

LE FOIE, LABORATOIRE DE RÉSERVES ALIMENTAIRES

L'organisme animal, comme tous les corps de la Nature, est soumis aux deux grandes lois de la conservation de la matière et de la conservation de l'énergie. De même qu'il ne peut ni créer, ni détruire de la matière, il est également impuissant à annihiler le mouvement ou à l'engendrer de rien. Son activité se borne à transformer la matière ou le mouvement emprunté au monde extérieur. La machine vivante obéit à la mécanique, à la physico-chimie ordinaire, comme une vulgaire machine à feu. Toutes deux, en ce qui regarde leur activité matérielle, peuvent être ramenées au même *schéma* : une machine à vapeur consomme du combustible, transforme l'énergie de position accumulée dans la houille ou le bois en énergie calorifique d'une part, en travail ou énergie de mouvement de l'autre. En dernière analyse, son mouvement lui vient du Soleil, puisque c'est l'énergie des rayons solaires qui, dans les parties vertes des végétaux, décompose l'acide carbonique et met l'oxygène en liberté, tandis que le carbone sert à édifier les tissus du bois de la plante. Bois et houille ont en effet la même origine.

L'organisme de l'homme, celui des animaux semblent opérer par un mécanisme analogue : lui aussi brûle du combustible riche en charbon et en hydrogène (nos aliments), consomme de l'oxygène fourni par la respiration et produit de l'acide carbonique et de l'eau; lui aussi transforme une partie de l'énergie, devenue libre par cette combustion, en travail mécanique, une autre partie en chaleur, en électricité, etc. Notre corps est donc une machine chimique, puissant, comme la machine à vapeur, la somme de son énergie dans les rayons du Soleil : le bœuf mange l'herbe et nous mangeons le bœuf. Comme le fait remarquer Helmholtz, nous pouvons tous prétendre à la même noblesse que l'Empereur de la Chine, lequel se dit *Fils du Soleil*.

Ainsi, la vie de toute matière vivante est liée à la production incessante de réactions chimiques *exothermiques*, c'est-à-dire qui mettent de la chaleur (ou de l'énergie) en liberté.

Chez un certain nombre d'êtres inférieurs, les Anaérobies de Pasteur, ces réactions exothermiques se passent sans intervention de l'oxygène de l'air. C'est ainsi que l'organisme de la levure de bière décompose la glycose en alcool et CO_2 , que les cellules du ferment lactique transforment le sucre en acide lactique et CO_2 , toujours avec mise en liberté de chaleur ou d'énergie, et sans absorption d'oxygène.

Mais, chez l'immense majorité des êtres vivants,

et surtout dans le règne animal, les phénomènes chimiques les plus importants sont analogues à ceux de la combustion : des matériaux nutritifs, riches en charbon et en hydrogène, subissent, au contact de l'oxygène emprunté à l'atmosphère, une série d'oxydations, conduisant finalement à la formation d'acide carbonique, d'eau et de quelques autres substances, toutes destinées à être rejetées dans le monde extérieur. Chez les animaux supérieurs, le combustible qui doit alimenter la machine vivante est introduit du dehors à intervalles plus ou moins longs (repas); il ne brûle pas immédiatement, mais est mis en réserve dans certains lieux de dépôt pour être transporté ensuite et utilisé dans les différents organes, au fur et à mesure de leurs besoins. De plus, ce combustible, c'est-à-dire nos aliments, n'est pas en général, au moment où il pénètre dans le tube digestif, dans un état physique et chimique qui le rende propre à être utilisé immédiatement. Il a besoin de subir au préalable une certaine façon, de passer au creuset de la digestion : il est liquéfié dans le tube digestif au contact de la salive et des sucs gastrique, pancréatique et intestinal. Les parties transformées et dissoutes traversent la paroi de l'intestin pour se déverser dans les vaisseaux creusés dans l'épaisseur de cette paroi. Ils se mêlent ainsi au sang et à la lymphe et sont entraînés avec les sucs nourriciers, loin de l'intestin, pour être finalement incorporés dans les différentes parties de l'économie.

Mais la métamorphose que nos aliments ont subie dans le tube digestif par le fait de la digestion (la transformation des féculents en sucre par l'action du suc pancréatique, celle de l'albumine, de la viande en peptone ou propeptone sous l'influence du suc gastrique et du suc pancréatique, le dédoublement des graisses en glycérine et en acide gras par l'action du ferment saponifiant du pancréas) cette métamorphose, dis-je, doit être complétée. Suffisante pour permettre aux particules nutritives de traverser la membrane intestinale et de pénétrer dans le torrent de la circulation, cette transformation a besoin d'être achevée par une nouvelle élaboration, élaboration dans laquelle le foie joue un rôle important.

Le foie, en effet, n'est pas seulement une glande fabriquant un produit de sécrétion, la bile, destiné à être déversé dans le tube digestif; il remplit deux autres fonctions importantes : c'est également un laboratoire de fabrication, un transformateur de réserves nutritives. Les aliments modifiés dans l'intestin par la digestion sont transportés

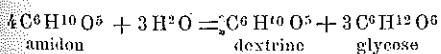
au foie pour y achever leur métamorphose. En outre, le foie est également le lieu de dépôt, le magasin où s'accumulent une partie de ces réserves nutritives qu'il a contribué à former. Le foie augmente notablement de volume après la digestion d'un repas copieux; il diminue, au contraire, par l'abstinence. Chez un chat mort de faim, Voit a constaté que le foie avait perdu 53,7 % de son poids, les muscles 30,5 %, le sang 27 %, les intestins, les poumons et le pancréas 17 %, le système nerveux central seulement 3,2 % et le cœur 2 %.

Nous pourrions étudier successivement le rôle du foie au point de vue de la transformation et de l'emmagasinement des trois catégories principales d'aliments d'origine organique : 1° les féculents ou hydrocarbonés; 2° les graisses; 3° l'albumine et les matières analogues. Nous nous bornerons à étudier les transformations des aliments hydrocarbonés. Ce sujet a été, depuis Claude Bernard, l'objet de divers travaux dont, en ces derniers temps, plusieurs ont paru devoir modifier la doctrine de l'illustre physiologiste. Il importe d'en discuter l'interprétation et de bien fixer l'état actuel de la science en la matière.

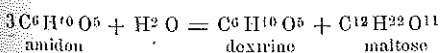
I

La fécule (pain, riz, maïs, pommes de terre, etc.) joue un rôle important dans l'alimentation de tous les peuples. La ration alimentaire classique d'un homme adulte renferme, d'après Moleschott, 130 gr. d'albumine, 84 gr. de graisse et 404 gr. de fécule.

Cette fécule insoluble $C_6H^{10}O_5$ ne peut traverser la paroi de l'intestin et être absorbée, qu'après avoir été liquéfiée, dissoute par les sucs intestinaux. C'est principalement le ferment diastasique du suc pancréatique qui est chargé de cette réaction. Il transforme la fécule en *dextrine* et en *sucres*, par un phénomène d'hydratation. On admettait, il y a quelques années, que le sucre formé est identique au *sucres de raisin* (dextrose, glycose $C_6H^{12}O_6$). La saccharification de l'amidon était représentée par l'équation :



Les recherches de von Mering ont montré que le sucre qui provient de l'action de la diastase est de la maltose $C^{12}H^{22}O^{11}$. La réaction devient alors :



La maltose est probablement transformée ultérieurement en glycose ².

¹ Les mots en *ose* sont féminins. Il faut donc dire la maltose, la glycose, et non le maltose, le glucose. Glucose constitue, en outre, une faute contre l'étymologie.

² Le sucre du sang paraît bien être de la dextrose et non de la maltose. Il en serait de même du sucre du foie.

Comme les autres organes, la paroi de l'intestin présente deux espèces de vaisseaux : des vaisseaux sanguins et des vaisseaux lymphatiques ou chylifères. Le sang qui revient de l'intestin est conduit au foie par la veine porte. La lymphe de l'intestin, ou chyle, passe par les vaisseaux chylifères et par le canal thoracique, pour se déverser dans la veine jugulaire externe gauche. Par quelle voie le sucre formé dans l'intestin est-il absorbé? Par les vaisseaux sanguins ou par les vaisseaux chylifères? La réponse n'est pas douteuse : le chyle ne contient jamais que fort peu de sucre, même pendant la digestion (von Mering); il en est de même du sang de la veine porte, examiné en dehors des périodes digestives. Par contre, ce sang est fortement chargé de sucre tant que dure la digestion des féculents. D'ailleurs, la ligature du canal thoracique n'entrave en rien l'absorption du sucre au fur et à mesure de sa production : cette substance ne s'accumule pas dans l'intestin. Le sucre formé dans l'intestin est donc repris par les origines de la veine porte et amené au foie. Là, il est arrêté au passage : les cellules hépatiques s'en emparent et le transforment sur place en une substance à laquelle Claude Bernard a donné le nom de *glycogène ou amidon animal* ¹.

Le glycogène $n(C_6H^{10}O_5)$ est isomère de l'amidon végétal et se forme par déshydratation du sucre, réaction inverse de celle à laquelle le sucre doit son origine dans l'intestin. La quantité de glycogène qui peut s'accumuler dans le foie est considérable. Von Wittichen a trouvé jusqu'à 15 % dans le foie d'une tanche. Le glycogène déposé dans le foie constitue une réserve alimentaire dans laquelle l'organisme puise incessamment. Il a à peu près la même signification que la graisse qui se dépose également dans divers lieux de réserve lorsque l'alimentation est abondante. La provision de glycogène, comme celle de graisse d'ailleurs, diminue en effet dans l'abstinence. Il faut un jeûne prolongé (une trentaine de jours) pour épuiser à peu près complètement la provision de glycogène hépatique chez le poulet, d'après Külz; et, chez le pigeon, on ne retrouve presque plus de glycogène dans le foie après une privation d'aliments n'ayant duré que deux ou trois jours ².

Claude Bernard a montré que le glycogène hépatique n'est pas consommé sur place, mais qu'il est transformé en sucre, et que ce sucre est entraîné

¹ Les expériences récentes d'Erwin Voit et de plusieurs autres élèves de Carl Voit ont surabondamment prouvé la transformation directe des hydrocarbonés de l'alimentation en glycogène hépatique.

² Au reste, les sujets appartenant à une même espèce animale présentent sous ce rapport des différences individuelles considérables.

dans la circulation générale par le sang qui revient du foie par les veines sus-hépatiques. Le sang des veines sus-hépatiques contient toujours une certaine proportion de sucre, proportion indépendante de l'état de jeûne ou de digestion de l'animal. Il en résulte qu'à jeun le sang des veines sus-hépatiques est plus riche en sucre que le sang de la veine porte; que pendant la digestion, au contraire, le sang de la veine porte est beaucoup plus riche en sucre. La transformation du glycogène en sucre peut être démontrée également sur le foie extrait du corps. Le foie d'un animal récemment sacrifié est fort riche en glycogène et contient au contraire très peu de sucre.

On peut d'ailleurs le débarrasser à peu près complètement de la petite quantité de sucre qu'il contient, en faisant traverser ses vaisseaux par un courant d'eau froide légèrement salée. L'eau entraîne le sang et le sucre, s'il y en a; on abandonne le foie à lui-même; on peut alors constater, par des dosages comparatifs de glycogène et de sucre, que le foie se charge de sucre à mesure que le glycogène disparaît. Claude Bernard admettait que cette transformation du glycogène en sucre s'effectue, grâce à la présence dans le foie d'une petite quantité de ferment diastasique. Dastre et d'autres ont vainement essayé d'extraire ce ferment du tissu hépatique: Dastre (1888) admet que la « transformation du glycogène en sucre n'est pas le « résultat de l'intervention d'une diastase séparable, isolable. Elle est le fait de l'activité vitale « des cellules hépatiques: c'est une conséquence « de leur nutrition, le fait de leur fonctionnement ». Salkowski admet, au contraire, l'existence indépendante du ferment diastasique du foie. Quoi qu'il en soit, une température de 100° ou l'immersion du foie dans l'alcool arrêtent brusquement la formation du sucre aux dépens du glycogène; une température suffisamment basse (0°) suspend cette transformation; ce qui démontre qu'il s'agit bien d'un phénomène de fermentation ou tout au moins d'une intervention active des cellules vivantes.

Toutes les matières sucrées sont, paraît-il, capables de contribuer à la formation du glycogène hépatique. Celui-ci augmente après l'ingestion de fécule, de dextrine, de dextrose, de lévulose, de lactose, de galactose, de saccharose, de raffinose, de dulcite, de quercite, de mannite, d'érythrite, de saccharine (C⁶H¹⁰O⁵), d'isosaccharine, d'anhydride glykuronique, de dextronate de calcium et même de glycérine, d'éthylglycol, de propylglycol, d'acide mucique, d'acide saccharique, de tartrate de sodium, etc. (Külz)¹.

¹ Carl Voit (1892) vient de publier les résultats d'une importante série de recherches sur le rôle des différents

Toutes les données concernant la formation du glycogène aux dépens du sucre amené par la veine porte, et celles concernant la transformation du glycogène hépatique en sucre ont été contestées par Seegen et Kratschmer. Seegen a cherché à montrer que le sucre du foie et celui du sang ne dérivent pas du glycogène hépatique mais se forment dans le foie aux dépens de matériaux azotés, peptone ou albumine. Les recherches ultérieures de Panormow (1887), de Dastre, de Girard (1887) ont, au contraire, pleinement confirmé la doctrine classique de Claude Bernard. Girard a montré que la formation du sucre *post mortem* dans le foie excisé est proportionnelle à la destruction du glycogène. Si le foie ne contient pas de glycogène (foie d'animaux malades ou épuisés), il ne s'y forme pas de sucre après la mort.

Ces expériences sont particulièrement probantes, quand on les exécute chez des animaux soumis au préalable à un jeûne prolongé, et chez lesquels, par conséquent, la provision de glycogène hépatique est réduite à un minimum. Un seul repas riche en hydrocarbonés suffit, dans ce cas, à charger de nouveau les cellules hépatiques d'un abondant dépôt d'amidon animal. Ce dépôt commence à se former peu d'heures (3-4 h.) après le début de la digestion.

La formation du glycogène hépatique suppose l'intégrité de la circulation artérielle de l'organe. La ligature de l'artère hépatique, pratiquée audessous du point d'émergence de la gastro-épléorique droite, amène rapidement l'épuisement des réserves hydrocarbonées du foie: les cellules hépatiques asphyxiées sont devenues incapables de travailler à la reconstitution du dépôt de glycogène, dont la destruction se poursuit sans compensation. Les expériences d'Arthaud et Butte, et celles de Slosse (1890) ne laissent aucun doute à cet égard. Arthaud et Butte (1890) admettent que les résultats différents auxquels étaient arrivés

sucre dans la formation du glycogène hépatique. Il classe les sucres sur lesquels ont porté ses expériences, en trois catégories:

A. — Sucres transformés directement par les cellules hépatiques en glycogène: *dextrose, lévulose*. L'introduction de ces sucres dans l'économie animale, même si elle est faite par une autre voie que la voie stomacale, produit un abondant dépôt de glycogène hépatique.

B. — Sucres qui ne provoquent un abondant dépôt de glycogène hépatique que s'ils ont au préalable été transformés dans l'intestin en dextrose ou en lévulose: *Sucre de canne, maltose*. Injectés sous la peau, ils sont presque sans action sur la formation du glycogène.

C. — Sucres qui ne peuvent se transformer directement en glycogène: *lactose, galactose*. La faible augmentation du glycogène hépatique qui se montre après l'introduction de ces sucres par la voie intestinale ou par la voie hypodermique, ne serait pas due à une transformation directe de lactose ou de galactose en glycogène, mais à une action d'épargne exercée par leur présence sur le glycogène formé aux dépens d'albumine.

leurs prédécesseurs, et notamment Stolnikow, dépendaient d'un défaut de technique opératoire. D'autre part, Prausnitz et Külz ont montré qu'il n'y a dans le foie aucune relation entre la formation de la bile et celle du glycogène. Les deux fonctions paraissent entièrement indépendantes l'une de l'autre.

II

Le sucre que le foie fabrique incessamment pendant la vie, et qui est versé dans le sang des veines sus-hépatiques, est transporté ensuite dans tous les organes pour y entretenir la combustion et la vie. Comme l'ont montré les délicates recherches de Chauveau, le sucre du sang constitue le combustible organique par excellence. La consommation du sucre dans les différents organes est proportionnelle à l'énergie des combustions dont ces organes sont le siège. Cette consommation se détermine par la comparaison de la teneur en sucre du sang qui arrive à l'organe (sang artériel) et du sang qui revient de l'organe (sang veineux), en tenant compte, bien entendu, de la quantité absolue de sang qui traverse l'organe. Quant à l'énergie des combustions organiques, elle est mesurée par la consommation de l'oxygène, par la production de CO_2 , ou par l'intensité de la calorification.

Là où le travail physiologique n'entraîne qu'une faible transformation d'énergie, et où les combustions sont peu intenses, comme dans certaines glandes, la quantité de sucre consommée est faible; cette quantité augmente à peine au moment où la glande passe de l'état de repos à celui d'activité. La glande parotide du cheval consommant, par exemple, 0^{re}007 de sucre à l'état de repos, en détruira 0^{re}009 pendant qu'elle sécrète.

Là où ce travail s'accompagne d'une suractivité considérable des combustions, comme dans les muscles, la disparition du sucre devient également considérable. Ainsi, dans une série d'expériences faites sur le muscle masseter du cheval, Chauveau a trouvé que la quantité de glycose qui, dans un temps donné, disparaît du sang dans la traversée du muscle est de :

0^{re}121 pendant l'état de repos;

0^{re}408 pendant l'état d'activité du muscle.

Autrement dit, le masseter retient presque 3 fois 1/2 plus de sucre dans le deuxième cas que dans le premier.

Les muscles représentent près de la moitié du poids du corps. La combustion organique y est extraordinairement active. Les 4/5 au moins de l'oxygène absorbé par la surface pulmonaire sont consommés par les oxydations qui ont leur siège dans les organes du mouvement. On peut donc dire que c'est dans les muscles que la glycose

fabriquée dans le foie est principalement utilisée.

Mais il est établi que la glycose enlevée au sang par le muscle n'est pas nécessairement brûlée immédiatement en entier. Une partie s'y accumule pour constituer des dépôts secondaires de glycogène (Sanson, Nasse). Grâce à cette provision de glycogène que contiennent les muscles, ces organes « sont mis ainsi à l'abri des disettes ou insuffisances possibles de combustible, c'est-à-dire « de glycose, dans les moments où le travail doit « devenir plus pressant et plus actif. Cette provision de glycogène, comparable à la provision « d'électricité des accumulateurs, est faite pendant « le repos musculaire : une partie seulement de la « glycose qui disparaît alors dans les capillaires « est consacrée aux combustions; l'autre, en se « déshydratant, se transforme en glycogène musculaire, c'est-à-dire en combustible de réserve. « Mais pendant le travail, celui-ci s'hydrate de « nouveau et redevient glycose pour être brûlée « sous cette forme en même temps que la glycose « issue directement du sang. » (Chauveau.)

Les dosages de glycogène exécutés par Th. Chandelon, Weiss, Manché, Külz, etc., ont montré que le repos du muscle augmente la réserve de glycogène musculaire, à condition que la circulation sanguine se fasse convenablement. Les contractions musculaires diminuent au contraire notablement la provision de glycogène, surtout si la ligature de l'artère empêche le dépôt de se reconstituer aux dépens de la glycose du sang.

Tout récemment, Morat et Dufour ont montré qu'un muscle fatigué (c'est-à-dire contenant peu de glycogène) au repos, emprunte au sang une quantité de glycose considérable, supérieure à celle qu'il aurait fait disparaître en se contractant dans les conditions ordinaires. Cette glycose sert évidemment à la reconstitution de la réserve de glycogène.

Külz a cherché à réaliser, dans des muscles soumis à une circulation artificielle, la transformation de sucre en glycogène. Il fait passer par circulation artificielle, pendant six à sept heures, du sang défibriné à travers les muscles des deux pattes postérieures d'un chien. D'un côté il ajoute au sang 0,4 à 0,3 % de sucre de canne ou de sucre de raisin. A la fin de l'expérience, le glycogène est dosé dans les muscles des deux pattes. Külz croit avoir, dans quelques expériences, observé la formation du glycogène musculaire aux dépens du sucre du sang. D'autres expériences ont fourni un résultat incertain.

Tout le glycogène musculaire paraît provenir de celui du foie. Une partie de ce glycogène ne pourrait-il être transporté par le sang du foie aux muscles sous forme de glycogène et non de sucre ?

Les expériences semblent répondre négativement à cette question : le glycogène a été recherché en vain dans le sang, tandis que la présence du sucre est toujours facile à constater.

La consommation du glycogène dans les muscles exerce une influence marquée sur la formation de la glycose dans le foie et sur l'épuisement plus ou moins rapide des réserves de glycogène accumulées dans cet organe. « La production de la « chaleur et du travail mécanique est si bien liée, « dans l'économie animale, à la fonction glyco- « génique et à la combustion de la glycose, que le « foie verse cette substance plus abondamment « dans le sang quand un ou plusieurs appareils « d'organes fonctionnent activement. » (A. Chauveau et Kaufmann.) Külz a montré qu'un exercice musculaire violent peut dissiper en quelques heures la plus grande partie du glycogène musculaire et la presque totalité du glycogène hépatique. L'empoisonnement par la strychnine, qui est caractérisé, comme on sait, par des convulsions intenses, amène une disparition encore plus complète du glycogène hépatique. L'excitation que le froid extérieur, agissant sur les nerfs sensibles de la peau, exerce par voie réflexe sur les combustions intra-musculaires, a également pour effet d'épuiser rapidement les réserves de glycogène ¹.

Ajoutons que, dans l'abstinence prolongée, on constate la disparition du glycogène du foie, bien avant celui des muscles. Dans la reconstitution des réserves de glycogène par un repas copieux succédant à un long jeûne, le foie se charge au contraire de glycogène avant les muscles ².

Comme Chauveau l'avait montré il y a trente-cinq ans, « chez les animaux privés absolument « d'aliments, recevant de l'eau pure pour toute « boisson, le sucre existe dans les fluides nourri- « ciers tant que la température ne baisse pas sen- « siblement ; et il en existe en quantité à peu près « égale, depuis le premier jusqu'au dernier jour de « l'expérience. Aussitôt que survient le refroidis- « sement signalé par Chossat, aux approches de la « mort, le sucre disparaît du sang, comme de la « lymphe. »

Il est indispensable, dans ces dosages de glycogène, de dissoudre complètement au préalable le tissu par un traitement à la lessive de potasse (Procédé de Külz). Le glycogène est ensuite préparé en substance et dosé par pesée ou par circumpolarisation. (Le pouvoir rotatoire est $(\alpha)_D = +241^\circ$).

Dans tout ce qui précède, nous sommes partis de

¹ L'anesthésie générale, la paralysie musculaire due à la section de la moelle épinière favorisent au contraire la reconstitution du glycogène hépatique (Nebelthau. 1891).

² Travaux récents de Külz et de ses élèves rectifiant ceux de Luchsinger.

cette notion, aujourd'hui classique, que la source de l'énergie mécanique et de l'énergie calorifique du muscle, considéré comme organe du mouvement, ou comme appareil de chauffage de l'organisme (chez les animaux à sang chaud), réside dans l'oxydation de la glycose ou du glycogène.

Une foule d'autres faits prouvent d'ailleurs que le combustible qui brûle dans les muscles, lors de la contraction, n'est ni de l'albumine ni de la graisse, et ne peut, par conséquent, être que de la glycose ou du glycogène. Rappelons qu'un exercice musculaire violent n'augmente pas la quantité d'albumine ou de substance azotée qui est détruite dans le corps ; dans ce cas, en effet, l'azote excréte par les urines n'augmente pas ¹. Or on sait que la quantité d'azote ou d'urée contenue dans les urines, représente une mesure très exacte de la proportion d'albuminoïde brûlée par l'organisme.

L'étude du quotient respiratoire conduit à la même conclusion. Le quotient respiratoire est, comme on sait, le rapport du volume de l'acide carbonique exhalé au volume de l'oxygène absorbé par la respiration pulmonaire $= \frac{CO^2}{O^2}$.

Dans la combustion organique des hydrocarbonés, tout l'oxygène consommé reparaît dans l'air expiré sous forme d'acide carbonique : il y a égalité de volume entre l'oxygène consommé et l'acide carbonique produit ; le quotient respiratoire est égal à l'unité ou s'en rapproche : $\frac{CO^2}{O^2} = 1$.

En effet $C^6H^{12}O^6 + 6.O^2 = 6.H^2O + 6.CO^2$.

Dans la combustion de la graisse, une grande partie de l'oxygène consommé sert à brûler de l'hydrogène, et le volume de CO^2 produit ne représente qu'un peu plus de la moitié du volume de l'oxygène absorbé :

$$\frac{CO^2}{O^2} = 0,55 \text{ environ.}$$

D'une façon générale, la valeur du quotient respiratoire dépend chez un animal donné de la nature de l'alimentation, c'est-à-dire de la nature du combustible introduit en dernier lieu, à condition que l'animal soit au repos. Avec une alimentation végétale riche en féculents, le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ se rapproche de l'unité. Une alimentation animale, riche en graisse fait baisser notablement la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ et la rapproche de 0,55. Dès que l'animal travaille, dès qu'il se livre à un exercice musculaire violent, la quantité d'acide carbonique exhalée et d'oxygène consommée augmentent ra-

¹ Le fait a été récemment contesté par Pfliiger. Pour lui l'albumine est le combustible musculaire par excellence (1891).

pidement, mais non dans les mêmes proportions. L'augmentation se fait de telle sorte que le quotient respiratoire tend à se rapprocher de l'unité, indépendamment de la nature de l'alimentation. La valeur du quotient respiratoire nous indique donc ici qu'il s'agit d'une combustion de matières hydrocarbonées.

Il est donc bien établi aujourd'hui que le sucre venant de l'intestin et dérivant des féculents de l'alimentation est arrêté dans le foie et s'y dépose sous forme de glycogène — que d'autre part le dépôt de glycogène hépatique est constamment attaqué et transformé petit à petit en sucre — sucre entraîné par le sang et distribué aux différents organes. Tous ces faits découverts par Claude Bernard il y a près de 35 ans, puis contestés par d'autres expérimentateurs, sont finalement sortis triomphants de la longue critique à laquelle ils ont été soumis.

III

En est-il de même d'un autre point très important de la doctrine de Claude Bernard? Le glycogène du foie peut-il avoir une autre origine que les féculents de l'alimentation? Claude Bernard avait cru résoudre cette question en nourrissant des chiens exclusivement avec de la viande: leur foie s'était montré fort riche en glycogène. Mais, à cette époque, Claude Bernard ignorait que la viande de boucherie, et surtout les muscles de cheval (nourriture habituelle des chiens de laboratoire), contiennent toujours une proportion notable d'hydrocarbonés. Le glycogène trouvé dans le foie des chiens ne provenait-il pas du sucre ou du glycogène contenu dans la viande ingérée?

Wolffberg, Naunyn et d'autres répétèrent l'expérience de Claude Bernard, en nourrissant leurs chiens avec de la viande qu'ils avaient fait bouillir avec de l'eau, et ils trouvèrent également une grande quantité de glycogène dans le foie des animaux. Külz a montré que ces dernières expériences elles-mêmes ne sont pas à l'abri de toute critique. Après plusieurs heures d'ébullition, la viande de boucherie peut encore contenir du glycogène ou d'autres hydrates de carbone. Pour l'en débarrasser complètement, Külz a prolongé la macération de la viande pendant deux jours dans de l'eau à 30-38°. Il fit également des expériences en nourrissant des animaux (soumis à un jeûne préalable) avec de la fibrine, de la caséine, de l'albumine du sérum ou du blanc d'œuf. Dans la plupart de ces expériences, il constata la formation de glycogène dans le foie. Les expériences faites avec de l'albumine exempte de graisse et d'hydrates de carbone sont particulièrement démonstratives. Elles établissent pour la première fois, d'une façon

irréfutable, la possibilité de la formation du glycogène aux dépens d'albumine. Ici encore les expériences les plus récentes, exécutées avec les précautions les plus minutieuses, n'ont fait que confirmer l'exactitude des faits découverts par Claude Bernard.

Le glycogène peut-il se former également aux dépens de la graisse de l'alimentation? C'est là une question qu'aucun physiologiste n'a, je crois, cherché à résoudre. Il faudrait prendre un certain nombre d'animaux identiques, chiens, poulets, pigeons, faire disparaître au préalable le glycogène de leur foie et de leurs muscles ou tout au moins le réduire à un minimum par un ou plusieurs des moyens appropriés: jeûne, exercice musculaire, froid, etc., puis leur faire ingérer une certaine quantité de graisse exempte d'albumine et d'hydrocarbonés. Le dosage du glycogène hépatique d'après le procédé de Külz (ébullition du foie en présence de la potasse), pratiqué chez des animaux n'ayant ingéré que de la graisse, et chez des animaux n'ayant rien ingéré, permettrait de vérifier si la graisse a eu une influence sur la production de glycogène. Il faudrait également tenir compte, dans ces expériences, de la valeur des échanges respiratoires et de l'excrétion d'azote, pour pouvoir déterminer si le glycogène formé dans le foie l'a été au moyen de la graisse ingérée.

Nous venons de voir que tout le glycogène du foie peut ne pas provenir des hydrocarbonés de l'alimentation. Il est intéressant de poser la question inverse et de se demander si toute la fécule ou tout le sucre provenant de l'alimentation est destiné à se déposer dans le foie sous forme de glycogène.

On admettait, il y a quelques années, que la glycose, la dextrine, formées par la digestion et dérivées des aliments, n'étaient propres qu'à être brûlées immédiatement ou à se transformer en glycogène. L'influence bien connue d'une alimentation riche en féculents, sur la production de la graisse du corps, était expliquée par une action indirecte (Voit). La fécule permettait d'épargner une certaine quantité d'albumine qui, sans cela, aurait été détruite intégralement, tandis que, grâce à la fécule, une partie de l'albumine se transformait en graisse.

Cette opinion exclusive a été abandonnée par Voit lui-même. Il est établi aujourd'hui qu'une partie notable des féculents de l'alimentation peut (au moins chez les herbivores) servir à fabriquer de la graisse dans l'organisme.

C'est ce qu'ont prouvé un grand nombre d'expériences d'engraissement pratiquées sur des oies, des porcs, etc., expériences au cours desquelles on analysa les *excreta* et les *ingesta* des sujets, et à

la fin desquelles on dosa la quantité de graisse contenue dans leur corps. Une détermination de graisse faite au début de l'expérience chez un ou plusieurs sujets témoins aussi semblables que possible, servait de point de départ.

B. Schulz a trouvé, par exemple, chez des oies nourries avec beaucoup de féculents et peu de graisse et d'albumine, que 19 % au moins de la graisse formée provenait des féculents de l'alimentation. Un des exemples les plus démonstratifs a été publié par Soxhlet en 1881. Un porc ayant ingéré en quatre-vingts jours une quantité de riz contenant 11 kilos 314 d'albumine, 0, kilo 343 de graisse et 120 kilos 824 de fécule, avait formé et déposé dans ses tissus 22, kilos 180 de graisse. De ces 22, kilos 180, 0, kilo 343, c'est-à-dire 1,5 % pouvaient provenir de la graisse des aliments; 3, kilos 685, c'est-à-dire 16,9 % pouvaient provenir de 7, kilos 169 d'albumine alimentaire disponible. Le reste de l'albumine alimentaire avait servi à faire de la viande ou avait été détruit¹. Mais les 81,6 % restants de la graisse formée ne pouvaient provenir que de la fécule de l'alimentation. J. Munk, Voit, etc., sont arrivés à des résultats analogues.

La fécule non transformée en graisse avait été brûlée. A chaque repas riche en fécule correspond une augmentation dans le chiffre de l'oxygène consommé et dans celui de CO² produit. Le quotient respiratoire se rapproche dans ces conditions de l'unité (comme le quotient de combustion de la fécule), preuve que c'est bien à une destruction de fécule qu'il faut attribuer l'exagération des phénomènes de combustion interstitielle.

IV

Où se trouve le laboratoire qui dans l'organisme transforme les hydrocarbonés en graisse? Les données que nous possédons ne nous permettent pas de résoudre cette question avec le même degré de certitude que pour la transformation des hydrocarbonés en glycogène. Il me semble extrêmement probable que c'est également dans le foie : à côté de sa *fonction glycogénique*, le foie remplirait également une *fonction adipogénique*. Une partie du

¹ Une alimentation formée exclusivement de féculents ou de graisses, ou d'un mélange des deux, n'est pas capable d'entretenir la vie. En effet, la destruction des albuminoïdes dans le corps et l'excrétion d'azote par les urines ne s'arrêtent jamais : l'azote éliminé n'étant pas remplacé, il s'ensuit que le corps s'appauvrit graduellement en albuminoïdes, jusqu'à ce que survienne la mort.

L'adjonction des féculents à la ration alimentaire d'un animal carnivore agit de la même façon que l'adjonction de graisse : elle permet de diminuer la proportion d'albuminoïdes de l'alimentation. Voit et Pettenkofer admettent que 175 grammes de fécule peuvent en effet protéger contre la combustion organique 100 grammes de graisse.

sucre qui est amené au foie par la veine porte s'y transformerait sur place en graisse. Cette graisse se déposerait d'abord dans le foie, puis dans différents autres organes : tissu cellulaire sous-cutané, mésentère, surface des reins, du cœur etc. C'est un fait reconnu depuis longtemps que les cellules hépatiques se chargent de globules de graisse après tout repas abondant; et que cette graisse disparaît ensuite peu à peu pendant les périodes d'abstinence. Comme pour le glycogène et le sucre, le foie serait à la fois lieu de production de la graisse et lieu de dépôt de cette substance.

Quant à l'origine de la graisse du corps, nous savons aujourd'hui qu'elle est triple. Une partie de la graisse déposée dans nos organes provient directement de la graisse de l'alimentation; une autre partie résulte de la transformation des hydrocarbonés; enfin l'albumine peut également fournir les matériaux aux dépens desquels se constituent les molécules de trioléine, tripalmitine, tristéarine, etc.

Comme exemple de graisse du corps empruntée directement à l'alimentation, citons une expérience de Lebedeff (1882). Deux chiens furent au préalable soumis à un jeûne de trente jours : ils perdirent 40 % de leur poids, ce qui correspond à une disparition presque complète de la graisse du corps; l'un d'eux fut nourri pendant trois semaines avec du suif de mouton et une petite quantité de viande; l'autre reçut pendant le même temps de l'huile de lin et un peu de viande. Les deux chiens furent tués : la graisse du premier était solide et semblable à celle du mouton. La graisse du second, très diffuente, fournit plus d'un kilo d'huile ne se solidifiant pas à 0° et très analogue à l'huile de lin.

Quant à la possibilité de la transformation des albuminoïdes en matières grasses, elle a été établie par de nombreuses séries de dosages d'*ingesta* et d'*excreta* exécutés par Voit et Pettenkofer et par d'autres sous leur inspiration et d'après leurs méthodes. Voici une de leurs expériences : un grand chien fut nourri d'une grande quantité de viande; tout l'azote de l'alimentation fut retrouvé dans les urines et les excréments (Pettenkofer et Voit n'admettent pas l'exhalation d'azote par les poumons), preuve que la teneur du corps en azote albuminoïde n'avait pas changé : mais une partie notable du charbon contenu dans les aliments n'avait pas reparu sous forme de CO² dans l'air expiré. L'augmentation de poids de l'animal considéré comme graisse correspondait assez exactement à la quantité de charbon fixée dans les tissus.

Un grand nombre d'autres faits ont d'ailleurs surabondamment prouvé la possibilité de la for-

mation de la graisse aux dépens de matériaux albuminoïdes¹.

Le foie paraît donc jouer vis-à-vis des deux grandes catégories de matières alimentaires non azotées, les féculents et les graisses, un double rôle : il serait pour ces substances à la fois un lieu de dépôt, un magasin de réserves nutritives et une usine où se fabriquent ces réserves aux dépens de matériaux hétérogènes.

Mais est-il bien nécessaire d'établir ici une opposition entre les matériaux nutritifs non azotés

et les albuminoïdes de l'alimentation? Je ne le pense pas. L'augmentation de poids que le foie présente à la suite d'une digestion copieuse correspond autant à un gain de matières albuminoïdes qu'à une richesse plus grande en glycogène et en graisse.

Il me paraît probable qu'ici aussi le foie joue le rôle de grenier d'abondance où s'emmagent les réserves nutritives azotées.

Léon Fredericq,
Professeur de Physiologie
à l'Université de Liège.

LE FOND DES MERS

Si, à beaucoup d'égards, notamment par le désarroi général des esprits, la défaillance des caractères et l'affaiblissement de la notion du bien public, en face des progrès constants de l'égoïsme individuel, le siècle où nous vivons mérite tout autre chose que de l'admiration, il est du moins un honneur qu'on ne saurait lui contester : c'est d'avoir inauguré, sur mer, la série des croisières purement scientifiques. Tandis qu'autrefois on voyait des navires écumer les océans, soit au profit d'un particulier entreprenant, soit pour le compte d'une nation avide de conquérir de nouveaux territoires ; tandis que, plus tard, de hardis navigateurs se sont risqués à travers les glaces, avec l'espérance chimérique d'y trouver un passage dont le commerce pourrait profiter, il était réservé à notre époque de voir des gouvernements ou des sociétés équiper à grands frais des expéditions, dont la science désintéressée formait l'unique objet. De ces récentes campagnes la plus mémorable est sans contredit celle que le navire anglais le *Challenger* a exécutée, de 1873 à 1876, sous la direction scientifique de sir Wyville Thomson. Depuis le jour où le chef de l'expédition a fait connaître, dans son livre « *les Abîmes de la mer* », les premiers résultats de ses merveilleux dragages, l'attention publique a été constamment tenue en éveil par l'apparition successive de plus de trente magnifiques volumes, où des spécialistes éminents ont décrit toutes les classes d'organismes recueillis, et les zoologistes peuvent dire quel riche trésor d'informations nouvelles ces luxueuses publications ont ajouté à nos connaissances sur le monde vivant.

Mais la description des dépôts minéraux se faisait toujours attendre, et si l'on avait eu soin d'indiquer au fur et à mesure, par une suite de rap-

ports sommaires, les résultats généraux obtenus dans cette branche d'investigations, du moins il tardait au monde savant d'avoir sous les yeux, avec le même luxe de détails, l'ensemble des documents recueillis. C'est à ce vœu que vient de répondre la publication, par MM. John Murray et A. Renard, d'un superbe volume grand in-4° de 526 pages, avec 29 planches coloriées, 43 cartes et 22 diagrammes¹.

C'est M. John Murray qui, au cours de l'expédition avait été chargé de recueillir, d'examiner et de conserver tous les échantillons de dépôts marins rapportés par la sonde ou la drague. En 1876, il en fit connaître l'ensemble dans les *Proceedings* des Sociétés royales de Londres et d'Édimbourg. Deux ans après, l'éminent minéralogiste belge l'abbé A. Renard, aujourd'hui professeur à l'Université de Gand, fut invité par sir Wyville Thomson à assister M. Murray dans l'étude lithologique des dépôts, et de cette collaboration résultèrent, en 1884, plusieurs mémoires préliminaires. Depuis lors, les études ont été poursuivies, non seulement sur les échantillons du *Challenger*, mais sur ceux recueillis par les expéditions norvégiennes, italiennes, françaises, allemandes et américaines, qui s'étaient organisées à l'exemple de la première. De plus, les auteurs ont eu à leur disposition les matériaux dragués dans toutes les mers par la marine britannique et spécialement par les navires employés à la pose des câbles sous-marins. C'est donc une sorte d'inventaire général du fond des mers qu'ils ont pu dresser, et l'on pourrait presque dire que la carte lithologique du lit des océans, qui accompagne le bel ouvrage publié par MM. Murray et Renard, offre moins de lacunes que la carte géologique de l'ensemble des continents, telle qu'on peut la dresser aujourd'hui. En effet, s'il est

¹ La portée de ces faits a récemment été contestée par Pflüger.

¹ *Report on deep sea deposits, based in specimens collected during the voyage of H. M. S. Challenger, 1891.*