

6 N^o 140

J. GIAJA

Professeur à l'Université de Belgrade.

Sur l'importance du milieu thermique
dans
l'expérimentation physiologique
sur les homéothermes



EXTRAIT DE LA BIOLOGIE MÉDICALE

Tome XXV, N^o 5, 1935.

RÉDACTION ET ADMINISTRATION :

21, Rue Jean-Goujon — PARIS (8^e)

6 N° 140
3

ID = 133798156

**SUR L'IMPORTANCE DU MILIEU
THERMIQUE DANS
L'EXPÉRIMENTATION PHYSIOLOGIQUE
SUR LES HOMÉOTHERMES**

par J. GIAJA

Professeur à l'Université de Belgrade

Introduction.

L'homme et les homéothermes en général maintiennent leur température à un niveau à peu près constant pour des variations plus ou moins étendues de la température de leur milieu ambiant. Ces limites des variations du milieu thermique, entre lesquelles l'homéotherme peut maintenir sa température constante, ne sont pas en général atteintes par les variations que présente la température de nos laboratoires. La température de l'organisme étant dans ces conditions indépendante du milieu thermique, on ne tient guère compte de celui-ci, se contentant dans la plupart des cas de mentionner que les expériences ont été exécutées à la « température ordinaire du laboratoire », quoique celle-ci puisse varier très notablement selon les saisons et les pays. Ces variations sont en tout cas telles que les résultats obtenus peuvent en



dépendre, ainsi que nous allons le montrer par quelques exemples faisant ressortir toute l'importance du milieu thermique dans l'expérimentation sur les homéothermes.

C'est une impression toute fautive que l'on a d'être dans des mêmes conditions expérimentales, d'agir dans un milieu invariable, par suite de la constance de la température du milieu interne de l'homéotherme, indépendamment des variations de la température du milieu extérieur. Car l'invariabilité de la température de l'homéotherme n'est obtenue que grâce à des modifications profondes de l'économie animale, et il y a quelque chose de changé au sein de l'organisme lorsque la température ambiante varie et que la température rectale reste invariable.

Pour les organismes à sang froid on ne s'est jamais mépris sur l'importance de leur milieu thermique, celui-ci retentissant directement sur leur température et celle-ci sur l'intensité de leurs fonctions suivant une loi assez simple. Cependant on peut soutenir que le milieu thermique exerce une action plus profonde sur l'organisme homéotherme que sur l'organisme poïkilotherme. En effet celui-ci se réchauffe et se refroidit avec son milieu ambiant et il n'y a que l'intensité de ses fonctions qui varie. Le poïkilotherme subit passivement les influences du milieu thermique, tandis que l'homéotherme y résiste activement. Aussi chez celui-ci les variations du milieu thermique, quoique sans influence sur sa température propre, et de ce fait précisément, provoquent des changements fonctionnels profonds, mettant en jeu selon le niveau de la température ambiante diverses fonctions qui à d'autres températures sont hors d'emploi. Pour des variations du milieu thermique ne produisant chez le poïkilotherme que des variations d'intensité de ses fonctions, il y aura chez l'homéotherme soit mise en jeu des fonctions de thermolyse (lutte contre la chaleur), soit mise en jeu des fonctions de thermogénèse (lutte contre le froid), soit, entre les deux, absence de l'une et de l'autre de ces fonctions (neutralité thermique, régime du métabolisme de base).

On sait qu'entre certaines limites des variations de la température ambiante l'homéotherme réagit à l'inverse du poïkilotherme : celui-ci diminue sa production de chaleur avec l'abaissement de la température ambiante, celui-là l'augmente. Chez l'homéotherme, qui n'a pas cessé de l'être, la dépense énergétique

ne peut descendre au-dessous d'un certain niveau. C'est le *métabolisme de base*, que l'on obtient lorsque toute production de chaleur dans un but de calorification est exclue, de même que les frais de la lutte contre la chaleur sont supprimés par une température convenable du milieu. Cette température est la *neutralité thermique* de l'homéotherme considéré, à l'état de jeûne et de repos. Dans ces conditions il n'y a que la chaleur, résidu énergétique de l'entretien du mécanisme de la vie, qui se dégage.

Aux températures inférieures à celle de la neutralité thermique s'ajoutent des proportions variables de chaleur, d'autant plus considérables que la température ambiante est plus basse, atteignant le maximum à la limite de résistance homéotherme au froid ; à ce moment on obtient le *métabolisme de sommet*. Cette chaleur, produite uniquement dans le but de calorification, c'est la « chaleur pour la chaleur », c'est la *chaleur réglable*, appartenant à la « thermorégulation chimique » et à la « marge de la thermogénèse ».

Aux températures supérieures à la neutralité thermique c'est la thermolyse spéciale qui entre en jeu (sudorification, polypnée) jusqu'à la limite de la résistance indiquée par l'apparition de l'hyperthermie.

La notion de métabolisme de base et de neutralité thermique est d'une importance capitale pour la physiologie de l'homéotherme. En effet, en ne considérant que la zone de la thermogénèse, c'est-à-dire les températures au-dessous de la neutralité thermique, dans laquelle on se trouve en général dans l'expérimentation physiologique dans les conditions de température de nos laboratoires, selon la température ambiante le métabolisme de l'homéotherme est représenté par le métabolisme de base auquel s'ajoute de la chaleur réglable dans des proportions variables. A la neutralité thermique la chaleur réglable est réduite à zéro, à des températures assez basses elle peut être plusieurs fois supérieure à celle du métabolisme de base. Par conséquent, en ne tenant pas compte du milieu thermique dans l'expérimentation physiologique on intervient, selon la température ambiante, dans des conditions essentiellement différentes. D'autre part, en opérant comparativement sur divers individus ou à plus forte raison sur différentes espèces animales, à une température ambiante, on n'obtient pas de ce fait des résultats comparables, la

température de la neutralité thermique n'étant pas la même pour tous les homéothermes ; il se pourrait ainsi qu'en opérant à une même température on eût un homéotherme au régime énergétique du métabolisme de base pur, tandis que l'autre déploierait une proportion considérable de chaleur réglable. Nous verrons toute l'importance de ce fait dans la recherche d'une loi interspécifique régissant le métabolisme énergétique des homéothermes.

C'est en étant guidé par ces principes fondamentaux de la bioénergétique des homéothermes, qui mettent au premier plan l'importance du milieu thermique, que des résultats importants ont été acquis, et c'est pour les avoir méconnus que des erreurs encore plus nombreuses ont été commises.

LA LOI INTERSPÉCIFIQUE RÉGISSANT LA DÉPENSE ÉNERGÉTIQUE DES HOMÉOTHERMES.

Cette question a attiré l'attention de nombreux physiologistes depuis les travaux déjà anciens de RUBNER et de RICHEL jusqu'à ceux tout récents de BENEDICT, TERROINE et autres. Vu la grande différence de taille des homéothermes, la Souris et le Bœuf par exemple, on s'est demandé dans quelles proportions étaient leurs productions de chaleur. On sait qu'en réponse à cette question on a la « loi des surfaces », qui, du reste, est loin d'être rigoureusement démontrée. Il est aisé de démontrer que dans l'étude de cette question on doit mettre au premier plan l'importance du milieu thermique.

Lorsque l'on cherche à établir une loi régissant la dépense énergétique dans la série des homéothermes, il est de toute nécessité de mesurer cette dépense à la neutralité thermique de chaque individu. En effet si l'on mesure la dépense à une température inférieure à celle de la neutralité thermique, comme l'ont fait jusqu'à ces derniers temps la plupart des expérimentateurs, que mesure-t-on en réalité ? Dans ces conditions la dépense est, comme nous l'avons vu, un mélange de chaleur du métabolisme de base et de chaleur réglable. A une température donnée, les proportions de cette dernière étant déterminées par la déperdition calorifique, et celle-ci dépendant en premier lieu

du pouvoir protecteur du pelage et du plumage, il est évident que ce n'est pas dans ces conditions que l'on atteindra la dépense énergétique ayant une signification profonde que l'on recherche pour une loi bioénergétique, puisqu'il suffira de tondre quelque peu le mammifère ou faire endosser un manteau à l'homme pour obtenir des résultats différents. Par contre, à la température de la neutralité thermique on obtiendra la dépense énergétique qui est l'expression des besoins profonds d'énergie de l'organisme en dehors de tout besoin de calorification. Or, la température de neutralité thermique n'est pas la même pour toutes les espèces ni même pour tous les individus, aussi est-il indispensable de la déterminer dans chaque cas, et c'est en mesurant ainsi la dépense énergétique à différentes températures que l'on obtient des résultats comparables entre eux et pouvant servir à énoncer une loi interspécifique bioénergétique.

L'importance du milieu thermique dans ce cas est évidente par le fait que la température ambiante a une influence immédiate sur la dépense énergétique de l'homéotherme. Mais le milieu thermique exerce son action d'une autre manière encore, à distance pour ainsi dire, ses effets persistant un certain temps après la modification de ses conditions. Il y a des effets plus ou moins lointains du milieu thermique dont on doit tenir compte si l'on veut se placer dans des conditions bien déterminées et comparables dans l'expérimentation physiologique. Il y a lieu, comme nous allons le montrer, de tenir compte du milieu thermique actuel et du milieu thermique antérieur. C'est un fait qui a été mis dernièrement en pleine lumière par S. GELINEO. Le milieu thermique ne provoque pas seulement une réaction momentanée mais aussi des phénomènes d'adaptation. Aussi en plaçant un animal à la température de sa neutralité thermique on n'est pas certain d'atteindre par le fait sa dépense énergétique de fond, son métabolisme de base proprement dit. Sa neutralité thermique et la dépense énergétique correspondante dépendent du milieu thermique antérieur dans lequel l'homéotherme a vécu un certain temps. Ainsi un Rat accuse un métabolisme de base de 859 ou de 517 cal. selon qu'il a séjourné antérieurement un certain temps à la température ambiante de 7° ou à celle de 31°. Par conséquent si l'on ne tient pas compte du milieu thermique d'adaptation on n'obtient pas des résultats comparables dans

l'étude du métabolisme de base et des autres caractéristiques du métabolisme énergétique, car selon le milieu thermique d'adaptation tout varie : neutralité thermique, métabolisme de base, métabolisme de sommet et en général la courbe de la thermorégulation (Fig. 1). Pour obtenir le métabolisme de base proprement dit, c'est-à-dire la dépense minima effective, il est nécessaire que l'homéotherme soit adapté par un séjour de plusieurs jours à la température de sa neutralité thermique. Autrement, on obtient comme métabolisme de base, la somme du métabolisme de base proprement dit et d'une certaine proportion de *chaleur d'adaptation*, d'autant plus élevée que la température du milieu dans lequel l'homéotherme a séjourné était plus basse.

On a reconnu depuis assez longtemps que les appareils à mesurer le métabolisme énergétique doivent pouvoir être réglés à différentes températures et que les expériences à la seule température du laboratoire sont insuffisantes pour résoudre la plupart des problèmes de bioénergétique.

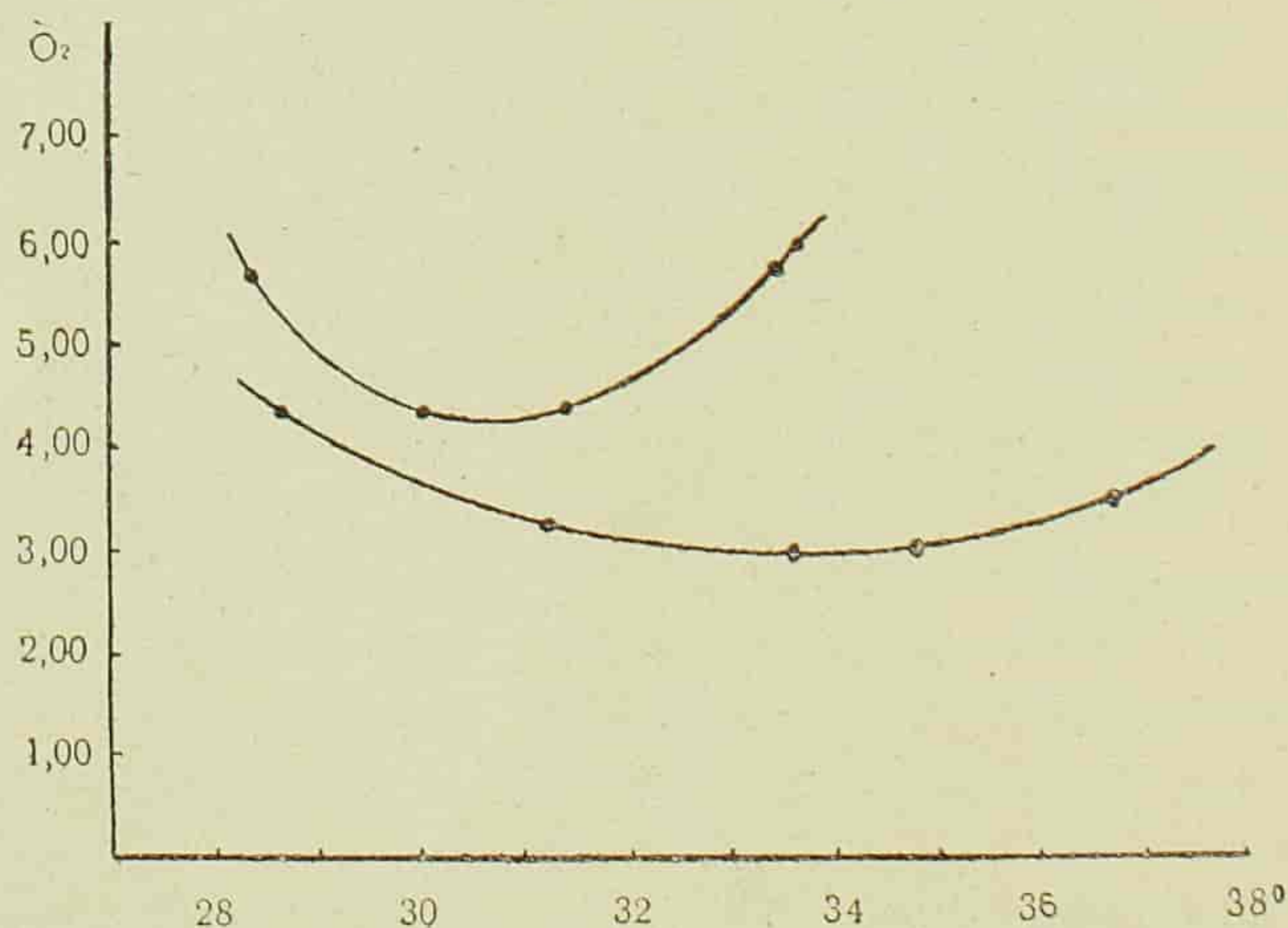


FIGURE 1. — Thermorégulation du Rat, adapté à 30° (courbe inférieure), adapté à 7° (courbe supérieure). Consommation d'oxygène en fonction de la température ambiante de l'expérience.

A l'importance reconnue du milieu thermique il faut ajouter celle concernant l'influence du milieu thermique antérieur d'adaptation. Aussi la « chambre neutre », c'est-à-dire une

chambre que l'on peut régler aux températures voisines de la neutralité thermique des animaux en expérience et réalisant toutes les conditions requises pour un séjour prolongé, devient-elle indispensable au laboratoire de bioénergétique. C'est par le passage par cette chambre neutre que l'on obtient l'homéotherme débarrassé des contingences dues au milieu thermique.

L'ACTION DYNAMIQUE SPÉCIFIQUE DES ALIMENTS.

On sait en quoi consiste l'action dynamique spécifique des aliments, mise en évidence par RUBNER. Si l'on donne à l'homéotherme une alimentation ayant une valeur calorique supérieure, égale ou même inférieure à sa production calorique à l'état d'inanition, on constate que sa dépense énergétique augmente à la suite de l'ingestion alimentaire par rapport à ce qu'elle était pendant le jeûne. Cette « action dynamique spécifique », faible pour les glucides, notable pour les lipides, est très importante pour les protides. Or le phénomène même de l'action dynamique dépend du milieu thermique ambiant. Il est le plus prononcé aux températures voisines de la neutralité thermique, d'autant plus faible que la température ambiante est plus basse, pour s'effacer complètement lorsque cette température est assez basse.

Ce fait de l'influence du milieu thermique sur l'action dynamique spécifique trouve son explication dans la notion de dépense de fond et de chaleur réglable que nous avons esquissée dans l'Introduction à cet article. Lorsque l'organisme est à une température ambiante proche de sa neutralité thermique, l'action dynamique spécifique des aliments se manifeste dans toute sa plénitude. Aux températures inférieures à la neutralité thermique, lorsque l'homéotherme produit une certaine proportion de chaleur réglable, celle-ci est remplacée, calorie pour calorie, par la chaleur de l'action dynamique spécifique des aliments, de sorte que cette dernière peut être totalement masquée au cas où elle ne dépasse pas quantitativement la chaleur réglable. Autrement elle est prise en déduction de cette chaleur, de sorte qu'il n'y a que la différence qui se manifeste.

Il y a longtemps que RUBNER, à l'occasion de sa découverte de



l'action dynamique spécifique, a insisté sur toute l'importance qu'avait la température ambiante dans l'étude du métabolisme des homéothermes. Revenant plus tard sur cette question il constatait que l'on ne prêtait pas toute l'attention que méritait ce fait par lui si bien illustré. « Il n'est possible, disait-il, d'obtenir des résultats réguliers que lorsque l'on considère la hauteur absolue de la température du milieu comme un des facteurs importants des expériences sur la nutrition ». Il montrait par des expériences qu'une alimentation peut avoir, selon la température ambiante à laquelle on expérimente soit un effet nul, soit un effet augmentant la dépense énergétique de 89 p. 100.

LES SUBSTANCES PYRÉTIQUES.

Il y a des substances, tels le dinitrophénol et la β -tétrahydro-naphtylamine qui provoquent une élévation de la température des homéothermes, c'est-à-dire une « fièvre chimique ». Or l'action de ces substances dépend de la température ambiante à laquelle on expérimente (GIAJA et DIMITRIJEVIC). C'est de la température ambiante que dépend si ces substances élèveront ou abaisseront la température de l'animal en expérience. Par conséquent ces substances sont aussi bien pyrétiques qu'hypothermisantes. Ainsi un Rat maintenant sa température à son niveau normal à la température ambiante de -4° aussi bien qu'à celle de 28° , fera de l'hypothermie sous l'influence de la β -tétrahydro-naphtylamine à la première de ces températures, tandis qu'il fera de l'hyperthermie à la seconde. A un niveau entre les deux de ces températures ambiantes la substance est sans effet. Il en est de même de l'action du dinitrophénol 1-2-4. On voit donc à quelle confusion on s'expose en ne tenant pas compte dans ce cas du milieu thermique. Nous avons obtenu des résultats différents avec ces substances d'un jour à l'autre selon que le laboratoire était plus ou moins chauffé. Avec l'adrénaline on obtient des résultats semblables : aux basses températures hypothermie, aux températures élevées hyperthermie, le Rat normal maintenant dans les deux cas sa température au même niveau invariable. Il est possible que les résultats contraires obtenus par les auteurs au sujet de l'action de l'adrénaline sur la température corporelle tiennent à cette influence du milieu thermique.

Ces substances dites pyrétiques ne provoquent pas une véritable fièvre comme celle obtenue par exemple par l'infection pyocyanique. Dans ce dernier cas la température élevée de l'organisme se maintient au même niveau malgré les variations étendues

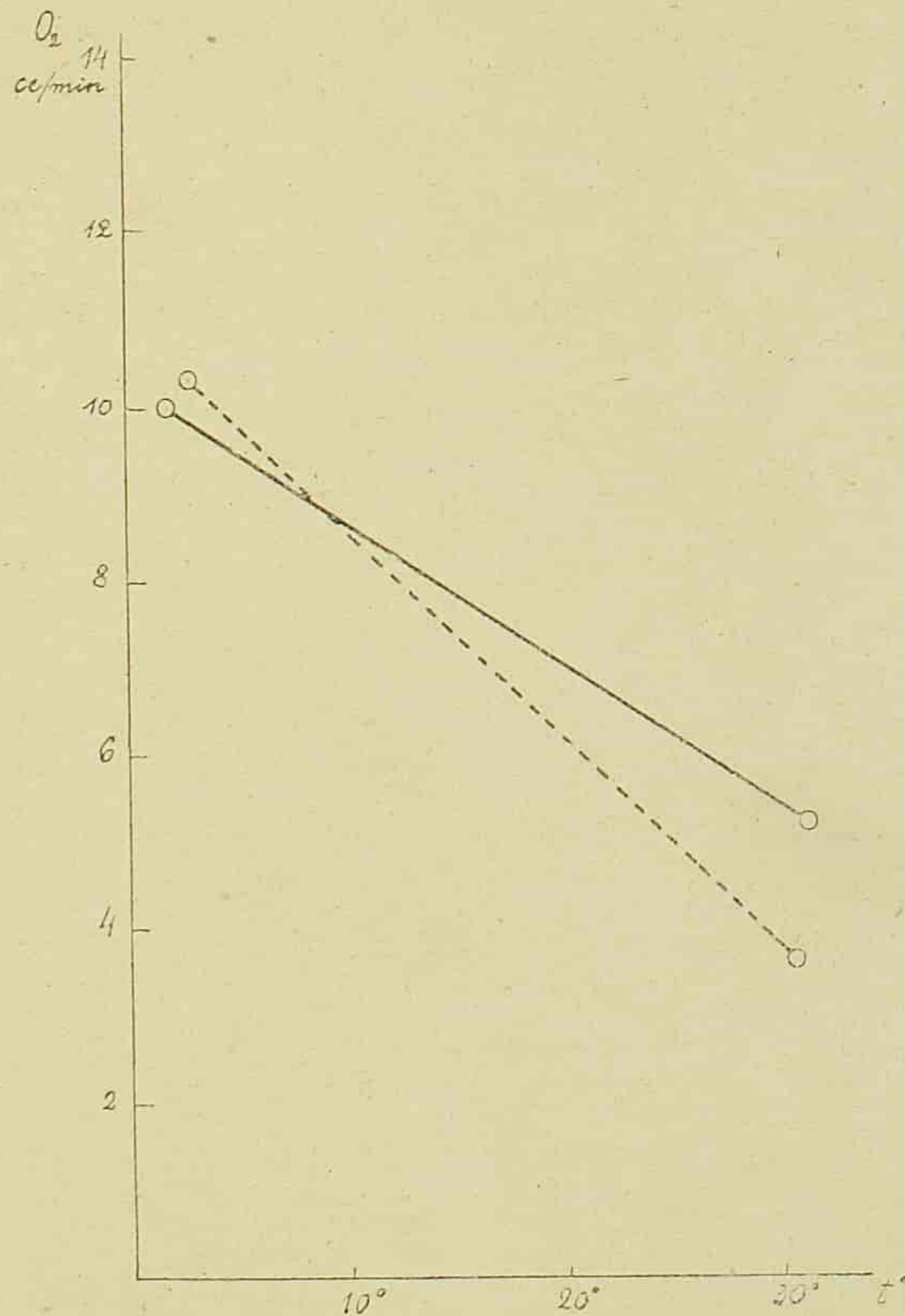


FIGURE 2. — Accommodation de la thermogénèse du Rat : — — — normale ; — dans l'infection pyocyanique.

de la température ambiante. Car dans la fièvre la thermorégulation n'est pas supprimée ; il n'y a que le niveau de cette thermorégulation qui est élevé par rapport au niveau normal (Fig. 2). Tout autre est l'effet des substances que nous venons de mentionner. Celles-ci suppriment la thermorégulation, c'est-à-dire qu'elles bloquent la production de chaleur à un niveau constant indépendant de la température ambiante. Quelle que soit celle-

ci, la production calorique reste la même, à un niveau élevé mais invariable (Fig. 3). Il est par conséquent compréhensible que selon la température ambiante cette calorification invariable sera soit insuffisante, soit plus que suffisante ou encore tout juste suffisante au maintien de la température corporelle à son niveau normal.

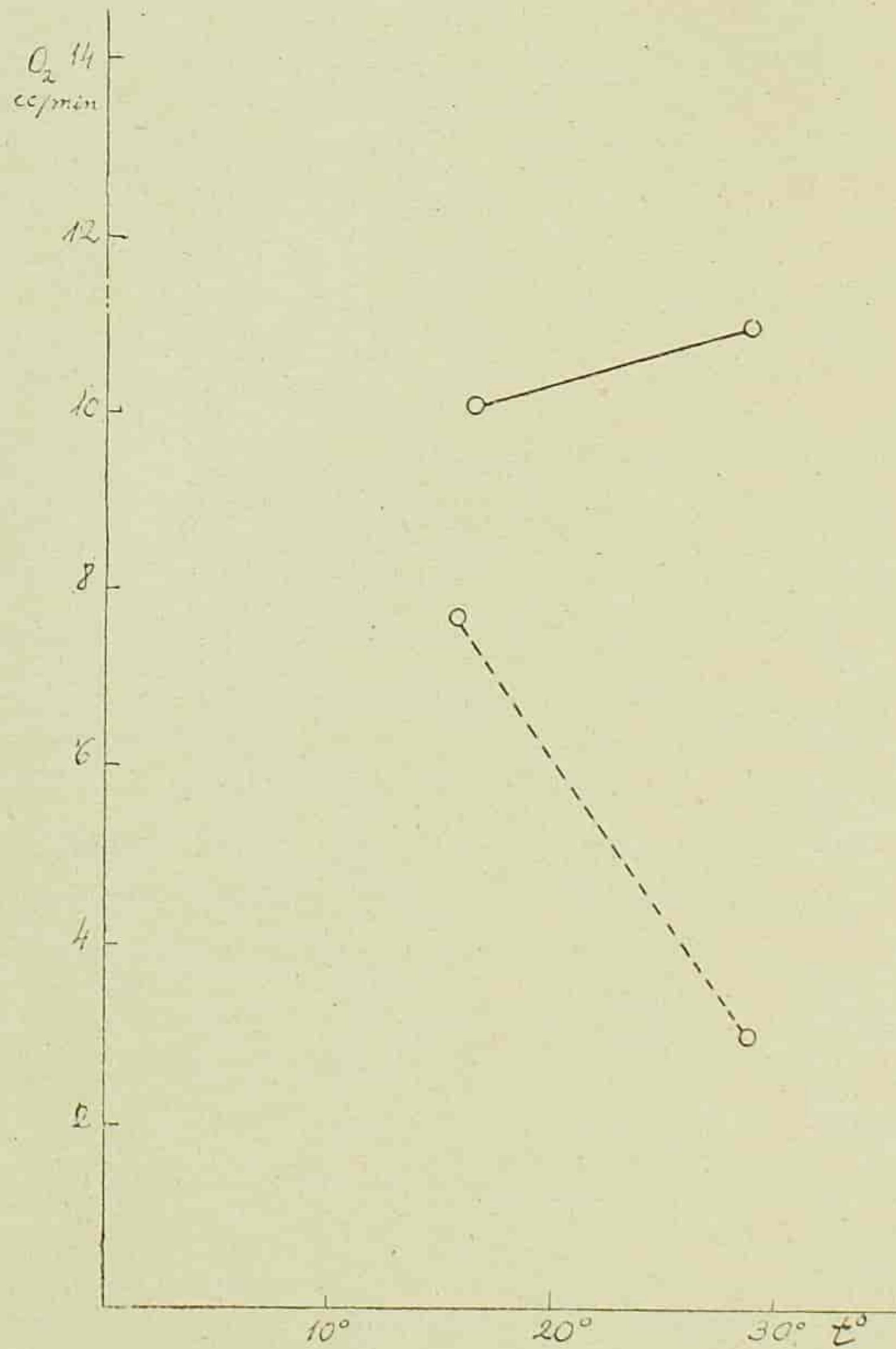


FIGURE 3. — Accommodation de la thermogénèse du Rat. — — — normale ; — — — sous l'influence du dinitrophénol.

LA CROISSANCE.

L'effet de la température ambiante sur la croissance des végétaux et des poïkilothermes est un fait banal. Mais, en ce qui con-

cerne les homéothermes, cet effet est souvent négligé, aussi rencontre-t-on souvent des études sur leur croissance sans que le milieu thermique soit précisé. Cependant cet effet n'est pas négligeable. Des Rats mâles élevés à la température de 7°-10° ont au bout de trois mois un poids de 25 p. 100 supérieur à celui des Rats élevés à leur neutralité thermique de 30° (Fig. 4). La température ambiante agirait donc sur la croissance des homéo-

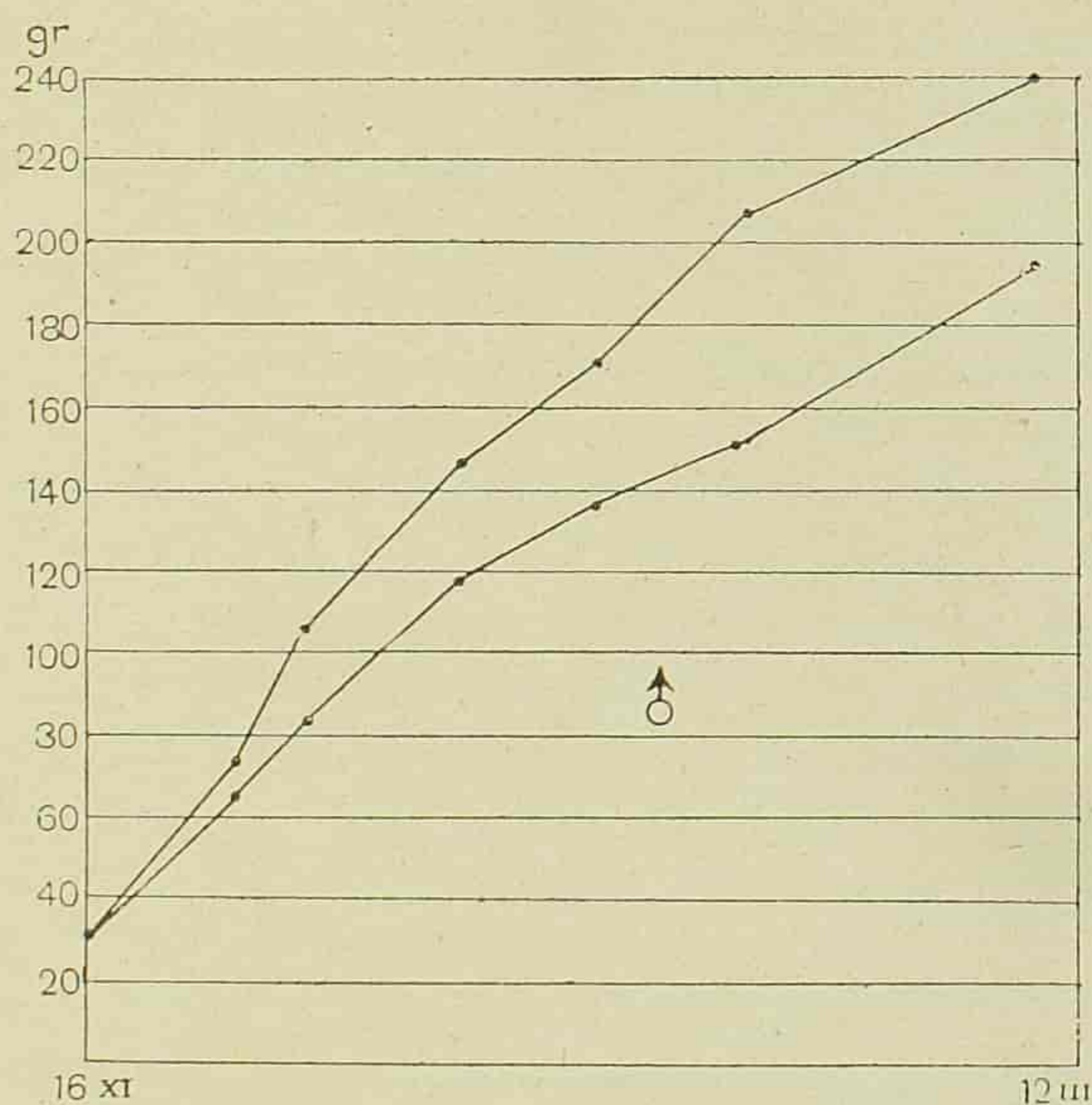


FIGURE 4. — Croissance du Rat à 7°-10° (courbe supérieure) et à 30° (courbe inférieure).

thermes à l'inverse de son action sur la croissance des poïkilothermes et des végétaux. Mais si l'on remarque que l'effet de la température ambiante sur l'intensité des échanges est inverse, c'est-à-dire que le froid augmente les échanges des homéothermes tandis que c'est le chaud qui augmente ceux des poïkilothermes et des végétaux, l'effet du milieu thermique n'est qu'en apparence inverse chez ces deux groupes d'organismes. Si la croissance est fonction de l'intensité des échanges, c'est bien ce que nous donne l'expérience qu'il fallait s'attendre à obtenir.



L'INANITION ET LE MÉTABOLISME DE L'AZOTE.

Dans les études de l'inanition et du jeûne il est de toute nécessité de tenir compte du milieu thermique. Par exemple, la perte de poids au moment de la mort par inanition dépend du milieu thermique. Tout autres sont les besoins de combustible d'un homéotherme en inanition à la température de sa neutralité thermique et ceux d'un homéotherme obligé de produire de la chaleur complémentaire. Ainsi, tandis que les Rats meurent d'inanition à -10° , avec une perte moyenne de 19 p. 100 de poids, à 15° cette perte est de 25 p. 100, et à 30° elle atteint 37 p. 100.

Dans l'étude de l'équilibre azoté, la même importance du milieu thermique ressort des expériences faites à ce sujet. TERROINE et Mme SORG-MATTER ont montré que la dépense endogène spécifique d'azote dépend du milieu thermique : elle est rigoureusement proportionnelle à la production calorique totale de l'homéotherme. Par conséquent, dans toutes les études sur l'équilibre azoté, sur le métabolisme quantitatif ou qualitatif de l'azote, il est nécessaire de faire entrer en ligne de compte le milieu thermique.

LES AVITAMINOSES.

Le milieu thermique paraît avoir une influence sur les phénomènes d'avitaminoses également. IVANIC, MALES et PETROVIC ont montré que les symptômes du béri-béri apparaissent chez le Pigeon plus tôt lorsque la température ambiante est plus basse. A la température de la neutralité thermique (28°) les symptômes paralytiques et irritatifs n'apparaissent pas et les animaux meurent avec des symptômes tout différents.

CONCLUSIONS.

Ces quelques exemples suffisent, il nous semble, pour montrer toute l'importance du milieu thermique dans l'étude des échanges des homéothermes. En dehors de la température corporelle il y a lieu de tenir compte de la température du milieu,

aussi bien au moment de l'expérience qu'antérieurement à celle-ci, car l'organisme adapte ses fonctions au milieu thermique et il lui faut un certain temps pour s'adapter à tout changement de ce milieu.

BIBLIOGRAPHIE.

- X. CHAHOVITCH. — Le quotient métabolique dans l'infection pyocyannique du Rat. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, **93**, 1332.
- S. GELINEO. — Influence du milieu thermique d'adaptation sur la thermogénèse des homéothermes. *Ann. Physiol. et Physicochim. biol.*, 1934, **10**, 1083.
- J. GIAJA. — Le métabolisme de sommet. *Réunion plénière de la Société de Biologie*, 1929.
- J. GIAJA et S. GELINEO. — Sur la résistance au froid de quelques homéothermes. *Arch. intern. Physiol.*, 1933, **36**, 20.
- J. GIAJA et H. N. DIMITRIJEVIC. — Etude de la thermorégulation dans la fièvre. *Arch. intern. Pharm. et Thér.*, 1933, **45**, 342.
- J. GIAJA et S. GELINEO. — Facteur thermique de la croissance des homéothermes. *Bull. Acad. roy. serbe Sc. math. et nat.*, 1933, **1**, 103.
- S. IVANIC, B. MALES et A. PETROVIC. — Quelques observations sur le béri-béri expérimental. *Glasnik centralnog higijenskog zavoda*, 1933, **16**, (en serbocroate).
- M. RUBNER. — Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig und Wien. Franz Deuticke, 1902.
- E. TERROINE. — Le métabolisme de l'azote. Les problèmes biologiques. *Les Presses universitaires de France*, Paris, 1933.
- E. TERROINE et Egard ZUNZ. — Le métabolisme de base. Les problèmes biologiques. *Les Presses universitaires de France*, Paris, 1925.
- E. TERROINE et Mme SORG-MATTER. — Influence de la température extérieure sur la dépense azotée endogène des homéothermes. *Arch. intern. de Physiol.*, 1928, **30**, 115.
-



