

6H3
37

Сорогвай Кабу Гпачекуты, у ман
автор вохстама

Société de biologie

fondée en 1849

7, Rue de l'École-de-médecine, Paris, 6^e

Ухгаж

DD=46178063

RÉUNION PLÉNIÈRE

tenue les 17 et 18 mai 1929

par la Société et ses filiales :

les Sociétés de biologie de Bordeaux, Marseille, Nancy, Petrograd, Lille, Barcelone, Strasbourg, Lyon, Athènes, Belgrade, Montréal, Montevideo; les Sociétés de biologie roumaine (Bucarest, Cluj et Jassy), portugaise, belge, argentine, danoise, espagnole, brésilienne, polonaise (Lwow, Varsovie et Poznan), tchécoslovaque, mexicaine, de Suède et de Lettonie.

Le métabolisme de sommet

par J. GIAJA,

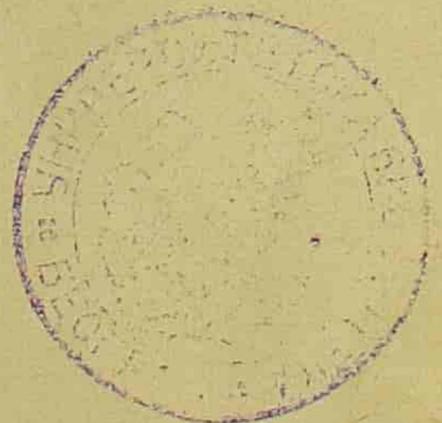
Professeur à l'Université de Belgrade.

PARIS

SOCIÉTÉ DE BIOLOGIE

7, RUE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE (VI^e)

1929





ВНЗ
37

УНИВ. БИБЛИОТЕКА

И. Бр. 50173

Le métabolisme de sommet

par

J. GIAJA,

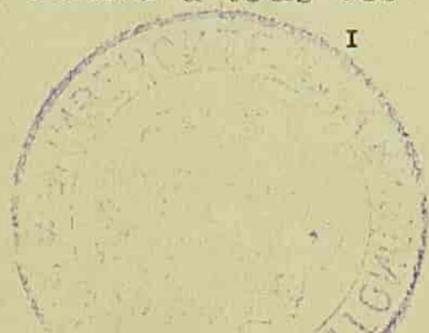
Professeur à l'Université de Belgrade.

Introduction. Définition.

L'homéotherme peut accommoder automatiquement, par des moyens autres que la contraction musculaire volontaire, sa production calorifique aux besoins du maintien de sa température constante. Cette accommodation se fait entre deux limites. La limite inférieure est donnée par le mouvement minimum d'énergie capable, lorsque certaines conditions sont réalisées, de subvenir aux besoins de l'homéothermie. C'est le *métabolisme de base*. L'accommodation de la thermogenèse a, évidemment, une limite supérieure, représentant la *puissance thermogénétique* (Lefèvre) de l'homéotherme luttant contre le refroidissement. C'est cette limite de l'accommodation de la thermogenèse automatique que j'ai appelée *métabolisme de sommet* (10), voulant indiquer que métabolisme de base et métabolisme de sommet sont les limites d'une même fonction. Par conséquent, nous définirons le métabolisme de sommet : la puissance thermogénétique maxima que peut développer l'homéotherme à jeun par les seuls mécanismes réflexes et automatiques, c'est-à-dire à l'exclusion de la contraction musculaire volontaire.

Il est probable que la puissance thermogénétique est différente selon les conditions de réfrigération qui la provoquent. S'il en est ainsi, la notion de métabolisme de sommet ne perd pas, de ce fait, de son importance, mais il y aura lieu de l'étudier à ce point de vue également. Ainsi, on étudiera la valeur du métabolisme de sommet dans les conditions naturelles de réfrigération et de lutte contre le froid. d'autre part, on l'étudiera dans différentes conditions artificielles de réfrigération. Comme on le voit, le métabolisme de sommet peut être envisagé à différents points de vue, et sa définition n'est pas liée aux conditions de son déploiement. Ce n'est que lorsqu'il sera connu à tous ces

G.



points de vue, que l'on pourra, pour l'utilité des études comparatives, faire entrer dans sa définition les conditions de son obtention, que l'expérience aura montré être les plus propices. Pour aborder l'étude du métabolisme de sommet, j'ai mesuré la dépense énergétique que l'homéotherme peut soutenir, pendant quelques dizaines de minutes au moins, dans la lutte extrême contre le refroidissement, provoqué par une douche ou un bain froid de quelques instants, l'animal étant immédiatement après placé dans l'appareil respiratoire à la température de 0° environ. Lorsqu'il est nécessaire, les Oiseaux sont préalablement partiellement plumés, pour pouvoir les obliger à déployer leur thermogénèse maxima dans ces conditions. Ces conditions de réfrigération ne sont pas naturelles, elles ne sont pas toujours identiques pour différents animaux, mais je crois qu'elles peuvent donner une première orientation dans l'étude de la puissance d'accommodation de la thermogénèse des homéothermes.

Il y a quelques années à peine, lorsque j'ai entrepris ces recherches, on était dans l'ignorance la plus complète sur la valeur de la puissance thermogénétique dans la série des homéothermes et sur tout ce qui s'y rapporte. Cette puissance est-elle très différente d'une espèce homéotherme à l'autre? Est-elle la cause de la résistance si inégale de différents homéothermes envers le froid? Dans quel rapport est-elle avec la thermogénèse minima du métabolisme de base? On trouvera dans les pages suivantes quelques contributions à la solution de ces questions et de quelques autres.

Le métabolisme de sommet n'est pas le maximum de la dépense énergétique, pas plus que de la production calorifique, dont est capable l'organisme homéotherme. La chaleur accompagnant le travail musculaire intense peut dépasser de beaucoup la valeur du métabolisme de sommet. Mais il y a plusieurs raisons pour considérer à part la puissance de la fonction thermogénétique automatique, ayant pour but immédiat la calorification de l'organisme et de ne pas la confondre avec la production de chaleur accompagnant la contraction musculaire volontaire. Cette distinction est justifiée, entre autres, par le fait que la calorification automatique (c'est-à-dire à l'exclusion de celle qui accompagne la contraction musculaire volontaire) est la seule à entrer régulièrement en jeu dans la lutte de l'homéotherme contre le froid. En effet, on n'observe pas, en général, que les animaux luttent contre le froid en faisant des mouvements volontaires. Les animaux ne paraissent pas apprécier l'avantage des sports à ce point de vue. Du reste, chez l'Homme non plus le travail musculaire volontaire comme moyen de lutte contre le froid n'est pas instinctif : comme les animaux, l'Homme a tendance à diminuer

ses pertes et à rester immobile, plutôt que d'augmenter sa production par le mouvement. C'est que la lutte contre le froid par l'exercice musculaire ne peut être que de faible durée et qu'elle est suivie d'un désavantage, qui est la fatigue et qui diminue la résistance au froid, de sorte que, tout compte fait, il y a avantage, lorsqu'il s'agit de résistance quelque peu prolongée, à chercher de toutes façons à diminuer la déperdition calorique tout en évitant la fatigue musculaire. Dans ce cas la thermogénèse automatique, dont le métabolisme de sommet est l'effort maximum, est la seule à entrer en jeu.

Il ressort de ces considérations, que le métabolisme de sommet, mesuré dans les conditions naturelles de réfrigération, est la limite de la production calorique entrant réellement en ligne de compte dans la lutte naturelle contre le froid.

On peut objecter que le métabolisme de sommet n'est pas une unité quant à son origine, car il est la somme de chaleurs d'origines très différentes : il est composé au moins de la chaleur produite par le frisson et de la chaleur que l'homéotherme produit sans frissonner lorsque la température baisse à partir de la neutralité thermique, plus la chaleur du métabolisme de base. Cependant, quelle que soit l'origine de cette chaleur, elle a la même valeur au point de vue de la fonction qu'elle remplit, et la notion de métabolisme de sommet est aussi justifiée que celle de métabolisme de base, qui est bien une unité à plusieurs points de vue, quoiqu'étant la résultante calorique de plusieurs fonctions différentes.

Utilité de la notion de métabolisme de sommet.

Cette notion n'est pas intéressante uniquement par le fait qu'elle représente une des limites de l'accommodation de la thermogénèse qu'il y a intérêt, par cela même, à connaître dans la série des homéothermes, mais aussi parce qu'elle concerne un terme de comparaison, indispensable dans l'étude du mécanisme et des troubles de la thermorégulation. Lorsque l'on constate, par exemple, à la suite d'une déficience glandulaire ou alimentaire, que la température corporelle baisse lorsque l'animal est placé à une certaine température du milieu, cette seule observation thermométrique ne nous renseignera pas sur la nature de ce trouble de l'homéothermie, tandis que la comparaison de la valeur du métabolisme de sommet à celle de l'état normal, nous indiquera s'il doit être attribué à une restriction de la thermogénèse. D'autre part, la mesure du métabolisme de base ne suffit pas à elle seule pour nous révéler une modification de la thermogénèse,

qui peut n'apparaître que lorsque l'organisme est obligé de produire de la chaleur complémentaire : la mesure du métabolisme de sommet nous révélera ce trouble et le degré de son intensité.

La connaissance de la valeur du métabolisme de sommet permet d'évaluer numériquement les troubles de la thermogenèse et le rôle de divers facteurs. Ainsi, par exemple, il a été constaté dernièrement [Ch. Kayser (9)], que la suppression du frisson chez le Pigeon, par la section de la moelle dorsale, permet encore à cet Oiseau d'augmenter, sous l'influence du froid, sa production calorique de la neutralité thermique de 286 p. 100. Ce fait intéressant n'acquiert toute sa signification que lorsqu'on le compare à l'augmentation calorique dont est capable le Pigeon normal, c'est-à-dire à la valeur de son métabolisme de sommet. Supposons que celui-ci soit 4,5 fois supérieur au métabolisme de base, c'est-à-dire que la chaleur complémentaire maxima soit 3,5 fois plus grande que celle du métabolisme de base. On pourra alors conclure des expériences mentionnées que, des 350 calories du métabolisme de sommet de l'animal normal, 286 appartiennent à la « régulation chimique » et le reste de 64 calories au frisson.

On verra plus loin l'intérêt que la notion de métabolisme de sommet pourrait avoir en pathologie, ainsi que dans le domaine de l'hygiène et de l'éducation physique.

Conditions d'obtention.

Les conditions à réaliser pour obtenir le métabolisme de sommet peuvent être différentes selon que l'on aura en vue la thermogenèse maxima que l'homéotherme peut utilement développer dans les conditions naturelles de réfrigération, ou bien que l'on cherchera à obtenir la production de chaleur maxima sans égards à sa durée possible et aux conditions de réfrigération.

Dans le premier cas, on devrait exposer l'homéotherme à des températures de plus en plus basses, jusqu'à ce qu'on ait atteint la limite de sa résistance. Pour employer cette méthode, il faudrait disposer de moyens de production de très basses températures, tel le puits frigorifique de Pictet (3), que l'on transformerait en chambre respiratoire pour pouvoir mesurer les échanges. Dans le second cas, on pourra, par exemple, forcer l'organisme, par une réfrigération brusque à l'aide d'un bain ou d'une douche (l'animal étant préalablement, s'il est nécessaire, plus ou moins tondu ou plumé), à donner sa thermogenèse maxima dans ces conditions, lorsqu'il est ensuite placé dans l'appareil respiratoire à la température de 0° environ. Avec une certaine expé-

rience en cette matière, on arrive à réaliser pour chaque animal les conditions de sa résistance extrême, dont on juge par l'hypothermie envahissante si ces conditions sont dépassées ou si leur durée est trop prolongée. C'est cette méthode de réfrigération brusque que j'emploie et que je considère comme étant propice à donner une première orientation dans l'étude du métabolisme de sommet.

Il est probable, je le répète, que l'on n'obtiendrait pas la même valeur de la puissance thermogénétique dans les deux cas. C'est précisément l'un des problèmes appartenant à l'étude du métabolisme de sommet, problème qui a été depuis longtemps posé par Lefèvre dans les termes suivants : « Quelle est la grandeur que la puissance thermogénétique peut atteindre ? Avec quelle rapidité entre-t-elle en jeu pour résister aux réfrigérations brusques et inattendues ? Combien de temps peut-elle soutenir cette résistance ? Enfin quelle étendue, quel *champ* donne-t-elle à l'accommodation homéotherme ? » (5).

Constance des résultats.

Pour que la notion de métabolisme de sommet soit justifiée, elle doit concerner une valeur que l'on trouvera, par une méthode appropriée, à peu près constante pour un organisme donné, placé dans des conditions déterminées. On doit ensuite s'assurer que la production calorique, au cours de la mesure du métabolisme de sommet, est constante, de sorte que la dépense totale ne représente pas une moyenne qui serait de valeur différente selon la durée de l'expérience. Cela était d'autant plus à craindre que, dans la plupart des cas de mesure de la thermogénèse maxima par notre méthode, la température de l'animal présentait des variations plus ou moins considérables. Or, ainsi qu'on va le voir, les résultats à ce point de vue sont d'une constance remarquable, aussi bien au cours d'une même expérience qu'au cours d'expériences répétées. Les variations de la température corporelle au cours des mesures n'ont pas d'influence sur la production calorique, autant que ces variations n'ont pas atteint plusieurs degrés au-dessous de la normale.

Par définition, le mouvement volontaire doit être exclu, dans la mesure du métabolisme de sommet. On pourrait croire que les animaux luttant contre le refroidissement ont tendance à s'agiter dans l'appareil respiratoire et que la mesure du métabolisme de sommet est illusoire. Certains animaux, notamment les grands Oiseaux (Oie, Canard, Dinde, Poule) sont d'une immobilité remarquable durant la mesure du métabolisme de sommet,

ainsi que le témoignent les graphiques enregistrant les mouvements de l'animal dans l'appareil, qui n'accusent qu'un frissonnement régulier (38). D'autres animaux, ceux de faible taille en particulier, sont moins immobiles, mais en contrôlant leurs mouvements et en suivant la dépense d'oxygène de minute en minute, ce qui est possible par l'appareil que j'emploie, on arrive à avoir des périodes de repos suffisamment longues, surtout lorsque l'animal est accoutumé à l'appareil, pour pouvoir mesurer la dépense de son métabolisme de sommet. En tout cas, on ne remarque pas une tendance plus prononcée des animaux à faire des mouvements dans les conditions de mesure du métabolisme de sommet, que dans celles de mesure du métabolisme de base. De plus, à mobilité égale, celle-ci a une influence plusieurs fois moindre sur la valeur du métabolisme de sommet que sur la valeur du métabolisme de base, le premier étant trois fois à quatre fois, et plus même, supérieur à ce dernier. Je n'entends pas dire que la question du mouvement volontaire ne se pose pas dans la mesure du métabolisme de sommet : au contraire, c'est souvent une difficulté que l'on doit s'ingénier à vaincre, mais elle n'est pas particulière au métabolisme de sommet, car on la retrouve dans la mesure du métabolisme de base, plus grave même, pour la raison donnée plus haut.

Voici un exemple de la constance de la dépense d'oxygène au cours d'une mesure du métabolisme de sommet du Rat. L'animal ayant été plongé quelques instants dans l'eau glacée, accuse une température de $37^{\circ}2$ dans le rectum, au moment d'être placé dans l'appareil respiratoire à $3^{\circ}5$. On mesure ensuite successivement les espaces de temps nécessaires à la consommation de 50 c.c. d'oxygène que l'on trouve être de :

I	7,5 minutes	V	4,5 minutes	IX	4,5 minutes
II	5,5 »	VI	4,0 »	X	4,5 »
III	5,0 »	VII	4,5 »	XI	4,5 »
IV	4,5 »	VIII	4,5 »	XII	4,5 »

A la fin de ces mesures, la température rectale était tombée à 34° . Comme on le voit, une fois l'équilibre atteint, il se maintient remarquablement. C'est un fait que l'on retrouve régulièrement.

Quel est le degré de constance de la valeur du métabolisme de sommet par la méthode que nous employons, lorsqu'on répète sa mesure de temps à autre? Les chiffres suivants nous en donneront une idée, en même temps qu'ils nous serviront plus tard à nous renseigner sur la question de l'influence de l'aliment sur la valeur du métabolisme de sommet. L'expérience a été faite avec le Canard. La durée de chaque mesure était d'une heure environ.

Date	Métabolisme de sommet litres de O ₂ par kgr.-heure	QR	Alimentation
20 avril	2,76	1,14	gavé d'amidon.
30 avril	3,09	0,62	à jeun.
4 mai	3,11	0,74	carnée.
11 mai	3,61	0,67	à jeun.
14 mai	3,44	0,71	carnée.
21 mai	3,40	0,70	à jeun 46 h.
23 mai	3,57	0,78	carnée.
1 ^{er} juin	3,54	0,75	à jeun.
3 juin	3,56	0,82	amidon.

Expérience avec le Rat blanc. Poids 220-260 gr.

Date	Métabolisme de sommet litres de O ₂ par kg.-heure	Alimentation
13 novembre	2,90	féculents.
15 novembre	2,47	»
18 novembre	2,58	»
20 novembre	2,43	à jeun.
23 novembre	2,52	féculents.
25 novembre	2,83	carnée.
26 novembre	2,83	»
3 décembre	2,81	»
10 décembre	2,95	»
18 décembre	2,50	»

Ces chiffres donnent une idée de la constance des résultats que l'on obtient en mesurant le métabolisme de sommet, aussi bien au cours d'une expérience que pour des expériences répétées avec un même animal. La régularité des résultats n'est pas moindre que celle que l'on obtient pour les mêmes animaux en mesurant le métabolisme de base.

*Le métabolisme de sommet dans la série des homéothermes.
Son rapport avec le métabolisme de base.*

Pour le métabolisme de sommet de l'Homme on ne peut rien dire de bien précis, comme pour tout ce qui concerne l'accommodation de sa thermogenèse, niée par les uns, affirmée par les autres. James Currie (1) concluait théoriquement que la chaleur produite par l'Homme dans l'eau froide était quatre fois plus considérable que celle produite dans les conditions ordinaires. D'après Liebermeister (2), l'Homme adulte au repos produit dans un bain à 20-23° trois ou quatre fois plus de chaleur que dans les conditions normales. Ces données, si elles se rapportent au métabolisme de sommet de l'Homme, le rapprocheraient, quant au pouvoir de l'accommodation de la thermogenèse, des autres homéothermes, ainsi qu'on le verra plus loin. A la suite de réfrigérations relativement douces, mais de longue durée, Lefèvre a obtenu chez l'Homme des résultats semblables : le sujet étant



placé dans un courant d'air à 5°, sa thermogénèse s'accommode d'une façon durable à une déperdition calorifique trois fois supérieure à celle du métabolisme de base. Lefèvre (5) résume, d'autre part, dans les termes suivants, ses expériences sur la production calorifique de l'Homme dans le bain à 7° et 15° : « Tant que la réfrigération ne dépasse pas trois calories par minute (la production du métabolisme de base étant d'une calorie), l'organisme peut, par l'accroissement de sa thermogénèse, maintenir pendant plusieurs heures son équilibre homéotherme initial. » Ces conclusions attribuent à la puissance d'accommodation de la thermogénèse de l'Homme la même valeur que les résultats relatés plus haut. Cependant, d'après le même auteur, l'organisme humain serait capable d'un effort thermogénétique beaucoup plus considérable, mais de très courte durée. Plongé dans un bain à 4°4, l'Homme vigoureux et entraîné à la résistance au froid produit 18 calories par minute, pour une durée de 12 minutes, c'est-à-dire 18 fois plus que dans le métabolisme de base, et deux fois plus que dans l'exercice musculaire le plus intense. Cette extraordinaire résistance, que je n'ai trouvée, à beaucoup près, chez aucun des animaux que j'ai étudiés, ne serait qu'un effort thermogénétique instantané de l'organisme humain spécialement entraîné, et ne correspondrait pas à cette thermogénèse maxima que l'homéotherme peut développer pour une durée plus ou moins longue. Au contraire, la production calorifique de l'Homme nu, dans un courant d'air à 5°, a une valeur qui est de même ordre de grandeur que chez les animaux que nous avons étudiés, ainsi que le montrent les chiffres du tableau suivant où nous avons réuni comparativement les valeurs du métabolisme de base et du métabolisme de sommet que nous avons obtenues chez un certain nombre de Mammifères et d'Oiseaux.

	Poids en gr.	Métabolisme de sommet (calories par mq-24 heures)	Métabolisme de base	Métabolisme de sommet Métabolisme de base	Métabo- lisme de sommel (calories par kgr. heure)
Souris	18	4350	1246	3,4	52,0
Chauve - souris.	18	3102	—	—	41,2
Rat blanc	114	3058	839	3,6	23,6
Hérisson	925	4521	677	6,6	13,6
Chien	6375	3500	1000	3,5	8,8
Chardonneret ..	13	6553	1534	4,2	90,0
Hirondelle I	18	4339	1634	2,6	50,0
Hirondelle II ...	19	4833	1622	3,0	55,8
Moineau	30	5199	1274	4,0	50,4
Inséparable	30	6900	1764	3,8	38,3
Caille	97	4658	1140	3,8	38,3
Canard	1950	5177	1047	4,9	17,6
Aigle	3450	4094	635	6,4	7,9

Lorsque j'ai entrepris la mesure du métabolisme de sommet chez divers animaux, je m'attendais, vu leur sensibilité très différente envers le froid, à trouver des valeurs très différentes du métabolisme de sommet. Je m'imaginai que je trouverais chez le Canard un métabolisme de sommet beaucoup plus élevé que chez l'Hirondelle, par exemple. Or, ainsi que le montrent les chiffres consignés dans le tableau précédent, les valeurs du métabolisme de sommet, calculé par unité de surface corporelle, ne présentent pas de très grandes différences. Des données expérimentales beaucoup plus nombreuses sont nécessaires pour que l'on puisse arriver à esquisser une loi régissant la hauteur du métabolisme de sommet dans la série des homéothermes. En attendant, les résultats obtenus jusqu'à présent permettent de tirer les conclusions suivantes (12).

1. La hauteur du métabolisme de sommet, pas plus que celle du métabolisme de base, n'est proportionnelle à la masse corporelle, mais elle varie en raison inverse de celle-ci.

2. Rapporté à la surface corporelle, le métabolisme de sommet présente des différences parfois très notables selon l'espèce animale, mais beaucoup moins importantes que lorsqu'il est rapporté à la masse. Aussi, sans qu'il soit possible de formuler une loi des surfaces précise, il n'y a pas de doute que la surface, ou d'autres facteurs qui lui sont proportionnels, ont eu une influence prépondérante sur la fixation du niveau du métabolisme de sommet.

3. Le rapport entre la valeur du métabolisme de sommet et celle du métabolisme de base, exprimant la puissance d'accommodation de la thermogénèse (« quotient métabolique »), a des valeurs restant en général dans des limites assez étroites. Dans quelques cas où cette valeur est très différente, c'est par suite du niveau très bas du métabolisme de base.

4. La hauteur du métabolisme de sommet ne paraît pas en rapport avec la résistance au froid : valeur de même ordre trouvée pour l'Hirondelle, le Moineau et le Canard.

5. Le phénomène de l'hibernation n'est pas en rapport avec une puissance thermogénétique moindre : le Hérisson a un métabolisme de sommet du même ordre de grandeur que les non-hibernants.

6. Les dérogations du métabolisme de sommet à la loi des surfaces sont moins importantes que celles du métabolisme de base.

Influence de l'état de nutrition. Nature du combustible.

Inanition. — Giaja et Males (14) ont suivi chez trois Rats la

valeur du métabolisme de base et celle du métabolisme de sommet comparativement, depuis le début du jeûne jusqu'à la mort par inanition. Ils ont trouvé que la valeur du métabolisme de sommet, rapportée à l'unité de poids corporel, ne varie pas sensiblement au cours de l'inanition. Il y aurait vers le milieu une tendance de cette valeur à augmenter, ainsi que de celle du métabolisme de base, toutefois plus considérable pour la première, de sorte que la valeur du quotient métabolique accuse à ce moment une augmentation. Ce n'est qu'immédiatement avant la mort que la valeur du métabolisme de sommet tombe très bas pour marquer à ce moment une absence presque complète de pouvoir d'accommodation de la thermogénèse.

L'action dynamique spécifique et le métabolisme de sommet. — A ce sujet, c'est plutôt le problème que nous poserons, car les données expérimentales manquent presque complètement. Le problème est le même que pour le métabolisme de base : l'alimentation a-t-elle une influence immédiate, sur la valeur du métabolisme de sommet, et cette influence est-elle différente selon la nature du potentiel alimentaire? D'après les faits acquis à ce sujet pour le métabolisme de base, on peut envisager les possibilités théoriques suivantes, en supposant que l'appareil digestif est en état de fournir n'importe lequel des potentiels alimentaires en quantité suffisant aux besoins de la thermogénèse du métabolisme de sommet, et que celui-ci est en état de les employer tous comme combustible, question que nous examinerons plus loin.

1. La première possibilité qui s'impose à l'esprit est la suivante : quelle que soit l'influence de l'alimentation sur la valeur du métabolisme de base (action dynamique spécifique), la valeur de la chaleur complémentaire développée dans le métabolisme de sommet reste invariable, s'ajoutant à la calorification variable de la neutralité thermique. Dans ce cas, la valeur du métabolisme de sommet suivra les mêmes variations que l'action dynamique spécifique de différents potentiels alimentaires fait subir au métabolisme de base, mais elles seront relativement moindres. Ainsi, si l'action dynamique spécifique des protides s'exprime par une augmentation de 30 p. 100 de la valeur du métabolisme de base, pour un métabolisme de sommet trois fois plus élevé, l'augmentation ne sera que de 10 p. 100. Cette différence maxima n'est pas assez importante pour qu'il soit aisé de la révéler dans la mesure du métabolisme de sommet. Pour résoudre ce problème, de nombreuses mesures seraient nécessaires, dont on prendrait la valeur moyenne.

2. La seconde possibilité théorique, sans égards à ce qu'il serait difficile de l'expliquer par la conception que l'on se fait actuelle-

ment de la cause de l'action dynamique spécifique, serait celle d'une action dynamique spécifique de même intensité dans le métabolisme de sommet que celle que l'on trouve dans le métabolisme de base, c'est-à-dire de 30 p. 100 pour les protides, de 13 p. 100 pour les lipides, de 6 p. 100 pour les glucides. Dans ce cas, il ne serait pas difficile de la révéler, au moins dans le cas des protides.

3. On doit envisager également la possibilité que l'action dynamique spécifique n'atteint nullement le métabolisme de sommet, c'est-à-dire que la puissance thermogénétique est indépendante de la nature du potentiel alimentaire. Dans ce cas, la chaleur complémentaire du métabolisme de sommet serait diminuée de la valeur dont est augmenté le métabolisme de base par l'action dynamique spécifique. L'organisme tendrait vers une constance de production calorifique maxima, quelle que fût la nature du potentiel alimentaire dont il dispose.

4. Enfin, il reste la possibilité que la nature du potentiel alimentaire ait une influence particulière sur la valeur du métabolisme de sommet, différente de l'action dynamique spécifique que nous révèle le métabolisme de base.

Remarquons enfin que l'action dynamique spécifique s'efface le long de la marge de la thermogénèse, ainsi que l'a montré Rubner (4), l'extra-chaleur de cette action se substituant à la chaleur complémentaire. Mais il en est autrement à la limite supérieure de cette marge, lorsque toute la chaleur complémentaire est déployée : l'action dynamique spécifique doit théoriquement réparaître, si elle n'a pas été masquée par quelque facteur de sens contraire, comme il a été envisagé plus haut.

Combustible fournissant la chaleur complémentaire. — Lorsque l'organisme ajoute à sa dépense d'entretien de la chaleur complémentaire, aux dépens de quels potentiels énergétiques la produit-il ? Il y a lieu d'étudier la nature du combustible dans le jeûne et pour des apports alimentaires différents, servant à la calorification supplémentaire de différente intensité, allant jusqu'au métabolisme de sommet.

Terroine et H. Sorg-Matter (8) ont trouvé chez la Souris et le Pigeon que la dépense azotée endogène, à diverses températures, augmente proportionnellement avec la dépense énergétique. Par conséquent, une partie de la chaleur complémentaire est produite aux dépens des protides, le reste aux dépens des réserves ternaires. En serait-il de même si les animaux, au lieu d'être à jeun, recevaient le supplément de calories sous forme de potentiels alimentaires ternaires ?

L'étude du quotient respiratoire, lorsque l'organisme passe de la neutralité thermique à des conditions l'obligeant à déployer



une partie ou la totalité de sa marge de thermogénèse, dans différentes conditions de nutrition, nous donne quelques indications sur la nature du combustible fournissant la chaleur complémentaire. Les résultats obtenus à ce sujet chez le Canard par Giaja et Males (15) se résument comme il suit. 1° Chez l'animal bien nourri, de sorte que ses réserves de glycogène soient abondantes, à jeun juste autant qu'il est nécessaire pour supprimer tout apport alimentaire, la valeur du quotient respiratoire baisse régulièrement lorsque l'on passe de la température de la neutralité thermique à une température plus basse, pour augmenter lorsqu'on revient à la première. Par conséquent, l'augmentation de la valeur du quotient respiratoire que devrait produire la combustion du sucre provenant des réserves glycogéniques, est plus que compensée par l'effet contraire de la combustion des protides et des lipides. La valeur du quotient respiratoire dans le métabolisme de sommet de l'animal à jeun, mais ayant ses réserves glycogéniques au complet, parle en faveur du rôle prépondérant des lipides dès le début de la production de la chaleur complémentaire. Au cours de l'inanition de 10 à 60 heures, on observe le même fait. 2° Lorsque l'animal est gavé de féculents, de sorte que son quotient respiratoire est égal et même supérieur à l'unité, le déploiement, même complet, de la marge de la thermogénèse n'abaisse que faiblement la valeur du quotient respiratoire, de sorte que l'on peut conclure que, lorsque l'appareil digestif déverse du sucre en abondance dans la circulation, ce combustible couvre presque complètement le besoin de la thermogénèse maxima. 3° Dans l'alimentation adipeuse ou carnée, l'étude du quotient respiratoire parle en faveur de l'utilisation prépondérante des produits de la digestion pour la production de la chaleur complémentaire.

Si l'on réfléchit que la production d'une partie au moins de la chaleur complémentaire peut être une fonction continue de durée prolongée, on devait s'attendre à ce qu'elle pût utiliser n'importe lequel des potentiels alimentaires que l'alimentation lui apporte. Par contre, on pouvait s'attendre à voir jouer un rôle prépondérant au glycogène dans les premiers instants de production de chaleur complémentaire par l'organisme ayant ses réserves intactes, et à voir le quotient respiratoire augmenter de valeur, par analogie avec ce qui est admis pour le travail musculaire.

Si l'on rapproche ces résultats des valeurs obtenues pour le métabolisme de sommet des animaux différemment alimentés, valeurs que nous avons précédemment exposées, on arrive à la conclusion que la nature du combustible n'a pas, en tout cas, une influence marquée sur la valeur du métabolisme de sommet. On

peut affirmer que l'action dynamique spécifique ne se manifeste pas avec la même intensité dans le métabolisme de sommet que dans le métabolisme de base. Se manifeste-t-elle d'une façon quelconque? On ne peut rien conclure des données expérimentales dont nous disposons pour le moment.

Le métabolisme de sommet et l'ontogenèse.

A quel moment apparaît l'accommodation de la thermogenèse et comment évolue sa puissance? Pour répondre à cette question il y a lieu de poursuivre comparativement l'étude du métabolisme de base et du métabolisme de sommet dès la vie embryonnaire, chez les Oiseaux, dès la naissance, chez les Mammifères.

Pembray et ses collaborateurs (6) ont montré que, chez le Poulet, l'accommodation de la thermogenèse apparaît immédiatement avant l'éclosion. A ce moment et surtout après l'éclosion, le Poulet commence à augmenter sa production calorique sous l'influence de l'abaissement de la température du milieu. A ce même sujet Giaja (11) est arrivé aux résultats suivants. Quelques heures avant la sortie du Poulet de l'œuf, on constate que ses échanges n'augmentent pas encore lorsqu'on abaisse la température du milieu de 39° à 30°: à ce moment il n'y a donc pas encore de marge de la thermogenèse mais il n'y a pas non plus de diminution des dépenses avec l'abaissement de la température corporelle, comme cela a lieu chez les poïkilothermes, fait que l'on ne constate dans le cas du Poulet que si la température du milieu tombe jusqu'à 20°. Ainsi la première étape vers l'homéothermie consisterait en ce que l'organisme, sans pouvoir augmenter ses échanges pour maintenir sa température constante, aurait la faculté de les maintenir à un niveau fixe, malgré les variations, entre certaines limites, de sa propre température. L'homéothermie serait précédée d'« homéothermogenèse ». Cette étape ne durerait que peu de temps, car déjà quelques heures après l'éclosion, le Poulet possède une marge de thermogenèse, son métabolisme de sommet étant à ce moment deux fois environ supérieur au métabolisme de base, rapport que l'on trouve porté à deux et demi chez le Poulet de deux mois.

Chez les Oiseaux gardant le nid, tels que le Pigeon et le Moineau, la marge de la thermogenèse n'apparaît, d'après Pembray (7), que plusieurs jours après leur éclosion. Ainsi, chez le Pigeon, l'accommodation de la thermogenèse n'acquiert qu'au bout de 15 jours le degré qu'elle possède chez le Poulet qui vient de naître. Le Rat et la Souris accusent le dixième jour une thermorégulation remarquable, tandis que le Cobaye la manifeste dès la naissance.

En suivant le métabolisme de sommet et le métabolisme de base du Lapin depuis sa naissance (11), on trouve que la puissance d'accommodation, c'est-à-dire le rapport entre les valeurs du métabolisme de sommet et le métabolisme de base, est de 1,3 douze heures après la naissance et de 2,4 quatorze jours plus tard, l'animal étant à ce moment bien couvert de poils et ayant l'aspect parfait.

L'enfant nouveau-né réagit, selon Babak (4 bis), 10-17 heures après la naissance, par une augmentation considérable de ses combustions, pouvant aller de 30 à 50 p. 100, lorsqu'il est exposé au froid.

Gestation et lactation.

Chahovitch (35) a étudié chez le Rat, comparativement, le métabolisme de base et le métabolisme de sommet, pendant la gestation et la lactation. Il a trouvé que la valeur du métabolisme de sommet est notablement diminuée pendant la gestation, pour revenir à la normale pendant la lactation. Le métabolisme de base ne varierait que faiblement.

Le métabolisme de sommet en pathologie.

La fonction d'accommodation de la thermogenèse est des plus sensibles aux troubles pathologiques, qui abaissent plus ou moins la valeur du métabolisme de sommet. On verra, par les exemples qui suivent, que les variations subies par le métabolisme de sommet, sous l'influence des troubles pathologiques, ne sont pas toujours de même sens ni de même intensité que ceux que subit le métabolisme de base, de sorte que l'étude comparée de ces deux termes, ajoutée aux modifications de la température corporelle, peut contribuer à caractériser le trouble pathologique.

D'autre part, la valeur du métabolisme de sommet pouvant, ainsi qu'il résulte des observations de Lefèvre (5), augmenter par l'éducation et l'entraînement, sa notion et sa mesure pourraient avoir un intérêt pour l'hygiène et l'éducation physique, car il n'y a pas de doute qu'une accommodation de la thermogenèse souple et bien développée représente un avantage physiologique capable, entre autres, de mettre l'organisme à l'abri de certaines maladies. Peut-être pourrait-on trouver une méthode de sa mesure qui serait sans danger, au moins pour l'Homme sain.

Cachexie. — Chahovitch (30) a remarqué que les Rats cachectiques, présentant à l'autopsie des signes de dégénérescence de

différents organes, avaient un métabolisme de sommet moins élevé que les individus normaux, de sorte que la puissance de l'accommodation de leur thermogenèse était de 2 environ, contre 3-4, valeur que l'on trouve chez les Rats en bon état.

Avitaminoses. — D'après Chahovitch (26), il y a au cours du scorbut expérimental du Cobaye une forte augmentation de la valeur du métabolisme de base, tandis que celle du métabolisme de sommet varie peu. Il en résulte une diminution de la valeur de la puissance d'accommodation de la thermogenèse, qui passe de 3,6, valeur normale, à 1,7 environ.

D'après le même auteur (27), dans le béri-béri expérimental du Pigeon, ainsi que dans l'avitaminose B du Poulet (24), la valeur du métabolisme de sommet diminue notablement, en même temps que l'on constate également une diminution du métabolisme de base, cette dernière étant toutefois moins forte, de sorte que la valeur du pouvoir d'accommodation de la thermogenèse (quotient métabolique) accuse une diminution par rapport à l'état normal.

Sécrétions internes. A. Surrénales. — L'adrénaline à la dose de 0,5 mgr. ne semble pas avoir d'action prononcée sur la valeur du métabolisme de sommet : par contre, elle élève le métabolisme de base et cette élévation peut être telle, d'après Giaja et Chahovitch (18), que le métabolisme de base se confonde avec le métabolisme de sommet, et que la puissance d'accommodation de la thermogenèse devienne nulle de ce fait. C'est l'inverse qui arrive chez le Rat privé de capsules surrénales : son métabolisme de sommet tombe à la hauteur du métabolisme de base et l'accommodation de la thermogenèse devient nulle. A rapprocher de ces faits l'observation que les Rats décapsulés ne réagissent pas par une élévation de température à l'infection pyocyanique [J. Giaja, X. Chahovitch et A. Giaja (23)].

B. Pancréas. — Chez le Chien privé de pancréas, dont la plaie opératoire a été complètement guérie, on n'observe pas de trouble notable de la puissance thermogénétique maxima, peu de temps après avoir interrompu l'administration d'insuline (expériences inédites de Melle Vichnjitch, J. Giaja, Chahovitch et A. Giaja). L'insuline provoque chez le Rat normal une diminution très importante de la valeur du métabolisme de sommet (de 35 p. 100 environ), tandis que, dans les mêmes conditions, elle n'avait qu'une faible influence sur la valeur du métabolisme de base (21).

C. Thyroïde. — Chez les Rats thyroïdectomisés, le métabolisme de sommet est abaissé plus que le métabolisme de base. Il est relevé par l'administration d'extraits de glandes thyroïdes, sans qu'il soit possible de dépasser son niveau normal. Les Rats

nourris de glandes thyroïdes accusent un métabolisme de sommet à niveau normal (32).

D. *Rate*. — L'ablation de la rate chez les Rats détermine une baisse notable de l'intensité du métabolisme de sommet, qui n'est toutefois que passagère, car vers le onzième jour l'intensité du métabolisme de sommet s'approche de sa valeur normale. L'adrénaline agit de la même façon sur les Rats dératés que sur les Rats normaux au sujet de l'accommodation de leur thermogénèse [Chahovitch (28)].

E. *Glandes génitales*. — Etudiant l'effet de la castration double chez le Rat, Chahovitch et Melle Vichnjitch (36) concluent que la castration produit indiscutablement un abaissement de la valeur du métabolisme de sommet, baisse qui persiste plusieurs mois après l'opération. On note également une diminution de la valeur du métabolisme de base, mais moins importante, de sorte que l'accommodation de la thermogénèse se trouve réduite chez les animaux châtrés.

Etats pathologiques divers. A. *Azotémie expérimentale*. — A la suite de la ligature double du hile rénal ou de la néphrectomie double, il y a chez le Rat une très forte diminution de la valeur du métabolisme de sommet, qui peut atteindre plus de 80 p. 100, avec diminution moins importante de la valeur du métabolisme de base. La diminution de la puissance d'accommodation de la thermogénèse en est la conséquence. La ligature ou la néphrectomie unilatérales sont sans effet [Chahovitch et Mile Vichnjitch (33)].

B. *Tuberculose expérimentale*. — Dans la tuberculose expérimentale du Rat il y a un trouble profond de la puissance de l'accommodation de la thermogénèse, concluent Chahovitch et Melle Vichnjitch (34) ; la valeur du métabolisme de sommet diminue au cours de cette maladie, diminution qui peut se manifester dès le début de l'infection. La valeur du métabolisme de base augmente plutôt. La valeur du « quotient métabolique » exprimant la puissance de l'accommodation de la thermogénèse diminue donc dans la tuberculose expérimentale.

C. *Infection pyocyannique*. — L'infection pyocyannique élève la valeur du métabolisme de base du Rat et abaisse celle du métabolisme de sommet, de sorte que le quotient métabolique, dont la valeur est normalement supérieure à 3, tombe à la moitié environ de cette valeur (24 bis).

Agents divers. A. *Alcool*. — A ce sujet Giaja et Chahovitch (16) arrivent aux conclusions suivantes. L'alcool éthylique dilué, injecté sous la peau ou donné *per os*, diminue la valeur du métabolisme de sommet du Rat, même lorsqu'il est administré à faibles doses qui n'ont pas d'influence sur le métabolisme de

base. Ainsi, aux doses de 0,9 — 2,7 et 3,0 c.c. par kgr., l'alcool abaisse le métabolisme de sommet respectivement de 5,6 — 18,0 et 11,4 p. 100, tandis que ces mêmes doses n'ont pas modifié la valeur du métabolisme de base. A plus forte dose, provoquant l'ivresse, (4,2 c.c. par kgr.), l'alcool abaisse le métabolisme de sommet et le métabolisme de base, toutefois le premier plus que le second, de sorte que la valeur du « quotient métabolique » s'en trouve diminuée. L'alcool n'augmente donc à aucun moment la puissance thermogène de l'organisme : au contraire, il l'affaiblit, même pris à doses modérées.

B. *Atropine et pilocarpine*. — Le chlorhydrate de pilocarpine augmente la valeur du métabolisme de base et supprime du même coup tout pouvoir d'accommodation de la thermogénèse, de sorte que métabolisme de base et métabolisme de sommet se trouvent confondus. Le sulfate d'atropine n'a aucune influence sur la valeur de ces deux termes de l'accommodation, mais il exerce son action antagoniste envers la pilocarpine : le métabolisme augmenté par la pilocarpine est ramené à sa valeur normale par l'atropine ; d'autre part, lorsque l'atropine précède la pilocarpine, celle-ci est sans effet sur la valeur des deux termes du métabolisme [Giaja et Chahovitch (19)]. Chez les Rats privés de capsules surrénales, on n'observe pas l'action mentionnée plus haut de la pilocarpine sur la valeur du métabolisme de base (20).

C. *Morphine, caféine, quinine-uréthane* : augmentent la valeur du métabolisme de base et diminuent celle du métabolisme de sommet (37).

D. *Intoxication phosphorée*. — Au cours de l'intoxication phosphorée, il y a chez le Rat une diminution très notable de l'intensité du métabolisme de base ainsi que de celle du métabolisme de sommet. Cette dernière étant plus intense, il en résulte une diminution de la puissance d'accommodation [Chahovitch (25)].

E. *Saignée*. — La saignée diminue l'intensité du métabolisme de sommet. Cette diminution n'est pas en rapport avec la masse sanguine soustraite, elle en est en quelque sorte indépendante, car il existe une valeur du métabolisme de sommet au-dessous de laquelle il n'est pas possible de descendre malgré l'augmentation de la quantité de sang soustrait. Chahovitch (29) est arrivé à ces conclusions à la suite de ses expériences avec le Pigeon.

Les résultats que nous venons de passer en revue, concernant le métabolisme de sommet dans différents états pathologiques et l'action exercée par différents agents pharmacologiques, se laissent résumer comme il suit.

1. Le métabolisme de sommet est en général plus sensible

que le métabolisme de base aux troubles pathologiques et à l'action de divers facteurs.

2. Les modifications que subit le métabolisme de sommet sont toujours dans le sens de la diminution de sa valeur. On n'a pas jusqu'à présent signalé d'augmentation de sa valeur sous l'influence d'un facteur pathologique ou pharmacologique.

3. Les facteurs agissant dans le même sens sur le métabolisme de sommet peuvent agir différemment sur le métabolisme de base : les uns en augmentent la valeur, les autres la diminuent, certains sont dépourvus d'action.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) Currie (J.). Ueber die Wirkungen des kalten und warmen Wassers. Leipzig, 1801 (cité d'après Lefèvre).
- (2) Liebermeister. Ueber die quantitative Veränderungen von Wärmeproduktion unter der Einwirkung des kalten Bades. *Archiv. für anal. Physiol.*, 1860 (cité d'après Lefèvre).
- (3) Pictet (R.). *Revue scientifique*, 1893, t. LII, p. 577.
- (4) Rubner (Max). Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig und Wien, 1902.
- (4 bis) Bakak (E.). Ueber die Wärmeregulation bei Neugeborenen. *Pflügers Archiv*, 1902, t. LXXXIX, p. 154.
- (5) Lefèvre (J.). Chaleur animale et bioénergétique. Paris, 1911.
- (6) Pembrey, Gordon et Warren. *Journ. of Physiol.*, 1895, t. XVII.
- (7) Pembrey. The effect of variations in external temperature upon the output of carbonic acid and temperature of young animals. *Journ. of Physiol.*, 1895, t. XVIII, p. 363.
- (8) Terroine (E.-F.) et Sorg-Matter (H.). Influence de la grandeur des dépenses de thermogenèse sur le métabolisme azoté endogène. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1928, t. CLXXXVI, p. 1017.
- (9) Kayser (Ch.). Régulation thermique après section médullaire dorsale chez le Pigeon. *C. R. de la Soc. de biol.*, 1929, t. C, p. 286.
- (10) Giaja (J.). Le métabolisme de sommet et le quotient métabolique. *Annales de physiologie et de physicochimie biologique*, 1925, t. I, p. 596.
- (11) — — La marge de la thermogenèse et le quotient métabolique au cours du développement embryonnaire. *Annales de physiologie et de physicochimie biologique*, 1925, t. I, p. 628.
- (12) — — Sur la production de chaleur de quelques homéothermes dans la lutte extrême contre le refroidissement. *Bull. de l'Acad. serbe des sciences*, 1929, t. CXXXV, p. 23.
- (13) — — Le métabolisme de base et l'homéothermie. *Annales de physiologie et de physicochimie biologique*, 1928, t. IV, p. 905.
- (14) Giaja (J.) et Males (B.). Le métabolisme de sommet au cours de l'inanition. *Soc. de biol. de Belgrade*, 2 décembre 1925, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1926, t. XCIV, p. 226.
- (15) — — Sur la nature du combustible dans la production de la chaleur complémentaire. Etude du quotient respiratoire. *Bull. de l'Acad. serbe des sciences*, 1927, t. CXXV, p. 13.

(16) Giaja (J.) et Chahovitch (X.). Sur l'influence de l'alcool sur la puissance thermogène de l'organisme. *Bull. de l'Acad. serbe des sciences*, 1926, t. CXXII, p. 61.

(17) — — Le métabolisme de sommet et les capsules surrénales. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1925, t. CLXXXI, p. 885.

(18) — — Le quotient métabolique et l'adrénaline. *Soc. de biol. de Belgrade*, 6 novembre 1925, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1925, t. XCIII, p. 1330.

(19) — — Action du sulfate d'atropine et du chlorhydrate de pilocarpine sur le quotient métabolique. *Soc. de biol. de Belgrade*, 5 février 1926, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1926, t. XCIV, p. 689.

(20) — — Inefficacité de la pilocarpine sur le métabolisme énergétique en l'absence de capsules surrénales. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1926, t. CLXXXII, p. 1292.

(21) — — Action de l'insuline sur le métabolisme de sommet. *Soc. de biol. de Belgrade*, 22 décembre 1925, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1926, t. XCIV, p. 224.

(22) Giaja (J.), Chahovitch (X.) et Males (B.). Sur l'abaissement de la température du Rat et de la Souris maintenus un certain temps à la neutralité thermique. *Soc. de biol. de Belgrade*, 15 février 1928, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1928, t. XCVIII, p. 1155.

(23) Giaja (J.), Chahovitch (X.) et Giaja (A.). Sur l'absence de fièvre dans l'infection du Rat privé des glandes surrénales. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1927, t. CLXXXIV, p. 1680.

(24) Chahovitch (X.). Le quotient métabolique dans l'avitaminose B. *Soc. de biol. de Belgrade*, 22 décembre 1925, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1926, t. XCIV, p. 227.

(24 bis) — — Le quotient métabolique dans l'infection pyocyanique du Rat. *Soc. de biol. de Belgrade*, 6 novembre 1925, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1925, t. XCIII, p. 1332.

(25) — — Métabolisme énergétique dans l'intoxication phosphorée. Etude du quotient métabolique. *Soc. de biol. de Belgrade*, 5 février 1926, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1926, t. XCIV, p. 692.

(26) — — Métabolisme énergétique au cours du scorbut expérimental. Etude du quotient métabolique. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1926, t. CLXXXII, p. 1406.

(27) — — Métabolisme énergétique au cours du bériberi expérimental. Etude du quotient métabolique. *Archives intern. de physiol.*, 1926, t. XXVII, p. 150.

(28) — — Contributions à l'étude du métabolisme énergétique des animaux dératés. *Archives intern. de physiol.*, 1926, t. XXVII, p. 215.

(29) — — Action de la saignée sur le métabolisme de sommet. Etude du quotient métabolique. *Soc. de biol. de Belgrade*, 7 décembre 1926, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1927, t. XCVI, p. 298.

(30) — — Le quotient métabolique dans les états pathologiques. *Soc. de biol. de Belgrade*, 7 décembre 1926, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1927, t. XCVI, p. 299.

(31) — — Action de l'histamine sur la température corporelle. *Soc. de biol. de Belgrade*, 29 novembre 1928, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1929, t. C, p. 60.

(32) — — Influence de la thyroïdectomie sur le métabolisme énergétique, (métabolisme de base et métabolisme de sommet). *Soc. de biol. de Belgrade*, 23 mars 1929, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1929, t. C, p. 1220.

(33) Chahovitch (X.) et Vichnjitch (Mlle M.). Le métabolisme énergétique

au cours de l'azotémie expérimentale. *C. R. de la Soc. de biol.*, 1927, t. XCVI, p. 1111.

(34) — — Le métabolisme énergétique (le métabolisme de sommet et le métabolisme de base) au cours de la tuberculose expérimentale. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1927, t. CLXXXIV, p. 1605.

(35) — — Le métabolisme de sommet pendant la gestation et la lactation. *Soc. de biol. de Belgrade*, 15 février 1928, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1928, t. XCVIII, p. 1152.

(36) — — Action de la castration sur le métabolisme énergétique (métabolisme de base et métabolisme de sommet). *Soc. de biol. de Belgrade*, 15 février 1928, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1928, t. XCVIII, p. 1153.

(37) — — Action du chlorhydrate de morphine, de la caféine et de la quinine-uréthane sur le métabolisme énergétique. *Journ. de physiol. et de pathol. génér.*, 1928, t. XXVI, p. 389.

(38) Giaja (Alexandre). Sur la thermorégulation des Oiseaux partiellement plumés. *Soc. de biol. de Belgrade*, 23 mars 1929, in *C. R. de la Soc. de biol.*, 1929, t. C, p. 1225.



