropiques.

Théoriquement, dans des milieux thermiques différents, des homéothermes seront dans les mêmes conditions de thermorégulation lorsque leur neutralité thermique sera à égale distance de la température du milieu supposée fixe. C'est-à-dire que la neutralité thermique des homéothermes habitant naturellement les régions froides devrait être plus basse que celle des homéothermes des régions chaudes. Exactement, dans des milieux à température v_1 et v_2 , deux homéothermes à pouvoir déperditeur calorique h_1 et h_2 respectivement, leur température corporelle étant la même, u , leur production calorique par unité de surface sera, en se rapportant à la formule précédente :

$$\begin{aligned}M_1 &= h_1 (u - v_1) \\M_2 &= h_2 (u - v_2).\end{aligned}$$

C'est dans ce rapport que devrait être le métabolisme de base pour que des homéothermes de différente taille, différemment protégés soient, dans des milieux thermiques différents, dans les mêmes conditions de thermorégulation. Je

le répète, il ne s'agit que d'un schéma physique différent sous plusieurs rapports de ce qu'est l'homéotherme, mais permettant de conclure qu'une adaptation du métabolisme de base à l'homéothermie exige que sa hauteur soit fonction à la fois : *a.* du pouvoir déperditeur calorique de la surface ; *b.* du milieu thermique ; *c.* de la température corporelle de l'homéotherme. *Il en résulte qu'une « loi des surfaces » régissant le métabolisme de base ne saurait être considérée comme étant l'expression d'une adaptation du métabolisme de base aux besoins de l'homéothermie et de la thermorégulation, mais que son origine devrait être cherchée dans d'autres raisons, indépendantes de la fonction d'homéothermie.*

III. — LES DONNÉES EXPÉRIMENTALES

A. — Le niveau de la température de la neutralité thermique.

Nous avons vu toute l'importance qu'avait le niveau de la température de la neutralité thermique au point de vue de la thermorégulation, et le rapport qui devrait exister entre cette température et celle du milieu thermique pour que les mêmes conditions de thermorégulation fussent réalisées.

En considérant la température de la neutralité thermique des homéothermes de nos régions, qu'ils soient domestiques ou sauvages, on remarquera qu'elle est beaucoup plus élevée que la température moyenne de leur milieu naturel. Chez nos petits Oiseaux, elle est aux environs de 30°, chez le Canard, je l'ai trouvée à 25° environ, chez l'Oie elle est, d'après TERROINE et TRAUTEMANN (2), à 20°, niveau le plus bas que l'on ait constaté chez les animaux de taille moyenne et qui est encore élevé si l'on songe que cet oiseau est obligé de produire de la chaleur complémentaire dès que la température du milieu est au-dessous de 20°. A ce sujet, il y a quelques remarques à faire :

1° Il faut tenir compte que les conditions d'obtention du métabolisme de base ne sont guère réalisées dans les conditions naturelles d'existence et que, par conséquent, la température

de la neutralité thermique se trouve de ce fait modifiée : elle est abaissée par l'action dynamique spécifique des aliments et, durant la veille, par la chaleur du travail musculaire.

2° On sait que la courbe représentant la chaleur complémentaire en fonction de la température du milieu, ne monte au début que très lentement lorsque la température baisse à partir de la neutralité thermique, de sorte qu'une baisse de plusieurs degrés, à partir de ce point, ne provoque, en général, qu'une faible production de chaleur complémentaire. Aussi, pratiquement, a-t-on affaire plutôt à une zone de neutralité thermique qu'à un point, cette zone pouvant être plus ou moins large, parfois très large, comme l'ont constaté chez le Lapin TERROINE et TRAUTEMANN (2).

3° Il y a avantage pour l'homéotherme que la température de la neutralité thermique soit à un niveau élevé, pour la raison suivante : les homéothermes sont mieux armés pour lutter contre le froid que pour lutter contre l'échauffement ; la marge de la thermogenèse est bien plus large que la marge de la thermolyse. La première s'épuise à des températures plus ou moins éloignées de la neutralité thermique, la seconde à des températures toujours proches. De plus, l'homéotherme est plus maître de sa thermogenèse que de sa thermolyse. L'accommodation de la thermogenèse est un phénomène essentiellement physiologique, résidant dans la régulation des combustions intraorganiques, tandis que la thermolyse, dont le facteur principal est l'évaporation de l'eau à la surface du corps, est un phénomène physique sous la dépendance directe des conditions externes qui peuvent même presque complètement le supprimer. Le déploiement modéré de la marge de la thermogenèse peut être considéré chez la plupart des homéothermes comme un état physiologique normal et durable, tandis que la thermolyse, de l'autre côté de la neutralité thermique, est plutôt un état de lutte et comme tel plus ou moins provisoire.

Ces considérations justifient, il me semble, le niveau relativement élevé de la température de la neutralité thermique.

B. — Le métabolisme de base dans la série
des homéothermes
et le pouvoir dépensier calorique.

Malgré les nombreuses discussions au sujet de la loi qui régit le niveau du métabolisme de base dans la série des homéothermes, on ne possède, en réalité, à ce sujet, que peu de données expérimentales pouvant servir à l'édification de cette loi. Les données anciennes, on le sait, ne correspondent pas, en général, à ce que nous entendons actuellement par « métabolisme de base » : elles concernent des mesures du métabolisme faites dans des conditions où il ne fut pas tenu compte ni de la neutralité thermique, ni de l'état d'alimentation. Les expériences récentes faites dans le but de mesure du métabolisme de base, telles celles de HÉDON (6) et de TERRICINE et TRAUTEMANN (2), ne concernent encore qu'un petit nombre d'homéothermes appartenant presque uniquement aux animaux domestiques. Or, pour pouvoir dégager la loi régissant le métabolisme de base et pour savoir s'il y a adaptation aux conditions différentes de thermorégulation, ce sont surtout les données concernant les animaux sauvages, habitant des milieux thermiques différents, qu'il serait intéressant d'avoir. Dernièrement, BENEDICT et FOX (7) ont apporté une contribution très importante à l'étude du métabolisme de base des Oiseaux sauvages. Dans le mémoire qui précède celui-ci, nous avons, B. MALES et moi, exposé les résultats de nos recherches sur le métabolisme de base d'un certain nombre d'animaux, Mammifères et Oiseaux. Nos recherches nous ont amenés aux conclusions que le métabolisme de base peut avoir les valeurs très différentes par unité de surface corporelle chez des homéothermes de différentes espèces ; et que, d'autre part, comme nous l'avons antérieurement signalé, il y a, en général, un certain parallélisme entre la valeur du métabolisme de base et celle du pouvoir dépensier calorique. Nous considérons qu'il y a, dans ce fait, une indication pour continuer à rechercher les facteurs d'adaptation du niveau du métabolisme de base.

IV. — LES FACTEURS QUI ONT DÉTERMINÉ LE NIVEAU DU MÉTABOLISME DE BASE

A. — Hypothèse d'une loi des surfaces déformée par adaptation à la fonction de thermorégulation.

Dans les pages précédentes, nous avons vu ce que devrait être la loi régissant le métabolisme de base dans la série des homéothermes, dans le cas d'une adaptation parfaite à la fonction d'homéothermie. Le métabolisme de base devrait être, dans ce cas, fonction à la fois de la surface du corps, du pouvoir déperditeur calorique de cette surface et du milieu thermique. Une loi des surfaces pure et simple ne saurait être considérée, par conséquent, comme ayant son origine dans une adaptation du métabolisme de base à l'homéothermie.

D'autre part, nous avons vu ce que donnait l'expérience : les dérogations à la loi des surfaces sont trop importantes pour que l'on puisse les faire entrer dans le cadre des écarts inévitables en physiologie d'une loi théorique. Ces dérogations, fait important, se présentent, en général, dans le sens exigé par l'adaptation du niveau du métabolisme de base à la déperdition calorique de l'homéotherme.

Pour ces raisons et celles exposées plus loin, je ne puis m'empêcher de voir *un facteur d'adaptation à la fonction d'homéothermie*, parmi ceux qui ont déterminé le niveau du métabolisme de base.

Je dois remarquer de suite que cette conception du caractère adaptatif du niveau du métabolisme de base n'atteint aucunement la valeur des raisons profondes d'organisation qui ont été invoquées en faveur d'une dépense énergétique fonction de la surface. L'adaptation du niveau du métabolisme de base à l'homéothermie n'exclue pas qu'il y ait des facteurs internes provoquant une dépense énergétique en fonction de la surface. Plusieurs auteurs ont insisté sur ces raisons profondes qui relèvent de la mécanique des structures

géométriquement semblables, notamment H. V. HOESSLIN ⁽¹⁾ (8) depuis longtemps et, tout récemment, LAMBERT et TEISSIER (9). Mais en dehors de ces facteurs de la dépense énergétique qui sont fonction de la surface, ou plus exactement de $P^{\frac{2}{3}}$ (P = poids corporel), on peut imaginer que d'autres facteurs, tels ceux de l'homéothermie, ont également eu une influence sur la fixation du niveau du métabolisme de base. *Ainsi la loi des surfaces, qui serait à la base de l'énergétique des homéothermes, aurait été plus ou moins déformée par l'adaptation de leur calorification minima aux besoins de la fonction d'homéothermie.* Schématiquement parlé : de deux homéothermes ayant une dépense énergétique proportionnelle à leur surface, celui qui sera sans cesse exposé à une déperdition calorifique plus intense et qui sera obligé de produire continuellement de la chaleur complémentaire, finira, à la longue, par ajouter à titre fixe une partie de cette chaleur complémentaire à celle de son énergétique fondamentale. La loi des surfaces ne sera plus valable pour les deux homéothermes considérés.

Voilà en quelques mots esquissée l'hypothèse à laquelle je me suis arrêté. Elle concilie les raisons qui veulent que la dépense soit fonction de la surface, avec les données de l'expérience qui indiquent que le métabolisme de base s'écarte de la loi des surfaces dans le sens d'une adaptation à l'intensité de la déperdition calorifique. D'autre part, cette hypothèse incite à de nouvelles recherches sur la valeur du métabolisme de base chez le plus grand nombre possible d'homéothermes parallèlement avec l'étude des autres facteurs de la thermorégulation, tels que la protection naturelle contre le froid, la nature de l'alimentation, le milieu thermique habituel, les conditions de vie, etc. Placé sur le terrain œcologique, l'étude comparative du métabolisme de base, dans la série des homéothermes, ouvre les perspectives de nouvelles recherches qu'une loi des surfaces semblait rendre sans grand intérêt.

Je remarquerai encore dans le même ordre d'idées qu'en

⁽¹⁾ Cet auteur est revenu dernièrement sur cette question. *Zeitschr. für Biologie*, 1927, LXXXVI, 527.

dehors du rapport entre la valeur du métabolisme de base de différentes espèces, c'est-à-dire de la loi interspécifique, il y a la question de la valeur absolue du métabolisme de base. Cette valeur absolue est de la plus grande importance pour l'homéothermie. Car il est évident qu'en imaginant cette valeur *proportionnellement* très différente dans la série des homéothermes de ce qu'elle est, l'homéothermie serait profondément troublée sans que la loi interspécifique ait changé de caractère. Ainsi, supposons que le niveau du métabolisme de base dans la série des homéothermes soit dix fois moins élevé qu'il ne l'est en réalité. Dans ce cas, malgré la persistance de la loi interspécifique, l'homéothermie ne serait plus assurée dans les mêmes conditions, à moins d'imaginer, ce qui n'est guère facile, les homéothermes dix fois mieux protégés contre le froid. Par conséquent, si le niveau du métabolisme de base a été fixé exclusivement par des facteurs indépendants de la fonction d'homéothermie, il y a une curieuse coïncidence que le niveau de cette dépense énergétique, qui ignore les besoins de la calorification de l'homéotherme, corresponde même approximativement à ces derniers. On peut objecter que c'est la protection de la surface qui s'est adaptée à la production calorique, de façon que celle-ci réponde aux besoins de l'homéothermie. Toutefois, on doit admettre que des limites sont assignées au système protecteur comme à toutes les formations anatomiques, qui conservent un certain rapport entre elles, de sorte que ce n'est que jusqu'à un certain point que la protection naturelle ait pu aller à la rencontre de la production calorique pour la réalisation du niveau thermique de l'homéotherme.

L'homéothermie étant une fonction essentiellement dépendante des conditions du milieu, puisque c'est en réalité une réaction incessante aux variations thermiques de ce milieu, il serait singulier que la production calorique minima, qui est, ainsi que nous l'avons vu, la base d'opérations de la lutte pour l'homéothermie, ne se soit d'aucune façon et à aucun degré adaptée à cette fonction. D'autant plus que nous avons dans la chaleur réglable — la marge de la thermogenèse — une preuve que la production de chaleur n'est pas une chose fixe et surtout que l'organisme est capable de produire de la

chaleur non seulement comme excretum énergétique mais aussi dans le but direct de calorification. Dans l'hypothèse d'une adaptation de la dépense énergétique fixe à la fonction d'homéothermie, il suffit donc d'admettre qu'une partie de la chaleur réglable est devenue fixe, s'ajoutant à celle produite pour d'autres raisons qui ne sont pas en rapport avec la thermorégulation.

B. — Le métabolisme de base et le minimum d'énergie nécessaire à la vie.

Dans l'hypothèse précédente, le métabolisme de base serait la somme d'un fond bioénergétique et d'une production calorifique au service de l'homéothermie. On devrait chercher, par conséquent, chez les poïkilothermes une confirmation de cette hypothèse. En réalité, on ne peut rien conclure à ce sujet des données expérimentales contradictoires dont on dispose actuellement sur l'énergétique des animaux à sang froid. La mesure des échanges chez les poïkilothermes présente des difficultés particulières imposant une série de précautions qui, la plupart du temps, n'ont pas été prises dans les mesures dont nous disposons (10). Aussi une étude comparative de la dépense énergétique de poïkilothermes, de taille très différente, serait-elle très désirable à ce point de vue.

Certaines particularités de l'énergétique des homéothermes portent à croire, en effet, qu'une partie du métabolisme de base ne serait au service que de l'homéothermie. On considère, en général, le métabolisme de base comme étant le minimum de la dépense énergétique nécessaire au mécanisme de la vie. En réalité, c'est le minimum nécessaire à l'homéothermie, car l'homéotherme qui peut vivre après la suppression de cette fonction voit son besoin énergétique diminuer fortement. Nous en avons plusieurs exemples.

a) *Les hibernants.* — On sait que la dépense énergétique des hibernants diminue très considérablement durant la torpeur, baisse qui, chez la Marmotte, par exemple, fait diminuer la consommation d'oxygène de trente à quarante fois. Cette diminution de la dépense énergétique n'est pas en rapport avec la chute de la température corporelle; elle est la consé-

quence de la suppression d'une fonction productrice de chaleur différente de l'entretien de la vie des tissus et du fonctionnement des organes qui persistent malgré l'énorme diminution de la dépense énergétique.

b) *Les homéothermes forcés par le froid.* — En dehors des hibernants, on constate chez les autres homéothermes un phénomène semblable quoique bien plus limité dans sa durée. En général, la baisse de la dépense énergétique s'observe toutes les fois que l'on supprime la fonction d'homéothermie d'une façon ou de l'autre, sans que cette baisse puisse être considérée comme étant uniquement la conséquence de la diminution de l'intensité des combustions par suite de la baisse de la température des tissus. Ainsi, en rompant l'homéothermie par le froid, on voit la dépense réduite dans de fortes proportions sans que la vie soit irrémédiablement compromise. J'ai constaté, par exemple, qu'une Souris vaincue par le froid, de sorte que sa température tombât au-dessous de 25°, ne consommait plus qu'un quinzième environ de la quantité d'oxygène qu'elle dépensait normalement au régime du métabolisme de base. La Souris à métabolisme ainsi réduit se rétablit si on la réchauffe à temps. Il ne saurait s'agir d'une vie prolongée dans cet état d'hypothermie, toujours est-il que l'homéotherme peut vivre un certain temps avec une dépense de beaucoup inférieure à celle du métabolisme de base, à condition qu'il ait abandonné son homéothermie.

c) *L'asphyxie.* — Dans l'asphyxie par confinement, produite surtout par étapes, ainsi que l'ont montré KREIDL et NEUMANN (11), la température corporelle baisse en même temps que la dépense d'oxygène tombe à des valeurs de beaucoup inférieures à celle du métabolisme de base. Il en est de même dans l'intoxication carbonique pure, ainsi que l'ont montré dernièrement D. CORDIER, H. MAGNE et A. MAYER (12).

On pourrait citer d'autres exemples, tels ceux concernant des lésions du système nerveux, montrant que la vie est compatible pour une durée plus ou moins longue avec une dépense d'énergie de beaucoup inférieure à celle du métabolisme de base normal. Tous ces faits ne donnent pas l'impression que le métabolisme de base est en entier l'expression de besoins au même titre attachés à la vie, mais qu'il est plutôt constitué

de deux parties : l'une au service de l'homéothermie, que l'on peut supprimer et qui entraîne la suppression de cette fonction, l'autre attachée à la vie élémentaire des tissus « énergie biologique fondamentale » (13) et au fonctionnement des organes. La suppression de la première entraîne, en général, la mort à bref délai de la plupart des homéothermes, la température à peu près constante du milieu intérieur étant devenue une condition indispensable de la vie. Mais il y a des homéothermes qui la suppriment eux-mêmes et qui continuent à vivre avec un métabolisme énergétique fortement réduit.

DISCUSSION

Tout en admettant la loi des surfaces, quelques auteurs ont insisté sur l'importance du niveau du métabolisme de base pour l'homéothermie et sur son caractère adaptatif. RUBNER (14) avait compris que l'homéothermie impose au métabolisme de base un certain niveau lorsqu'il dit (p. 176) : « Les échanges de l'organisme à l'état de régulation physique (1) signifient, dans un certain sens, une promptitude à répondre aux besoins de la régulation chimique. » D'autre part, il considère le niveau du métabolisme de base comme étant adapté à la déperdition calorifique : « Il est complètement d'accord avec la théorie de la déperdition que la production calorifique des animaux de différente taille se comporte, dans la zone de la régulation physique comme leurs surfaces. Cette production calorifique est, même là où le froid n'agit plus, tout de même un produit de l'action des facteurs de la déperdition, qui ont agi à d'autres époques. »

TERRAINE et TRAUTEMANN (2) se rangent du côté de RUBNER pour voir dans la hauteur du métabolisme de base une adaptation à l'homéothermie et ils justifient en ces termes la loi des surfaces et sa validité à la neutralité thermique : « Parce que les homéothermes ne pouvaient apparaître et se maintenir que grâce à l'existence de dispositifs — et nous employons ce mot dans son acception la plus large

(1) Ce qui revient à dire, dans ce cas, à la neutralité thermique.

— dispositifs permanents non modifiables extemporanément et réalisant un accord entre la déperdition calorique et la production. » D'autre part, à la suite de leurs recherches, TERROINE et TRAUTEMANN (2) arrivent à la conclusion que tous les homéothermes, à la neutralité thermique, produisent la même quantité de chaleur, à 10 p. 100 près, par unité de surface.

Je remarquerai, à ce sujet, que la loi des surfaces et l'hypothèse d'une adaptation du niveau du métabolisme de base à la déperdition calorique ne sont compatibles que dans le cas où tous les homéothermes auraient une même déperdition calorique par unité de surface. Or nous savons, et TERROINE et TRAUTEMANN l'ont à nouveau montré, que la déperdition par unité de surface est très différente dans la série des homéothermes. Par conséquent, de deux choses l'une : ou bien l'hypothèse n'est pas justifiée, ou bien la loi des surfaces n'est pas vraie. TERROINE et TRAUTEMANN s'en sont rendu compte en remarquant, tout en défendant la loi des surfaces, qu'une protection plus efficace contre la déperdition expliquerait peut-être la dépense plus faible du Lapin, même à la neutralité thermique (*loc. cit.* p. 455), puis ils ajoutent au sujet du rôle qu'a eu la déperdition variable des homéothermes dans la fixation du métabolisme de base : « Mais ces caractères sont certainement de médiocre importance, étant donnée la quasi identité des valeurs du métabolisme de base par unité de surface. »

Les résultats que j'ai rapportés dans ce travail, ainsi que ceux récemment publiés par BENEDICT et FOX (7), ne parlent pas en faveur d'une loi des surfaces pure et simple. Ce fait est la première condition pour que l'hypothèse d'une adaptation du niveau du métabolisme de base à la fonction d'homéothermie ne soit pas repoussée.

Je crois qu'il n'est pas nécessaire d'insister davantage que si le métabolisme de base est adapté à la déperdition calorique, sa valeur ne pourra n'être fonction que d'un seul des facteurs de cette déperdition qu'est l'étendue de la surface corporelle. Il est possible que chez de nombreux homéothermes, chez la plupart même, les autres facteurs n'étant pas trop différents, ou l'adaptation n'étant qu'incomplète,

il n'y ait que le facteur surface qui se fasse sentir et que la loi des surfaces puisse s'appliquer à un plus ou moins grand nombre d'homéothermes. Mais considérer la loi des surfaces comme générale et à la fois comme une loi d'adaptation, serait, à mon avis, en nier le caractère qu'on lui donne et renoncer au principal avantage d'une telle hypothèse, qui est d'étudier les facteurs de cette adaptation et le degré auquel cette adaptation est arrivée.

Les facteurs de la déperdition sont : la surface, le pouvoir déperditeur calorique de cette surface, la température de l'homéotherme, la température du milieu thermique. Remarquons que le milieu thermique peut être différent dans un même lieu géographique selon la manière de vivre et de s'abriter de l'homéotherme. D'autre part, la production calorique minima qui s'impose à l'homéotherme et qui a une importance œcologique, et qu'il y a lieu de prendre en considération au point de vue de l'adaptation, ce n'est pas le métabolisme de base proprement dit, mais la dépense énergétique qui s'impose dans les conditions habituelles d'existence. De sorte que, pour ne considérer que le mode d'alimentation, la production calorique du carnivore étant augmentée par l'action dynamique spécifique bien plus considérablement que celle de l'homéotherme à alimentation hydrocarbonnée prépondérante, le premier devrait, toutes autres choses égales, avoir un métabolisme de base moins élevé que le second pour qu'ils fussent sur le même pied au point de vue de l'homéothermie, dans les conditions naturelles de leur alimentation. Les mêmes considérations s'imposent au sujet du supplément de chaleur du travail de la digestion, très considérable chez les herbivores.

Notons dans cet ordre d'idées que B. MALES et moi avons constaté que parmi les oiseaux étudiés, l'Aigle avait le métabolisme de base le moins élevé. Or, cet oiseau est carnivore, son alimentation produit, par conséquent, une quantité considérable de chaleur complémentaire ; d'autre part, ses ailes énormes, lorsqu'elles sont repliées, le protègent d'une manière exceptionnelle contre la déperdition calorique. Un métabolisme de base peu élevé, comme on le constata en réalité, compense au point de vue de la thermorégulation l'influence

de ces deux facteurs. Parmi les mammifères que nous avons étudiés, c'est le Hérisson qui accuse la moindre production calorique au régime du métabolisme de base par unité de surface corporelle. Cet animal se tenant la plupart du temps roulé en boule, sa surface déperditrice de chaleur se trouve de ce fait considérablement moins étendue que sa surface corporelle totale. Le métabolisme de base du Hérisson, considéré à l'état sphérique parfait, est de 1.000 calories environ par mètre de surface libre.

Une adaptation (qui comme toutes les adaptations en biologie peut être plus ou moins parfaite) à tant de facteurs différents ne saurait se traduire par une loi aussi simple que l'est la « loi des surfaces ». Si, guidés par l'hypothèse du caractère adaptatif du niveau du métabolisme de base, on arrivait un jour, à la suite de mesures du métabolisme de base dans des conditions meilleures que celles que nous savons réaliser actuellement, à dégager une loi des surfaces qui ne laisserait plus aucun doute, on pourrait, dans ce cas, affirmer que le niveau du métabolisme de base est déterminé exclusivement par des facteurs profonds d'organisation en dehors de toute adaptation à la fonction d'homéothermie.

CONCLUSIONS

1° La valeur du métabolisme de base, que l'on considère généralement comme étant la résultante uniquement des besoins énergétiques profonds de l'organisme qui n'ont rien à faire avec les fonctions d'homéothermie et de thermorégulation, est cependant d'une importance capitale pour ces fonctions. En effet, la température de la neutralité thermique, point de départ de la thermorégulation, en dépend directement.

2° Il est aisé de démontrer que si le métabolisme de base avait dans la série des homéothermes des valeurs très différentes de celles qu'il a en réalité, les conditions d'existence et la distribution géographique des homéothermes en seraient profondément modifiés.

3° Le niveau du métabolisme de base étant d'une telle importance pour l'homéothermie, peut-on admettre qu'il

n'a été nullement et d'aucune façon adapté à cette fonction ? Les données expérimentales ne parlent pas en faveur d'un métabolisme de base qui aurait chez tous les homéothermes la même valeur en fonction de leur surface (« loi des surfaces »). Certains faits parlent, par contre, en faveur de son adaptation au pouvoir déperditeur calorique de la surface corporelle. L'homéothermie étant fonction à la fois de la surface déperditrice de chaleur, du pouvoir déperditeur de cette surface, de la température du milieu et de la température de l'homéotherme, une adaptation du métabolisme de base, plus ou moins complète, à tant de facteurs ne peut être exprimée par une loi simple. Il appartient aux recherches futures de déterminer la part que différents facteurs ont eue dans la fixation du métabolisme de base au niveau que nous constatons.

4° Des raisons profondes d'organisation et de structure morphologique et chimique imposent à l'organisme une dépense énergétique fondamentale fonction de leur surface. Cette loi des surfaces, qui serait à la base de l'énergétique des homéothermes, aurait été plus ou moins déformée par l'adaptation de sa calorification minima aux besoins de l'homéothermie.

5° De nombreux faits connus en physiologie montrent que le métabolisme de base n'est pas le minimum d'énergie absolument indispensable au maintien de la vie, mais que c'est le minimum nécessaire au maintien de la fonction d'homéothermie. Aussitôt que cette fonction a été supprimée d'une manière ou de l'autre, la dépense énergétique tombe considérablement au-dessous de la valeur du métabolisme de base, sans que la vie en soit irrémédiablement compromise.

BIBLIOGRAPHIE

1. L. et M. LAPICQUE. — Consommations alimentaires d'oiseaux de grandeurs diverses en fonction de la température extérieure. *C. R. Soc. de biologie*, 1909, LXVI, 1, 289-292.
L. LAPICQUE. — Échanges nutritifs des animaux en fonction du poids corporel. *C. R. Acad. des sciences*, 1921, CLXXI, 1256-1259.
2. F. TERROINE et S. TRAUTEMANN. — Influence de la température

- extérieure sur la production calorique des Homéothermes et la loi des surfaces. *Annales de physiologie et de physicochimie biologique*, 1927, III, 422-457.
3. J. GIAJA. — Sur le rapport entre le métabolisme de sommet, le métabolisme de base et le pouvoir déperditeur calorique. *C. R. Soc. de biologie*, 1926, XCIV, 1316-1318.
 4. HESSE. — Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.
 5. K. FLOERICKE. — Zwischen Pol und Äquator. Tiergeographische Lebensbilder. Stuttgart.
 6. L. HÉDON. — Les échanges gazeux et la dépense d'énergie minima du Chien normal. *Archives internationales de physiologie*, 1923, XXI, 45.
 7. F. G. BENEDICT and E. L. Fox. — The gaseous metabolism of large wild birds under aviary life. *Proceedings of the American Philosophical Society*, LXVI, 1927, 511-534.
 6. H. V. HOESSLIN. — Ueber die Ursache der scheinbaren Abhängigkeit des Umsatzes von der Grösse der Körperoberfläche. *Archiv. für Physiologie*, 1888, 323-379.
 9. LAMBERT et TEISSIER. — Théorie de la similitude biologique. *Annales de physiologie et de physicochimie biologique*, 1927, III, 212-246.
 10. B. MALES. — Prilog izučavanju energetike heteroterama. Beograd, 1927.
 11. KREIDL und NEUMANN. — Ueber die Verlängerung der Zeit bis zum Auftreten terminaler Atmung. *Pflügers Archiv.*, 1914, CLVIII, 263.
 12. D. CORDIER, H. MAGNE et A. MAYER. — Anaérobiose et intoxication carbonique. *Annales de physiologie et de physicochimie biologique*, III, 1927, 791-817.
 13. J. GIAJA. — L'énergie biologique fondamentale. *C. R. de la Société de biologie*, 1920, LXXXIII, 1386.
 14. M. RUBNER. — Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig und Wien, 1902.



