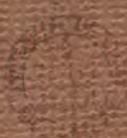
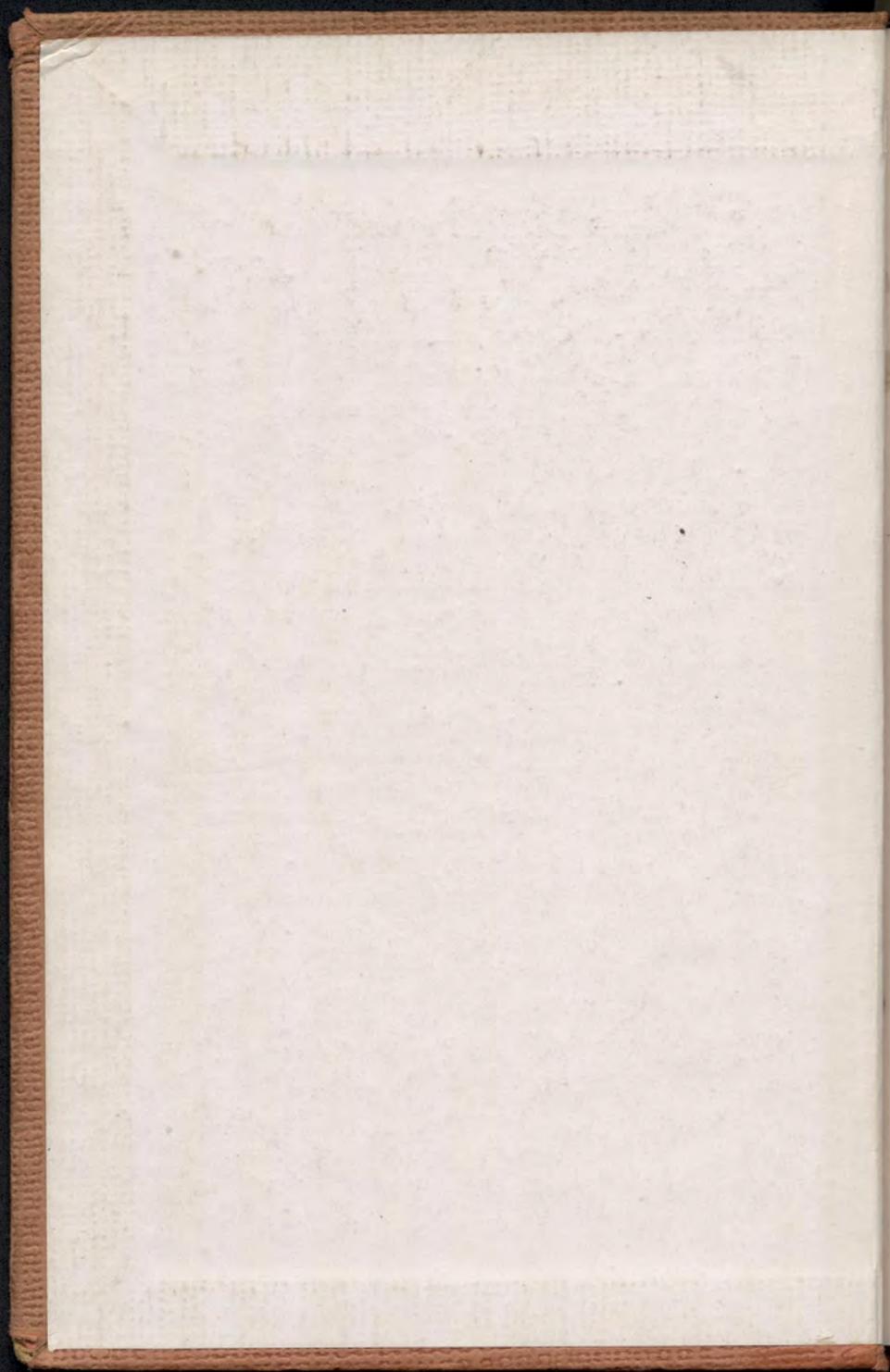
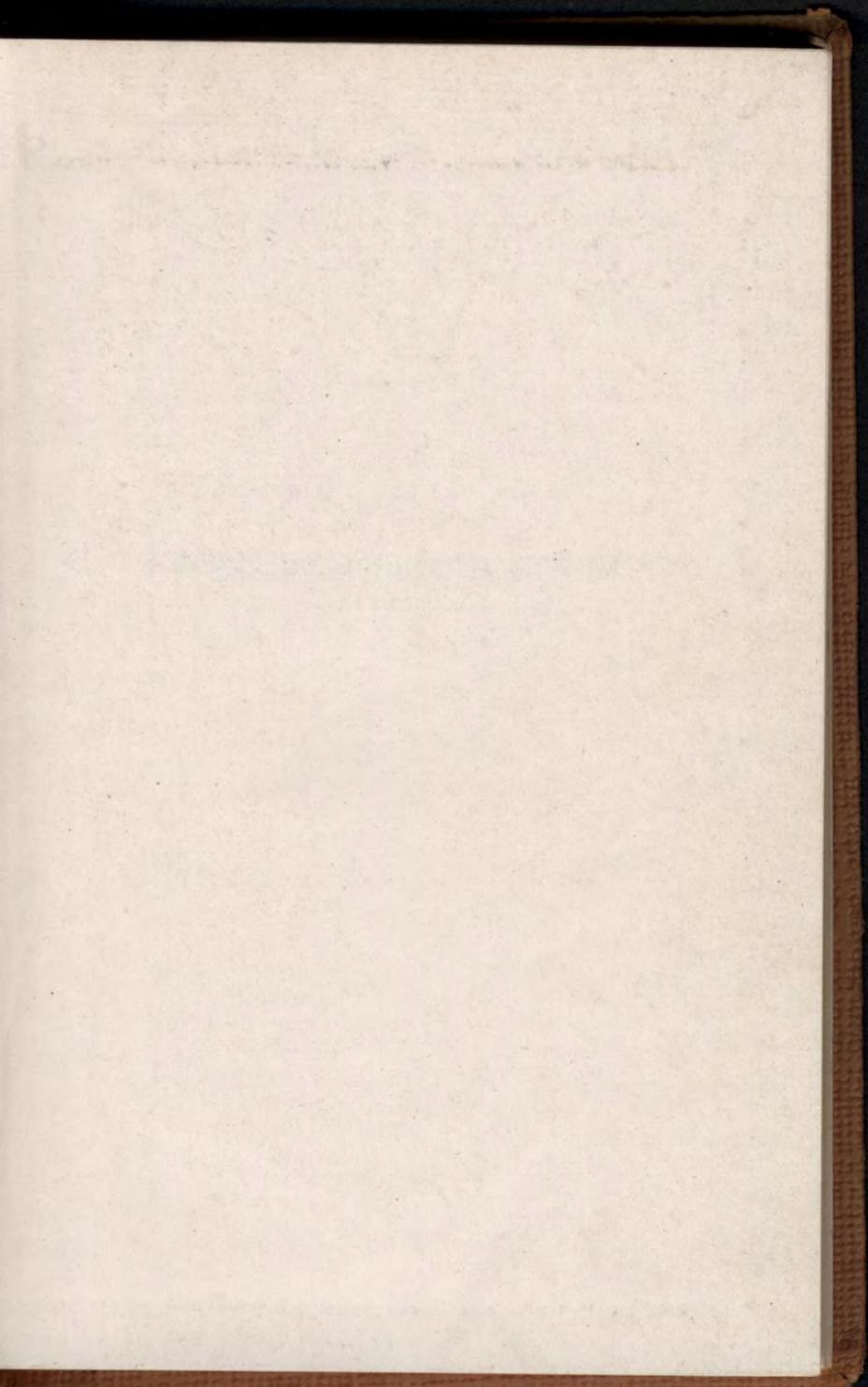


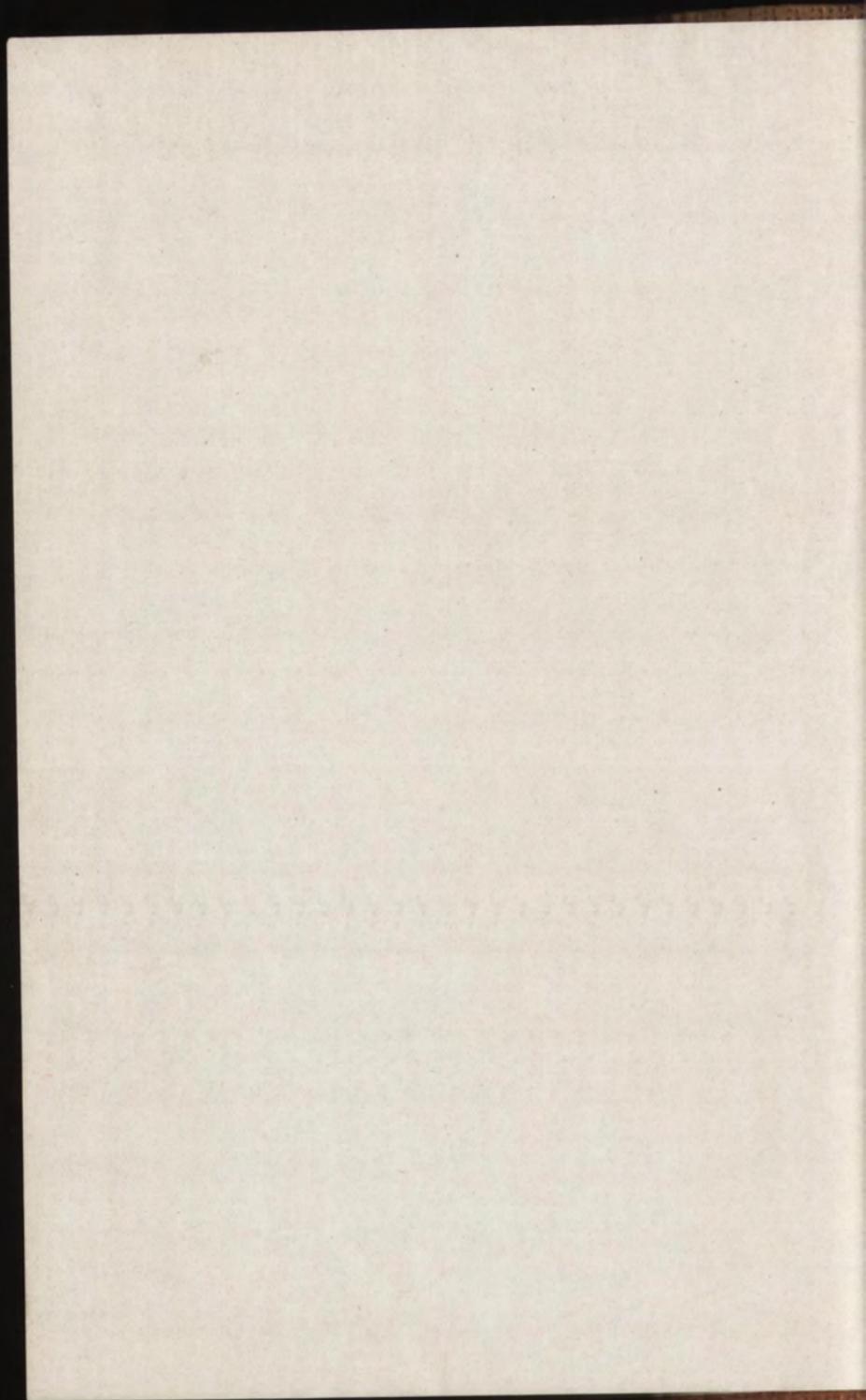
26943A

MAX PERLBERG, L'EVOLUTION BIOCHIMIQUE









F. C. 120.

2455

27 X 1944

26943 A

L'ÉVOLUTION BIOCHIMIQUE

OUVRAGES DU MÊME AUTEUR :

*Transporteurs d'oxygène.* Paris, Hermann, 1934 (Actualités scientifiques et industrielles, n° 102).

*Introduction à la Biochimie générale.* Paris, Masson et Liège, Desoer, 2<sup>e</sup> tirage, 1943.

*Léon Fredericq et les débuts de la Physiologie en Belgique.* Bruxelles, Office de publicité, 1943 (Collection nationale, n° 36).

*Précis de Biochimie humaine.* Paris, Maloine et Liège, Desoer, 2<sup>e</sup> tirage, 1943.

*Cent manipulations biochimiques simples* (en collaboration avec G. Duchâteau). Paris, Masson et Liège, Desoer, 1944.

# L'ÉVOLUTION BIOCHIMIQUE

PAR

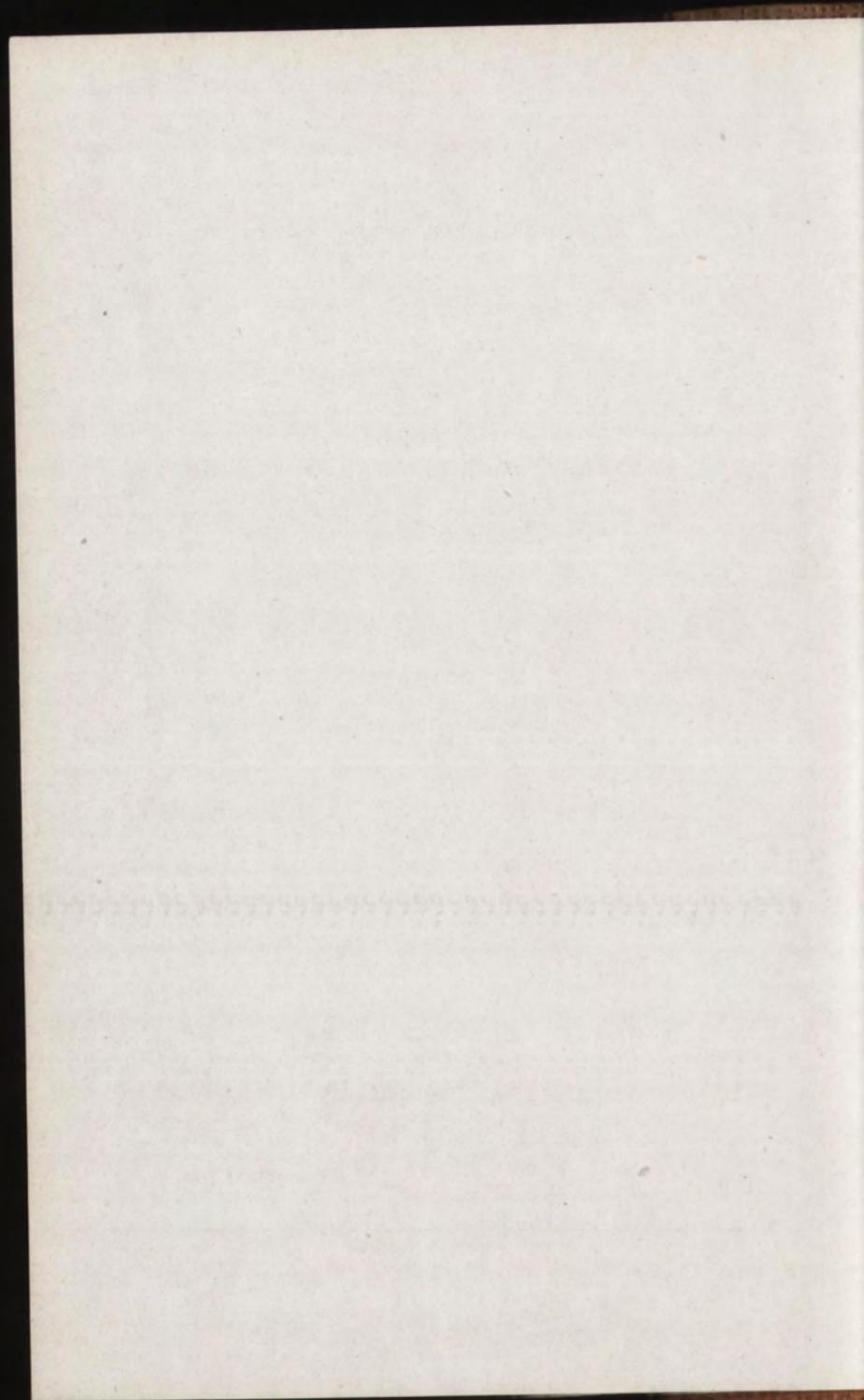
MARCEL FLORKIN

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

EDITIONS DESOER  
21, RUE SAINTE-VÉRONIQUE  
LIEGE

1944

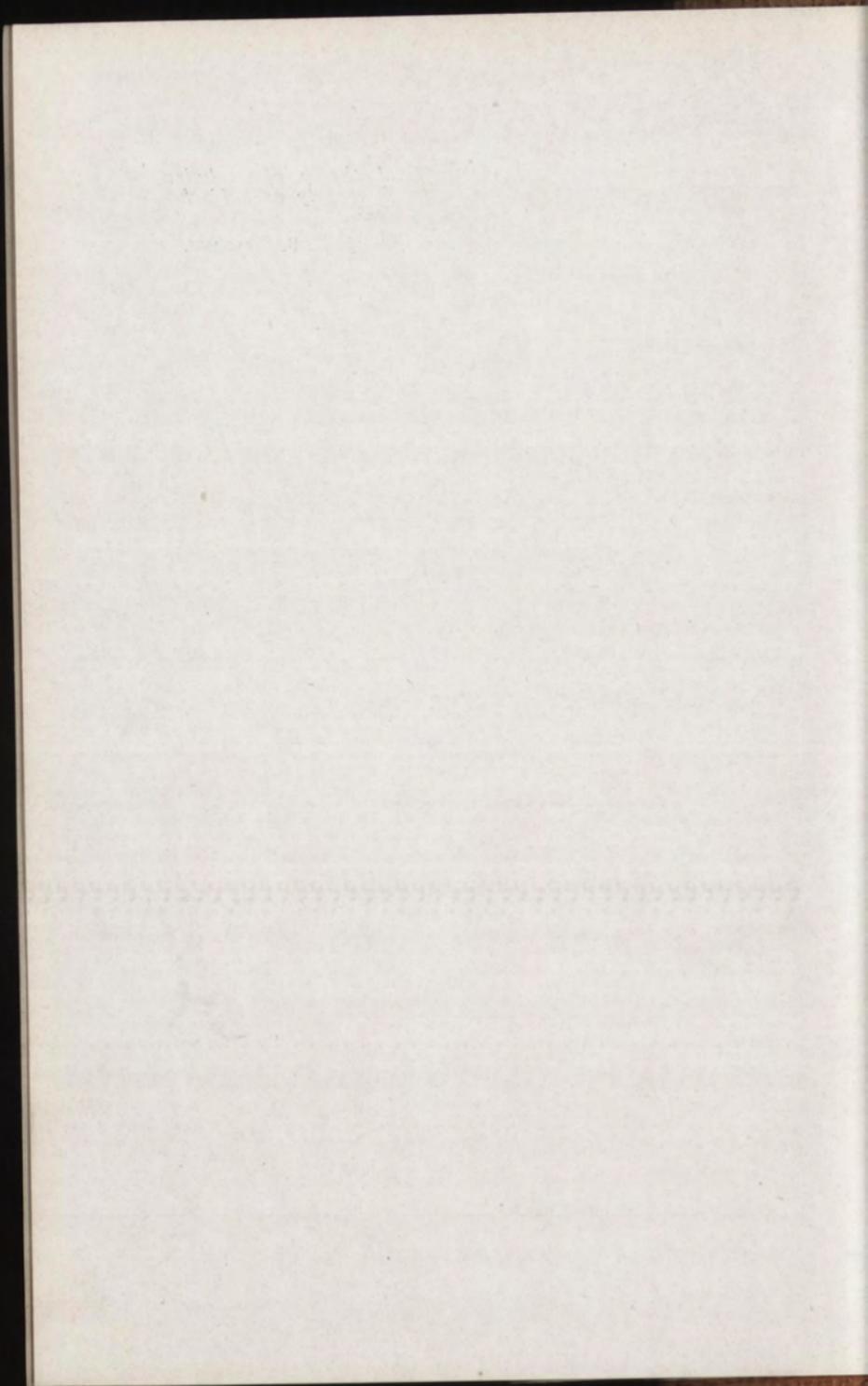




*« Our final theory of evolution  
will see it largely as a bioche-  
mical process. »*

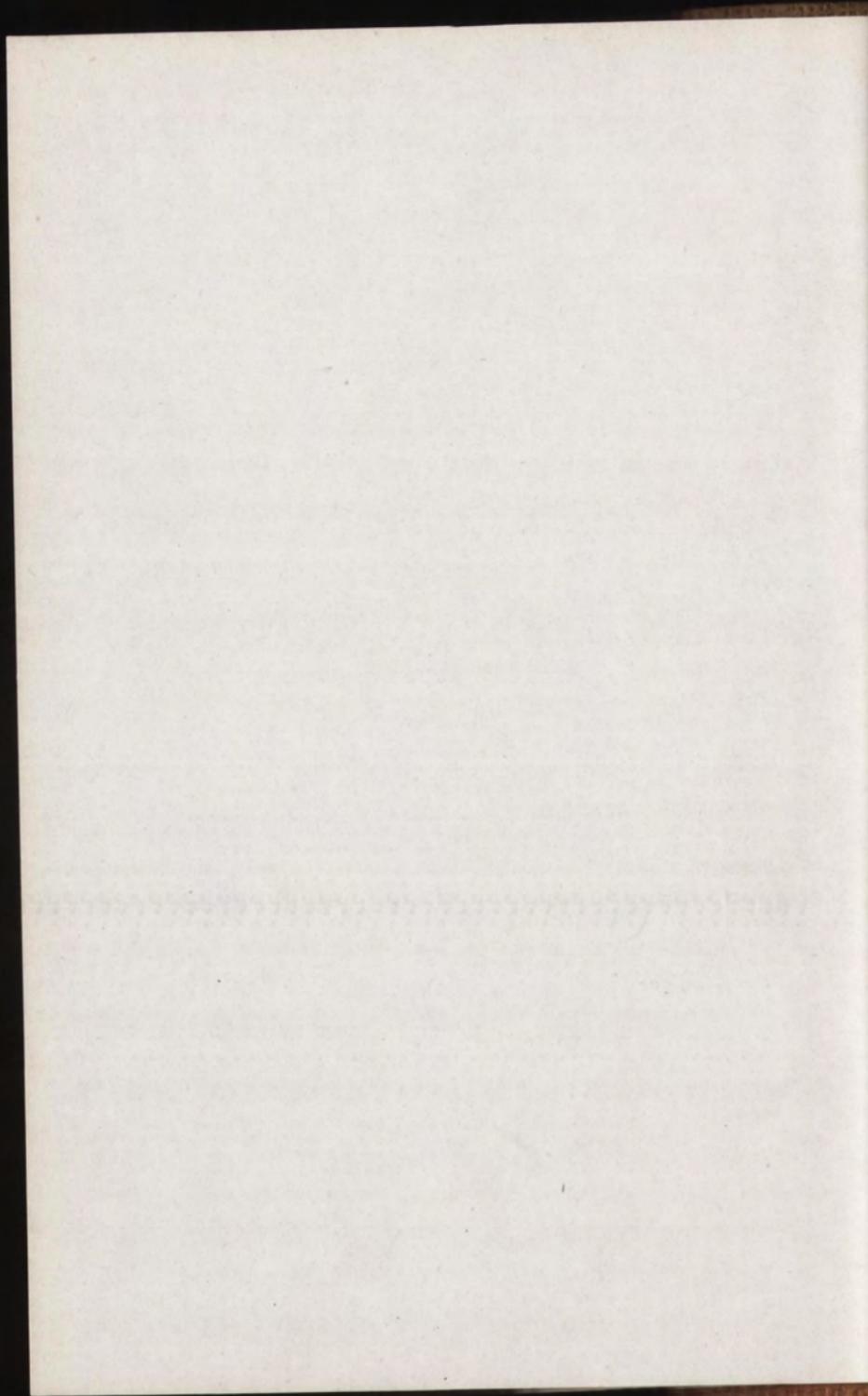
J. B. S. HALDANE.

*A Jean Brachet.*



## TABLE DES MATIÈRES

	Pages
<i>Avertissement</i> . . . . .	9
CHAPITRE I. — <i>Unité de plan biochimique des animaux</i> . . . . .	11
CHAPITRE II. — <i>Dissemblances</i> . . . . .	24
CHAPITRE III. — <i>L'évolution des constituants biochimiques</i> . . . . .	30
CHAPITRE IV. — <i>Systèmes biochimiques à évolution orthogénétique</i> . . . . .	54
CHAPITRE V. — <i>Caractères biochimiques en concordance avec des caractères anatomiques, physiologiques ou écologiques (Adaptations biochimiques)</i> . . . . .	79
CHAPITRE VI. — <i>Caractères systématiques</i> . . . . .	136
CHAPITRE VII. — <i>Perspectives</i> . . . . .	178
<i>Index alphabétique des matières</i> . . . . .	197
<i>Index taxonomique</i> . . . . .	203
<i>Index onomastique</i> . . . . .	207

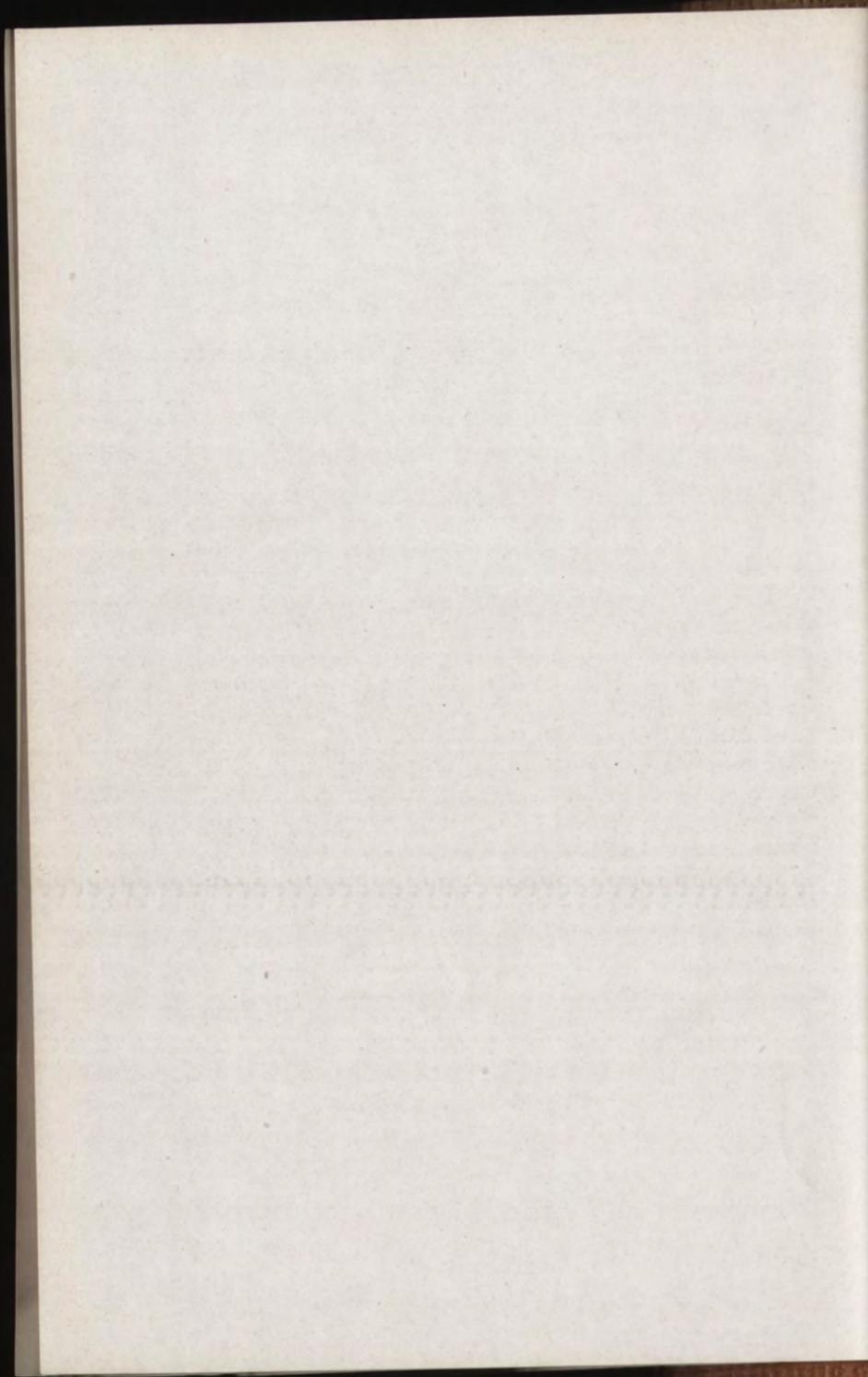


## Avertissement

*Le propos de l'auteur est de montrer, dans ce petit ouvrage, qu'il existe un aspect biochimique de l'évolution et de la classification des animaux, ou, en d'autres termes, qu'il existe des caractères biochimiques systématiques. La notion selon laquelle on peut superposer à la classification zoologique établie par les morphologistes une classification dans l'ordre biochimique n'est nullement évidente a priori. Si elle est démontrée, elle fournit un appui à ceux qui ne voient dans la variété des formes animales que la traduction des différences de leur biochimie. Elle concourt ainsi à placer l'étude de l'évolution animale sur le plan de la biochimie, et à la débarrasser des concepts vagues et plus ou moins théologiques dont elle reste encombrée. Il s'agit donc d'établir les principes de l'établissement d'une hiérarchie des caractères biochimiques qui différencient les Métazoaires, après avoir montré l'unité fondamentale de leur plan biochimique, nouvel argument en faveur de l'unité organique et par conséquent de la théorie de l'évolution. Le dernier chapitre résume quelques inductions encore largement hypothétiques qui permettent de mesurer l'ampleur de la tâche à accomplir, et dont chacun ne prendra que selon son goût.*

M. F.

6 juin 1944.



## CHAPITRE I

### *Unité de plan biochimique des animaux*

Il existe entre les animaux, quelle que soit leur place dans la classification zoologique, des similitudes biochimiques incontestables, traduisant l'unité de plan biochimique de l'organisation animale. Le contraire serait d'ailleurs étonnant, car les animaux sont tous constitués par des cellules et ces dernières présentent des caractères biochimiques communs dont l'étude constitue le domaine de la biochimie générale. C'est, par exemple, un caractère général de la matière vivante d'être constituée en forte proportion par de l'eau. L'eau constituera donc un pourcentage élevé de la masse du corps : 88 % de la chair d'une huître, 77 % du poids d'une grenouille, 60 à 74 % de celui d'une souris. L'analyse globale du corps des animaux les plus divers révèle aussi toujours la présence, dans leur substance, d'une certaine proportion de molécules inorganiques. La présence de ces molécules apparaît comme une condition générale de la vie. Il ne s'agit pas là de constituants rares ou exceptionnels, mais des substances inorganiques les plus banales et les plus communément répandues dans la biosphère : la plus grande portion de la composante inorganique du protoplasme est en effet constituée chez tous les animaux par des chlorures, des sulfates, des phosphates et des bicarbonates de potassium, de calcium, de magnésium et de sodium. Entre les cellules des Métazoaires, et constituant pour ainsi dire le milieu aquatique où elles vivent, se trouvent de petites quantités de liquide interstitiel ou lymphé tissulaire. Il existe d'autre part différents liquides organiques. Chez les Echinodermes, on trouve un liquide dans la cavité cœlomique, autour des viscères, un liquide dans le système des sinus et des lacunes et un autre liquide dans l'appareil ambulacraire.

Chez les Vers, la cavité du corps contient le liquide célo-mique. En outre, chez les représentants les plus élevés de cet embranchement, on trouve un système circulatoire clos contenant un véritable liquide circulant, le sang. Chez les Arthropodes, la cavité du corps, généralement spacieuse, consiste en une cavité primaire et une cavité secondaire (cœlome) confondues par la résorption des mésentères en une cavité unique, l'hémocœle, où circule, propulsé par un cœur d'importance variable, le sang qui baigne directement les tissus. Chez les Mollusques, la circulation est aussi en partie vasculaire et en partie lacunaire et le sang baigne directement les tissus, sauf chez les Céphalopodes où le sang passe des artères dans un système capillaire clos et ensuite dans des veines. Chez les Vertébrés, à côté du système circulatoire clos contenant le sang, il existe un système de canaux clos également, le système lymphatique, contenant la lymphe. Cette dernière trouve son origine dans le liquide interstitiel, lui-même dérivé du contenu des capillaires sanguins. La lymphe circulant dans le système lymphatique finit par se déverser dans le système sanguin. Quel que soit le degré de complexité de la structure anatomique contenant les liquides organiques que nous venons de considérer, c'est toujours le liquide interstitiel qui représente le véritable *milieu intérieur*. Cependant, il existe une telle unité fonctionnelle dans les relations de composition que présentent les divers liquides organiques d'un animal que nous pouvons, avec Claude Bernard, considérer ces derniers comme représentant le *milieu intérieur* des cellules. Ces liquides du milieu intérieur, quels qu'ils soient, sont toujours des solutions aqueuses contenant des substances inorganiques et, quel que soit le groupe zoologique considéré, la grande majorité des constituants inorganiques de ces liquides est toujours représentée par les cations  $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$  et  $Na^+$  et par les anions  $Cl^-$ ,  $SO_4^{--}$ ,  $PO_4^{---}$  et  $HCO_3^-$ . On peut dire la

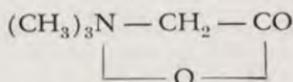
même chose de l'eau de mer. On a, comme on sait, beaucoup épilogué sur cette similitude des liquides organiques des animaux et d'un constituant de la biosphère qui y tient une place importante, les océans couvrant les trois quarts de la surface du globe. Le résidu laissé par l'évaporation de l'eau que contiennent les tissus animaux est constitué, comme nous l'avons dit, pour une petite portion par des molécules inorganiques dont la nature est remarquablement analogue à travers la série animale. La même constatation s'applique aux substances organiques qui constituent la portion la plus importante du résidu sec. Quel que soit, en effet, le groupe zoologique auquel appartient l'animal considéré et quel que soit le stade de son développement ontogénétique, on observe que la grande masse des principes immédiats retirés des animaux appartient à un petit nombre de catégories organiques: lipides, protides et glucides. Comme le montrent les quelques chiffres du tableau I, les animaux présentent sous ce rapport, quel que soit le stade de leur développement, et le groupe zoologique dont ils font partie, une frappante similitude de composition.

Tableau I

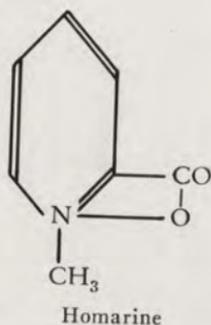
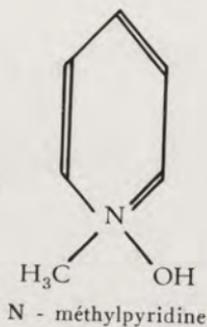
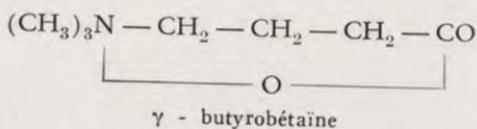
	% du résidu sec				
	Protides	Lipides	Glucides		
<i>Paracentrotus lividus</i> (oursin)	a	b	c	a+b+c	
œuf vierge . . . . .	66,9	21,2	5,4	93,5	Ephrussi et Rapkine
larve de 12 heures	63,7	19,5	5,4	88,6	»
larve de 40 heures	60,6	17,4	3,4	81,4	»
<i>Ostrea edulis</i> (chair de l'huître)	51,2	11,1	28,2	90,5	Atwater
<i>Bombyx mori</i> (ver à soie)					
œuf . . . . .	56,0	19,2	7,0	80,2	Kawaze
larve fraîcht éclos	55,5	13,3	1,8	70,7	»
nymph	52,3	31,1	8,6	92,0	Yonezawa et Yamafugi
imago . . . . .	63,4	24,3	6,5	94,2	»

En résumé, on observe à travers la série animale un plan chimique fondamental qui est commun à tous ses membres : le corps est toujours constitué pour sa masse prédominante par de l'eau. Dans le résidu sec, la plus grande portion des constituants est toujours formée par un mélange de glucides, de lipides et de protides, et la portion inorganique est toujours en prédominance constituée par des chlorures, des sulfates, des phosphates et des bicarbonates de sodium, de potassium, de calcium et de magnésium.

Lors des débuts de l'étude des bases azotées simples, qui représentent une très faible portion des constituants de l'organisme et qui sont situées en dehors de la masse des substances considérées ci-dessus, on avait cru y reconnaître des molécules dont la nature aurait pu marquer la place des organismes dans la série animale. Les progrès de l'étude biochimique de ces substances (Kutscher et Ackermann) ont montré qu'elles ne sont nullement caractéristiques d'une classe et que leur distribution est beaucoup plus large. S'il est vrai qu'on a d'abord trouvé la glycolle-bétaïne chez des Echinodermes, on l'a ensuite retrouvée chez des Vers, chez des Crustacés, chez des Cyclostomes et chez des Poissons. La  $\gamma$ -butyrobétaïne a été trouvée dans les tissus de Cœlentérés, de Mollusques, de Crustacés, de Poissons, de Reptiles et de Mammifères. La N-méthylpyridine a été mise en évidence chez des Cœlentérés, des Mollusques, des Crustacés et des Mammifères. Quant à la homarine, tenue d'abord pour caractéristique du homard, elle a été trouvée aussi chez un Lamellibranche, *Arca*, et chez un oursin, *Arbatia pustulosa*.



Glycolle-bétaïne



Dans ce qui précède, nous nous sommes bornés à une considération statique de la composition chimique des animaux en l'étudiant à un moment déterminé. Dans le temps, cependant, se déroulent dans la masse de chaque animal les innombrables processus qui sont à la base de la fourniture d'énergie que réclame le travail cellulaire, de la formation du protoplasme lui-même et des phénomènes de la vie de relation. L'animal est par exemple en relations d'échanges avec son milieu auquel il emprunte ses aliments. Il est souvent malaisé d'établir une distinction nette, dans la matière vivante, entre les constituants plastiques qui sont les rouages de la machine, et ce qui est dépôt de substances de réserve. L'engin et son combustible ne sont nettement distincts, ni du point de vue morphologique, ni du point de vue biochimique. Quand nous disons cela, nous énonçons d'abord une caractéristique remarquable du système de la matière vivante, et nous caractérisons aussi ses constituants, car ils doivent être capables de deux emplois différents sur la

nature desquels Herbert Spencer attirait déjà l'attention dans ses *Principes de Biologie*. Ces molécules doivent avoir une certaine *stabilité* car elles doivent être capables de jouer le rôle de matériaux de construction, mais elles doivent aussi avoir une certaine *instabilité* et donner prise à l'action des mécanismes de dégradation, pour pouvoir transformer leur énergie chimique en travail. De ce point, comme aussi de l'unité de composition organique définie plus haut, résulte le fait, si fondamental pour l'économie du monde vivant et représentant un des aspects de l'unité organique, que les matériaux plastiques d'un être peuvent devenir les aliments d'un autre être. Dans le monde vivant, le courant de la matière n'est possible que parce que tous les organismes, à l'échelle cellulaire de leur *hiérarchie spatiale*, se nourrissent des mêmes aliments, que nous appellerons *aliments cellulaires*. Ce sont des *acides aminés*, des *oses* et des *acides gras*. Ce sont là, pour les cellules, des *colis d'énergie chimique* dont elles ont le pouvoir d'utiliser le contenu énergétique sous la forme de travail cellulaire, au cours des réactions du *catabolisme*.

Et ce sont les mêmes molécules que les cellules utilisent, dans leur *anabolisme*, pour édifier par le processus de l'assimilation leurs édifices moléculaires caractéristiques, comme aussi les associations de molécules qui sont les éléments de leur structure protoplasmique. Animaux et végétaux, comme le disait Claude Bernard, « vivent identiquement, mais fonctionnent autrement ». Les cellules des uns et des autres utilisent comme aliments les mêmes catégories de molécules organiques. Mais, chez les végétaux, la synthèse chlorophyllienne permet, grâce à l'activité des organes verts, l'édification, à partir de l'eau, des substances inorganiques et de l'énergie solaire, de réserves de molécules complexes. La sève brute, constituée par une solution saline, arrive aux organes où s'accomplissent les synthèses chlorophylliennes d'où

résultent des glucides polymérisés et où se forment aussi des protéines. C'est à partir de ces formes de dépôt que sont libérés, grâce à l'activité d'enzymes hydrolysants, les oses et les acides aminés que la sève élaborée transporte aux cellules dont ils sont les aliments. C'est un caractère général des animaux d'être *hétérotrophes*, contrairement aux végétaux verts, qui sont *autotrophes*. Les aliments des animaux sont constitués par la substance d'autres êtres, animaux ou végétaux, dans laquelle ils trouvent toutes fabriquées les molécules complexes (surtout protéines, glycérides et glucides polymérisés) dont l'activité de leurs hydrolases digestives libère les *aliments cellulaires* qui sont ensuite transportés vers les cellules. La préparation de la nourriture cellulaire à partir des aliments empruntés au monde extérieur est le résultat de l'action d'un système d'enzymes digestifs qui présente à travers le règne animal une remarquable unité. Ce système enzymatique est constitué par des hydrolases ou agents de clivages hydrolytiques dont les groupes correspondent à ceux des principaux aliments.

D'une manière tout à fait générale, au cours de la digestion, l'hydrolyse des *protéines* est assurée, chez les animaux, par une série d'enzymes dont chacun est spécifique d'une liaison particulière de la molécule protéinique. Ces enzymes (protéases) sont au nombre de quatre au moins, représentant les quatre catégories suivantes :

1° Une *protéinase*, enzyme catalysant l'hydrolyse des protéines en polypeptides ;

2° Une *carboxypeptidase*, enzyme réalisant le clivage d'un polypeptide en mettant en liberté des acides aminés qui se trouvaient, dans la protéine, avec un groupement carboxyle libre, et des dipeptides ;

3° Une *aminopeptidase*, enzyme produisant le clivage d'un polypeptide en mettant en liberté des acides aminés qui

avaient, dans la protéine, un groupement aminé libre, et des dipeptides ;

4<sup>o</sup> Une *dipeptidase*, décomposant les dipeptides en acides aminés. L'existence de ces quatre substances fonctionnelles de spécificités différentes a été mise en évidence de manière générale dans le tube digestif des Métazoaires. Quant à l'hydrolyse des polymères d'oses, elle est réalisée par des *glucidases* : *oligases* ou hydrolases des osides et *polyases* ou glucidases des glucides polymérisés tels que l'amidon et le glycogène. On a pu mettre en évidence dans le système enzymatique digestif des animaux les plus divers des oligases comme l' $\alpha$ -glucosidase et la  $\beta$ -galactosidase qui apparaissent comme généralement distribuées chez les Métazoaires. C'est aussi le cas pour l' $\alpha$ -amylase. Le système enzymatique digestif des animaux comporte encore de manière générale un constituant de la catégorie des *estérases*, une lipase réalisant l'hydrolyse des esters d'alcools et d'acides gras et en particulier des glycérides.

Une fois amenés aux cellules par les liquides du milieu intérieur, les constituants de la nourriture cellulaire préparée à partir des aliments par le système enzymatique commun aux différents animaux, y subissent les transformations du catabolisme, au cours duquel la dégradation de leur énergie chimique, accompagnant sa transformation en travail, s'accomplit selon le même plan chez les différents groupes animaux. En ce qui concerne le catabolisme glucidique, qui consiste en une déshydrogénation de trioses résultant de la décomposition par l'action d'une aldolase, des hexoses phosphorylés, si de l'oxygène est présent dans les cellules, le triose est déshydrogéné en acide pyruvique et l'hydrogène, passant par une série de transmetteurs dont le premier terme est l'acide oxaloacétique, est dirigé vers l'accepteur oxygène qui est transformé en eau. L'acide pyruvique subit ensuite une décarboxylation oxydative dans

laquelle intervient la déshydrogénase pyruvique, avec l'oxygène comme accepteur, et il est transformé en acide acétique, lequel est ensuite dégradé en  $H_2O$  et  $CO_2$ . Si l'oxygène manque, la déshydrogénation du triose s'opère avec, comme accepteur d'hydrogène, l'acide pyruvique qui est transformé en acide lactique, l'acide pyruvique résultant de la déshydrogénation du triose servant alors d'accepteur pour l'hydrogène venant d'une nouvelle molécule de triose : c'est la fermentation lactique. Les acides gras sont, dans les cellules, catabolisés principalement par le mécanisme de la  $\beta$ -oxydation qui consiste en une série de déshydrogénations et d'hydratations conduisant, puisque les acides gras naturels sont à nombre pair d'atomes de carbone, à la formation d'acide acétique, dégradé ensuite en  $CO_2$  et  $H_2O$ . Les acides aminés subissent de leur côté une désamination oxydative, avec production d'ammoniaque et d'un acide cétonique qui est ensuite dégradé en  $CO_2$  et  $H_2O$ . Ces différents catabolismes, dans les conditions normales d'aérobiose, s'accomplissent avec l'intervention de l'oxygène fonctionnant comme accepteur d'hydrogène. Une portion de la fonction de l'oxygène comme accepteur s'accomplit dans la cellule animale avec intervention d'un système de transmetteurs d'hydrogène qui comporte une série d'acides en  $C_4$ , puis de transmetteurs d'électrons dont la série se termine par une oxydase qui transfère des électrons à l'oxygène, lequel peut alors se combiner avec des ions  $H^+$  pour fournir de l'eau. Ce système, dont la cytochrome-oxydase est un constituant et dont on peut schématiser la forme comme suit :

$O_2$  — Oxydase — Transmetteurs d'électrons — Transmetteurs d'hydrogène — Déshydrogénase — Substrat,  
est inhibé par l'acide cyanhydrique. L'étude de l'action de ce toxique sur la respiration de diverses cellules animales a montré qu'il existe à côté de ce système de substances fonctionnelles, assurant notamment le catabolisme glucidique, un

second système, assurant l'accomplissement d'une part moins importante de la respiration, part assez constante chez les cellules animales les plus diverses. Ce second système implique la participation du ferment jaune, et il assurerait, selon différents auteurs, le catabolisme des acides gras. Le fait que la quantité d'oxygène consommé par mgr. de tissu sec et par heure en présence de cyanure est du même ordre de grandeur pour les tissus animaux des provenances les plus diverses (rein de rat : 0,8-2,5 ; foie de rat : 0,2-1,7 ; branchies d'huître : 0,5 ; larves de *Tenebrio molitor* : 1,1) fournit un nouveau caractère commun aux divers groupes animaux.

L'oxygène moléculaire utilisé comme accepteur d'hydrogène dans la respiration est fourni aux cellules par simple diffusion à partir du milieu extérieur lorsqu'il s'agit de formes assez petites pour que ce mécanisme soit efficient. Quand le volume des animaux augmente, le mécanisme général de ce transport consiste en une prise d'oxygène par le milieu intérieur au niveau de certaines surfaces d'échanges avec le milieu extérieur (branchies, poumons, trachées, etc.) et, le cas échéant, d'un transport d'oxygène de ces surfaces aux cellules par le ministère de molécules spéciales, celles des *transporteurs d'oxygène*.

Au cours de la spécialisation fonctionnelle que subissent les tissus des Métazoaires, on voit apparaître fréquemment des cellules spécialisées dans la fonction de contraction, les cellules musculaires. Quelle que soit leur nature, muscles striés ou lisses de Vertébrés ou d'Invertébrés, la contraction est toujours le résultat de la fonction d'une protéine particulière, la myosine, et la fourniture d'énergie dépend toujours de la dégradation de glycogène. Le mécanisme de la dégradation anaérobie du glycogène musculaire, ou phosphoryse, suit partout la même voie. Le glycogène est d'abord transformé en hexosemonophosphate par de l'acide

phosphorique provenant des phosphates inorganiques. L'hexomonophosphate subit une seconde phosphorylation aux dépens d'un donateur de phosphate, l'hexosediphosphate étant alors transformé en triosephosphates qui subissent ensuite différentes actions qui les amènent à l'état d'acide lactique. Le donateur de phosphate qui rend possible la transformation de l'hexosemonophosphate est ensuite restauré dans son état primitif par un système adjuvant de la phosphorylation. Le schéma général des premiers stades de la phosphorolyse du glycogène musculaire des animaux est donc le suivant :

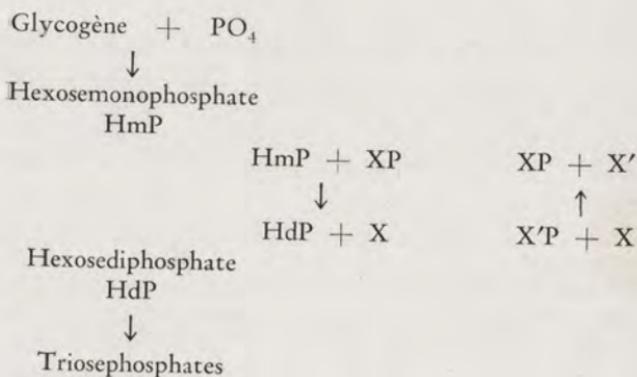


FIG. 1. — Schéma général du phénomène de la transmission de phosphate dans les premiers stades de la phosphorylation du glycogène musculaire.

Au cours de la croissance d'un organisme, ses différentes parties ne s'accroissent pas au même rythme que l'ensemble. Ce sont les changements de proportions des différents organes (croissance relative) qui rendent raison des variations ontogénétiques de la forme. Des nombreux résultats acquis dans ce domaine, on a tiré la conclusion qu'il existe

un type de relation permettant de décrire les croissances relatives les plus diverses. Chez des animaux appartenant à des embranchements différents, les relations entre poids (ou dimensions) d'organes différents et poids (ou dimensions) du corps entier (ou d'un organe servant de référence) peuvent être exprimées par des équations du type

$$y = bx^\alpha$$

où  $b$  et  $\alpha$  sont des constantes et où  $y$  représente le poids de l'organe et  $x$  celui du corps entier. En coordonnées logarithmiques, on obtient des droites de pente  $\alpha$ ,  $\alpha$  étant  $> 1$  si l'organe considéré s'accroît plus vite que le reste du corps;  $\alpha$  étant  $< 1$  s'il croît moins vite et  $\alpha$  étant  $= 1$  s'il lui reste proportionnel. Si  $\alpha$  est égal à 1, on dit que la croissance est isométrique. Si  $\alpha$  n'est pas égal à 1, on dit que la croissance est allométrique, l'allométrie étant positive si  $\alpha > 1$  et négative si  $\alpha < 1$ .  $\alpha$ , pente de la droite figurative du phénomène en coordonnées logarithmiques, est la *constante de croissance* et  $b$ , qui représente la taille de l'organe  $y$  quand  $x = 1$ , est l'*indice origine*. C'est à G. Teissier que revient le mérite d'avoir appliqué de pareilles considérations à la *croissance biochimique*. Si on compare, par exemple, l'accroissement de différents constituants chimiques (eau, poids sec, protéines, lipides, cendres, N total, C total, P total, P lipidique, P nucléique, N protéinique) à l'accroissement du poids frais ou du poids sec d'un animal, on obtient des points figuratifs de la croissance relative se plaçant sur une droite dans les cas les plus simples et sur deux ou trois droites dans les cas les plus complexes. D'autre part, comme Needham l'a montré, les croissances relatives d'un constituant chimique déterminé présentent chez les animaux les plus divers une concordance remarquable. Il existe donc un plan unique de la *croissance biochimique* des animaux.

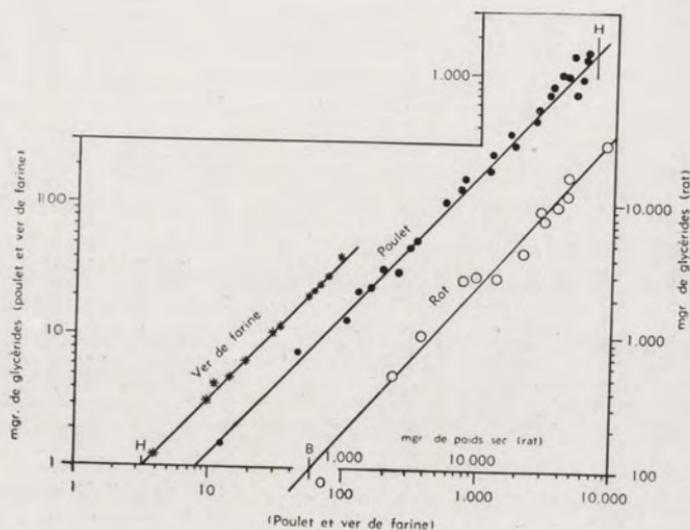


FIG. 2 (Needham). — *Glycérides chez le ver de farine* (Teissier), *chez le poulet* (Murray, Cahn, Romanov) *et chez le rat* (Chanutin) *au cours de la croissance.*

Nous pourrions encore citer d'autres faits attestant l'unité de plan biochimique de la vie animale, plan qui représente en somme le canevas commun sur lequel l'évolution a construit les broderies variées de la multiplicité des formes. L'existence de ce plan atteste une fois de plus l'unité organique du monde animal, unité qui, loin de contredire la notion d'évolution, est au contraire sa condition nécessaire et son argument décisif.

## CHAPITRE II

### *Dissemblances*

S'il est vrai que les animaux présentent une remarquable unité de composition, un examen plus poussé de leurs constituants et des proportions relatives de ces derniers permet cependant de déceler des différences d'ordre biochimique. Les liquides du milieu intérieur constituent comme nous l'avons dit, des solutions salines dont les constituants principaux sont les mêmes partout. Mais si nous considérons la concentration globale des constituants inorganiques, nous voyons apparaître des dissemblances très marquées, traduites par exemple par des différences de conductibilité. Les valeurs de cette dernière ( $K \cdot 10^4$ ) sont en effet très différentes : 503 pour le liquide de la cavité générale de l'Echinoderme *Holothuria poli*, 183 pour le sérum du congre *Conger vulgaris*, 69 pour celui de la tortue *Emys europaea* (Bottazzi). Si on mesure d'autre part la concentration des différents ions dans la phase liquide du milieu intérieur, on observe aussi des différences, comme le montrent les chiffres du tableau II, relatifs à la composition inorganique des milieux intérieurs d'une série d'animaux : un Invertébré marin, l'Holothuride *Caudina chilensis* ; deux Mollusques, l'un dulcicole, l'Anodonte, et l'autre terrestre, l'escargot ; un Crustacé dulcicole, l'écrevisse ; un Insecte, l'hydrophile ; un Poisson osseux marin, *Lophius piscatorius* et la grenouille.

S'il est vrai que les milieux intérieurs circulants sont partout des liquides contenant des protéines, la concentration de ces protéines n'est pas la même dans tous les cas. Elle est par exemple de 0,1 % environ chez les Lamellibranches

marins, tandis qu'elle est de l'ordre de 4 % chez les Crustacés décapodes (Florkin et Blum). Le rapport arginine-lysine de ces protéines du milieu intérieur correspond à 10/18 chez les Mammifères (Block), tandis qu'il est de 10/26 chez l'anodonte (Florkin et Duchâteau). Les milieux intérieurs circulants contiennent partout de l'azote non protéinique, mais en quantités totales très différentes et avec des proportions très variables des différents constituants, ainsi que le montre le tableau III.

Partout aussi dans les milieux intérieurs circulants, on trouve du glucose, mais sa concentration est par exemple (glycémie vraie plasmatique) voisine de 10 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> chez un Invertébré marin comme le siponcle (Florkin), de 20 mgr. chez un Elasmobranchie comme *Scyllium canicula* (Florkin), de 60-90 mgr. chez l'homme et de 160 mgr. chez la poule (Erlenbach).

Tableau II

Teneur de la phase liquide du milieu intérieur  
en substances inorganiques  
(mgr/cm<sup>3</sup>)

	K	Ca	Mg	Na	Cl	
<i>Caudina chilensis</i>	0,44	0,39	1,31	10,10	18,76	Koizumi
<i>Anodonta cygnaea</i>	0,01	0,28	0,005	0,44	0,42	Florkin
<i>Helix pomatia</i>	0,18	0,17	0,02	1,37	1,98	Lustig, Ernst et Reuss
<i>Astacus fluviatilis</i>	0,11	0,48	0,06	3,49	6,21	Bogucki
<i>Hydrophilus piceus</i>	0,54	0,46	0,54	2,76	1,42	Florkin
<i>Lophius piscatorius</i>	0,27	0,14	0,02	4,62	6,77	Smith
<i>Rana</i>	0,39	0,09	0,04	2,18	2,45	Urano

Tableau III

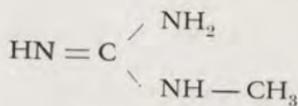
Teneur de la phase liquide du milieu intérieur  
en azote non protéinique et en ses différents constituants  
(mgr/100 cm<sup>3</sup>)

	N non protéinique	N de l'urée	N de l'acide urique	N aminé	N purique	
<i>Asterias rubens</i> (liquide périviscéral)	1,95	0,09		0,8		Delaunay
<i>Paracentrotus lividus</i> (id.)	3,74	0,12	0,07	2,4	0,23	»
<i>Palinurus vulgaris</i>	26,5	5,5	0,3	8,0	2,1	»
<i>Bombyx mori</i> (le jour de l'éclosion)	496,0		4,8	250,0		Florkin
<i>Carcharias littoralis</i>	1125,0	1080,0		7,5		Smith
<i>Conger vulgaris</i>	33,0	20,0		6,0		Delaunay

Si nous considérons par exemple la portion lipidique des animaux, nous voyons qu'elle en représente des proportions variables suivant les cas. Elle constitue par exemple, par rapport à la matière sèche, 11 % de la chair d'une huître, 25 % de la matière sèche d'un papillon de *Bombyx mori* et 40 % de celle d'un homme moyen en bonne santé et alimenté normalement. Mais si nous considérons la portion lipidique de la matière qui constitue les animaux, du point de vue qualitatif (Hilditch ; Lovern), nous pouvons dire que chaque espèce animale a sa graisse particulière, le type des constituants lipidiques pouvant d'ailleurs varier d'un organe à un autre chez le même individu. Les glycérides animaux peuvent être répartis en deux catégories principales : celle des glycérides d'animaux aquatiques, dans lesquels on trouve un mélange complexe

d'acides gras très variables quant à leurs grosseurs moléculaires, mais insaturés pour la plus grande part, et celle des glycérides d'animaux terrestres, surtout saturés. Parmi ces derniers, on peut encore distinguer deux catégories : celle des Rongeurs et des Oiseaux, dont la graisse contient 25 à 30 % d'acide palmitique et celle du porc et des herbivores tels que le bœuf et le mouton chez lesquels prédomine l'acide stéarique. Parmi les Poissons, on peut sous le rapport de la composition de la graisse, distinguer les Poissons marins des Poissons d'eau douce, ces derniers ayant une proportion plus élevée d'acides non saturés en  $C_{16}$  et  $C_{18}$  et une proportion moindre d'acides non saturés en  $C_{20}$  et  $C_{22}$ .

Il existe donc entre les animaux des différences biochimiques d'ordre quantitatif, mais il existe aussi des différences d'ordre qualitatif. Dans le domaine des bases azotées simples, s'il est vrai que pour certaines d'entre elles on note une distribution assez étendue parmi les animaux, ce n'est pas toujours le cas. S'il est vrai que les bêtaïnes sont très répandues chez les animaux, on n'en trouve jamais dans le corps des Insectes, quel que soit leur habitat et leur genre de vie. La méthylguanidine se trouve chez les Vertébrés, mais pas chez les Invertébrés (Kutscher et Ackermann).



Méthylguanidine

La triméthylamine, présente chez les Poissons marins, n'existe pas chez les Poissons d'eau douce.

Le transport de l'oxygène du milieu extérieur aux cellules est assuré par le mécanisme général de l'intervention de molécules capables de contracter une combinaison lâche

avec l'oxygène. Mais la nature du transporteur varie : hémocyanine contenant du cuivre, chez les Crustacés et hémoglobine contenant du fer, chez les Vertébrés et chez certaines Annélides, par exemple. En outre, une hémoglobine de Vertébré n'a pas la même composition qu'une hémoglobine d'Annélide.

Le mécanisme des premiers stades de la phosphorylation du glycogène dans la contraction musculaire anaérobie est le même pour tous les tissus musculaires et peut, avons-nous dit, être représenté par la figure 1, mais X'P est constitué chez les Vertébrés par de la phosphocréatine, tandis que chez les Mollusques ou chez les Arthropodes, il est représenté par de la phosphoarginine.

Nous avons noté la grande unité de forme du système hydrolasique de la digestion chez les animaux. Cependant, si nous comparons par exemple un Spongiaire et une Annélide, nous observons chez le premier une digestion exclusivement intracellulaire, tandis que chez la seconde la digestion s'opère dans la lumière du tube digestif au moyen des hydrolases des sucs qui y sont déversés. Nous observons donc ici une différence caractéristique de localisation du système enzymatique en cause. Dans d'autres cas, nous pouvons mettre en évidence des différences d'extension d'un processus résultant de la mise en jeu d'un système de substances fonctionnelles. C'est ainsi que chez l'écrevisse, par exemple, le catabolisme du noyau de la purine est poussé jusqu'au stade de la formation d'ammoniaque, tandis que chez la grenouille il ne dépasse pas le stade de l'urée et, chez l'homme, celui de l'acide urique.

Il arrive qu'on observe dans un groupe ou dans une espèce animale l'existence d'un constituant biochimique qui leur soit particulier. C'est le cas pour la présence d'acide allantoinique dans les hématies céloplasmiques des Sipunculien (Florkin et Duchâteau), ou encore pour la présence, dans ces

mêmes cellules, de l'hémérythrine, transporteur d'oxygène particulier à ce groupe.

Les quelques exemples cités montrent la nécessité d'établir une classification des différences d'ordre biochimique que présentent les animaux. Il importe d'établir des comparaisons à l'échelle des constituants biochimiques d'une part, et à celles des systèmes biochimiques d'autre part. Certains caractères sont en corrélation avec des caractères anatomiques, physiologiques ou œcologiques particuliers. D'autres apparaissent comme caractéristiques de certains groupes. Il importe donc d'établir une hiérarchie des caractères biochimiques.

## CHAPITRE III

### *L'évolution des constituants biochimiques*

Lorsque nous attaquons l'étude de la biochimie comparée des animaux par le biais de la considération des constituants biochimiques, c'est-à-dire des espèces chimiques qui entrent dans la composition de la matière qui les constitue, nous sommes amenés à établir des comparaisons d'ordres différents. Nous pouvons considérer d'abord ces substances quant à leur nature chimique, indépendamment du rôle qu'elles jouent dans l'organisme, soit en tant que constituants plastiques, soit en tant que substances fonctionnelles. Nous appellerons substances *homologues* celles qui présentent une parenté chimique. L'homologie biochimique peut être complète : c'est le cas par exemple pour les molécules inorganiques qui entrent dans la composition du milieu intérieur de tel animal ou de tel autre. Quand il s'agit de molécules plus grosses, le degré d'homologie peut être moindre : les sérum-albumines de différents Mammifères ne sont, par exemple, pas identiques. L'homologie biochimique peut donc présenter divers degrés, depuis l'identité complète jusqu'à la simple parenté chimique.

D'autre part, nous dirons que deux substances sont biochimiquement *analogues* lorsqu'elles exercent, dans les organismes qui les contiennent, les mêmes fonctions.

### ANALOGIES BIOCHIMIQUES

#### 1. *Transporteurs d'oxygène.*

Le transport de l'oxygène de la frontière du milieu extérieur vers les tissus est accompli chez les animaux les plus divers, Echinodermes, Vers, Crustacés, Mollusques, Vertébrés, par des molécules spécialisées capables de contracter

une combinaison lâche avec l'oxygène quand la pression de ce dernier est élevée, et de l'abandonner quand la pression est basse : ce sont les *transporteurs d'oxygène*. Ces transporteurs sont de quatre types différents :

les *hémoglobines*, pigments respiratoires rouges des Vertébrés (hémoglobines vraies) et de nombreux Invertébrés (érythrocrurines), contenant du fer et dérivés du protohème ;

les *chlorocrurines*, pigments sanguins verts de certaines Annélides, contenant du fer et dérivés du chlorocrurohème ;

les *hémocyanines*, pigments sanguins bleus de nombreux Crustacés et Mollusques, contenant du cuivre et qui ne sont pas des dérivés d'hèmes ;

les *hémérythrine*s, pigments cœlomiques rouge violacé des Sipunculien, contenant du fer mais pas d'hème.

Ces espèces biochimiques différentes ont en commun la propriété d'être oxygénées par l'oxygène moléculaire qui se combine avec elles sans que se modifie la valence du métal qu'elles contiennent, ce qui est le cas lors d'une oxydation. C'est cette propriété commune qui confère à ces quatre types de molécules leur analogie biochimique, qui rend compte de leurs propriétés physiologiques.

L'oxygène se combine avec les transporteurs en proportions définies : une molécule par atome de fer de l'hémoglobine (Peters) ou de la chlorocrurine (Fox), une molécule pour deux atomes de cuivre de l'hémocyanine (Dhéré), une molécule pour trois atomes de fer de l'hémérythrine (Florin). L'hémoglobine existe à l'état dissous, dans le sang de la plupart des Annélides polychètes et oligochètes, de la larve de *Chironomus*, de certains Hirudinés, et de *Planorbis*. On la trouve, enfermée dans des hématies, dans le sang de certains Némertiens et Turbellariés, des Phoronidiens, de certains Lamellibranches et des Vertébrés, et dans le liquide cœlomique de certains Echinodermes, de certains Echiuriens, de

certaines Annélides polychètes et de certains Mollusques amphineures.

La chlorocruorine est dissoute dans le sang de certaines Annélides : Chlorémiens, Sabelliens et Serpuliens.

L'hémocyanine est dissoute dans le sang des Crustacés décapodes, des Mollusques céphalopodes et de la plupart des Mollusques gastéropodes et des Arachnomorphes.

L'hémérythrine existe, enfermée dans des hématies, dans le liquide cœlomique des Sipunculiens.

Alors que l'hémocyanine est toujours dissoute dans les liquides organiques, l'hémérythrine est toujours contenue dans des hématies. L'hémoglobine, elle, se présente sous un état ou l'autre suivant les cas. Quand elle se trouve dans un liquide cœlomique, elle est toujours contenue dans des hématies. Le caractère d'analogie que présentent les quatre catégories de substances considérées est leur propriété commune de fonctionner comme transporteurs d'oxygène.

Pour accomplir ce transport, un sang doit pouvoir se charger d'oxygène au niveau d'une surface d'échange avec l'extérieur (poumon, branchie, etc.) et livrer son oxygène au niveau des tissus. C'est ce que permet la présence d'un transporteur d'oxygène qui se charge de ce gaz lorsque sa pression partielle est élevée et l'abandonne quand elle est basse. L'acide pyrogallique, par exemple, se combine bien avec l'oxygène, mais il ne cède pas ce gaz de nouveau : il ne pourrait jouer le rôle de transporteur qu'accomplissent les pigments respiratoires du fait de l'existence de leur courbe de dissociation. La figure 3 représente cette courbe dans les cas de milieux intérieurs contenant différents transporteurs. Typiquement, ces courbes ont une forme sigmoïde. Le concept de transporteurs d'oxygène, exprimant l'analogie d'une série de substances biochimiques, est donc un concept physiologique, impliquant la communauté d'une propriété physiologique particulière, celle de présenter une *oxygénation*

## ÉVOLUTION DES CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES 33

*réversible*. Cette propriété justifie le classement, dans une même catégorie, de substances présentant des différences chimiques aussi marquées que celles qui séparent l'hémoglobine de l'hémocyanine.

Degré d'oxygénation,  
%

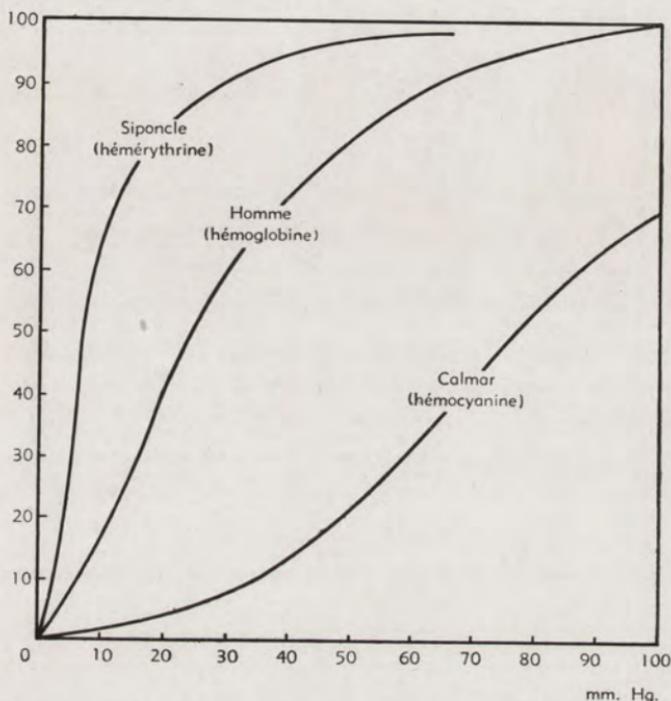


FIG. 3. — Courbes de dissociation, dans les conditions physiologiques, des transporteurs d'oxygène de différents animaux. Siponcle (hémérythrine) temp. 19°, pH 7,7 (Florkin); homme (hémoglobine), temp. 38°, pH 7,47 (L. J. Henderson); calmar (hémocyanine), temp. 25°, pCO<sub>2</sub> 3 mm. (Redfield et Ingalls).

## 2. *Transmetteurs de phosphate.*

Nous avons, dans le chapitre I, signalé l'existence d'un mécanisme de phosphorylation du glycogène, commun aux tissus musculaires des animaux. Au cours de cette phosphorolyse, le glycogène est d'abord transformé en hexosemonophosphate qui se transforme ensuite en hexosediphosphate, la seconde molécule de phosphate lui étant transmise par un premier donateur de phosphate. L'hexosediphosphate est ensuite transformé en triosephosphates. Le donateur qui a fourni le phosphate de la seconde phosphorylation est ensuite restauré grâce à l'intervention d'un système adjuvant de la phosphorylation, comprenant un second donateur qui restaure la molécule du premier et est lui-même rephosphorylé dans une phase ultérieure du processus. Ces phénomènes généraux de la transmission de phosphate dans les premières phases de la phosphorylation du glycogène sont résumés dans la figure 1.

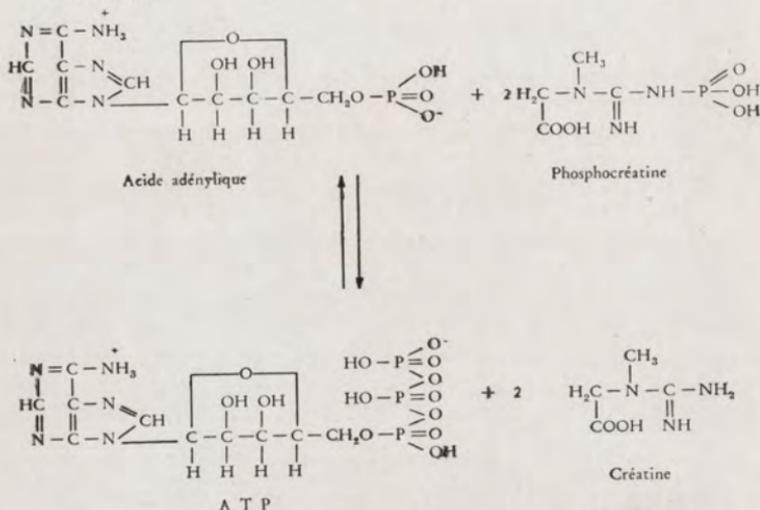
Dans le muscle strié des Vertébrés, le rôle du premier donateur XP est rempli par l'acide adénosinetriphosphorique et celui du second donateur X'P est joué par la phosphocréatine, et les premières étapes de la phosphorolyse sont les suivantes :

1. Glycogène (1 unité) + phosphate inorganique = Hexosemonophosphate.

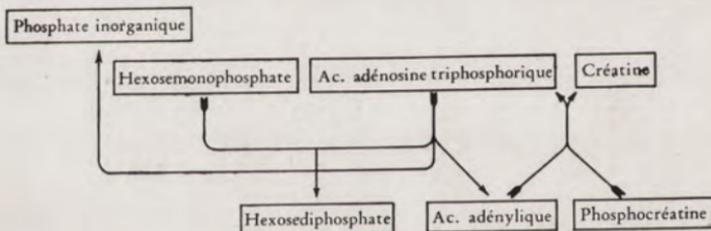


La restitution de l'ATP se fait ensuite grâce à l'intervention de la phosphocréatine.

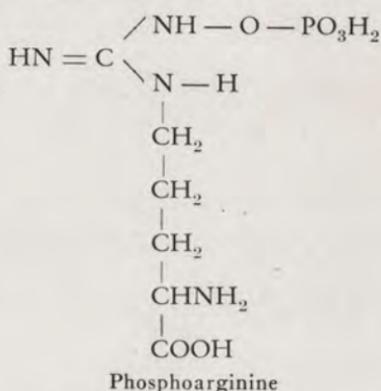
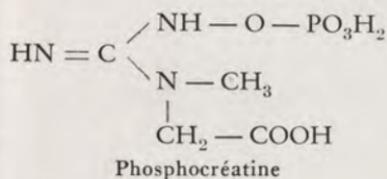
— Acide adénylique + 2 phosphocréatine = ATP + 2 créatine.



L'ensemble du processus de transmission de phosphate chez les Vertébrés, élucidé surtout par les travaux de Meyerhof et par ceux de Parnas, peut être résumé comme ceci :



En ce qui concerne les Vertébrés, XP de la figure 1 est donc constitué par l'ATP et X'P (phosphagène) par la phosphocréatine. Cette dernière substance peut être, en première approximation, considérée comme caractéristique des Vertébrés. Le plus grand nombre des Invertébrés ont en effet un autre phosphagène : la phosphoarginine.



Cependant, comme le montre le tableau IV, il existe des cas dans lesquels on observe la présence simultanée des deux phosphagènes. Ces derniers sont des substances biochimiquement analogues. L'un et l'autre jouent chez les animaux qui les possèdent, le rôle de système adjuvant de la phosphorylation au cours de la glycogénolyse.

### 3. *Transmetteurs d'électrons.*

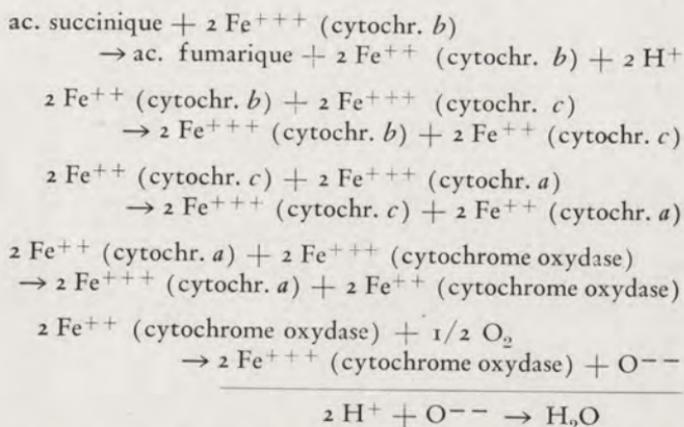
Nous avons, dans le chapitre I, signalé la généralité du système de transmission de l'hydrogène des donateurs cellulaires vers l'oxygène par intervention d'un système de transmetteurs d'hydrogène et d'un système de transmetteurs d'électrons. Ce dernier système est constitué dans le plus

Tableau IV

*Distribution des phosphagènes chez les animaux*  
(J. Needham, D. Needham, E. Baldwin et J. Yudkin,  
D. Needham et E. Baldwin)

	Phosphoarginine	Phosphocréatine
Platodes	+	—
Annélides	+	—
Arthropodes	+	—
Mollusques	+	—
Echinodermes :		
Crinoïdes	+	—
Astérides	+	—
Holothurides	+	—
Echinides	+	+
Ophiurides	—	+
Prochordés :		
Tuniciers	+	—
Hémichordés	+	+
Céphalochordés	—	+
Vertébrés	—	+

grand nombre des cellules animales par le système cytochrome-cytochrome oxydase. Le cytochrome est constitué par une série d'hétéroprotéines, à groupement prosthétique hémique. La cytochrome oxydase est aussi un dérivé d'hème. Dans beaucoup de cellules animales, le transfert d'électrons s'opère au niveau du système cytochrome-cytochrome oxydase selon le schéma suivant, dans lequel le dernier membre du système transmetteur de l'hydrogène est l'acide succinique :



Cependant, il existe des tissus animaux dans lesquels les cytochromes sont remplacés, dans cette fonction, par d'autres dérivés d'hèmes. C'est le cas, par exemple, pour les cellules de certains Gastéropodes (Keilin) et pour les cellules de certaines Actinies chez lesquelles les cytochromes sont remplacés par l'actinohématine (Roche). Certains arguments font admettre que dans l'hépatopancréas de l'escargot, les cytochromes sont remplacés par l'hélicorubine, pigment qu'on trouve aussi dans l'intestin de l'escargot et qui est, comme l'hémoglobine, un dérivé du protohème (Baldwin). Dans le système respiratoire cellulaire, les cytochromes, l'actinohématine et l'hélicorubine apparaissent donc comme équivalents au point de vue fonctionnel et comme biochimiquement analogues.

#### 4. *Constituants cristallosmotiques du milieu intérieur.*

Les liquides du milieu intérieur des animaux ont une certaine pression osmotique qui est une caractéristique en relation avec leur fonction et avec les échanges qui s'accom-

plissent à leur niveau. La pression cristalloïdosmotique, par opposition avec la pression colloïdosmotique, laquelle dépend de l'existence de protéines dans les milieux intérieurs circulants, est assurée surtout par la présence des constituants inorganiques communs à tous les milieux intérieurs et qui sont, ainsi que nous l'avons dit, des sels des cations  $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$  et  $Na^+$  et des anions  $Cl^-$ ,  $SO_4^{--}$  et  $PO_4^{---}$ . Mais ce n'est pas toujours le cas. Dans le milieu intérieur des Insectes, la pression cristalloïdosmotique est, par exemple, assurée pour sa plus grande part par des constituants organiques. Contrairement à ce qui est généralement le cas, la pression osmotique des constituants organiques diffusibles dépasse celle des constituants inorganiques. Alors que pour le sang humain, dont l'abaissement du point de congélation ( $\Delta$ ) correspond à 0,56, le  $\Delta$  des sels correspond à 0,35, celui des acides aminés à 0,03 et celui du glucose à 0,01 environ, dans le cas de la larve d'abeille, dont le  $\Delta$  sanguin est de 0,86, celui des sels est de 0,22, celui des acides aminés de 0,39 et celui du glucose de 0,067 (Bishop, Briggs et Ronzoni). Ce sont donc les acides aminés qui sont ici les constituants cristalloïdosmotiques prédominants.

Si les acides aminés jouent dans le sang des Insectes un si important rôle osmotique, une fonction analogue est exercée par d'autres substances organiques, l'urée et l'oxyde de triméthylamine, dans le plasma sanguin des Poissons appartenant aux différentes familles qui constituent la sous-classe des Elasmobranches (Sélaciens, Batioïdes, Chiméroïdes). Chez ces Poissons cartilagineux, l'organisme contient des quantités considérables d'urée (Städeler et Frerichs), caractère particulier à leur sous-classe et qu'on a retrouvé chez tous ses membres. L'urée assure en moyenne 44 % de la pression osmotique du plasma sanguin des Elasmobranches, sa concentration étant de 330 à 440 mM.

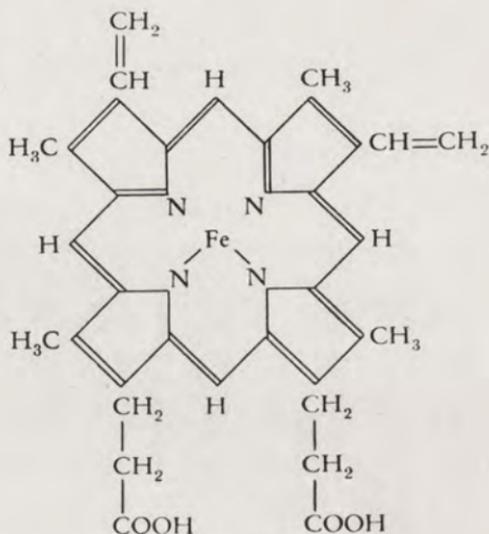
par litre (Duval). Outre l'urée, le plasma sanguin de ces Poissons contient encore 100-120 mM. d'oxyde de triméthylamine par litre (Hoppe-Seyler), de sorte que cette substance et l'urée sont responsables de plus de la moitié de la pression osmotique.

On voit que les sels inorganiques, les acides aminés, l'urée et l'oxyde de triméthylamine exercent dans différents groupes animaux les mêmes fonctions en assurant la valeur de la pression osmotique du milieu intérieur. Ces substances sont donc, sous ce rapport, analogues.

### HOMOLOGIES BIOCHIMIQUES

On dira que des substances biochimiques sont homologues lorsqu'elles présentent des liens plus ou moins étroits de parenté chimique qui les englobent dans une même famille. Si nous considérons par exemple le groupe de substances analogues constitué par les transporteurs d'oxygène (hémoglobines, chlorocruorines, hémocyanines, hémérythrine), nous pouvons mettre en évidence parmi elles certaines homologues.

Considérons d'abord les hémoglobines de Vertébrés. Ces substances sont dans tous les cas constituées par la réunion de quatre molécules de protohème (résultant de la combinaison d'une porphyrine, la protoporphyrine, avec du fer) avec une protéine, la globine. Le poids moléculaire de l'hémoglobine des Vertébrés est voisin de 70.000. Son point isoélectrique est voisin de la neutralité : il est, par exemple, de 6,7 pour l'hémoglobine de l'homme, de 6,78 pour l'hémoglobine du cheval et de 7,2 pour celle du pigeon. Nous voyons déjà ici se marquer des différences légères entre les hémoglobines des diverses espèces de Vertébrés. L'hémoglobine d'une espèce est spécifique en ce qui concerne certaines de ses propriétés. Il existe aussi, d'un individu à un autre,



Protohème

des différences moins prononcées, mais indiquant l'existence de caractères individuels. Les caractères spécifiques des hémoglobines de Vertébrés ont trait à différentes propriétés. La forme cristalline n'est pas la même dans les différentes espèces. La teneur en soufre varie nettement d'une espèce à une autre. La composition en acides aminés sulfurés, comme la méthionine et la cystine, est différente d'une globine de Vertébré à une autre (Birkofer et Taurins), alors que les teneurs en arginine, lysine, histidine et tryptophane sont très voisines.

On remarquera comme sont voisines, dans le tableau, les valeurs correspondant, d'une part, aux globines de l'homme et du singe *Rhesus* et d'autre part aux globines du chien, du renard et du chacal, qui appartiennent à la même famille.

## ÉVOLUTION DES CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES 43

Globine de	Méthionine %	Cystine %
Homme	1,35-1,48	1,05-1,35
Singe ( <i>Rhesus</i> )	1,34-1,43	1,15-1,21
Bœuf	1,71-1,89	0,45-0,67
Cheval	0,89-1,03	0,65-0,94
Chien	0,54-0,58	1,56-1,89
Renard	0,53-0,55	1,69-1,71
Chacal	0,59	1,62

L'hémoglobine réduite présente dans le visible un spectre d'absorption à une bande, et l'oxyhémoglobine un spectre à deux bandes. Le graphique qui représente quantitativement cette absorption permet de localiser les maxima des deux bandes  $\alpha$  et  $\beta$  de l'oxyhémoglobine (fig. 4). La position de ces maxima varie légèrement d'une hémoglobine à une autre. L'axe de la bande  $\alpha$  est par exemple placée à 5769 Å pour l'hémoglobine de l'homme, à 5770 Å pour celle du chien, à 5768 Å pour celle du rat, à 5771 Å chez la couleuvre. L'axe de la bande  $\beta$  présente des variations analogues autour de 5400 Å.

Les hémoglobines de Vertébrés diffèrent encore les unes des autres par d'autres caractères : résistance à NaOH, valeur du *span* (espace qui sépare, dans le spectre d'absorption, la position de la bande  $\alpha$  de l'oxyhémoglobine de celle de la bande  $\alpha$  de la carboxyhémoglobine), solubilité, propriétés antigéniques, etc.

La spécificité des diverses hémoglobines de Vertébrés n'est pas due au protohème, qui est le même partout puisque les différentes hémoglobines fournissent des hémochromogènes identiques (Anson, Barcroft, Mirsky et Oinuma) et puisque les protohèmes préparés à partir d'hémoglobines différentes donnent, quand on les unit à la même globine, la

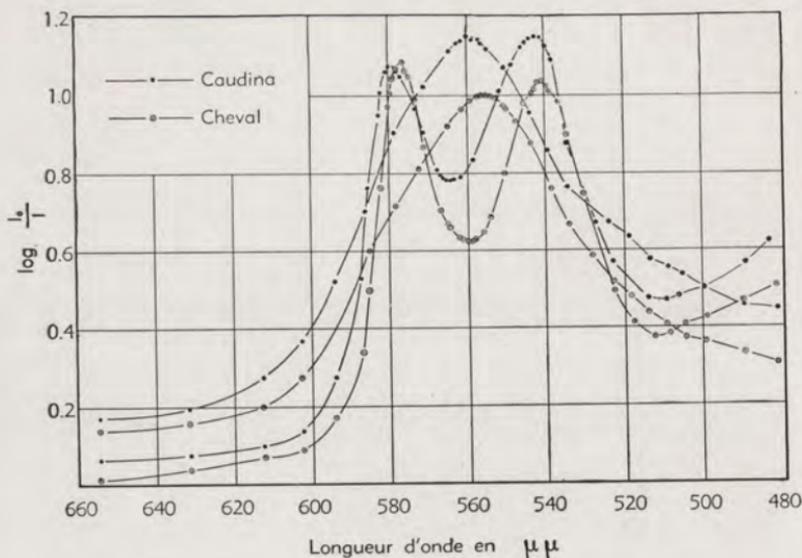


FIG. 4 (Kobayashi). — Courbes d'absorption, dans le visible, de l'hémoglobine du cheval et de l'érythrocyrine d'une Holothuride, *Caudina chilensis*, à l'état oxygéné (courbe à deux sommets) et à l'état réduit (courbe à un sommet).

même hémoglobine (Roche). D'autre part, les globines de différentes provenances, unies au même protohème, donnent des hémoglobines correspondant à celles dont on a retiré les globines utilisées (Anson et Mirsky). On doit donc admettre que c'est la globine qui impose à l'hémoglobine ses caractères spécifiques.

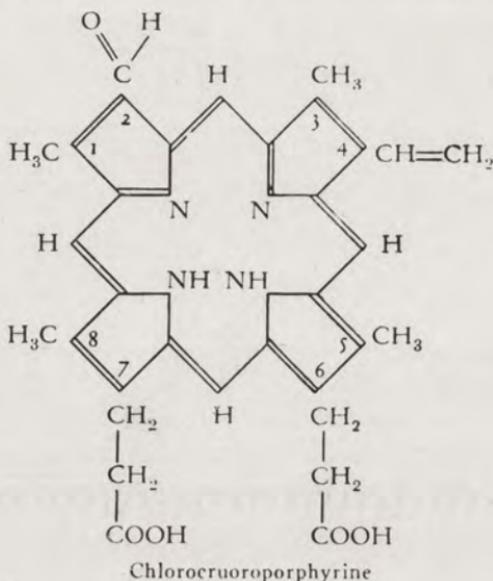
L'hémoglobine des Vertébrés, ou hémoglobine proprement dite, a un poids moléculaire voisin de 70.000. On sait que Svedberg, qui a déterminé les poids moléculaires de nombreuses protéines, a observé que les valeurs de ces derniers correspondent toujours à des multiples de 17.600,

comme si les protéines étaient des polymères d'une unité fondamentale présentant ce poids moléculaire. L'hémoglobine proprement dite contient quatre unités de cette nature. C'est là un caractère qui, parmi les hémoglobines, lui est particulier : en effet, les hémoglobines d'Invertébrés (*Arca* : 35.200 ; *Chironomus* : 35.200 ; *Daphnia* : 422.000 ; *Planorbis* : 1.690.000 ; *Arenicola* : 3.380.000) n'ont jamais un poids moléculaire correspondant à quatre unités, mais au contraire à un autre nombre de ces derniers, variable d'une hémoglobine à une autre. C'est la raison pour laquelle on distingue parfois les hémoglobines d'Invertébrés, ou *érythrocrurines*, des hémoglobines de Vertébrés. Alors que le point isoélectrique de ces dernières est voisin de la neutralité, celui des *érythrocrurines* (Svedberg) est nettement plus acide (*Planorbis* : 4,77 ; *Chironomus* : 5,4 ; *Arenicola* : 4,76). D'autre part, si on compare la composition en acides aminés des hémoglobines et des *érythrocrurines*, on voit que ces dernières contiennent des quantités plus grandes d'arginine et de cystine, et des quantités moindres d'histidine et de lysine (Roche). Les *érythrocrurines* constituent une famille beaucoup moins homogène que les hémoglobines de Vertébrés. Les unes et les autres sont cependant des dérivés du même hème, le protohème, comme la démonstration en a été faite maintes fois. Les différences, d'autant plus faibles qu'on reste dans les limites d'un groupe plus étroit de la classification animale, sont dues aux propriétés de la portion protéinique de la molécule du transporteur.

On voit donc bien que les hémoglobines ne constituent pas partout des substances identiques comme c'est le cas à travers tout le règne animal, pour les molécules de chlorure sodique ou les molécules d'urée. Il existe une série de variétés d'hémoglobines et certains distinguent même parmi ces variétés, une nouvelle espèce biochimique à laquelle ils donnent le nom d'*érythrocrurine*. Nous avons donc affaire,

non à des molécules identiques, mais à des molécules dont l'homologie est plus ou moins prononcée.

L'homologie est moins marquée entre hémoglobines et chlorocruorines qu'entre les diverses variétés d'hémoglobines, lesquelles sont toutes des dérivés du protohème. La chlorocruorine contient en effet un hème qui diffère du protohème, le chlorocruorohème, dérivé de la chlorocruoroporphyrine.



Si les hémoglobines et les chlorocruorines présentent, parmi les transporteurs, des degrés divers d'homologie, l'hémocyanine et l'hémérythrine sont des corps chimiquement très différents de ces pigments respiratoires. Ni l'une ni l'autre ne contiennent d'hème. L'homologie biochimique peut être beaucoup moins marquée que celle que présentent

des substances auxquelles on a donné le même nom, comme les hémoglobines. Elle peut consister en une simple parenté chimique. C'est ainsi que nous dirons que les cytochromes, les pigments biliaires, la chlorophylle, la catalase et la peroxydase présentent une homologie avec l'hémoglobine et la chlorocruorine, puisque, comme elles, ces substances sont des dérivés de porphyrines. Nous dirons encore que les stérols, les acides biliaires, les vitamines D, les hormones génitales, les hormones de la corticale surrénale, les glucosides cardiaques, etc., sont homologues puisqu'ils sont des dérivés du stérane.

#### ÉVOLUTION DES CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES

Peut-on considérer la possibilité d'une évolution s'accomplissant à l'échelle des constituants biochimiques ? Comme nous l'avons vu, quand il s'agit de grosses molécules comme celles de l'hémoglobine, on note des variations d'un groupe animal à un autre. Ces variations peuvent-elles avoir une répercussion sur le fonctionnement de l'organisme, ou constituent-elles des différences contingentes et sans poids ?

Le caractère commun aux transporteurs d'oxygène est, comme nous l'avons vu, leur courbe de dissociation en fonction de la pression partielle d'oxygène (fig. 3). La courbe de dissociation a le plus souvent une forme sigmoïde. Pour exprimer de façon approximative la forme d'une pareille courbe, on peut utiliser l'équation de Hill :

$$\frac{y}{100} = \frac{kx^n}{1 + kx^n}$$

dans laquelle  $y$  désigne le pourcentage de saturation correspondant à une pression partielle d'oxygène égale à  $x$ . On peut admettre que, dans cette équation, la constante  $n$  représente, assez vaguement d'ailleurs, le degré d'interdépendance

qui existe entre les différents groupes lors de leur oxygénation, interdépendance qui rend compte de l'existence de la forme sigmoïde de la courbe, car si la molécule n'avait qu'un seul groupement oxygénable, ou si l'oxygénation d'un groupement n'était pas modifiée par l'oxygénation d'autres groupements,  $n$  serait égal à 1 et la courbe serait une hyperbole. La constante  $k$  de l'équation de Hill est un indice de l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène et c'est de sa valeur que dépend la position de la courbe de dissociation. Prenons le cas du sang humain et comparons sa courbe réelle d'absorption de l'oxygène, dans les conditions physiologiques, avec ce que serait la courbe dans le cas où  $n$  serait égal à 1 et où le graphique serait hyperbolique. Les deux courbes sont représentées dans la figure 5. On peut très clairement montrer que l'hyperbole ne pourrait cadrer avec les conditions physiologiques réalisées chez l'homme. En effet, la pression partielle de l'oxygène correspond chez lui à 100 mm. de mercure pour le sang artériel et à 40 mm. de mercure pour le sang veineux. Quand on passe de la pression d'oxygène artérielle à la pression d'oxygène veineuse, comme c'est le cas lors de la réduction au niveau des tissus, on voit que la courbe sigmoïde fournit beaucoup plus d'oxygène que la courbe hyperbolique et qu'inversement elle rend compte d'une prise plus considérable lors du passage de la pression d'oxygène du sang veineux à la pression d'oxygène du sang artériel au niveau du poumon. La forme sigmoïde de la courbe de dissociation apparaît comme un facteur favorable à l'accomplissement du rôle du transporteur d'oxygène. On peut donc considérer un transporteur à courbe sigmoïde comme représentant une forme plus évoluée qu'un transporteur à courbe hyperbolique. Ce dernier cas est celui qu'on observe pour les hémoglobines dont le poids moléculaire correspond à une seule unité 17.600 et qui n'ont, par conséquent, qu'un groupement oxygénable.

C'est le cas pour l'hémoglobine musculaire (myoglobine) et pour l'érythrocrurine de la lamproie, qui apparaissent, sous ce rapport, comme étant des hémoglobines primitives.

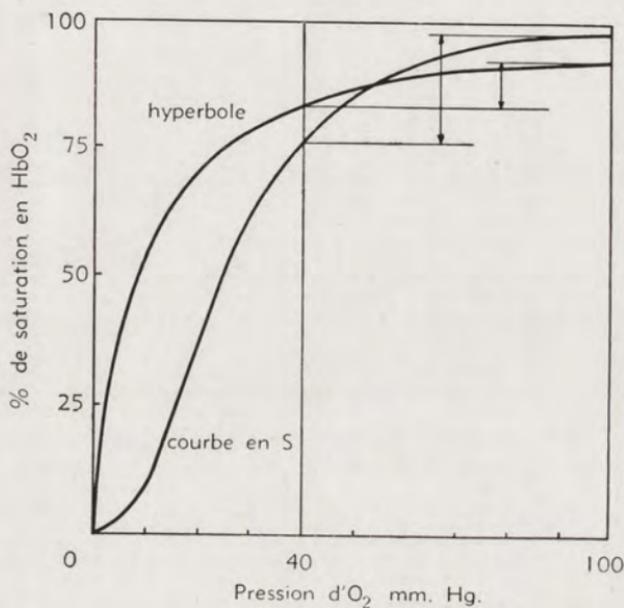


FIG. 5 (Litarczek et Dinischiotu).

Les transporteurs d'oxygène présentent de manière générale ce qu'on appelle l'effet Bohr, qui consiste en un déplacement de la courbe d'absorption de l'oxygène vers la droite lors d'une augmentation de la pression partielle du CO<sub>2</sub> (ou d'une diminution du pH) (fig. 6).

L'Effet Bohr joue un rôle dans le transport de l'oxygène. En effet, au niveau des tissus, le sang contenu dans les capillaires s'enrichit en CO<sub>2</sub> et sa courbe de dissociation se

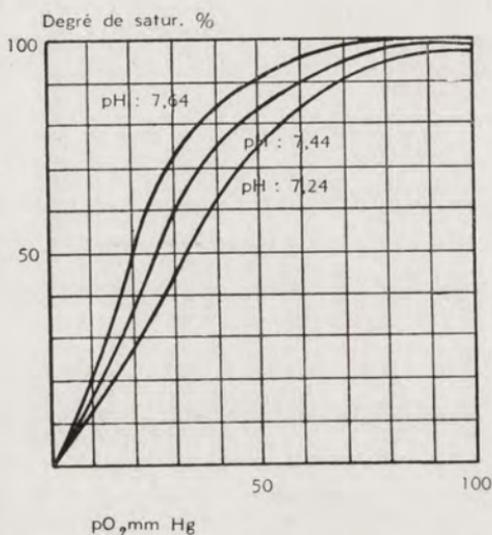


FIG. 6 (Richards et Strauss, d'après des mesures de Henderson et collaborateurs). — Courbes de dissociation de l'oxyhémoglobine du sang humain aux pH 7,24, 7,44 et 7,64.

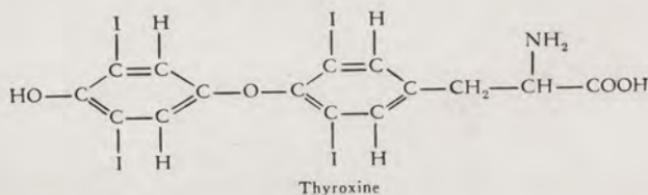
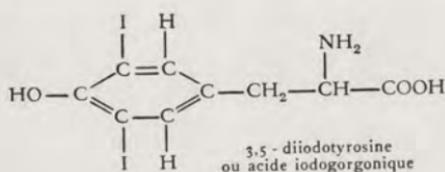
déplace par conséquent vers la droite, ce qui constitue un des facteurs intervenant dans le processus de la livraison d'oxygène aux tissus. Au niveau de l'organe respiratoire, la pression du CO<sub>2</sub> baisse et la courbe d'absorption de l'oxygène se déplace vers la gauche, facteur favorable à la prise en charge de l'oxygène. L'effet Bohr apparaît donc comme un caractère des transporteurs d'oxygène en corrélation avec le mécanisme de transport caractérisé par la prise d'oxygène en un point de l'organisme et la livraison d'oxygène en un autre point. Un transporteur ne présentant pas d'effet Bohr apparaîtrait comme un type primitif de transporteur. C'est le cas pour l'hémoglobine d'un Echiurien, *Urechis caupo*

(Redfield et Florkin) et pour l'hémérythrine du siponcle (Florkin). Ces animaux n'ont pas de système circulatoire et leurs transporteurs sont contenus dans les hématies du liquide cœlomique. L'hémoglobine (érythrocrurine) d'*Urechis* apparaît donc, du fait qu'elle ne présente pas l'effet Bohr, comme un type primitif d'hémoglobine.

Si on peut reconnaître des caractères d'évolution dans la collection des variétés que présente une grosse molécule comme l'hémoglobine, on peut aussi reconnaître des relations du même ordre entre les deux catégories de transporteurs d'oxygène constitués par les hémoglobines et les chlorocruorines. Si la couleur des solutions de ces dernières est nettement différente de celle des solutions d'hémoglobine, il n'existe, du point de vue chimique, que de faibles différences entre leurs groupements prosthétiques. Celui de l'hémoglobine est l'hème de l'acide porphine - 1, 3, 5, 8 tétraméthyl - 2, 4 divinyl - 6, 7 dipropanoïque tandis que celui de la chlorocruorine est l'hème de l'acide porphine - 1, 3, 5, 8 tétraméthyl - 2 - formyl - 4 vinyl - 6, 7 dipropanoïque. Le second ne diffère du premier que par une légère modification chimique, l'oxydation du groupement vinyle 2 (voir formules p. 42 et p. 46). Le transporteur particulier aux Annélides composant les familles des Chlorémiens, des Sabelliens et des Serpuliens apparaît donc comme une forme d'évolution de l'hémoglobine, comme une véritable *mutation chimique*.

Nous avons vu que les phosphagènes diffèrent chez les Invertébrés, qui possèdent de la phosphoarginine, et chez les Vertébrés, chez lesquels on trouve la phosphocréatine. Comme le montrent leurs formules de structure (p. 37), le remplacement d'une de ces molécules par l'autre fournit un autre exemple de mutation chimique. D'une manière générale, d'ailleurs, la mise en évidence de relations d'homologie entre constituants biochimiques indique la possibilité de

parentés évolutives. L'étude chimique des constituants des organismes a permis, par exemple, de mettre en évidence une relation d'homologie entre la thyroxine, constituant de l'hormone thyroïdienne des Vertébrés, et la diiodotyrosine 3-5 ou acide iodogorgonique, ainsi appelé par ce qu'il a d'abord été retiré d'un corail, *Gorgonia* (Drechsel), et qu'on a trouvé chez de nombreux Invertébrés.



Dans la famille des dérivés du stérane, répandus à travers tout le règne animal, on trouve uniquement certains dérivés chez les Vertébrés à l'exclusion des Invertébrés. C'est par exemple le cas pour les acides biliaires. Le noyau stérane peut donner naissance, ici à un corps doué d'activité œstrogène, là à une substance jouant un rôle dans l'ossification, ailleurs encore à une substance intervenant dans le métabolisme minéral. A côté de ces substances actives, on en trouve d'autres, dérivées du même noyau, et sans activité biologique. Tous ces représentants de la même famille fournissent de nouveaux exemples de l'évolution des constituants biochimiques, dans laquelle l'activité nouvelle

d'un dérivé nouveau peut dépendre d'une modification chimique simple de la molécule.

Un autre mode d'évolution des constituants biochimiques est représenté par l'acquisition de fonctions nouvelles. L'urée est de manière générale un produit du catabolisme protidique qui est simplement rejeté avec les excréta. Chez les Poissons élašmobranches, l'urée est au contraire retenue dans l'organisme et utilisée, comme nous l'avons dit, pour constituer un des agents de la pression osmotique du milieu intérieur. On a pu mettre en évidence chez des Poissons l'existence d'une substance agissant sur l'utérus des Mammifères comme l'ocytocine, hormone posthypophysaire de ces animaux.

On a pu mettre en évidence dans le complexe ganglion nerveux-glande neurale de l'Ascidie *Ciona intestinalis*, trois des principes actifs de l'hypophyse postérieure des Vertébrés : les principes tenseur, mélanophorodilatateur et ocytotique (Bacq et Florin). L'ovaire des Lépidoptères contient des substances à activité œstrogène (Loewe) agissant sur les organes génitaux externes des Mammifères. On a trouvé des substances de même activité chez différents Invertébrés. Sans doute s'agit-il là d'hormones de croissance auxquelles l'évolution a conféré dans la suite un rôle nouveau. Les relations endocrinologiques complexes qu'on observe entre les organes des Vertébrés supérieurs ne sont d'ailleurs que des cas particuliers de l'influence que peuvent avoir les produits du métabolisme d'un organe sur le fonctionnement d'un autre organe. L'évolution a souvent utilisé pour une nouvelle fonction une substance déjà existante en suscitant l'apparition d'un nouveau système biochimique récepteur de son action.

## CHAPITRE IV

### *Systèmes biochimiques à évolution orthogénétique*

On peut reconnaître, au niveau de certains systèmes biochimiques, l'existence d'une évolution qui présente la même séquence dans différents rameaux phylogénétiques. Ces systèmes évoluent donc de la même manière comme si leurs variations étaient canalisées dans une direction définie par le plan biochimique commun aux animaux. Ils présentent en somme une *orthogenèse généralisée*. C'est à l'étude de quelques-uns de ces systèmes à évolution orthogénétique que nous consacrerons le présent chapitre.

#### I. - LE MILIEU INTÉRIEUR

Le milieu intérieur des animaux est une solution saline dans laquelle se trouvent aussi une série de substances organiques qui représentent, soit des constituants propres de la substance, soit des matériaux en transit. Les milieux intérieurs qui sont des liquides cœlomiques sont pratiquement aprotéiniques. Quant aux sangs, c'est-à-dire aux liquides organiques en mouvement dans un système circulatoire véritable, ils contiennent toujours des protéines. La teneur en protéines est incontestablement en rapport avec la place occupée dans la série zoologique, les protéinémies les plus élevées se trouvant dans les groupes les plus évolués. Parmi les Mollusques, alors que la protéinémie d'un Lamellibranche marin comme *Mya arenaria* est de 0,09 %, celle d'un Gastéropode pulmoné comme *Helix pomatia* est de 1,2 à 2,3 % et celle d'un Céphalopode comme *Eledone moschata*, de 10 %. Parmi les Insectes, la protéinémie

d'un Orthoptère comme *Dixippus morosus* est de 1 % tandis que celle d'un Lépidoptère comme *Bombyx mori* est de 2 % et celle d'un Hyménoptère comme *Bombus agrorum*, de 5 % (Florkin). Une des principales fonctions des protéines plasmatiques est le maintien d'une pression colloïdosmotique constituant un facteur important dans la régulation des échanges d'eau entre le sang et les tissus. Quand on fait directement la mesure de la pression colloïdosmotique des protéines du plasma sanguin, on observe, comme le montre le tableau V, que les pressions les plus fortes s'observent dans les types d'organisation les plus élevés, indépendamment des conditions œcologiques.

Protéïnémie et pression colloïdosmotique ne sont pas les seuls caractères du milieu intérieur qui varient avec le degré d'élévation des groupes animaux. C'est aussi le cas pour la teneur en glucides des protéines du milieu intérieur (sucre protéinique). Contrairement à ce qu'on observe pour la concentration des protéines, la teneur de ce dernier en sucre protéinique diminue au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'échelle animale. Parmi les Mollusques, par exemple, elle est de 17 % chez l'anodonte, de 7 % chez l'escargot et de 3 % chez la seiche. Parmi les Vertébrés, elle est de 13 % chez le Sélacien *Scyllium canicula*, de 5 % chez la carpe, de 4 % chez la grenouille et de 2 % chez le cheval (Lustig et Ernst). Le comportement de la teneur en glucides des protéines du milieu intérieur n'est nullement parallèle à celui de la glycémie vraie (teneur du milieu intérieur en substances réductrices fermentescibles). Cette dernière est, de manière générale, faible chez les Invertébrés dont le niveau glycémique vrai est (à part le cas de l'abeille) d'une vingtaine de mgr. au maximum et souvent beaucoup moindre (Florkin). Chez les Vertébrés, alors que chez un Sélacien comme *Scyllium canicula*, la glycémie vraie est de 20 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Florkin), elle

Tableau V  
*Pression colloïdosmotique (cm. d'eau) du milieu intérieur de différents animaux (P. Meyer)*

Habitat	marin	d'eau douce	terrestre
Sipunculien	<i>Sipunculus nudus</i> . . . 0,7 - 0,12		
Mollusques lamellibranches	<i>Pinna nobilis</i> . . . 0,8 - 0,12		
Mollusques gastéropodes	OPISTHOBANCHES. <i>Aplysia fasciata</i> . . . 1,4 — <i>punctata</i> . . . 1,2 PROSOBRANCHES. <i>Murex brandaris</i> . . . 1,2 - 1,4 — <i>trunculus</i> . . . 1,5 - 1,9	PULMONÉS. <i>Limnaea auricularia</i> . 1,3 — <i>stagnalis</i> . . . 1,2 - 1,3	PULMONÉS. <i>Helix pomatia</i> . . . 1,8 - 2,2 — <i>aspersa</i> . . . 1,5 - 1,7 — <i>aperta</i> . . . 1,7 — <i>vermiculata</i> . . 1,6 - 1,8 — <i>lucorum</i> . . . 1,7 — <i>pisana</i> . . . 1,5 - 1,9
Mollusques céphalopodes	<i>Sepia officinalis</i> . . . 2,9 - 3,5 <i>Octopus vulgaris</i> . . . 3,1 - 3,8 <i>Eledone moschata</i> . . 3,6 - 3,9		
Crustacés décapodes	<i>Carcinus moenas</i> . . . 3,2 - 4 <i>Dromia vulgaris</i> . . . 3,1 - 3,6 <i>Maia squinado</i> . . . 3,4 - 3,8 <i>Xantho rivulosus</i> . . . 4,3 <i>Eriphia spinifrons</i> . 3,1 - 4,3 <i>Portunus corrugatus</i> . 3,3 - 4,3	<i>Astacus nobilis</i> . . . 2,9 - 3,3	

Trachéates			ARAIGNÉES. <i>Argiope Brunnichi</i> . 4,1 - 4,3 <i>Araneus diadematus</i> . 4,5 INSECTES ORTHOPTÈRES. <i>Mantis religiosa</i> . . 5 - 5,4
Tuniciers	<i>Phallusia mamillata</i> . 1,9 - 2,2 <i>Microcosmus sulcatus</i> 1,3 - 1,5		
Poissons sélaciens	<i>Acanthias vulgaris</i> . 4,2 - 4,3 <i>Scylium canicula</i> . . 3,1 - 3,6 <i>Mustelus hinnulus</i> . . 5,7 - 6,4 <i>Torpedo marmorata</i> . 4,2 - 5,2		
Poissons téléostéens	PHYSOSTOMES APODES. <i>Conger vulgaris</i> . . 14,6 - 17,3 ANACANTHINIENS, PLEURONECTES <i>Rombus maximus</i> . . 17,4 ACANTHOPTERYGIENS. <i>Labrax lupus</i> . . . 17,4 - 25 <i>Trigla lucerna</i> . . . 19,5 - 21,3 <i>Scomber scombrus</i> . . 19,6 - 19,8 <i>Scorpaena scrofa</i> . . 18,1 - 18,6	APODES. <i>Anguilla vulgaris</i> . . 22,5 CYPRINIDÉS. <i>Cyprinus carpio</i> . . 10 - 11,3 ESOCIDÉS. <i>Esox lucius</i> . . . . 11,2 - 14,6	

est de 60-90 mgr. chez l'homme et de 160 mgr. chez la poule (Erlenbach). Le comportement orthogénétique, signalé plus haut, de la teneur en glucides des protéines du milieu intérieur, est donc tout différent de celui que présente, dans la série animale, la glycémie vraie.

## II. - LA FONCTION RESPIRATOIRE DU MILIEU INTÉRIEUR

La fonction respiratoire du milieu intérieur comporte deux aspects : le transport de l'oxygène et celui de l'anhydride carbonique.

Le transport de l'oxygène repose sur la présence d'un transporteur d'oxygène qui est, soit dissous dans le plasma, soit contenu dans des hématies. Une caractéristique importante des liquides organiques contenant un transporteur d'oxygène est leur *pouvoir oxyphorique*, c'est-à-dire la quantité (en volumes %) d'oxygène combiné au transporteur quand ce dernier est saturé. Le pouvoir oxyphorique traduit la notion de teneur en groupements oxygénables d'un sang ou d'un liquide cœlomique, quelle que soit la nature du transporteur qu'il contient. Si on considère les valeurs du pouvoir oxyphorique qui ont été recueillies, on constate l'existence d'une tendance à l'élévation de ce caractère biochimique au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'échelle animale.

Dans chaque groupe, il existe un certain rapport entre le degré d'activité et la valeur du pouvoir oxyphorique. Quand le sang contient des hématies, un pouvoir oxyphorique élevé peut être dû à deux causes différentes. Il peut être le résultat d'une forte concentration en hématies, ou d'un pouvoir oxyphorique particulièrement élevé de ces dernières. L'examen de la littérature montre que la tendance à l'augmentation du pouvoir oxyphorique du sang quand on s'élève dans

la série animale, est accompagné d'une tendance à l'élévation du pouvoir oxyphorique des hématies.

Le transport du  $\text{CO}_2$  par le milieu intérieur est le résultat de la présence dans les liquides organiques de substances dont la dissociation varie avec la réaction et aussi, dans le cas des transporteurs d'oxygène qui sont parmi ces substances, de molécules dont la dissociation varie avec l'oxygénation. La pénétration du  $\text{CO}_2$  dans le sang, qui a tendance à produire une acidification, et la réduction concomitante de l'oxyhémoglobine, ont pour résultat une libération de base qui peut se combiner avec l'acide carbonique résultant de l'hydratation de l'anhydride carbonique, pour former des bicarbonates. On peut caractériser l'efficacité du système de prise en charge du  $\text{CO}_2$  par la mesure de son pouvoir tampon vis-à-vis de cette substance, c'est-à-dire par la valeur de la quantité de  $\text{CO}_2$  prise en charge, au cours du cycle respiratoire, avec une modification de pH d'une unité. Cette valeur correspond à 8,8 chez le Gastéropode marin *Busycon canaliculatum*, à 21 chez la raie *Raja ocellata*, à 50 chez la tortue *Chelydra serpentina*, à 100 chez l'oise, à 180 chez le cheval et à 210 chez l'homme (Florkin). On voit ici se marquer une perfection de plus en plus grande des mécanismes de résistance aux variations du milieu intérieur.

### III. - LES PROCESSUS HYDROLASQUES DE LA DIGESTION

Nous avons dit que le processus de préparation des aliments cellulaires met en jeu, chez les animaux, une série d'enzymes hydrolasiques. Comme nous l'avons noté, cet arsenal enzymatique présente dans son système une similitude très grande chez les différents groupes. Mais la localisation de ces enzymes au moment de leur action n'est pas la même

partout. Ils peuvent être intracellulaires, ou partiellement intracellulaires et partiellement extracellulaires, ou encore totalement extracellulaires.

La digestion intracellulaire représente la forme la plus primitive du mécanisme d'hydrolyse des aliments. Elle constitue la forme exclusive de la digestion chez les Porifères (Spongiaires). Elle a été maintenue, comme mécanisme exclusif de la digestion, en corrélation avec le mode d'alimentation, chez des formes plus évoluées, comme les Brachiopodes. Chez ces derniers, la nutrition s'accomplit par un mécanisme ciliaire. On ne trouve pas chez eux de signes de sécrétion dans le tube digestif. Les Tardigrades ont aussi une digestion uniquement intracellulaire. Ils absorbent dans leur tube digestif des tissus végétaux mous dont les chloroplastes se retrouvent dans les cellules de leur intestin moyen.

La digestion intracellulaire se retrouve encore à des degrés divers chez certains Métazoaires qu'on peut, avec Yonge, répartir en deux groupes : 1° certaines formes primitives telles que les Cœlentérés, la plupart des Turbellariés et la limule ; 2° des formes plus évoluées mais chez lesquelles, comme chez les Brachiopodes, la digestion intracellulaire a été maintenue à un degré plus ou moins marqué, en corrélation avec le mode d'alimentation. C'est le cas chez les Rotifères, les Arachnides (à l'exception de *Limulus*) et la majorité des Mollusques (à l'exclusion des Céphalopodes).

La digestion extracellulaire s'observe à des degrés plus ou moins marqués, chez les différents groupes de Métazoaires, à l'exception des Spongiaires, des Brachiopodes et des Tardigrades. Elle a complètement remplacé la digestion intracellulaire chez les Nématodes, les Polyzoaires, les Annélides, les Myriapodes, les Crustacés, les Insectes, les Céphalopodes, les Tuniciers et les Vertébrés.

L'ensemble des faits connus relativement aux processus au cours desquels interviennent les hydrolases digestives doit

faire considérer la digestion intracellulaire comme le processus primitif initial et la digestion extracellulaire comme une acquisition de l'évolution. Comme nous l'avons dit, on observe actuellement une persistance de la digestion intracellulaire, d'une part chez des groupes primitifs et d'autre part chez des groupes plus évolués mais présentant un mode particulier d'alimentation en corrélation avec lequel a été maintenue à des degrés variables la digestion intracellulaire. C'est le cas chez des animaux qui s'alimentent de fines particules rassemblées par des mécanismes ciliaires ou d'une nourriture fluide aspirée, par exemple, par succion, comme c'est le cas chez les Arachnides.

Un exemple très démonstratif des relations, au cours de l'évolution, des deux mécanismes digestifs, nous est fourni, comme Yonge l'a souligné, par l'étude des Mollusques : on trouve chez eux toutes les étapes entre une digestion presque exclusivement intracellulaire et une digestion totalement extracellulaire. A l'exception des Térédinés, qui tirent une partie de leur nourriture du bois dans lequel ils habitent, et des Septibranches qui sont carnivores (Yonge), les Lamelibranches se nourrissent par des mécanismes ciliaires assurant la collection de fines particules, principalement de phytoplancton. La seule phase extracellulaire de la digestion chez les Lamelibranches est une action amylasique, toutes les autres actions hydrolasiques étant intracellulaires. L'amylase est libérée dans la cavité gastrique par la dissolution du style cristallin. Outre l'absorption par les diverticules digestifs (hépatopancréas), il existe un processus de l'absorption et de la digestion de petites particules alimentaires par les amœbocytes mobiles. Ces derniers manquent chez les Septibranches qui sont carnivores. Chez les Térédinés, qui creusent le bois, on observe des modifications caractéristiques du tube digestif. Il existe chez eux une portion modifiée des diverticules digestifs spécialisée dans la digestion

intracellulaire du bois (Sigerfoos ; Potts ; Yonge), portion dont on a pu extraire une cellulase qui transforme la cellulose en glucose (Harington). De manière générale, les Lamellibranches sont des herbivores spécialisés (phytoplanton) qui ne peuvent digérer que l'amidon ou le glycogène par un mécanisme extracellulaire. De petites particules de protéines ou de lipides peuvent être absorbées et digérées par les diverticules digestifs, et des particules plus volumineuses encore par les amœbocytes mobiles. L'intestin ne contient aucune protéase. C'est d'ailleurs là une condition indispensable de la présence d'un style cristallin, comme Yonge l'a fait remarquer, car les globulines dont le style est constitué seraient aussitôt digérées. Le même auteur note que la présence d'un style cristallin implique que l'animal est un herbivore spécialisé.

Quant aux Gastéropodes, on observe chez eux l'existence de formes très diverses des mécanismes hydrolasiques. Yonge répartit en deux groupes les Gastéropodes herbivores (les Pulmonés étant exceptés) : ceux qui possèdent un style cristallin et ceux qui n'en possèdent pas. Chez les premiers, comme par exemple les Streptoneures tels que *Crepidula*, *Vermetus*, *Turitella*, etc., les conditions sont très analogues à celles qu'on trouve chez les Lamellibranches, l'amylase étant le seul enzyme extracellulaire, et les diverticules digestifs étant des organes d'absorption et de digestion intracellulaire, mais nullement des organes sécréteurs. Le second groupe de Gastéropodes herbivores, ceux qui n'ont pas de style, contient les Tectibranches tels que l'aplysie et des Nudibranches comme *Caliphylla* et *Hermaea*. L'estomac de l'aplysie, qui se nourrit exclusivement d'*Ulva*, contient un suc très acide dans lequel on a pu mettre en évidence une amylase, une protéinase et une cellulase (Enriques). Ces enzymes sont des produits de sécrétion des glandes salivaires et des glandes gastriques. Certaines cellules de ces dernières

ont une fonction de sécrétion, tandis que d'autres sont phagocytaires et dévolues à la digestion intracellulaire. Chez *Caliphylla* et *Hermaea*, qui se nourrissent d'algues telles que *Bryopsis* et *Codium*, le protoplasma fluide des cellules de ces dernières est aspiré dans le tube digestif et pénètre tel quel dans les diverticules digestifs qui sont pourvus de dispositifs musculaires permettant un va et vient de l'aliment dans les diverticules, ce qui permet une phagocytose et une digestion intracellulaire des chloroplastes.

Quant aux Gastéropodes carnivores tels que *Murex*, on trouve toujours chez eux dans la lumière du tube digestif une active protéinase sécrétée par les diverticules digestifs qui sont donc une véritable glande. A leur niveau s'opère d'ailleurs aussi une digestion intracellulaire. Les glandes salivaires sécrètent d'autre part une amylase.

Chez les Pulmonés, tels que l'escargot, les processus hydrolasiques sont presque totalement extracellulaires : seule l'hydrolyse des protéines est intracellulaire.

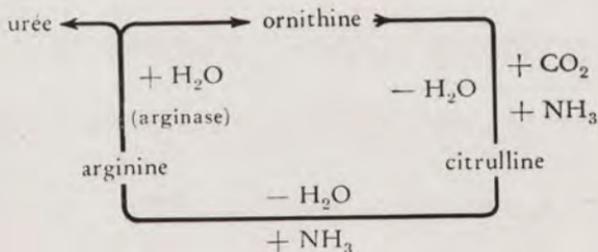
Chez les Céphalopodes, la digestion est exclusivement extracellulaire et la digestion intracellulaire a totalement disparu (Romijn).

#### IV. - LE CATABOLISME PROTIDIQUE

C'est chez les Mammifères que le catabolisme des acides aminés a été le mieux étudié. Aussi les considérerons-nous d'abord. On sait que, chez eux, les protéines des aliments, après avoir subi successivement l'action de la pepsine du suc gastrique, de la trypsine du suc pancréatique et des peptidases du suc intestinal, sont absorbées sous la forme d'acides aminés qui passent dans le sang de la villosité intestinale et arrivent ainsi dans la circulation. Une portion de ces acides aminés est utilisée dans l'anabolisme. Le surplus, comme aussi les acides aminés résultant du catabolisme endogène des protéines, est dégradé. Les acides aminés

subissent d'abord une déshydrogénation, puis une hydratation. Il se forme ensuite un acide cétonique et de l'ammoniaque. Ces opérations, qui constituent la désamination des acides aminés, phénomène complexe dans lequel interviennent différents enzymes, s'opèrent dans le foie et dans le rein.

L'acide cétonique est en général décomposé en  $\text{CO}_2$  et eau par l'intermédiaire d'une série de réactions variant d'un acide aminé à un autre. L'ammoniaque résultant de la désamination est, dans le rein, éliminé avec l'urine sous la forme de sels ammoniacaux d'acides faibles, et cette élimination est une des composantes du système de la régulation physiologique de l'équilibre acide-base. Quant à l'ammoniaque formée dans le foie par désamination des acides aminés, elle est, chez les Mammifères, transformée dans le foie en urée, par le mécanisme connu sous le nom de « cycle de l'ornithine » (Krebs). Au cours du cycle de l'ornithine, cette substance, qui est un acide aminé présent dans le foie, joue un rôle fondamental. Elle se combine avec du  $\text{CO}_2$  et de l'ammoniaque pour fournir de la citrulline, un autre acide aminé. La citrulline prend alors une nouvelle molécule d'ammoniaque pour former un nouvel acide aminé, l'arginine, qui, sous l'influence d'un enzyme, l'arginase, donne de l'urée en restituant l'ornithine qui est intervenue au point de départ. Le cycle peut être résumé par le schéma suivant :



En somme le métabolisme protidique des Mammifères a pour termes ultimes l'ammoniaque et l'urée, avec forte prédominance de cette dernière. C'est la raison qui fait qualifier les Mammifères d'uréotéliques.

Quant aux Oiseaux, on sait depuis longtemps que le principal produit d'excrétion de leur catabolisme protidique est l'acide urique. Il est actuellement bien démontré que l'urée n'est pas synthétisée par les Oiseaux à partir de l'ammoniaque et que, par conséquent, ce corps ne peut être un précurseur de l'acide urique résultant du métabolisme protidique. Schuler et Reindel, d'une part, et Krebs et Benzinger, d'autre part, ont indépendamment montré que le foie et le rein des Oiseaux opèrent la désamination des acides aminés. Ils ont montré aussi que, chez certains d'entre eux au moins, ces deux organes réalisent la synthèse de l'acide urique, l'ammoniaque constituant un matériel aux dépens duquel le rein et le foie peuvent fabriquer de l'acide urique, mais l'urée ne constituant pas un tel matériel. Ces considérations s'appliquent à la poule et à l'oie, mais non au pigeon. Chez cet Oiseau, Schuler et Reindel ont mis en évidence l'existence, non pas d'un pouvoir de synthèse également réparti aux deux organes, mais d'une sorte de division du travail, le foie réalisant la synthèse, à partir de l'ammoniaque, d'un précurseur de l'acide urique, lequel est ensuite transformé en acide urique par le rein. Un catabolisme protidique à forte prédominance d'acide urique se retrouve chez d'autres Sauropsidés : certains Reptiles, comme les serpents et les lézards, dont le foie est très pauvre en arginase et n'est pas à même d'accomplir le cycle de l'ornithine (Münzel). Quant aux tortues, il faut distinguer parmi elles entre espèces aquatiques et espèces terrestres. Chez une tortue aquatique comme *Emys europaea*, l'urée prédomine fortement parmi les

excreta azotés et le foie réalise d'ailleurs *in vitro* la synthèse de l'urée à partir de l'ammoniaque, alors que la synthèse d'acide urique est négligeable. Chez une tortue terrestre, comme *Testudo graeca*, l'urée et l'acide urique sont tous deux abondants parmi les substances azotées excrétées. On a pu réaliser *in vitro* en présence du foie de cet animal la synthèse de l'acide urique à partir de l'ammoniaque et démontrer que cette synthèse ne s'accomplit pas par l'intermédiaire d'une formation d'urée (Münzel). Cependant, le foie de *Testudo graeca* réalise bien *in vitro* la synthèse de l'urée par le cycle de l'ornithine (Manderscheid; Münzel). On doit donc admettre l'existence, côte à côte, dans le foie des tortues terrestres, de deux mécanismes différents de synthèse à partir de l'ammoniaque, conduisant respectivement, par des voies différentes, à l'urée et à l'acide urique. Chez les Batraciens, dont le foie est riche en arginase et accomplit *in vitro* le cycle de l'ornithine (Manderscheid; Münzel), le catabolisme protidique est à forte prédominance uréotélique. C'est aussi le cas chez les Poissons élasmobranches, dont tous les tissus sont riches en arginase.

Quant aux Poissons osseux, si on considère l'excrétion globale, on voit qu'elle est, chez les Téléostéens dulcicoles, comme la carpe et le cyprin, ammoniacale et uréique, à forte prédominance ammoniacale. Mais cette ammoniaque est éliminée au niveau de la branchie et ses précurseurs restent encore inconnus. Chez les Dipneustes, notamment chez le protoptère en vie aquatique, l'excrétion est aussi ammoniacale et uréique, à forte prédominance ammoniacale (Smith). Chez les Téléostéens marins, l'excrétion globale est à prédominance d'ammoniaque et d'oxyde de triméthylamine.

On peut résumer dans le tableau VI les données acquises au sujet du catabolisme protidique des Vertébrés.

Tableau VI

	Terme principal du catabolisme protidique	Arginase hépatique	Résultat de la recherche du cycle de l'ornithine
Mammifères	Urée	+	+
Oiseaux	Acide urique	faible	-
Reptiles			
Serpents et lézards	Acide urique	-	-
Tortues aquatiques	Urée	+	+
Tortues terrestres	Urée + Acide urique	+	+
Batraciens	Urée	+	+
Poissons			
Elasmobranches	Urée	+	
Téléostéens d'eau douce	NH <sub>3</sub> + urée	+	-
Téléostéens marins	NH <sub>3</sub> + oxyde de triméthylamine	+	
Dipneustes	NH <sub>3</sub> + urée		

On ne trouve pas en général chez les Invertébrés les mêmes types bien tranchés du catabolisme protidique. Chez les Invertébrés aquatiques, l'ammoniaque l'emporte nettement sur les autres excréta azotés comme l'urée et l'acide urique. Une influence des conditions de vie sur la nature de l'excrétion azotée est décelable chez de nombreux Invertébrés, comme le lombric, l'escargot, etc. L'excrétion d'ammoniaque apparaît, si on considère l'ensemble des animaux, comme le mécanisme primitif, sur lequel l'évolution a greffé les synthèses d'excrétion que sont la formation de l'urée et

celle de l'acide urique, synthèses qui évitent la circulation et l'accumulation de l'ammoniaque dans le milieu intérieur. L'excrétion prépondérante de cette substance ne s'observe que chez les animaux inférieurs aquatiques, chez lesquels on observe une active circulation d'eau, qui entraîne une rapide épuration du milieu intérieur. Sur cette forme de catabolisme protidique, se greffe, quand l'épuration devient difficile, une formation d'urée par le cycle de l'ornithine chez les Vertébrés et vraisemblablement par un autre mécanisme chez les Invertébrés. Chez ces derniers, quand les conditions d'irrigation aqueuse deviennent très critiques, comme c'est le cas chez les Insectes terrestres et les Gastéropodes, c'est vraisemblablement l'accumulation d'urée dans le milieu intérieur qui devient une raison de l'édification, à partir de l'urée, d'une substance moins soluble, l'acide urique. Chez les Vertébrés, ce procédé n'est pas utilisé et c'est par une nouvelle synthèse, à mécanisme différent, que se forme l'acide urique. Le fait que, chez un groupe aussi ancien que les tortues, on trouve côte à côte les deux mécanismes (dans le foie des tortues terrestres) est encore un argument en faveur de la succession phylogénétique que nous avons admise. D'autre part, en opposition avec le caractère de plasticité et la nature mal définie du catabolisme protidique de certains animaux inférieurs, on observe chez les animaux les plus élevés un catabolisme protidique à terme bien défini et selon lequel est presque totalement canalisé le processus de dégradation. Chez ces animaux devenus très indépendants du milieu extérieur, tels que les Insectes ou les Vertébrés homéothermes, le type de catabolisme protidique est devenu unilatéral et les circonstances extérieures ne l'influencent plus. Insectes, Oiseaux, serpents et lézards excrètent presque totalement l'azote protidique sous la forme de l'acide urique, et c'est presque totalement sous la forme de l'urée que l'azote protidique est excrété par les Mammifères. On peut

voir là une réalisation d'un mécanisme plus parfait pour la lutte contre la circulation d'ammoniaque dans le milieu intérieur.

### V. - L'AMMONIÉMIE

L'étude comparative du caractère du milieu intérieur que représente sa teneur en ammoniaque a été longtemps faussée par l'existence de phénomènes de production d'ammoniaque dans le sang extravasé, production qui n'a été étudiée avec précision que récemment. Aussitôt après le moment où le sang des Mammifères est sorti des vaisseaux, il est le siège d'une production rapide d'ammoniaque (ammoniogénèse  $\alpha$ ) qui dure environ cinq minutes (Conway). Il se produit ensuite une augmentation lente et prolongée de l'ammoniémie, connue par de nombreux travaux classiques, et que l'école de Parnas a bien étudiée. On ne peut se faire une idée de la valeur de l'ammoniémie *in vivo* qu'en déterminant la courbe de l'ammoniogénèse  $\alpha$  et en l'extrapolant pour obtenir la valeur de l'ammoniémie au temps 0. Cette courbe a montré que chez les Mammifères et les Oiseaux, l'ammoniémie est extrêmement faible et atteint tout au plus 0,1  $\gamma$  par  $\text{cm}^3$  (Conway). Chez les Vertébrés poïkilothermes qui ont été étudiés sous ce rapport (grenouille, *Emys orbicularis*, *Clemmys leprosa*, tanche et truite) on a observé le même caractère (Florkin). On peut donc dire que, chez les Vertébrés, l'ammoniémie est pratiquement nulle. Chez les Insectes tels que l'hydrophile et le dytique, l'ammoniémie *in vivo* est, comme chez les Vertébrés, nulle ou trop faible pour être mise en évidence (Florkin et Frappez). Par contre, chez l'escargot, le homard et l'écrevisse, le sang *in vivo* contient de l'ammoniaque en quantités nettement mesurables : 0,7-2,0 mgr. p. 100  $\text{cm}^3$  chez l'escargot, 1,6-1,8 mgr. chez le homard (Florkin et Renwart) et 1,9 mgr. chez l'écrevisse (Florkin et Frappez).

Tableau VII

	Uricase	Allantoïnase	Allantoïcase	Uréase	Auteurs
Actinies . . . . .	+				Przylecki
Astéries . . . . .	+	+			Przylecki ; Fosse et Brunel
Oursins . . . . .	+	+			Id.
<i>Sipunculus</i> . . . . .	+	+	+	+	Florkin et Duchâteau
<i>Mytilus</i> . . . . .	+	+	+	+	Brunel
<i>Anodonta</i> . . . . .	+	+	+	—	Florkin et Duchâteau
Ecrevisse . . . . .	+	+	+	+	Id.
Homard . . . . .	+	+	+	+	Id.
<i>Helix</i> . . . . .	+				Spitzer ; Grah ; Plum
<i>Planorbis</i> . . . . .	+	—	—		Florkin et Duchâteau
Lombric . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Hirudo</i> . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Distomum</i> . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Planaria</i> . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Hydrophilus</i> . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Tenebrio</i> (adulte) . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Tenebrio</i> (larve) . . . . .	—	—	—		Id.
<i>Dytiscus</i> . . . . .	—	+	—		Id.
<i>Aeschna</i> (larve) . . . . .	—	—	—		Florkin et Duchâteau
<i>Limnophilus</i> (larve)	—	—	—		Id.
<i>Lucilia</i>					
œufs . . . . .	+	—		—	Brown
larves . . . . .	+	—		—	Id.
pupes . . . . .	—	—		—	Id.
adultes . . . . .	+	—		—	Id.

(Florkin et Duchâteau)

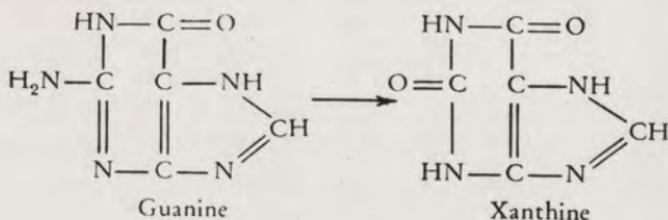
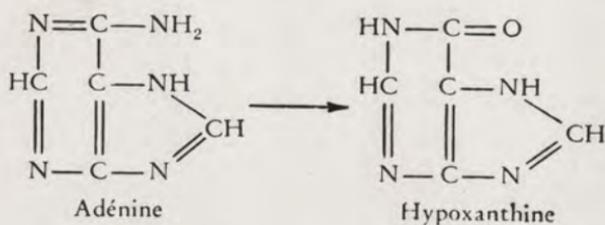
Foie de	Uricase	Allantoïnase	Allantoïcose	Uréease	Auteurs
<i>Protopterus</i> . . .	+	+	+		Florkin et Duchâteau
<i>Calamoichthys</i> . .		+	+		Id.
<i>Raja clavata</i> . . .	+	+	+		Brunel
<i>Raja punctata</i> . .	+	+	+		Id.
Cyprinidés, Esocidés, Scombridés .	+	+	+		Brunel
Salmonidés, Pleuronectidés, Anguillidés . . . . .	+	+	-		Id.
<i>Rana</i> . . . . .	+	+	+	-	Przylecki ; Krebs et Weil ; Brunel
Divers anoures et urodèles . . .	+	+	+		Brunel
<i>Lampetra</i> . . . .	-	-	-		Florkin et Duchâteau
<i>Lacerta</i> . . . . .	-	-	-		Przylecki
<i>Testudo graeca</i> . .		-	-		Florkin et Duchâteau
<i>Clemmys leprosa</i> .		-	-		Id.
<i>Pseudopus</i> . . . .		-	-		Id.
Oiseaux . . . . .	-	-	-		Przylecki
Mammifères . . . .	+	-	-	-	Nombreux auteurs
Homme et autres Primates . . . . .	-	-	-	-	Id.

On voit donc que l'ammoniémie est pratiquement nulle chez les Vertébrés et les Insectes supérieurs, tandis que les Crustacés et les Mollusques présentent une ammoniémie relativement élevée. On saisit ici le résultat des synthèses d'excrétion à sens déterminé dont nous avons montré l'existence chez les animaux les plus évolués : la libération du milieu intérieur de la circulation de l'ammoniaque résultant de la désamination, et des fluctuations de son taux, c'est-à-dire un caractère concourant à assurer la fixité du milieu intérieur, et l'indépendance de l'animal par rapport à son milieu.

#### VI. - LE CATABOLISME PURIQUE

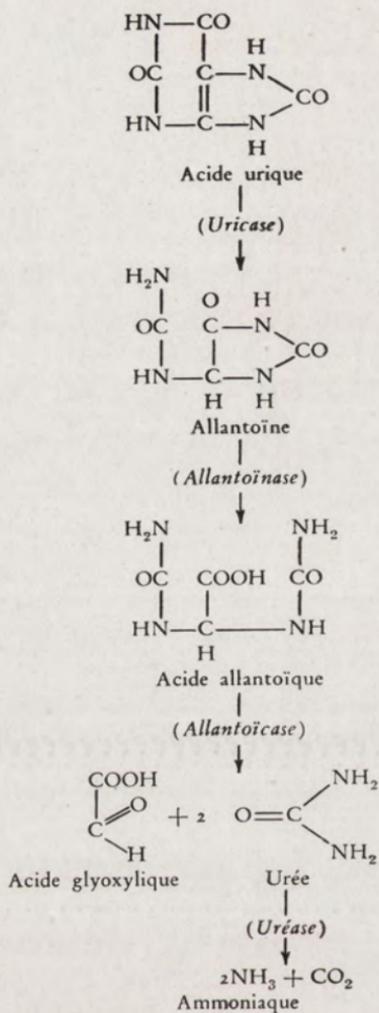
L'ensemble des résultats acquis montre que le catabolisme purique suit, chez les êtres vivants, une route unique et que sa chaîne de réactions comporte les étapes suivantes: désamination des aminopurines, oxydation en acide urique et enfin puricolyse ou dégradation du noyau de la purine jusqu'à un stade plus ou moins poussé. Les acides nucléiques animaux et végétaux sont des dérivés de tétranucléotides contenant deux dérivés de la purine, l'adénine et la guanine. Ces deux aminopurines sont donc les substrats du catabolisme purique chez les êtres vivants et le premier stade de ce catabolisme est représenté par la désamination avec formation d'hypoxanthine à partir de l'adénine et de xanthine à partir de la guanine.

L'existence d'enzymes de la désamination des aminopurines a été mise en évidence chez des représentants des divers groupes animaux (Schmidt ; Duchâteau, Florkin et Frappez). Après réalisation de la désamination, l'agent exécutant qui intervient dans le catabolisme purique est la xanthine oxydase, qui réalise, en présence d'oxygène moléculaire,



l'oxydation en acide urique, de la xanthine et de l'hypoxanthine. L'existence de la xanthine oxydase a été bien établie depuis longtemps en ce qui concerne le foie des Mammifères et des Oiseaux. Quant aux Invertébrés, l'enzyme est aussi largement répandu chez eux. On l'a, par exemple, mis indiscutablement en évidence chez le lombric, l'anodonte, la planorbe, le dytique, la taupe-grillon et différentes larves d'Insectes telles que celles d'*Aeschna*, de *Tenebrio* et de *Limnophilus* (Florkin et Duchâteau).

Les premiers stades du catabolisme purique aboutissent donc à la formation d'acide urique, qui est le dernier stade catabolique contenant le noyau de la purine. La dégradation de ce noyau, ou *uricolyse*, résulte de la mise en jeu d'une série d'enzymes qui peuvent, dans les cas où la dégradation est poussée le plus loin, conduire l'azote du noyau purique jusqu'au stade d'ammoniaque :



Le système enzymatique de l'uricololyse comporte donc dans sa forme la plus complète, si on porte l'accent sur la destinée de l'azote du noyau purique, les constituants enzymatiques suivants : *uricase*, *allantoïnase*, *allantoïcase* et *uréase*.

Le système enzymatique de l'uricololyse n'est pas le même dans tous les groupes animaux. Le tableau VII montre les résultats de la recherche des constituants de ce système dans les différents groupes zoologiques. Nous pouvons, de la considération de ce tableau, tenter de tirer des indications quant à la nature du catabolisme purique.

L'analyse des excreta nous fournit en effet peu de renseignements sur ce point, étant donné que les produits d'excrétion du catabolisme protidique sont quantitativement beaucoup plus abondants que ceux du catabolisme purique, ces derniers étant noyés dans la masse des premiers. Nous pouvons admettre que si l'uricase, l'allantoïnase, l'allantoïcase et l'uréase existent, le catabolisme purique pourra être poussé jusqu'à la production d'ammoniaque à partir de l'azote du noyau purique. Si on trouve l'uricase, l'allantoïnase et l'allantoïcase, c'est vraisemblablement l'urée qui est le terme du catabolisme purique. Si on met en évidence l'uricase et l'allantoïnase, c'est à l'acide allantoïque qu'aboutira la dégradation, tandis qu'elle atteindra le stade de l'allantoïne si l'animal ne possède que l'uricase. Si ce dernier enzyme manque, le noyau de la purine ne sera pas ouvert et ce noyau se retrouvera dans les excreta soit sous la forme d'acide urique, soit sous la forme de molécules moins éloignées encore des aminopurines. Ce mode de raisonnement nous permet de tirer du tableau VII des renseignements sur la nature vraisemblable du catabolisme purique dans les différents groupes animaux. On obtient ainsi les notions résumées dans le tableau VIII.

Tableau VIII (Florkin et Duchâteau)

↓	
ACIDE URIQUE	Homme et Primates, Oiseaux, Reptiles terrestres. Cyclostomes. Insectes (à l'exception des Diptères).
( <i>Uricase</i> )	
ALLANTOÏNE	Mammifères (à l'exception de l'homme et des Primates). Diptères. Gastéropodes.
( <i>Allantoïnase</i> )	
ACIDE ALLANTOÏQUE	Un groupe de Téléostéens (Salmonidés, Pleuronectidés, Anguillidés).
( <i>Allantoïcase</i> )	
URÉE	Sélaciens, Dipneustes, Crossoptérygiens. Un groupe de Téléostéens (Cyprinidés, Esocidés, Scombridés). Batraciens. Lamellibranches d'eau douce.
( <i>Uréase</i> )	
AMMONIAQUE	Sipunculien, Lamellibranches marins, Crustacés.

Une conclusion à tirer du tableau VIII est que, à l'opposé de l'opinion classique, les formes les plus primitives du catabolisme purique qu'on trouve chez les Métazoaires, et notamment celles qu'on rencontre chez les Invertébrés marins, ne sont pas celles qui correspondent à une transformation peu poussée des aminopurines, sans destruction de

leur noyau, mais au contraire celles qui amènent leur dégradation très poussée, allant jusqu'au stade de l'ammoniaque. C'est le cas chez le siponcle, chez la moule, chez le homard et chez l'écrevisse. La notion classique selon laquelle le catabolisme purique serait très court chez les formes inférieures repose en partie sur la notion selon laquelle les enzymes réalisant la désamination et l'oxydation des aminopurines manqueraient chez le plus grand nombre des Invertébrés. Comme nous l'avons vu, cette notion ne peut être défendue. Si on compare les différents groupes, on voit, par exemple, que l'uricolyse est, chez des vers très évolués comme les Oligochètes et les Hirudinés, poussée moins loin que chez les Sipunculienés. Elle va moins loin chez les Gastéropodes que chez les Lamellibranches ; chez les Lamellibranches dulci-coles que chez les Lamellibranches marins, chez les Insectes que chez les Crustacés, chez les Sauropsidés que chez les Batraciens et les Poissons, chez l'homme et les Primates que chez les autres Mammifères.

Il apparaît donc que l'évolution du catabolisme purique s'opère dans le sens d'un raccourcissement de la chaîne enzymatique de l'uricolyse, comme si elle s'était réalisée par un processus qu'on pourrait nommer *enzymaphérèse* (ou perte d'enzyme), la chaîne primitive se raccourcissant progressivement par la perte de son dernier chaînon. La chaîne complète, conduisant à l'ammoniaque, s'observe chez des Invertébrés marins, siponcle, moule, Crustacés. La chaîne privée de son dernier chaînon, et conduisant à l'urée, se trouve chez l'anodonte, chez les Poissons, chez les Batraciens. La chaîne raccourcie encore d'un ou de deux chaînons, conduisant à l'acide urique ou à l'allantoïne, existe chez des formes aussi évoluées dans le sens de l'indépendance ou dans celui de l'adaptation, que les Oligochètes, les Hirudinés, les Insectes, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.

L'étude de la distribution zoologique des enzymes du

système uricolytique montre donc que l'évolution du catabolisme purique s'est réalisée dans le sens de la simplification, par perte des chaînons terminaux de la chaîne enzymatique de l'uricolyse. Cette évolution se présente comme une orthogénèse biochimique régressive par enzymaphérèse.

## CHAPITRE V

### *Caractères biochimiques en concordance avec des caractères anatomiques, physiologiques ou œcologiques (Adaptations biochimiques)*

La biochimie générale considère les substances fonctionnelles auxquelles le progrès de la recherche au cours des dernières décades a fait attribuer le rôle de direction du fonctionnement de l'organisme, comme étant des cas particuliers, des représentants exceptionnellement doués, de familles chimiques qui comptent d'autre part des représentants sans fonctions (1). Le noyau stérane, par exemple, peut donner naissance, ici à un corps doué d'activité œstrogène, là à une substance intervenant dans le métabolisme inorganique, là encore à une substance jouant un rôle dans l'ossification. A côté de ces substances actives, on en trouve d'autres, dérivées du même noyau, mais sans activité biologique. C'est là une caractéristique importante qui montre que telle activité ou telle autre relève d'une superstructure de la molécule, dépendant de modifications parfois légères, et qui permet aux dérivés du stérane de comporter des stades inactifs, dans une série où apparaissent, à certains moments et à certains endroits, les particularités moléculaires responsables d'une nouvelle activité locale, ou un système biochimique nouveau, qui peut jouer le rôle de récepteur de l'activité de la substance déjà existante. Il n'est donc pas étonnant que l'on trouve dans un organisme

---

(1) Voyez Marcel FLORKIN. *Introduction à la Biochimie générale*. Paris, Masson et Liège, Desoer, 1943.

des constituants biochimiques dont la possession n'apparaît pas comme importante pour la vie de l'animal. Quel peut bien être, chez les Mammifères, le rôle de l'hormone posthypophysaire mélanophorodilatatrice, et chez l'ascidie *Ciona* celui de l'hormone ocytotique ? Il existe cependant des caractères biochimiques pour lesquels on peut établir une concordance avec des caractères anatomiques, physiologiques et œcologiques. L'animal dont la vie se poursuit représente une machinerie dont les parties sont ajustées l'une à l'autre dans l'intégration de l'organisme. Il vit dans un milieu déterminé qui diffère des autres milieux et avec lequel il est en continuelles relations d'échanges. Il y vit d'une certaine manière caractéristique. Puisque, en dernière analyse, la forme comme le fonctionnement d'un animal ne sont que l'apparence globale, à l'échelle de l'organisme constituant un tout, des phénomènes biochimiques qui se déroulent à l'échelle submicroscopique, il serait bien étonnant qu'on ne voie pas des systèmes biochimiques s'intégrer dans la vie de l'animal comme des facteurs essentiels de son fonctionnement et de son mode de vie dans son milieu. En fait, on peut dans de nombreux cas montrer que la présence d'un constituant biochimique ou que les caractères d'un système biochimique conditionnent des aspects de l'existence qu'un animal présente dans la nature. On peut aussi dans différents exemples, montrer que la vie deviendrait impossible en l'absence du constituant biochimique considéré. De pareils cas ne sont pas rares. La pathologie humaine en offre de nombreux exemples. On sait que si l'organisme ne présente plus de circulation de l'insuline, constituant biochimique sécrété par les îlots de Langerhans du pancréas, le diabète survient et conduit à la mort par acidose. Il suffit de restituer par injection le constituant biochimique manquant pour rétablir une vie normale. On sait aussi que la maladie bronquée d'Addison, maladie conduisant à la mort, résulte

d'un déficit de production des hormones de nature stéroïde que sécrète le cortex surrénal. La biochimie des sécrétions internes fournit de multiples cas dans lesquels une substance fonctionnelle définie conditionne la morphologie, la physiologie et souvent l'existence même des animaux. Mais ce sont là des exemples trop connus pour qu'il soit nécessaire d'insister. Les exemples choisis dans les pages qui suivent ne sont pas limités aux organismes supérieurs et constituent un échantillonnage d'adaptations biochimiques pris dans l'ensemble de la série animale.

## I. - DOMAINE DE LA FONCTION RESPIRATOIRE DU MILIEU INTÉRIEUR

### *Teneur en protéines et localisation anatomique des milieux intérieurs.*

Le fait, pour un milieu intérieur, d'être un liquide contenu dans une cavité coelomique ou un liquide contenu dans un système circulatoire entraîne un corollaire d'ordre biochimique. Les liquides coelomiques sont, en effet, pratiquement aprotéiniques, tandis que les sangs circulants ont comme caractère général l'existence d'une teneur en protéines d'importance variable. Cette corrélation peut d'ailleurs aussi être considérée en fonction d'une particularité physiologique. Dans les sangs circulants s'opèrent en effet, au niveau des tissus, des échanges d'eau au cours desquels la pression colloïdosmotique du plasma, assurée par la présence des protéines, joue un rôle important comme régulateur du maintien dans le sang, de l'eau que la pression hydrostatique a tendance à faire sortir des vaisseaux. L'existence d'une protéinémie dans les sangs circulants peut donc être considérée comme un caractère biochimique en corrélation avec une particularité de la physiologie des échanges d'eau dans les organismes.

*Localisation intracellulaire des transporteurs d'oxygène des liquides cœlomiques.*

Lorsqu'un transporteur d'oxygène est contenu dans un liquide cœlomique, ce transporteur est toujours intracellulaire. C'est là un nouvel aspect du caractère aprotéinique des liquides cœlomiques. Cette corrélation a aussi évidemment son aspect physiologique. Le liquide cœlomique est en effet souvent le lieu du développement et de la maturation des éléments génitaux, caractère qui est peut-être en corrélation avec la nature aprotéinique des liquides cœlomiques.

*Taille et localisation des molécules de transporteurs d'oxygène.*

Si on considère d'une manière générale les transporteurs d'oxygène selon leur localisation intracellulaire ou extracellulaire, on note que l'hémocyanine et la chlorocruorine sont toujours dissoutes dans le sang, tandis que l'hémoglobine est parfois dissoute dans le sang et parfois contenue dans des hématies. Quant aux transporteurs des liquides cœlomiques (hémoglobine ou hémérythrine), ils sont, comme nous l'avons dit, toujours contenus dans des hématies. Il existe une corrélation définie entre le poids moléculaire des transporteurs, d'une part, et le fait qu'ils sont ou ne sont pas contenus dans des hématies, d'autre part (Svedberg).

Si on considère le tableau IX, on voit que les hémocyanines et les chlorocruorines, qui sont toujours dissoutes dans le sang, ont des poids moléculaires élevés (422.000 et plus). Quant aux hémoglobines, leurs poids moléculaires varient entre 17.600 et 3.380.000. Mais les hémoglobines dissoutes dans le plasma ont des poids moléculaires correspondant à 422.000 ou plus (à l'exception de l'hémoglobine de la larve de *Chironomus*).

Tableau IX (Svedberg)

Transporteur d'oxygène	Poids moléculaire	Localisation (I = intra- cellulaire, E = extra- cellulaire)
Hémoglobine de <i>Lampetra</i> . . .	17,600	I
Hémoglobine d' <i>Arca</i> . . . . .	35,200 = 2 × 17,600	I
Hémoglobine de <i>Chironomus</i> . .	»	E
Hémoglobine des Mammifères . .	70 400 = 4 × 17,600	I
Hémérythrine de <i>Sipunculus</i> (*)	»	I
Hémoglobine de <i>Daphnia</i> . . .	422,000 = 24 × 17,600	E
Hémocyanine de <i>Pandalus</i> . . .	»	E
» de <i>Palinurus</i> . . . . .	»	E
Hémocyanine de <i>Nephrops</i> . . .	845,000 = 48 × 17,600	E
» de <i>Homarus</i> . . . . .	»	E
Hémoglobine de <i>Planorbis</i> . . .	1,690,000 = 96 × 17,600	E
Hémocyanine de <i>Calocaris</i> . . .	»	E
Hémocyanine d' <i>Octopus</i> . . . . .	2,960,000 = 168 × 17,600	E
» d' <i>Eledone</i> . . . . .	»	E
Hémoglobine d' <i>Arenicola</i> . . .	3,380,000 = 192 × 17,600	E
Chlorocruorine de <i>Spirographis</i> .	»	E
Hémocyanine de <i>Rossia</i> . . . . .	»	E
Hémoglobine de <i>Lumbricus</i> . . .	»	E
Hémocyanine de <i>Helix</i> . . . . .	6,760,000 = 384 × 17,600	E
» de <i>Busycon</i> . . . . .	»	E

D'une manière générale, on peut donc dire que les transporteurs contenus dans des hématies sont toujours de petites molécules.

Cette corrélation entre la taille des particules d'un transporteur et sa localisation dans des hématies a-t-elle une correspondante physiologique ? Dans le cas où le sang ne

(\*) Le fait que l'hémérythrine du siponcle a le même poids moléculaire que l'hémoglobine des Mammifères a été établi par G. S. et M. E. Adair, A. et J. Roche.

contient pratiquement qu'une protéine, le transporteur d'oxygène, comme c'est le cas chez le poulpe (Henze) on peut, connaissant le poids moléculaire de son hémocyanine, calculer la pression colloïdosmotique. Dans le cas du poulpe, le calcul montre que la pression osmotique protéinique est de l'ordre de 3 mm. de mercure (Florkin et Blum). Le pouvoir oxyphorique est de 4,5 volumes % (Winterstein). Chez l'homme, la pression osmotique protéinique est d'environ 30 mm. de mercure (Krogh) et le pouvoir oxyphorique est de 20 volumes %. La pression osmotique est, chez lui, assurée par les protéines du plasma et le pouvoir oxyphorique par l'hémoglobine des hématies. Quelles seraient les conditions réalisées si la quantité d'hémoglobine nécessaire pour assurer un pouvoir oxyphorique de 20 volumes % était dissoute dans le plasma qui, par ailleurs, ne contiendrait pas d'autres protéines ? Dans ce cas, la pression osmotique protéinique serait de 175 mm. de mercure. En réalité, comme nous l'avons vu, elle est environ six fois plus faible. Le fait que l'hémoglobine humaine est une petite molécule établit donc une incompatibilité entre les deux fonctions qu'elle exercerait si elle était dissoute dans le plasma : celle de transporter l'oxygène et celle d'assurer la pression osmotique protéinique. L'organisme des Mammifères ne serait pas viable si l'hémoglobine des hématies était dissoute dans le plasma. Les deux fonctions de l'établissement de la pression colloïdosmotique et du transport de l'oxygène ne peuvent être assurées simultanément que par de grosses molécules telles que celles des transporteurs dissous dans les plasmas sanguins.

*Présence ou manque de l'effet Bohr  
et localisation des transporteurs d'oxygène.*

On sait (voir p. 49) que l'effet Bohr consiste en ce que, si on augmente la pression partielle du gaz carbonique ou si

on acidifie la solution, la courbe d'absorption de l'oxygène par une solution d'un transporteur d'oxygène ou un sang pourvu d'un de ces transporteurs, est déplacée vers la droite. Dans deux cas seulement, on a pu observer le manque d'effet Bohr parmi les nombreux sangs ou liquides cœlomiques qui ont été étudiés sous ce rapport, c'est dans le cas du liquide cœlomique d'un Echiurien, *Urechis caupo*, contenant des hématies à hémoglobine (Redfield et Florkin) et dans celui du liquide cœlomique du siponcle, contenant des hématies à hémérythrine (Florkin). Le siponcle et *Urechis* sont dépourvus de circulation et le liquide cœlomique contient, chez eux, les hématies vectrices de l'oxygène. Par contre, dans tous les cas où on a considéré un liquide organique contenant un transporteur d'oxygène et enfermé dans un système circulatoire, c'est-à-dire un sang proprement dit, on a retrouvé une influence plus ou moins marquée de la variation de tension du  $\text{CO}_2$  sur la position de la courbe d'absorption de l'oxygène. Chez ces animaux, comme par exemple chez l'arénicole dont le sang présente l'effet Bohr (Barcroft et Barcroft), ce dernier aide, au cours du passage plus ou moins rapide au niveau des organes respiratoires ou au niveau des tissus, respectivement à la prise et à la livraison de l'oxygène. Une telle fonction n'est évidemment pas à considérer dans le cas du liquide cœlomique d'*Urechis* ou du siponcle, chez lesquels l'absence de l'effet Bohr apparaît bien comme un caractère biochimique en corrélation avec un caractère anatomique, celui du manque de système circulatoire.

*Sens et amplitude de l'effet Bohr et caractères physiologiques et œcologiques des animaux.*

La présence de l'effet Bohr a été, comme nous l'avons dit, mise en évidence d'une manière générale chez les animaux possédant une circulation. Comme le montre la figure 7, si

on considère la relation entre  $p_{50}$  (pression partielle d'oxygène correspondant à un degré de saturation égal à 50 %) et  $p_{CO_2}$  (pression partielle de  $CO_2$ ), on voit que l'effet Bohr a une amplitude très différente chez les diverses espèces animales. Très marqué chez les animaux menant une vie active dans les eaux de l'océan, comme le calmar ou les Téléostéens marins, il est beaucoup moins prononcé chez les animaux à respiration aérienne et chez les animaux d'eau douce. Si un grand nombre d'animaux présentent l'effet Bohr régulier qui vient d'être décrit, on trouve chez certains autres des relations particulières entre la position de la courbe d'absorption de l'oxygène et le pH. Chez certains animaux, dont le sang contient de l'hémocyanine, l'effet Bohr est inversé, c'est-à-dire que l'augmentation de la pression partielle de  $CO_2$  dans le milieu produit une augmentation de l'affinité de l'hémocyanine pour l'oxygène. C'est ce qui a été observé dans les sangs de *Limulus* et de *Busycon* (Redfield, Coolidge et Hurd) et dans celui de l'escargot (Hogben et Pinhey). Les travaux de Redfield, Coolidge et Hurd, de Pantin et Hogben, de Hogben, de Hogben et Pinhey et de Stedman et Stedman ont démontré que l'affinité de chaque hémocyanine pour l'oxygène présente un minimum à un pH déterminé. On peut, sous ce rapport, les classer en deux groupes. Pour celles du premier groupe, le minimum de l'affinité pour l'oxygène est situé au côté acide de la région physiologique, et l'effet Bohr est normal (calmar, Crustacés). Pour les hémocyanines de l'autre groupe, le minimum d'affinité est au côté alcalin de la région physiologique, et l'effet Bohr est inversé. C'est le cas pour la limule et pour *Busycon*. Dans les cas où l'effet Bohr est inversé, l'affinité pour l'oxygène est d'ailleurs grande et l'effet Bohr très peu marqué. Rona et Yllpo pour les solutions d'hémoglobine du sang de chien, Ferry et Green, pour les solutions d'hémoglobine du sang de cheval, et Green et

Root pour le sang du Poisson *Tautoga onitis*, ont démontré aussi l'existence d'un minimum d'affinité pour l'oxygène à un pH notablement plus acide que le pH physiologique. Le sens de l'effet Bohr dépend donc, pour chaque sang, de la position du point d'affinité minima de son transporteur pour l'oxygène, par rapport à la région physiologique des pH.

L'effet Bohr est particulièrement marqué chez les animaux qui tels le calmar ou les Poissons marins osseux comme le maquereau ne peuvent vivre que dans un milieu bien oxygéné et où le  $\text{CO}_2$  est pratiquement absent. Il est moins prononcé dans le groupe des animaux vivant dans les eaux douces ou respirant au moyen de poumons. Il est encore plus faible chez la raie. Quant à l'effet Bohr inversé, on le trouve chez des animaux tels que l'escargot, *Busycon* et la limule, c'est-à-dire chez des animaux que leur genre de vie expose à être en contact avec un milieu pauvre en oxygène et riche en  $\text{CO}_2$ .

*Plancher du cycle respiratoire  
de l'oxygène et degré d'activité.*

Quand le sang devient veineux au cours du cycle respiratoire, sa teneur en oxygène et la pression partielle de ce gaz diminuent. La pression partielle de l'oxygène dans le sang veineux résulte des caractères particuliers du cycle respiratoire de chaque animal. Elle est une traduction de la pression d'oxygène qui règne dans les ultimes ramifications du système circulatoire et par conséquent elle nous donne une idée de la pression partielle sous laquelle l'oxygène est livré aux tissus. Comme le montre la figure 8, il existe une relation entre la pression d'oxygène correspondant au « plancher » du cycle respiratoire et le degré d'activité de l'organisme correspondant.

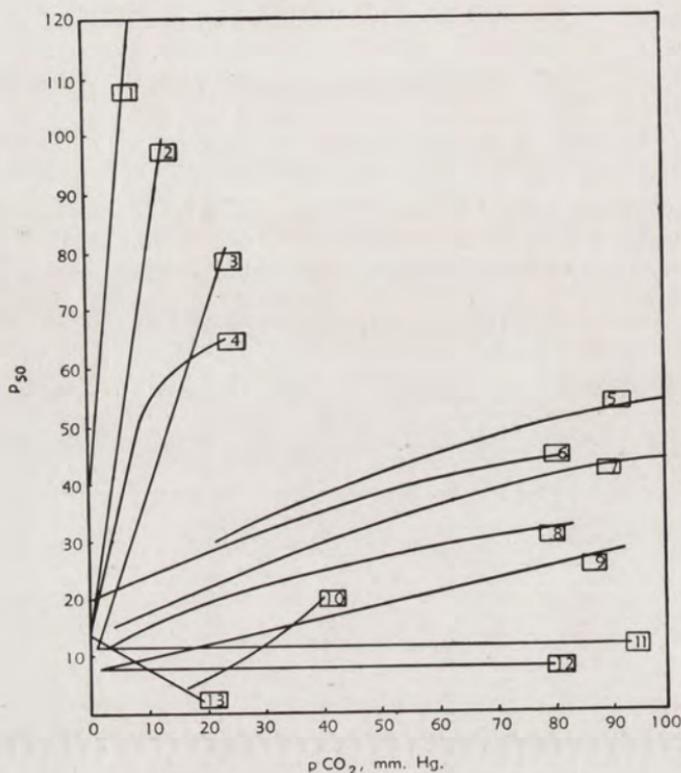


FIG. 7 (Florkin). — Relation entre  $p_{50}$  et  $p_{CO_2}$ .

( $p_{50}$  = pression partielle d'oxygène, en mm. de Hg, correspondant à un degré de saturation de 50 % ;  $p_{CO_2}$  = pression partielle de  $CO_2$ , en mm. de Hg).

1. *Loligo*, temp. 23° (Redfield, Coolidge et Hurd); 2. *Prionotus*, temp. 20°; 3. *Opsanus*, temp. 20°; 4. maquereau, temp. 20° (Root); 5. *Eumetopias*, temp. 38° (Florkin et Redfield); 6. oie, temp. 42° (Wastl et Leiner); 7. chien, temp. 37°<sub>5</sub> (Dill, Edwards, Florkin et Campbell); 8. homme, temp. 37°<sub>5</sub> (Bock, Field et Adair); 9. *Pseudemys*, temp. 25° (Southworth et Redfield); 10. carpe, temp. 10° (Wastl); 11. *Urechis*, temp. 19° (Redfield et Florkin); 12. siphoncle, temp. 19° (Florkin); 13. *Busycon*, temp. 25° (Redfield, Coolidge et Hurd).

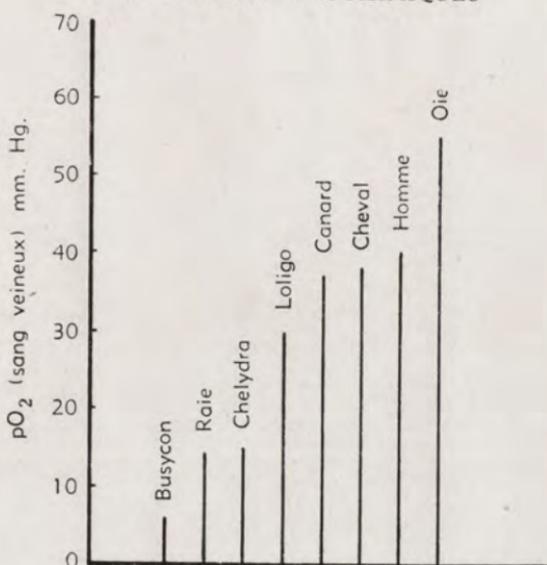


FIG. 8 (Florkin). — La pression partielle de l'oxygène au « plancher » du cycle respiratoire.

« Pression de charge » du transporteur d'oxygène  
et pression partielle de l'oxygène artériel.

Lorsque, au cours du cycle respiratoire, le sang veineux arrive au niveau de l'organe où s'opèrent les échanges avec le milieu, il y trouve une pression partielle d'oxygène plus élevée que la sienne propre, et il se charge par conséquent d'oxygène. La physiologie des organes de la respiration présente des variantes nombreuses qui entraînent, dans des conditions de milieu extérieur correspondant par exemple à celles de l'air atmosphérique, des valeurs diverses de la pression d'oxygène dans l'organe où s'opère l'hématose. Chez le calmare, par exemple, l'oxygène est apporté au sang par l'eau de mer qui fait circuler dans la cavité palléale où se trouve la branchie, les mouvements respiratoires de l'animal, liés à ses

mouvements de locomotion. Dans de l'eau de mer bien aérée, à  $pO_2$  de 150 mm, la  $pO_2$  dans le sang artériel est de 115 mm. de mercure (Redfield et Goodkind). Par contre, si nous considérons ce qui se passe chez un Gastéropode marin comme *Busycon canaliculatum*, nous observons une mise en équilibre beaucoup moins complète. Chez cet animal, le sang oxygéné venant de la branchie arrive dans l'oreillette, puis dans le ventricule, d'où il est distribué aux tissus par des vaisseaux. Le sang veineux se rassemble dans un vaste sinus, d'où il passe dans la branchie. L'oxygène est apporté à la branchie par la circulation de l'eau dans la cavité pal-léale. Dans les conditions de l'eau de mer en équilibre avec l'air ( $pO_2$  150 mm.), la pression partielle de l'oxygène dans le sang artériel de *Busycon* est de 36 mm. de mercure seulement (Redfield, Coolidge et Hurd). Chez une raie telle que *Raja ocellata*, le sang oxygéné dans les branchies est distribué aux tissus, revient au cœur, qui ne contient que du sang veineux et passe ensuite dans le système capillaire branchial. La circulation, dans un tel système, est lente et paresseuse. Dans les branchies, la mise en équilibre du sang avec le milieu extérieur est peu parfaite : dans les conditions de l'eau de mer bien oxygénée, la pression partielle d'oxygène dans le sang artériel est de 70 mm. de mercure (Dill, Edwards et Florkin).

Chez la tortue *Chelydra serpentina*, la ventilation de l'organe respiratoire est peu parfaite, et mal réglée. D'autre part, bien qu'il y ait deux circulations, les cavités du cœur communiquent et le système artériel contient par conséquent un mélange de sang artériel et de sang veineux. A l'imperfection du système circulatoire correspond une valeur basse de la  $pO_2$  artérielle : 57 mm. de mercure. La pression partielle artérielle de l'oxygène est aussi, chez les homéothermes, différente de celle du milieu extérieur car elle résulte d'une mise en équilibre avec l'air alvéolaire dont les propriétés

différent de celles de l'air atmosphérique. La  $pO_2$  artérielle sera par exemple de 102 mm. chez le canard (Wastl et Leiner), de 94 mm. chez l'oie (Wastl et Leiner), de 100 mm. chez le cheval (L. J. Henderson) et de 78 mm. chez l'homme (sujet A. V. B., L. J. Henderson).

On voit donc que par suite de l'existence des formes diverses de systèmes respiratoires et circulatoires, les valeurs de la  $pO_2$  artérielle, c'est-à-dire de la pression d'oxygène régnant au « plafond » du cycle respiratoire sont très variables. Et cependant, si on confronte avec les valeurs des  $pO_2$  ainsi réalisées, les valeurs du degré de saturation du transporteur d'oxygène dans les conditions artérielles, on voit que ces dernières valeurs présentent une uniformité qui contraste avec la diversité des premières. Le degré de saturation du sang artériel (ou, quand l'animal n'a pas de circulation, le degré de saturation du liquide cœlomique quand l'animal est dans de l'eau en équilibre avec l'air atmosphérique) est toujours compris entre 90 et 100 % (tableau X).

Tableau X

	$pO_2$ artérielle mm. Hg.	Sang arté- riel, degré de saturation %	
<i>Sipunculus nudus</i> . . . . .	32	90	Florkin
<i>Urechis caupo</i> . . . . .	75	97	Redfield et Florkin
<i>Busycon canaliculatum</i> . . . . .	36	95	Redfield, Coolidge et Hurd
<i>Loligo pealei</i> . . . . .	115	97	Redfield
<i>Raja ocellata</i> . . . . .	70	93	et Goodkind Dill, Edwards et Florkin
<i>Cyprinus carpio</i> . . . . .	85	93	Wastl
<i>Chelydra serpentina</i> . . . . .	57	95	L. J. Henderson
Canard . . . . .	102	98	Wastl et Leiner
Pigeon . . . . .	105	96.5	»
Oie . . . . .	94	96	»
Cheval . . . . .	100	98	L. J. Henderson
Homme (A. V. B.) . . . . .	78	96	»

Il y a donc une concordance entre la position de la courbe de dissociation du transporteur d'oxygène et les conditions de la physiologie respiratoire. Cette concordance se traduit par le fait que la « pression de charge », c'est-à-dire la pression d'oxygène correspondant à un degré de saturation de

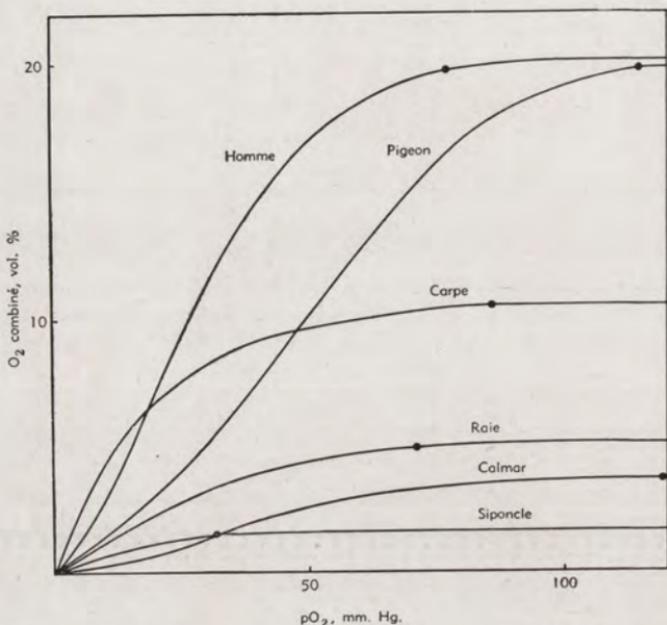


FIG. 9. — Courbes d'absorption de l'oxygène par différents sangs, dans les conditions « artérielles » reproduites expérimentalement in vitro. • = pO<sub>2</sub> artérielle, in vivo.

homme, temp. 38°, pH 7,47 (L. J. Henderson); pigeon, temp. 42°, pCO<sub>2</sub> 40 mm. (Wastl et Leiner); carpe, temp. 18°, pCO<sub>2</sub> 30 mm. (Wastl); raie, temp. 10,4°, pH 7,8 (Dill, Edwards et Florkin); calmar, temp. 23°, pCO<sub>2</sub> 0,5 mm. (Redfield, Coolidge et Hurd); siponcle, temp. 19°, pH 7,7 (Florkin).

90-100 % correspond, dans le graphique de la courbe d'absorption, à la  $pO_2$  artérielle réalisée chez l'animal. Toute réduction de pression partielle amènera donc une livraison d'oxygène par le transporteur, du fait de la forme de la courbe d'absorption de l'oxygène. En somme, la charge s'opère toujours à l'extrémité supérieure de la portion ascendante de la courbe de dissociation, quelle que soit la position de cette dernière. La figure 9 illustre ce fait.

*Présence d'un transporteur d'oxygène  
et besoins métaboliques de l'animal.*

L'existence d'un transporteur d'oxygène est-elle d'importance vitale pour les animaux qui possèdent ces molécules spécialisées ? Chez des animaux de très petite taille, il suffit aux besoins du métabolisme tissulaire que le sang, liquide incolore, apporte l'oxygène qu'il tient en solution. Chez les animaux, actifs et plus volumineux, qui possèdent un transporteur d'oxygène, il n'est pas douteux que la présence de ce transporteur dans le sang correspond à l'existence d'une différence marquée entre l'apport d'oxygène par diffusion et par enlèvement au milieu extérieur sous forme d'oxygène dissous dans le sang, et les besoins des tissus. En somme, le transporteur répare le manque d'harmonie entre les dispositions anatomiques et les besoins métaboliques de l'animal. Le tableau XI met bien en évidence l'importance vitale de l'existence du transporteur pour la fourniture d'oxygène aux tissus.

La notion du caractère indispensable de la présence du transporteur d'oxygène est d'ailleurs confirmée par les caractères de l'intoxication par l'oxyde de carbone chez les Mammifères, intoxication dans laquelle l'abolition de la fonction du transporteur par suite de sa combinaison avec l'oxyde de carbone, produit la mort par asphyxie. On peut étudier la

Tableau XI (Florkin)

*Caractères du cycle respiratoire de l'oxygène*

	pO <sub>2</sub> arté- rielle mm. Hg	pO <sub>2</sub> vei- neuse mm. Hg	O <sub>2</sub> trans- porté vol. %	O <sub>2</sub> trans- porté sous forme dissoute vol. %	O <sub>2</sub> trans- porté en combinaï- son avec le trans- porteur vol. %
<i>Busycon canaliculatum</i>	36	6	1,7	0,14	1,56
<i>Loligo pealei</i>	115	30	3,2	0,38	2,82
<i>Raja ocellata</i>	70	14	3,92	0,22	3,70
<i>Chelydra serpentina</i>	57	15	3,70	0,17	3,53
Canard	102	37	10,0	0,15	9,85
Oie	94	56	5,14	0,17	4,97
Homme (A. V. B.)	78	40	5,3	0,10	5,2

question de la nécessité du transporteur par un autre biais, et, par exemple, comme Redfield et Goodkind l'ont fait dans le cas du calmar, *Loligo pealei*, en modifiant les caractères du milieu de telle manière que le transporteur ne puisse plus accomplir sa fonction. Leurs résultats montrent que la vie de l'animal n'est pas possible dans des conditions telles que le contenu du sang en oxygène soit réduit à 0,5 volume %, quantité correspondant à la teneur en oxygène dissous des milieux intérieurs ne contenant pas de transporteur, lorsqu'ils sont mis en équilibre avec l'atmosphère.

L'analyse du sang artériel et du sang veineux, et les données recueillies antérieurement par Redfield, Coolidge et Hurd relativement aux caractères physico-chimiques du sang du calmar, ont permis à Redfield et Goodkind de résumer les caractères du cycle respiratoire dans la figure 10, laquelle fournit une description nomographique du système physico-chimique sanguin de *Loligo* à la température de 23°. Si on examine ce nomogramme cartésien, on voit que le sang est, comme nous l'avons déjà noté, presque complète-

ment saturé d'oxygène lorsqu'il abandonne la branchie et que, d'autre part, le sang devenu veineux a livré presque complètement son oxygène combiné, bien que la  $pO_2$  veineuse soit restée à 48 mm. Le sang, en s'enrichissant en  $CO_2$  et en devenant veineux, a subi une élévation de  $pCO_2$  de 4 mm. seulement. Bien qu'il existe encore dans le sang de notables quantités de  $CO_2$ , la pression partielle de ce gaz dans le sang devenu artériel après son passage dans la branchie est de 2 mm. de mercure seulement : l'équilibre est donc pratiquement réalisé entre sang et milieu extérieur. Le caractère le plus marquant de ce cycle respiratoire est le remarquable transport d'oxygène qu'il réalise et dont nous voyons le mécanisme dans le nomogramme. Ce dernier montre que lorsque le sang fournit 3,9 volumes p. 100 d' $O_2$  aux tissus au cours du cycle (de A à V dans le nomogramme), la  $pO_2$  diminue de 70 mm. S'il n'y avait pas d'enrichissement en  $CO_2$  au cours de la transformation en sang veineux, le trajet exprimant le cycle respiratoire s'accomplirait le long d'une ligne de teneur constante en  $CO_2$ , c'est-à-dire de A à V, dans le nomogramme. Pour une chute de  $pO_2$  de 70 mm. à partir de la valeur existant en V, le point atteint si n'intervenaient que les conditions de  $pO_2$  régnant dans les tissus, la constante de diffusion de l'oxygène et la vitesse de circulation, serait donc V, correspondant à une teneur en oxygène de 1,9 volume %. Comme le sang artériel contient 4,2 volumes p. 100 d'oxygène total, le passage de l'état artériel à l'état veineux correspondrait donc à une livraison de 2,3 volumes %. Or en fait, dans le cycle respiratoire réel, il s'opère une livraison de 3,9 volumes %. C'est le résultat de la mise en jeu de l'effet Bohr. Pour qu'il se produise une décharge d'oxygène correspondant à la différence de teneurs en  $O_2$  de A et de V, sans production de  $CO_2$ , il faudrait que la  $pO_2$  tombât à  $V_2$ , c'est-à-dire à 23 mm. La production de  $CO_2$  permet, grâce

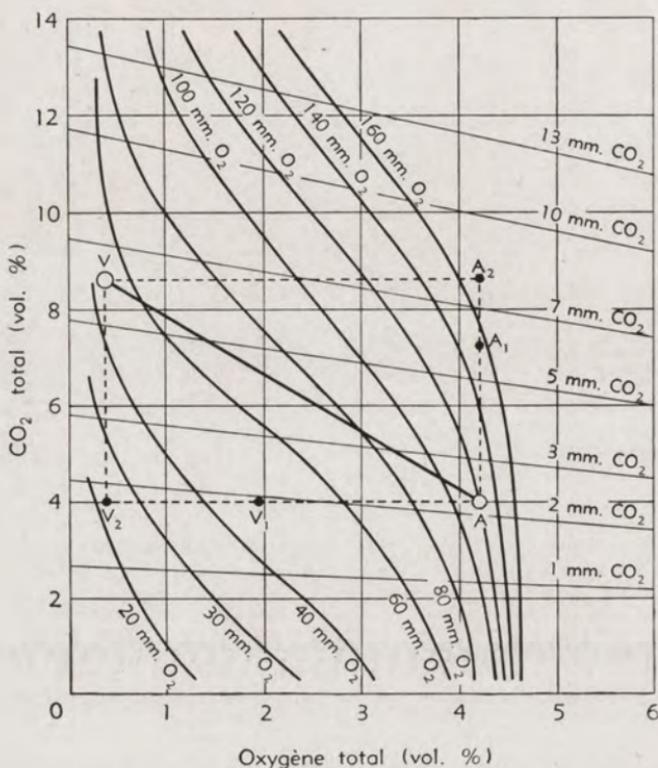


FIG. 10 (Redfield et Goodkind). — Nomogramme du sang du calmar, *Loligo pealei*, montrant le cycle respiratoire. Température 23°. Les coordonnées rectangulaires correspondent respectivement à la teneur en O<sub>2</sub> et à la teneur en CO<sub>2</sub>, les coordonnées inclinées indiquant les valeurs de pO<sub>2</sub> et de pCO<sub>2</sub>.

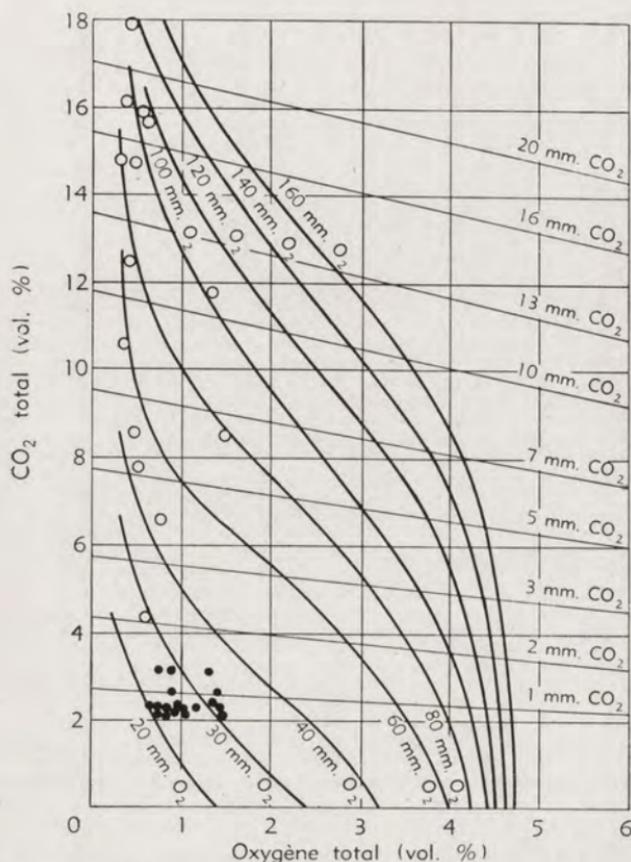


FIG. 11 (Redfield et Goodkind). — Nomogramme montrant la teneur en oxygène et en CO<sub>2</sub> de *Loligo* dans diverses conditions de pO<sub>2</sub> et de pCO<sub>2</sub> extérieures. Les valeurs de ces dernières sont indiquées par les cercles. Les cercles pleins précisent les conditions léthales dans le cas des animaux mis dans de l'eau de mer normale. Les cercles vides indiquent les conditions léthales dans des cas où l'eau de mer a été préalablement enrichie en CO<sub>2</sub>.

au déplacement de la courbe d'absorption de l'oxygène, une diminution de teneur en  $O_2$  telle qu'elle se produit dans le cycle respiratoire, avec maintien d'une pression égale à V, qui est de 48 mm. Pour une livraison d'oxygène déterminée, la mise en jeu de l'effet Bohr élève la pression de livraison de cet oxygène de 23 à 48 mm. de mercure. En raisonnant de la même manière, on peut montrer que la réduction de l'hémocyanine au niveau des tissus élève, par la pression de  $CO_2$  qui y est réalisée, la teneur en  $CO_2$  de 7,4 volumes % (point  $A_1$ ) à 8,3 volumes % (point V). S'il n'y avait pas de réduction et d'intervention de l'effet Haldane, la  $pCO_2$  s'élèverait, pour la même prise en charge de  $CO_2$ , à 8 mm., alors qu'en fait elle n'atteint que 6 mm. On peut admettre que l'intervention de l'effet Bohr et de sa réciproque l'effet Haldane est responsable d'environ  $1/3$  de la somme des échanges respiratoires. Ces données illustrent l'importance de l'effet Bohr dans les échanges respiratoires des animaux possédant une circulation et en particulier dans le groupe d'animaux très actifs et très dépendants d'une adéquate aération, auquel appartient le calmar (voir fig. 7).

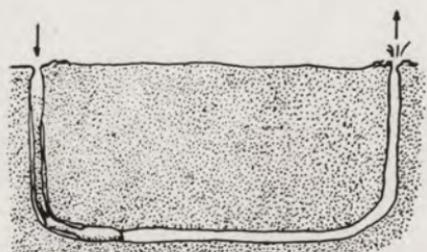
Redfield et Goodkind ont provoqué l'asphyxie d'une série de calmars en les plaçant dans de l'eau de mer telle quelle ou additionnée de  $CO_2$ , et recouverte d'une couche de paraffine. Les animaux deviennent dans ces conditions de moins en moins actifs et leurs mouvements respiratoires finissent par s'abolir. Une heure après la fin de la respiration, l'eau est prélevée et sa teneur en oxygène et en  $CO_2$  est déterminée. La composition de l'eau fournit dans ces conditions des renseignements sur les conditions nécessaires à la vie de l'animal. Comme, chez le calmar, le sang est pratiquement en équilibre avec le milieu, on peut reporter dans le nomogramme les valeurs obtenues par l'analyse de l'eau. C'est ce qui a été fait dans la figure 11. Cette figure montre que les points correspondant aux conditions léthales

correspondent, en particulier dans les cas où l'eau de mer a été additionnée de  $\text{CO}_2$ , à différentes valeurs de la teneur en  $\text{CO}_2$  total et de la  $\text{pO}_2$ , mais tous sont placés dans la même colonne verticale correspondant à des teneurs en  $\text{O}_2$  comprises entre 0,5 et 1,5 volume %. Ces expériences démontrent le caractère indispensable de la présence du transporteur d'oxygène pour la vie du calmar. Sa vie devient impossible quand la teneur en oxygène du sang est abaissée jusqu'à 0,5 volume %. Or cette quantité est celle que contiennent les milieux intérieurs dépourvus de transporteur et mis en équilibre avec l'air. Un tel milieu intérieur ne pourrait assurer la vie de l'animal.

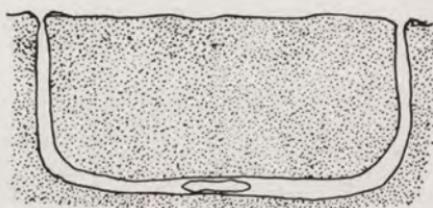
*Présence d'un transporteur d'oxygène et particularités œcologiques de l'Echiurien Urechis caupo.*

S'il est vrai qu'on peut préciser dans des cas tels que celui examiné ci-dessus, le caractère de nécessité de la présence du transporteur d'oxygène pour la vie de l'animal, on pourrait prétendre qu'il est d'autres cas dans lesquels le transporteur d'oxygène n'est nullement indispensable. Il existe des animaux marins chez lesquels, si on les maintient dans un aquarium d'eau de mer bien oxygénée, le transporteur conserve perpétuellement sa charge d'oxygène et apparaît donc comme n'ayant aucune fonction. C'est, par exemple, le cas chez l'Echiurien *Urechis caupo*, dont la physiologie respiratoire a été étudiée de manière détaillée par Redfield et Florkin. On trouve *Urechis*, qu'on connaît depuis quelques années seulement, le long de la côte californienne, dans les sables vaseux découverts à marée basse lors des fortes marées. Il vit dans un tube en U, rempli d'eau, dont les deux bouts s'ouvrent à la surface du sable. A marée haute, l'animal, établi dans la position que représente la figure 12 (a) par le jeu du péristaltisme de son tube

musculo-cutané, fait, dans une direction déterminée indiquée par les flèches dans la figure, circuler l'eau que contient sa galerie et la renouvelle constamment lors de ses périodes d'activité. Cette eau lui apporte sa nourriture, sous la forme



a) alimentation et respiration



b) repos

FIG. 12 (d'après Fisher et Mac Ginitie). — *Urechis caupo*.

de microorganismes qu'il retient dans un entonnoir muqueux fort élégamment construit. Elle lui apporte aussi de l'oxygène. En effet, au fur et à mesure que l'eau circule, et par le jeu d'un péristaltisme de sens inverse de celui de son tube musculo-cutané, l'animal « l'inspire » en quelque sorte à travers l'anus dans son intestin terminal, très développé, et dont la paroi très amincie est en contact avec le liquide

chargé d'hématies à hémoglobine qui remplit sa vaste cavité coelomique. A une série de ces mouvements d'inspiration, fait suite un seul mouvement d'expiration au cours duquel l'animal rejette toute l'eau que contient son intestin.

Dans de l'eau bien oxygénée, l'hémoglobine du liquide coelomique est presque complètement saturée (97 %) bien que la pression partielle d'oxygène y soit de 75 mm. de mercure seulement, c'est-à-dire notablement moindre que dans l'eau ambiante (environ 150 mm.). Si l'animal reste dans ces conditions, son hémoglobine reste presque complètement saturée et l'oxygène dissous suffit aux besoins de l'animal. Ce dernier, comme nous l'avons dit, aspire dans son intestin terminal de l'eau de mer et la rejette après avoir oxygéné à ses dépens son liquide coelomique. (Dans l'eau d'expiration,  $pO_2 = 100$  mm. environ.) Dans ces conditions, il n'utilise pas son hémoglobine. Le volume du liquide coelomique étant, pour l'individu que nous considérons, de  $20 \text{ cm}^3$ , et son pouvoir oxyphorique étant de 4 volumes %, son liquide coelomique contient en tout  $0,8 \text{ cm}^3$  d'oxygène. La consommation d'oxygène d'un *Urechis* moyen étant d'environ  $0,01 \text{ cm}^3$  par minute, on voit qu'une faible portion de l'oxygène doit être remplacée pendant chaque minute, et l'oxygène qui est apporté sous forme dissoute y suffit (V. E. Hall). Dans les conditions de ses périodes d'activité, coïncidant avec ses périodes d'alimentation, *Urechis* vit donc aux dépens de l'oxygène qui lui est fourni, sous forme d'oxygène dissous, par son appareil respiratoire particulier. Mais quand l'animal se retire dans la portion médiane de la région horizontale de son tube après une période d'activité, il y reste immobile (fig. 12, *b*) et cesse de faire circuler l'eau et de l'aspirer dans son tube digestif. L'oxygène total contenu dans son liquide coelomique et dans l'eau de son intestin correspond à la quantité qu'il consomme pendant 70 minutes, alors que si le liquide coelomique ne



contenait pas d'hémoglobine, l'oxygène serait consommé en 14 minutes. La présence de l'hémoglobine permet donc à l'animal une période de repos multipliée par 5, entre ses périodes d'activité.

Ce que nous avons dit montre bien que le genre de vie d'*Urechis caupo* et son comportement dans ses conditions naturelles d'existence sont étroitement dépendants de la présence de son hémoglobine.

## II. - DOMAINE DE LA GLYCÉMIE

*Présence ou manque de système circulatoire  
et présence ou manque de glycémie cœlomique.*

Si on considère par exemple les animaux vermiformes tels que les Annélides et les Sipunculien, on voit qu'un certain nombre d'Annélides sont pourvues d'un système circulatoire clos, tandis que d'autres, comme aussi les Sipunculien, en sont dépourvus, et n'ont comme liquide organique, que le liquide cœlomique. *Arenicola marina*, par exemple, qui est membre de la famille des Arénicoliens, est pourvu d'un système circulatoire, alors que le dasybranche, *Dasybranchus caducus*, membre de la famille des Capitelliens, et le siponcle, en sont dépourvus. Alors que l'arénicole possède deux liquides organiques, sang et liquide cœlomique, le dasybranche et le siponcle n'en ont qu'un, le liquide cœlomique. Ces trois espèces animales ont un caractère commun, elles vivent dans le sable et s'en nourrissent. Dans la nature, le tube digestif de ces animaux est, en permanence, rempli de sable. Le milieu extérieur, constituant aussi le vecteur des aliments, traverse de façon continue le tube digestif. Chez l'arénicole, dans le plasma cœlomique, on ne peut mettre en évidence de substances réductrices. Le plasma sanguin, par contre, en contient. Chez le dasybranche, contrairement à

ce qui vient d'être dit pour l'arénicole, on trouve des substances réductrices et fermentescibles dans le plasma cœlomique (8-9 mgr. p. 100 cm<sup>3</sup>) et c'est aussi le cas pour le siponcle (2,2-8,7 mgr. p. 100 cm<sup>3</sup>) (Florkin).

Il est particulièrement intéressant de noter que, parmi les trois animaux considérés, ceux dont le plasma cœlomique contient des substances réductrices fermentescibles sont ceux qui n'ont pas de système circulatoire, et chez qui le liquide cœlomique cumule, avec ses fonctions propres, celles qui sont dévolues au sang chez les animaux pourvus d'une circulation.

#### *Physiologie de la glycémie et caractères œcologiques du siponcle.*

Comme nous l'avons dit, les animaux dont il vient d'être question sont, dans la nature, pénétrés de façon continue par le milieu dans lequel ils vivent et dont ils se nourrissent, le sable. Que se produit-il si, chez le siponcle, par exemple, on élimine cette caractéristique œcologique, en gardant les animaux en aquarium pendant quelques jours, au cours desquels on élimine le sable rejeté ? Dans ces conditions, trois jours après la mise en aquarium, l'intestin est vidé de son sable et la glycémie vraie est devenue indosable, égale à 0 (Florkin). Il n'existe donc pas de régulations glycémiques chez cet animal qui, par ses particularités œcologiques, est d'ailleurs à l'abri de toute nécessité de jeûner.

#### *Physiologie de la glycémie et caractères œcologiques, chez deux Crustacés décapodes.*

L'exemple de deux Crustacés décapodes, *Cancer pagurus* et *Carcinus maenas*, offre une intéressante relation entre physiologie de la glycémie et caractères œcologiques. *Cancer pagurus*, le crabe tourteau ou, vulgairement, dormeur, a une

glycémie vraie correspondant à un taux moyen de 22 mgr. p. 100 cm<sup>3</sup> (Roche et Dumazert). Un jeûne prolongé pendant un mois ne modifie pas sa glycémie. Il existe donc chez le tourteau, des mécanismes régulateurs de cette dernière. La glycémie vraie a, chez *Carcinus mœnas*, un comportement tout différent. Elle correspond normalement, quand l'animal est alimenté mais n'est pas sous l'influence immédiate de l'ingestion d'un repas, à 12,5-16,2 mgr. p. 100 cm<sup>3</sup>. Au cours de l'inanition, elle diminue : après un jeûne de 14 jours, on ne retrouve plus de substances réductrices fermentescibles dans le plasma (Florkin). *Carcinus mœnas* ne peut donc compter que sur sa chasse pour maintenir le niveau de sa glycémie tandis que *Cancer pagurus* maintient la sienne constante en dépit d'une inanition prolongée. Il est intéressant de rapprocher de ces différences biochimiques chez deux crabes, leur comportement si différent, qui a valu au premier le qualificatif d'enragé et au second celui de dormeur.

*Physiologie de la glycémie et caractères écologiques, chez l'abeille.*

Les études de Beutler ont montré que l'abeille est dépourvue de régulations glycémiques et de réserves de glucides. Une abeille sortant de la ruche pour entreprendre un vol de récolte a une glycémie vraie extrêmement élevée, de l'ordre de 3 %. Si on la met alors dans une enceinte close, comme par exemple une boîte de treillis, elle pourra voler pendant une quinzaine de minutes, ce qui correspond à une distance de 5 km. environ, puis, sa glycémie étant descendue à un niveau trop bas (moins que 1 %), elle se mettra à présenter des alternatives de course et de vol et restera finalement immobile lorsque la glycémie sera devenue voisine de 0,5 %. Si le jabot de l'abeille est, cependant, rempli, elle

pourra aux dépens de la solution sucrée qu'il contient, faire remonter sa glycémie. Dans ces conditions, le jabot remplit donc le même rôle que le foie des Vertébrés. L'abeille est donc dépourvue de régulation glycémique propre, mais le peuple des abeilles assure sa régulation glycémique collective par l'accumulation de la réserve de la ruche. Comme ses particularités anatomiques, physiologiques et psychologiques, les caractères de la physiologie de la glycémie sont donc, chez l'abeille, en corrélation avec sa vie sociale.

### III. - DOMAINE DES PHÉNOMÈNES HYDROLASIQUES DE LA DIGESTION

#### *Nature du système hydrolasique et caractères écologiques.*

Les animaux omnivores tels que les Echinides, les Holothurides, les Annélides en général et les Crustacés décapodes, digèrent avec une égale facilité protéines, glucides et lipides. Les carnivores, tels que les Coelentérés, les Turbellariés, les Astérides, les Stomatopodes et les Céphalopodes, ont des hydrolases protéolytiques très puissantes, mais leurs glucidases sont faibles. C'est ainsi que les Madréporaires sont incapables de digérer l'amidon (Yonge) et qu'on ne peut mettre en évidence ni amylase, ni  $\beta$ -fructosidase (invertase) dans le tube digestif des Stomatopodes (Petrievic). Par contre, chez les herbivores, ce sont les protéases qui sont peu actives (Lamellibranches, Gastéropodes herbivores, Cirripèdes, Tuniciers, etc.). L'existence d'une corrélation entre l'arsenal hydrolasique de la digestion et les habitudes alimentaires est particulièrement nette chez les Insectes. Les formes telles que la blatte, qui est omnivore, possèdent un arsenal d'enzymes variés (Swingle). Les Insectes qui ont une alimentation surtout protéinique, comme c'est le cas pour les formes qui sucent le sang, n'ont guère que des enzymes

protéolytiques : c'est le cas par exemple chez la mouche tsé-tsé (*Glossina*) qui est pourvue de fortes protéases (tryp-tase, p<sub>2</sub>ptidases) mais n'a qu'une très faible amylase (Wigglesworth). Chez les Lépidoptères, les adultes qui ne se nourrissent que de nectar n'ont comme enzyme qu'une invertase, tandis que leurs larves phytophages ont un arsenal enzymatique varié (Stober).

*Présence d'une collagénase et caractères  
écologiques des larves de Lucilia.*

Les larves de la mouche *Lucilia* vivent dans la viande qu'elles digèrent complètement. Ce mode d'alimentation n'est possible que grâce à la sécrétion par la larve, dans son milieu, d'une collagénase, enzyme qui lui permet de dissoudre le tissu collagène qui entoure les fibres musculaires (Hobson).

*Présence d'une chitinase et particularités  
écologiques des larves de Pseudogenia.*

Les larves de cet Hyménoptère se nourrissent d'araignées, dont elles sont des ectoparasites. La présence d'une chitinase leur permet de digérer le tégument de leur hôte (Ramme).

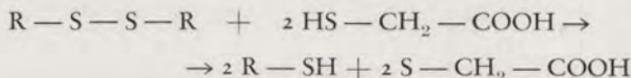
*Présence d'un réducteur et particula-  
rités écologiques des kératinophages.*

Il existe une série d'animaux qui sont capables de digérer la kératine. Telles sont les larves de *Tineola biselliella*, la mite des vêtements, qui a le pouvoir particulier de digérer la laine. Tels sont aussi les Mallophages chez lesquels les plumes et les poils sont digérés dans l'intestin. Telle est aussi la larve du Coléoptère *Anthrenus fasciatus* qui se nourrit de corne. Chez ces différents animaux, le genre de vie est dépen-

nant de la capacité anormale qu'ils possèdent de digérer la kératine. Cette digestion n'est pas chez eux le résultat de la présence d'un enzyme particulier ; leurs protéases sont en tous points analogues à celles des autres animaux. Mais leurs sucs digestifs contiennent un agent réducteur non encore isolé, qui permet la digestion de la kératine par les enzymes normaux (Duspiva). Les kératines sont des protéines insolubles dans l'eau, dans les solvants organiques et dans les alcalis dilués et insensibles à l'action des protéinases. La résistance particulière de la kératine aux agents chimiques et le résultat de la présence de liaisons disulfures et d'une structure particulière. En solution alcaline, les agents réducteurs tels que les sulfures alcalins et alcalino-terreux, le KCN et l'acide thioglycolique brisent les liaisons disulfures en les transformant en groupes — SH



et la kératine, dans ces conditions, se dissout et est alors attaquée par les protéinases. Dans le cas de l'action de l'acide thioglycolique, par exemple, la réaction se déroule comme suit :



et la kératine se dissout. Il suffit d'ajouter de l'acide thioglycolique aux sécrétions intestinales d'un animal qui n'est pas capable de digérer la kératine pour que les enzymes digestifs deviennent capables de réaliser cette digestion. Le réducteur ainsi introduit remplit alors le même rôle que la substance réductrice physiologique présente dans les sucs digestifs des kératinophages, substance dont la présence conditionne donc le comportement de ces animaux.

#### IV. - ANIMAUX MARINS, ANIMAUX D'EAU DOUCE, ANIMAUX TERRESTRES

C'est une notion généralement acceptée que les animaux sont nés dans la mer. De là ils ont colonisé les eaux douces et le milieu terrestre. Certains sont revenus secondairement au milieu marin.

Lorsqu'un animal vit dans l'eau, il établit des relations différentes selon les conditions entre la concentration osmotique de son milieu intérieur et celle de son milieu extérieur. Les conditions de milieu extérieur aquatique compatibles avec la vie peuvent varier dans de très larges limites. L'eau douce peut constituer un milieu extrêmement dilué dans lequel la vie reste possible. Même dans l'eau distillée, des animaux peuvent vivre indéfiniment. C'est le cas pour la grenouille, pour l'épinoche (Giard), etc. Il existe d'autre part des milieux aquatiques extrêmement concentrés, dans lesquels vivent des animaux. Le Lac salé de l'Utah qui contient 22 % de sels a une faune particulière, mais des animaux y vivent (Vorhies). Très rares sont cependant les animaux qui peuvent subsister dans des milieux aquatiques très différents en ce qui concerne leur salinité. Chez beaucoup d'Invertébrés marins, la pression osmotique est très voisine de celle de l'eau de mer, et les variations de concentration du milieu se répercutent sur celle du sang, dont la concentration est sous la dépendance complète de celle du milieu. C'est pour cette raison qu'on appelle *pacilosmotiques* ces animaux, dont les membranes limitantes sont perméables à l'eau et aux sels. Si on met, par exemple, un crabe araignée (*Maia squinado*) dans de l'eau de mer diluée, les sels du milieu intérieur quittent l'animal et l'eau y pénètre, jusqu'à ce que s'établisse un équilibre. Chez ces animaux, la concentration du milieu intérieur est donc un résultat automatique de celle du milieu extérieur. De pareils animaux ne

peuvent s'introduire dans un milieu plus dilué que l'eau de mer sans courir le grand danger de voir se modifier leur milieu intérieur, ce qui entraîne leur mort. Leur vie n'est possible que dans un milieu de concentration définie : ils ne tolèrent qu'une marge étroite de variations de concentration du milieu extérieur. On les appelle pour cette raison *sténohalins* (*στενός* : étroit ; *ἅλς* : sel). Parmi eux se trouvent les nombreuses espèces d'Invertébrés de la haute mer : Cténophores, Echinodermes, Brachiopodes, Pantopodes, Céphalopodes, etc., qui sont exclusivement marins.

Un autre groupe d'animaux généralement sténohalins est constitué par la faune des eaux douces. Un caractère général de leur milieu intérieur est d'être plus concentré que le milieu extérieur. Ils maintiennent dans leur milieu intérieur une concentration et une composition des sels, qui diffèrent de celles du milieu extérieur. Ils sont *homéosmotiques*. La faune des eaux douces est beaucoup moins riche que la faune marine. On n'y trouve que peu de Coelentérés, de Bryozoaires, de Turbellariés et d'Annélides, quelques Lamellibranches et Prosobranches et un nombre un peu plus grand de Crustacés. Les poissons d'eau douce ne présentent pas non plus le nombre et la variété des espèces marines. La sténohalinité n'est cependant pas un caractère général des Invertébrés marins, ni des animaux dulcicoles.

Si nous considérons, par exemple, le cas du crabe enragé, *Carcinus maenas*, nous voyons que si nous le mettons dans de l'eau de mer diluée, son milieu intérieur ne se met pas en équilibre avec le milieu extérieur, mais ne se dilue que peu et se maintient à une certaine concentration. Il est, dans ces conditions, devenu *homéosmotique*. On dit que cet animal est *euryhalin* (*εuryς* : large), ce qui lui permet de pénétrer dans l'eau des estuaires où un sténohalin périrait par dilution de son milieu intérieur.

La nature de leur milieu est imposée aux sténohalins de haute mer par leurs mécanismes osmorégulateurs, qui font de leur milieu intérieur dont la concentration ne peut être modifiée sans entraîner la mort, le reflet de leur milieu extérieur.

La colonisation des milieux de la biosphère à partir d'animaux vivant dans la mer a donc exigé de multiples adaptations. Pour passer de la haute mer dans les fleuves, en traversant la région des estuaires, les animaux ont dû devenir euryhalins, puis s'adapter au milieu particulier de l'eau douce en redevenant sténohalins mais en ayant acquis les mécanismes nécessaires au maintien de la concentration osmotique de leur milieu intérieur en présence d'un milieu extérieur plus dilué. Alors que l'abaissement cryoscopique ( $\Delta$ ) de l'eau douce correspond à 0,02-0,03 et même moins, celui des milieux intérieurs des animaux n'est jamais en dessous de 0,1. Les animaux d'eau douce ont donc dû acquérir des mécanismes homéosmotiques. Ce n'est là qu'un des multiples aspects des ajustements nécessaires à la pénétration et à la persistance dans les eaux douces de formes venant de la mer. Un des obstacles à cette pénétration est l'existence du courant des fleuves et des rivières. Pour persister dans l'eau douce, une espèce animale doit, ou bien être fixée, aussi bien à ses stades larvaires qu'à son stade adulte, ou bien être, à ces différents stades, assez bonne nageuse pour se maintenir dans son habitat en dépit du courant qui a tendance à l'entraîner vers la mer. Ce sont donc seulement les formes qui se reproduisent, non plus par l'intermédiaire de larves ciliées nageant librement, mais par l'intermédiaire d'œufs dont sortent des organismes déjà assez forts et résistants pour se maintenir dans leur habitat, qui pourront persister dans les eaux douces. C'est la raison pour laquelle les formes larvaires sont rares dans les eaux douces. Le jeune y reste en général dans l'œuf jusqu'à ce

que le stade larvaire soit dépassé et en sort sous la forme d'un être capable de résister au courant qui l'entraîne (Sol-las). Cette particularité implique aussi la fourniture, par l'œuf, de la nourriture du jeune animal pendant un temps assez long et elle a donc un corollaire biochimique. Il existe de manière générale, une tendance des œufs d'Invertébrés dulcicoles à être plus volumineux et moins nombreux que les œufs d'Invertébrés marins. Parmi les Gastéropodes, par exemple, l'espèce marine littorale *Buccinum undatum* pond 12.000 œufs, tandis que les Gastéropodes dulcicoles n'en pondent que 20 à 100 (Carpenter). La plupart des œufs d'animaux dulcicoles sont alourdis par un vitellus abondant et se déposent sur le fond. D'autre part, le milieu des eaux douces est beaucoup moins constant que le milieu marin (von Martens) et les variations extrêmes des conditions qui y règnent rendent l'adaptation plus malaisée. Beaucoup d'œufs d'animaux marins dépendent pour leur développement de la fourniture d'éléments inorganiques par le milieu extérieur et sont, par conséquent, incapables de se développer dans un milieu pauvre en sels (Needham). La persistance de la vie dans l'eau douce implique donc un approvisionnement des œufs en substances inorganiques suffisant pour fournir au développement. C'est là un autre aspect biochimique de la question.

Quant à la colonisation du milieu terrestre, une des premières difficultés de sa réalisation a dû résulter du fait de la suppression de la source d'eau constituée par le milieu aquatique. Chez les animaux terrestres, le milieu extérieur liquide est constitué par le contenu du tube digestif et des mécanismes spéciaux ont dû être acquis en vue de la conservation de l'eau. La vie terrestre a aussi entraîné de multiples adaptations dans le domaine du développement ontogénétique. Les embryons terrestres doivent être fournis non seulement, comme nous l'avons dit des embryons dulcicoles,

d'aliments organiques et de substances inorganiques, mais encore d'eau. Dans certains cas, comme chez les Oiseaux et le plus grand nombre des Reptiles, une réserve d'eau est fournie à l'œuf et sa perte est évitée par la protection d'une enveloppe plus ou moins imperméable. Une autre méthode est adoptée par les Mammifères, qui sont devenus vivipares. Les deux méthodes impliquent l'existence d'une fécondation intra-utérine, laquelle peut donc être aussi considérée comme une adaptation à la vie terrestre.

Nous avons, en examinant les caractères de divers systèmes biochimiques à évolution orthogénétique, signalé d'une part le fait que les animaux supérieurs présentent une disparition de la circulation d'ammoniaque dans le milieu intérieur, que présentent les formes inférieures. Nous avons noté que le mécanisme de cette suppression de l'ammoniémie consiste en l'acquisition de synthèses d'excrétion, l'ammoniaque étant transformée soit en urée, soit en acide urique. Nous avons aussi signalé l'existence, chez les groupes les plus évolués, d'une forme bien définie et fortement prédominante, de ces synthèses d'excrétion. Si on considère les animaux terrestres, on voit par exemple que les Oiseaux et les Reptiles terrestres tels que les lézards et les serpents sont *uricotéliques*, tandis que les Mammifères sont *uréotéliques*.

Pour Needham, il existe une relation entre le caractère du métabolisme azoté et le mode de reproduction. Pour lui, chez les Vertébrés terrestres, le catabolisme uréotélique est associé à la viviparité, tandis que l'uricotélique concorde avec l'existence d'un œuf à enveloppe plus ou moins imperméable. L'acide urique, substance très peu soluble, se précipite en effet dès que sa concentration atteint un certain niveau, tandis que l'urée s'accumulerait en concentration considérable.

## V. - DOMAINE DE L'OSMORÉGULATION

On peut tirer de l'ensemble des données recueillies au sujet de la concentration osmotique, exprimée par la valeur de l'abaissement cryoscopique ( $\Delta$ ) du milieu intérieur et, lorsqu'il s'agit d'animaux aquatiques, du milieu extérieur, les conclusions suivantes :

1. La concentration totale du milieu intérieur des Invertébrés marins est voisine de celle de l'eau de mer ( $\Delta_i = \Delta_e$ ) ;

2. La concentration totale du milieu intérieur des Invertébrés dulcicoles est inférieure à celle de l'eau de mer, mais supérieure à celle de l'eau douce ( $\Delta_i > \Delta_e$ ) ;

3. La concentration totale du milieu intérieur des Poissons téléostéens marins est inférieure à celle de l'eau de mer ( $\Delta_i < \Delta_e$ ) ;

4. La concentration totale du milieu intérieur des Poissons téléostéens d'eau douce est voisine (un peu plus faible) de celle du milieu intérieur des Téléostéens marins, et supérieure à celle de l'eau douce ( $\Delta_i > \Delta_e$ ) ;

5. La concentration totale du milieu intérieur des Elasmobranches marins est légèrement supérieure à celle de l'eau de mer, bien que la concentration totale des substances inorganiques y soit voisine de celle des Téléostéens marins et dulcicoles ( $\Delta_i > \Delta_e$ ) ;

6. La concentration totale du milieu intérieur des Elasmobranches d'eau douce est moindre que celle des Elasmobranches marins, mais est plus élevée que celle des Téléostéens ; la concentration des substances inorganiques y est voisine de celle qu'on observe chez les Téléostéens marins et dulcicoles et chez les Elasmobranches marins ( $\Delta_i > \Delta_e$ ) ;

7. La concentration totale du milieu intérieur des Batraciens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères est voisine de celle des Téléostéens d'eau douce.

La figure 13 donne une vue schématique de ces relations entre milieu extérieur et milieu intérieur.

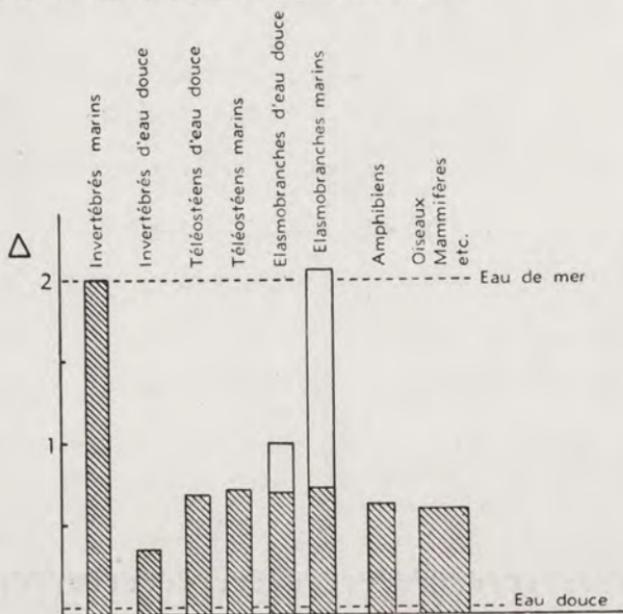


FIG. 13 (Baldwin). — L'abaissement cryoscopique ( $\Delta$ ) du milieu intérieur de différents animaux comparé à ceux de l'eau de mer et de l'eau douce. La surface hachurée représente la portion de la concentration osmotique assurée par les substances inorganiques.

#### *L'osmorégulation chez les euryhalins marins.*

Si les Invertébrés sont en général en équilibre osmotique avec leur milieu, il existe cependant, comme nous l'avons dit, des Invertébrés marins euryhalins, chez lesquels une

dilution du milieu extérieur n'entraîne pas une dilution égale du milieu intérieur, caractère qui permet à ces animaux de pénétrer dans l'eau des estuaires. Ces euryhalins sont plus nombreux qu'on ne le pensait autrefois. On trouve parmi eux non seulement *Carcinus maenas*, mais encore d'autres Crustacés, tels que *Cancer pagurus*, *Eriocheir sinensis*, *Portunus puber*, *Helæcius cordiformis*, des Annélides comme *Nereis diversicolor* et des Turbellariés comme *Gunda ulvae*. Le degré d'euryhalinité est très variable. *Carcinus maenas*, qui peut vivre dans l'eau saumâtre des estuaires, meurt dans l'eau douce, tandis que le crabe chinois *Eriocheir sinensis* passe impunément de l'eau de l'Océan à celle des rivières. Comment les euryhalins réalisent-ils la régulation de la concentration osmotique de leur milieu intérieur en présence d'un milieu extérieur plus dilué ? Ils opèrent cette régulation par deux mécanismes. D'une part, il existe chez eux une absorption active de sels de l'extérieur vers l'intérieur, à l'encontre du gradient de concentration (Nagel) et, d'autre part, la néphridie peut jouer aussi un rôle dans l'osmorégulation, rôle qui paraît d'ailleurs peu important (Picken).

#### *L'osmorégulation chez les Invertébrés dulcicoles.*

Un caractère général de leur milieu intérieur est d'être plus concentré que le milieu extérieur. Les Invertébrés dulcicoles, dans leur milieu naturel, sont donc homéosmotiques et ils maintiennent dans leur milieu intérieur une composition inorganique qui est, comme le montre la figure 13, très différente de celle des eaux douces qu'ils habitent. On a longtemps porté l'accent sur une prétendue imperméabilité des membranes limitantes dans l'interprétation du comportement des Invertébrés dulcicoles. On sait actuellement que, d'une manière générale, le maintien de la concentration et

de la composition de leur milieu intérieur dépend d'un régime d'équilibre de différents facteurs :

1. Pénétration d'eau de l'extérieur vers l'intérieur, résultant de la différence de concentration ;
2. Absorption active de substances inorganiques à partir d'un milieu extérieur hypotonique ;
3. Rôle de la néphridie, éliminant plus d'eau qu'elle n'élimine de substances inorganiques (urine hypotonique et abondante).

L'existence d'une pénétration continue de l'eau, par osmose, à travers la paroi du corps, peut être mise en évidence, chez l'anodonte, si on supprime la fonction néphridienne au moyen d'une injection de barbiturique, tel que le véronal sodique. Chez l'anodonte, le liquide péricardique formé à partir du sang par filtration à travers la paroi ventriculaire, passe dans la néphridie ou organe de Bojanus. Si on détermine la teneur en chlorures du sang et du liquide péricardique, qui ont le même  $\Delta$  (W. Koch), on y trouve la même concentration chez un animal normal, dans son milieu normal (Florkin et Duchâteau). Il s'opère donc, au niveau du cœur, une filtration de liquide dont la teneur en chlorures est égale à celle du sang. L'équilibre en  $\text{Cl}^-$  du sang et du liquide péricardique s'établit rapidement lorsqu'on fait varier la chlorémie, soit en l'augmentant par injection d'une solution de  $\text{NaCl}$  dans la masse du pied, soit en y injectant de l'eau distillée (Florkin et Duchâteau). La concentration en chlorures, comme aussi d'ailleurs en calcium et en phosphates (Florkin, Lecrenier et Zangerlé), est le miroir de celle du sang chez l'animal normal. Si on injecte à une anodonte une dose suffisante d'un dérivé barbiturique (par exemple 200 mgr. de véronal sodique à une anodonte de 150-200 gr.) on provoque une hypochlorémie accompagnant la narcose. Dans ces conditions,

alors qu'on voit diminuer la teneur en chlorures du sang, celle du liquide péricardique reste élevée : le passage entre sang et liquide péricardique est suspendu et l'animal est véritablement dans un état d'anurie résultant vraisemblablement d'une diminution de pression intracardiaque et d'une diminution de la pression sanguine générale, traduite dans beaucoup de cas par un large étalement du pied (Florkin et Duchâteau). Si on observe les variations du poids chez une anodonte dont la néphridie a été ainsi mise hors de fonction par injection de barbiturique, on voit que le poids augmente, ce qui traduit l'augmentation de sa teneur en eau. L'augmentation progressive du poids de l'animal narcotisé traduit la persistance du phénomène d'entrée d'eau par osmose, alors que la sortie d'eau est suspendue (Florkin, Bareau et Monami ; Florkin). La mesure de la variation du poids de l'animal est donc une mesure de la pénétration de l'eau extérieure. Les mêmes phénomènes s'observent lorsqu'on narcotise une anodonte par addition d'éther à l'eau où elle se trouve. Si les vues exposées ci-dessus correspondent à la réalité, on ne doit pas observer d'augmentation de poids lorsqu'on narcotise une anodonte dont le milieu intérieur est, au point de vue de la concentration saline, en équilibre avec le milieu extérieur. Cet équilibre est réalisé lorsque le milieu extérieur est plus concentré que le milieu intérieur normal de l'anodonte. Dans ces conditions, cette dernière cesse d'être homéosmotique et son milieu intérieur présente la même concentration totale et la même teneur en chlorures que le milieu extérieur (Florkin ; Florkin et Duchâteau). Dans de pareilles conditions, on ne met pas en évidence, en effet, de variations de poids sous l'influence de la narcose (Florkin et Briot). Ces expériences mettent bien en évidence, chez l'anodonte, l'existence d'une pénétration continue d'eau extérieure sous l'influence du fait que le milieu intérieur est plus concentré que le milieu extérieur. Chez

les larves aquatiques d'Insectes, la pénétration de l'eau extérieure peut s'opérer au niveau de la surface générale du corps, ainsi que c'est le cas chez la larve du chironome (Harnisch), soit encore au niveau de certaines portions, comme par exemple à celui des papilles anales chez les larves d'*Aedes* (Wigglesworth). C'est aussi au niveau d'une région définie, celle des branchies, que s'opère, chez l'écrevisse, la pénétration d'eau par suite de la différence de concentration osmotique, chez l'animal vivant dans l'eau douce (Maluf).

La notion selon laquelle il s'opère, chez les Invertébrés d'eau douce, une absorption de substances inorganiques à partir du milieu extérieur hypotonique, est due à H. Koch, qui a reconnu en 1934, que les papilles anales de larves de Diptères étaient capables d'enlever des ions Ag à un milieu extérieur très dilué (0,001 %) et a émis l'hypothèse d'un rôle de ces papilles dans l'absorption de substances inorganiques à partir du milieu normal. Ce point de vue a été dans la suite parfaitement établi (Koch et Krogh). L'existence de cette absorption a été démontrée chez différents autres Invertébrés dulcicoles : *Eriocheir sinensis*, *Limnæa*, *Paludina*, *Dreissena*, *Anodonta*, *Unio*, *Haemopsis*, larves de *Libellula* et d'*Aeschna* (Krogh) et écrevisse (Maluf).

S'il reste encore beaucoup à expliquer dans le mécanisme d'absorption, beaucoup de faits intéressants ont cependant été recueillis à son sujet par Krogh et ses collaborateurs. Il s'agit ici de phénomènes qui diffèrent de l'absorption indifférente de différents anions et cations par les radicules des végétaux à partir de solutions très diluées ( $n/200$ -- $n/400$ ) telle que Lundegårdh et Burström l'ont mise en évidence dès 1932. L'analyse des phénomènes, dans les cas où elle a été accomplie, a démontré l'existence de deux mécanismes différents pour l'absorption des cations et des anions respectivement. Le premier mécanisme prendra par exemple  $\text{Na}^+$  à  $\text{NaHCO}_3$  ou  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  sans prendre les anions. Le second

mécanisme prendra par exemple  $\text{Cl}^-$  à  $\text{NH}_4\text{Cl}$  ou à  $\text{CaCl}_2$  sans prendre les cations. Chacun de ces mécanismes est plus ou moins spécialisé chez les différentes espèces. C'est là évidemment aussi un facteur intervenant dans la régulation de la composition du milieu intérieur.

Quant au rôle osmorégulateur de la néphridie, il consiste en une excrétion plus grande d'eau que de substances inorganiques. Chez beaucoup d'Invertébrés dulcicoles, l'excrétion d'eau est la fonction principale de la néphridie. Chez l'écrevisse, les néphridies sont constituées par deux masses arrondies de couleur verdâtre (fig. 14) appliquées contre la face ventrale de l'extrémité antérieure de la cavité céphalothoracique. On les appelle *glandes vertes*. La *glande* déverse ses produits dans une vessie qui expulse son contenu au dehors par un canal débouchant à la base de l'antenne correspondante, d'où le nom de *glande antennaire* qui est souvent donné à l'organe.

Anatomiquement, la néphridie de l'écrevisse est très différente de celle d'un Crustacé marin comme le homard. Chez elle, il existe entre le labyrinthe et la vessie un long canal néphridien qui n'existe pas chez le homard. L'urine se forme par filtration à travers le sac cœlomique, les excreta organiques s'ajoutent à l'urine lors de son passage dans le labyrinthe, puis, lors de la traversée du canal néphridien, il s'opère une réabsorption de substances inorganiques, qui a pu être mise nettement en évidence dans le cas de l'ion  $\text{Cl}^-$  (Peters) par prélèvement de liquides dans les différentes portions de la néphridie.

Le rôle osmorégulateur de la néphridie chez l'écrevisse *Astacus fluviatilis* est bien mis en évidence par la comparaison de la composition du sang et de l'urine (Scholles) :

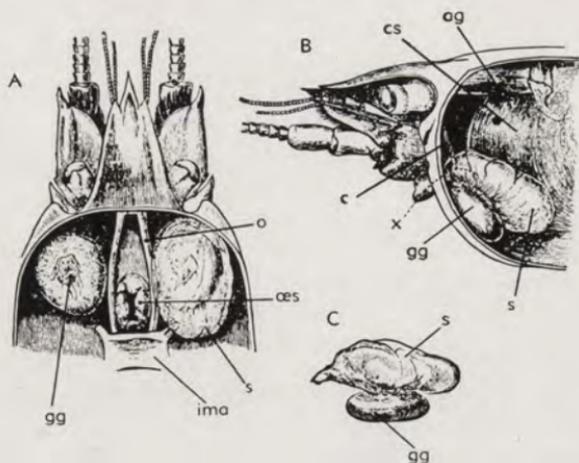


FIG. 14 (Huxley). — A. Partie antérieure du corps de l'écrevisse, avec la portion dorsale de la carapace enlevée, montrant la position de la glande verte. - B. idem, avec le côté gauche de la carapace enlevé. - C. la glande verte, exposée en A à gauche, par enlèvement de la vessie ; s : vessie ; x : soie passée par l'ouverture de l'article basilaire de l'antenne et pénétrant dans la vessie.

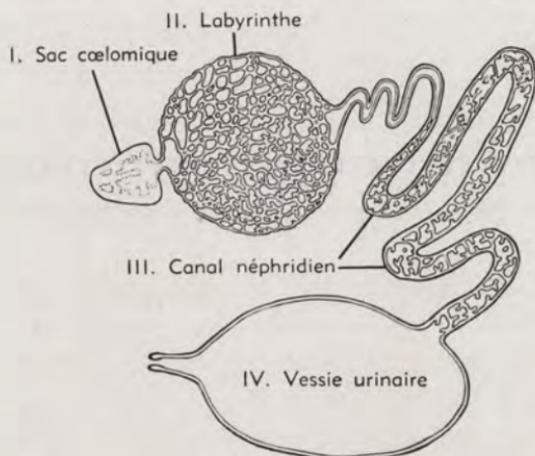


FIG. 15 (Schlieper, modifié d'après Marchal). Schéma de la glande verte de l'écrevisse.

	$\Delta$ en °C	Cl mgr./cm <sup>3</sup>	Ca mgr./cm <sup>3</sup>	Mg mgr./cm <sup>3</sup>	K mgr./cm <sup>3</sup>
Sang	0,81	6,91	0,418	0,064	0,202
Urine	0,09	0,357	0,110	0,029	<0,025
Valeur correspon- dant à l'urine, % de celle du sang	11,04	5,16	26,31	45,31	<12,34

Ces valeurs montrent non seulement le caractère hypotonique de l'urine par rapport au sang, mais encore la grande différence de composition des deux liquides, facteur important de la régulation de la composition du milieu intérieur, si différente de celle du milieu extérieur.

Chez l'anodonte, lorsqu'on enlève dorsalement, au niveau de la charnière, la portion de la coquille qui se trouve au-dessus du cœur, on voit ce dernier à travers le toit qui constitue à la cavité péricardique les deux lobes du manteau réunis sur la ligne médio-dorsale. Si on coupe ce toit du péricarde, on entre dans la cavité péricardique et on atteint le cœur, traversé par l'intestin. Si on coupe ce dernier au point où il sort du foie et si on le soulève avec le cœur, dont on incise les oreillettes, on peut détacher intestin et cœur pour découvrir le plancher de la cavité péricardique qui apparaît alors comme le montre la figure 16.

On voit alors les deux sacs bruns de la néphridie ou organe de Bojanus. Ces deux sacs sont réunis en avant sur la ligne médiane et s'écartent un peu en arrière. Près du point où on a coupé l'intestin à sa sortie du foie, on aperçoit deux petites ouvertures transversales (*i*) qui conduisent dans la cavité de l'organe de Bojanus et mettent cette dernière en communication avec la cavité péricardique. On

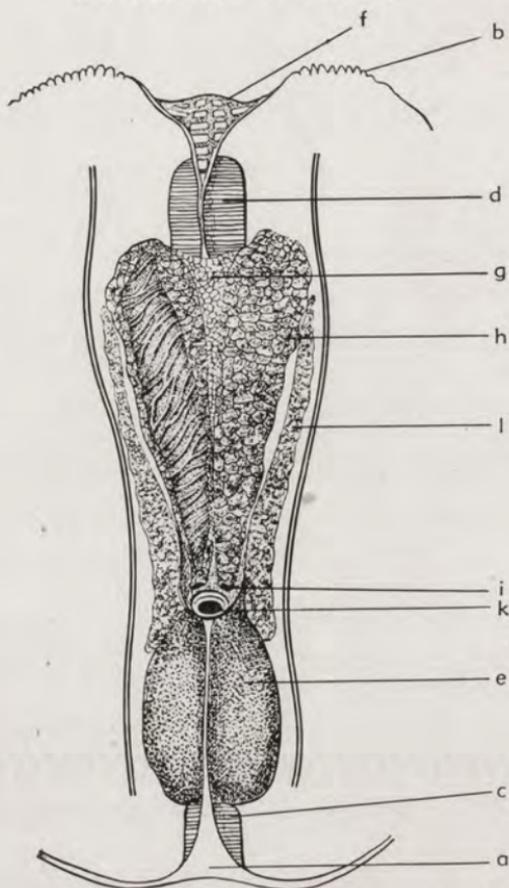


FIG. 16 (Vogt et Yung). — Face dorsale de l'anodonte, vue après incision du manteau ; le rectum et le cœur ont été enlevés pour montrer le plancher de la cavité péricardique. - a, bord antérieur du manteau ; b, bord postérieur ; c, muscle adducteur antérieur ; d, muscle postérieur ; e, foie ; f, branchies ; g, réservoir veineux sanguin ; h, organes de Bojanus, celui de gauche ayant été fendu pour montrer sa cavité et les replis de sa portion glandulaire ; i, orifices de la cavité de l'organe de Bojanus, débouchant dans la cavité péricardique ; k, coupe de l'intestin à sa sortie du foie ; l, organe de Keber.

pénètre par cet orifice, ou néphrostome, dans la vaste cavité inférieure de l'organe, laquelle s'étend en arrière jusqu'au-dessous du muscle adducteur postérieur et communique avec la chambre supérieure qui, dirigée en avant, se termine, comme le montre la figure 17, par un petit orifice situé sur le côté du corps, près de la ligne d'insertion de la branche interne.

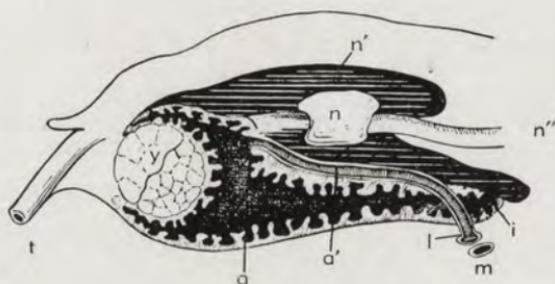


FIG. 17 (Bronn). — Diagramme de l'organe de Bojanus. - a, portion glandulaire ; a', portion non glandulaire ; i, orifice de la portion glandulaire débouchant dans la cavité péricardique ; l, orifice externe ; m, orifice génital ; n, ventricule ; n', péricarde ; n'', intestin ; t, rectum.

Si on introduit une pipette dans le néphrostome (*i*), on pénètre donc dans la cavité inférieure, tapissée de tissu conjonctif recouvert d'éléments glandulaires et on en retire un liquide brunâtre chargé de particules de couleur foncée et qui, par centrifugation, fournit un liquide que l'on peut appeler *liquide bojanien*.

Le fonctionnement de l'organe d'excrétion chez l'andote consiste en une production de liquide péricardique, filtrant à travers la paroi ventriculaire dans la cavité cœlomique (cavité péricardique) sous l'influence de la pression régnant dans le système circulatoire, puis en un passage de

ce liquide à travers l'organe de Bojanus où il se modifie pour fournir l'urine excrétée par le pore excréteur de chaque sac de Bojanus. Le plasma sanguin et le liquide péricardique ont la même valeur de l'abaissement cryoscopique (W. Koch). Le liquide bojanien (résultat de la centrifugation du liquide trouble obtenu en introduisant par le néphrostome une pipette dans l'ampoule de l'organe de Bojanus) a aussi la même valeur de l'abaissement cryoscopique (Florkin). Par contre, le liquide éliminé par le pore excréteur est nettement hypotonique par rapport au sang et au liquide péricardique (Picken). Il apparaît donc que le principal rôle osmorégulateur de la néphridie doit s'exercer au delà de la portion ampullaire, dans la chambre supérieure de la néphridie (*Vorböble* de Griesbach) (*a'* dans la figure 17).

Cependant l'ampoule de l'organe joue aussi un rôle dans la régulation de la composition inorganique du milieu intérieur. A son niveau s'exerce une sécrétion de déchets organiques, mais aussi une réabsorption de constituants inorganiques comme le montrent les résultats de l'analyse du liquide bojanien.

Si on dose par exemple les anions  $\text{Cl}^-$  dans le plasma sanguin, le liquide péricardique et le liquide bojanien, on obtient des valeurs dont voici des exemples (Florkin et Duchâteau).

Anodonte n°	$\text{Cl}^-$ , $\gamma$ p. 0,1 $\text{cm}^3$		
	Plasma sanguin	Liquide péricardique	Liquide bojanien
1	67,62	67,62	34,24
2	72,05	68,05	25,55
3	69,76	69,33	49,22
4	65,48	64,62	46,22
5	66,34	67,76	38,09
6	57,78	57,35	29,96
7	48,75	48,75	23,70

Si on dose, dans les mêmes liquides, le calcium, on observe une égalité de concentration pour le plasma sanguin et le liquide péricardique, alors que la teneur en calcium du liquide bojanien est moindre (Florkin, Lecrenier et Zangerlé).

Anodonte n°	Ca, mgr. p. litre	
	Plasma sanguin	Liquide bojanien
8	301,7	244,0
9	326,5	228,7
10	290,5	200,0
11	289,5	200,5

C'est aussi ce qu'on observe dans le cas du phosphore inorganique (Florkin, Lecrenier et Zangerlé).

Anodonte n°	P inorg., mgr. p. litre		
	Plasma sanguin	Liquide péricardique	Liquide bojanien
12	4,31	4,39	3,91
13	4,50	4,55	4,22
14	4,57	4,55	3,97

Il est donc certain que l'ampoule de l'organe de Bojanus exerce un rôle osmorégulateur résultant d'une réabsorption à son niveau d'une portion des éléments inorganiques et un rôle régulateur de la composition du milieu intérieur résultant des différences quantitatives des résorptions particulières des divers constituants.

Comme chez l'écrevisse, il existe donc chez l'anodonte un mécanisme de maintien de la teneur en eau de l'animal et de son milieu intérieur, résultant de l'équilibre entre l'entrée d'eau à travers la paroi du corps par suite d'un phénomène osmotique et la sortie d'eau résultant de l'élimination d'une urine hypotonique. Comme chez l'écrevisse aussi, la composition inorganique du milieu intérieur est

réglée par l'équilibre de deux phénomènes : une absorption de substances inorganiques à partir d'un milieu hypotonique et l'excrétion d'une urine dont la composition est réglée par un phénomène de filtration et un phénomène de réabsorption au niveau de l'organe excréteur.

Le rôle des organes excréteurs dans la régulation de la composition du milieu intérieur a aussi pu être mis en évidence chez des larves d'Insectes aquatiques, au moyen de dosages de chlorures dans l'urine à sa sortie des tubes de Malpighi et après son passage à travers le rectum (Boné et H. Koch). L'urine formée par les tubes de Malpighi des larves de *Chironomus* ou de *Limnophilus* a une teneur en chlorures voisine de celle du sang, mais qui est cependant un peu moindre, ou un peu plus élevée, selon les conditions. Les tubes de Malpighi opèrent donc une sécrétion qui intervient dans la régulation de la composition inorganique du milieu intérieur. En outre, lors du passage de l'urine dans le rectum, il s'opère, à l'encontre d'un gradient de concentration, une absorption active de constituants inorganiques, qui est vraisemblablement accomplie par les glandes rectales. La régulation de la concentration et de la composition inorganique du milieu intérieur résulte donc, chez les larves d'Insectes dont il vient d'être question, d'une absorption d'eau par osmose et d'une absorption active d'éléments inorganiques au niveau de la surface du corps et de l'élimination d'une urine hypotonique dont la composition est réglée par la coopération de deux mécanismes : une sécrétion au niveau des tubes de Malpighi et une réabsorption de sels dans le rectum.

Si les organes de l'excrétion jouent chez la plupart des Invertébrés dulcicoles le rôle principal dans l'osmorégulation, ce n'est pas le cas chez tous ces animaux. Chez certains vers plats tels que *Gunda ulvae* (Pantin ; Weil et Pantin ; Beadle) et chez le ver de terre lorsqu'il est dans l'eau

(Maluf), il s'opère par la voie du tube digestif une copieuse excrétion de liquide hypotonique par rapport au sang, et c'est de l'équilibre entre cette excrétion et l'absorption active au niveau de la surface du corps que résulte la composition du milieu intérieur.

D'une manière générale, on voit donc que chez les Invertébrés d'eau douce, le maintien d'un milieu intérieur différent du milieu extérieur par sa concentration totale plus élevée et par sa composition, résulte de l'équilibre de deux phénomènes. Au niveau de la frontière séparant l'organisme du milieu extérieur, l'eau entre passivement par osmose, et il s'opère une active absorption de sels. Au niveau d'organes d'excrétion, il s'opère d'autre part une copieuse élimination d'un liquide hypotonique et dont la composition diffère de celle du milieu intérieur.

L'accent qu'on plaçait autrefois sur une prétendue imperméabilité des surfaces limitantes des Invertébrés dulcicoles doit donc être abandonné. Chez l'animal normal, dans son milieu normal, la résultante des échanges s'opérant au niveau de la surface est une entrée d'eau et de sels, alors que le milieu extérieur est hypotonique. Cette absorption à l'encontre d'un gradient de concentration est un phénomène complexe intégré dans le fonctionnement général de l'organisme. Il existe des conditions dans lesquelles l'animal, dans son milieu naturel, l'eau douce, perd des constituants inorganiques du milieu intérieur à travers la paroi du corps. C'est le cas par exemple pour l'anodonte ayant reçu une injection de barbiturique mettant hors de cause, ainsi que nous l'avons dit plus haut, le fonctionnement de la néphridie. Chez un animal ainsi traité, on assiste à une diminution de la teneur du milieu intérieur en chlorures (Florkin et Duchâteau), en calcium (Florkin et Zangerlé) et en phosphore inorganique (Florkin et Lecrenier). Il s'agit bien là d'une diffusion de l'intérieur vers le milieu extérieur puisque,

lors d'une même injection de barbiturique, les teneurs du milieu intérieur en chlorures, calcium et phosphore inorganique restent constantes si l'animal, au lieu d'être dans l'eau douce, est placé en chambre humide (Florkin et Douin ; Florkin, Lecrenier et Zangerlé). La perméabilité de la paroi du corps aux sels a pu aussi être nettement mise en évidence dans des expériences sur des larves de *Chironomus*, par la perte de sels que présente le milieu intérieur des animaux chez lesquels une ligature au niveau du dernier segment a exclu en même temps l'élimination d'urine et l'absorption de sels localisée aux papilles anales (H. Koch).

Il existe, comme nous l'avons vu, des formes marines qui peuvent impunément passer dans les eaux douces et y persister. Chez ces formes, le mécanisme d'absorption au niveau de la surface du corps et le pouvoir régulateur de la néphridie existent donc en puissance. Chez les véritables formes dulcicoles cependant, on trouve comme c'est le cas chez l'anodonte ou l'écrevisse, des mécanismes différenciés pour la réabsorption des substances inorganiques, mécanismes correspondant généralement à l'existence d'un segment particulier de l'organe excréteur, chargé de cette réabsorption, ce qui permet l'élimination d'une urine hypotonique, copieuse par suite de la pénétration continue de l'eau à travers la paroi du corps.

#### *L'osmorégulation chez les Téléostéens dulcicoles.*

Il est généralement admis aujourd'hui que les Poissons sont nés d'ancêtres d'eau douce qui ont secondairement émigré dans la mer. C'est la raison qui nous fait d'abord considérer ici les Téléostéens d'eau douce avant les Téléostéens marins. Le milieu intérieur des Téléostéens dulcicoles est, comme celui des Invertébrés dulcicoles, plus concentré que le milieu extérieur. Le mécanisme du maintien de la concentration du milieu intérieur est ici dans ses

grandes lignes analogue à celui des Invertébrés dulcicoles : la surface du corps est plus ou moins perméable aux sels et à l'eau, d'où l'existence d'une pénétration osmotique d'eau. Il existe aussi des mécanismes spéciaux d'absorption des éléments inorganiques à partir d'un milieu hypotonique, mécanismes qui compensent les pertes de sels s'opérant à travers la surface du corps et par l'urine. Le mécanisme d'absorption est localisé dans les branchies (Krogh). Chez les Téléostéens d'eau douce, l'urine est aussi abondante et hypotonique par rapport au sang. Chez eux, le rein, qui joue un rôle important dans la régulation osmotique, est constitué par un grand nombre (100.000 et plus) de *glomérules* artériels (corps de Malpighi) enclos dans une capsule dont la cavité est prolongée par un tube urinaire présentant des segments différenciés. L'existence du glomérule permet la filtration, sous l'influence de la pression hydrostatique, de quantités considérables d'un ultrafiltrat sanguin dont la composition est ensuite, lors de son passage dans le tube urinaire, modifiée par des phénomènes de réabsorption et par des phénomènes de sécrétion. La présence d'une multitude d'appareils de filtration tels que les glomérules représente un immense perfectionnement par rapport au sac coelomique de l'écrevisse ou au péricarde de l'anodonte. Elle peut être considérée comme une remarquable adaptation à la vie dulcicole.

*L'osmorégulation chez les Téléostéens marins.*

Ils ont une concentration du milieu intérieur voisine de celle des Téléostéens dulcicoles, et cependant ici le milieu extérieur est notablement plus concentré que le milieu intérieur. Au lieu d'une tendance à la pénétration de l'eau extérieure, c'est au contraire la sortie de l'eau du milieu intérieur que commandent les conditions osmotiques, de même qu'une pénétration des sels. Les conditions sont donc inverses de

celles qui règnent chez les Téléostéens dulcicoles. La difficulté que présente pour les Téléostéens marins le problème de la conservation de l'eau ne peut être tournée que par

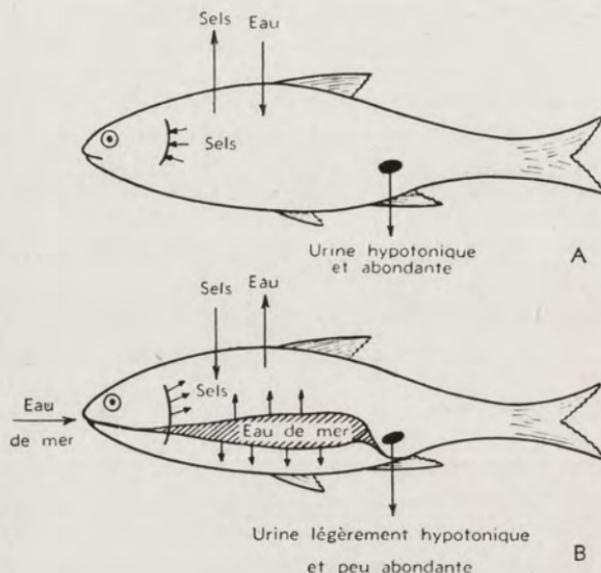


FIG. 18 (modifiée d'après Baldwin). — Schéma des mécanismes d'osmorégulation chez les Téléostéens. A. Téléostéens dulcicoles. B. Téléostéens marins.

l'élimination d'un liquide hypertonique. Ce n'est pas l'urine qui constitue ce liquide. Elle est en effet de concentration voisine de celle du plasma sanguin et lui est même légèrement hypotonique. Le Téléostéen marin, contrairement à son congénère d'eau douce, boit l'eau salée de son milieu. Il l'absorbe au niveau de son tube digestif avec la plus

grande partie des sels qu'elle contient, et il élimine les sels absorbés en excès, au niveau des branchies qui sont donc le siège de l'excrétion hypertonique compensatrice de la perte d'eau par osmose (Smith). Le mécanisme osmorégulateur d'un Téléostéen marin, comparé dans la figure 18 à celui d'un Téléostéen d'eau douce, n'implique plus, comme chez ce dernier, l'existence d'un mécanisme d'élimination de l'eau, mais au contraire un mécanisme de rétention de ce précieux constituant du milieu intérieur.

Lors du passage d'un organisme dulcicole, pourvu d'un rein à glomérules, à la vie marine ou terrestre, deux états qui impliquent l'acquisition de mécanismes de conservation de l'eau par opposition avec les nécessités de la vie dans l'eau douce dans laquelle cette eau pénètre passivement dans l'organisme par osmose, le mécanisme d'élimination de l'eau que représente le glomérule devient une nuisance. L'évolution animale l'a écartée par deux procédés différents: l'acquisition, comme c'est le cas chez les Mammifères, d'un segment du tube urinaire destiné à la réabsorption de l'eau tout en continuant à assurer l'élimination des substances dissoutes, ou la disparition du glomérule. C'est ce dernier processus qu'on observe chez les Téléostéens marins. On assiste chez eux à tous les degrés de réduction de l'appareil glomérulaire, allant jusqu'à sa disparition totale.

#### *L'osmorégulation chez les Elasmobranches marins.*

Nous avons déjà, dans le chapitre III, signalé qu'une part importante de la concentration moléculaire du milieu intérieur des Elasmobranches est assurée par la présence d'urée. Comme le montre la figure 13, la teneur en sels du milieu intérieur de ces animaux est voisine de celle des Téléostéens marins, mais la présence de l'urée et de l'oxyde de triméthylamine confère au milieu intérieur une pression osmotique

légèrement supérieure à celle de l'eau de mer. La conservation dans le corps de l'animal d'une substance aussi diffusible que l'urée est assurée, chez les Elasmobranches, par deux mécanismes : le fait que les branchies, les membranes orales et les téguments sont pratiquement imperméables à l'urée et le fait que le tube urinaire présente chez eux un segment spécial assurant la réabsorption de l'urée. La légère différence de pression osmotique entre le milieu extérieur et le milieu intérieur assure une pénétration continuelle de l'eau. L'urine des Elasmobranches marins est légèrement hypotonique par rapport au sang (Bottazzi ; Smith). Le mode de l'osmorégulation des Elasmobranches marins est donc au fond du même type que celui des Téléostéens d'eau douce, puisqu'il consiste en une absorption d'eau à la surface du corps et en une élimination d'urine hypotonique. Puisque c'est l'urée qui assure la concentration du milieu intérieur, concentration dont dépend l'existence de ce mécanisme d'osmorégulation, c'est donc du maintien de la concentration en urée, relevant de l'activité du mécanisme de réabsorption par le tube urinaire, que dépend l'osmorégulation (Smith). D'autre part, on observe chez les Elasmobranches marins, comme chez les Téléostéens marins, une excrétion extrarénale de sels. Leurs reins sont pourvus de glomérules, ce qui fait penser qu'ils dérivent d'organismes dulcicoles. L'interprétation du fait que leurs glomérules n'ont pas dégénéré peut se trouver dans la notion que ces animaux ont une excrétion d'eau plus considérable que celle des Téléostéens marins.

*L'osmorégulation chez les Elasmobranches d'eau douce.*

Il existe une série d'Elasmobranches qui vivent en permanence dans les eaux douces, où ils ont pénétré, venant du milieu marin. Chez eux, la teneur en sels du plasma sanguin

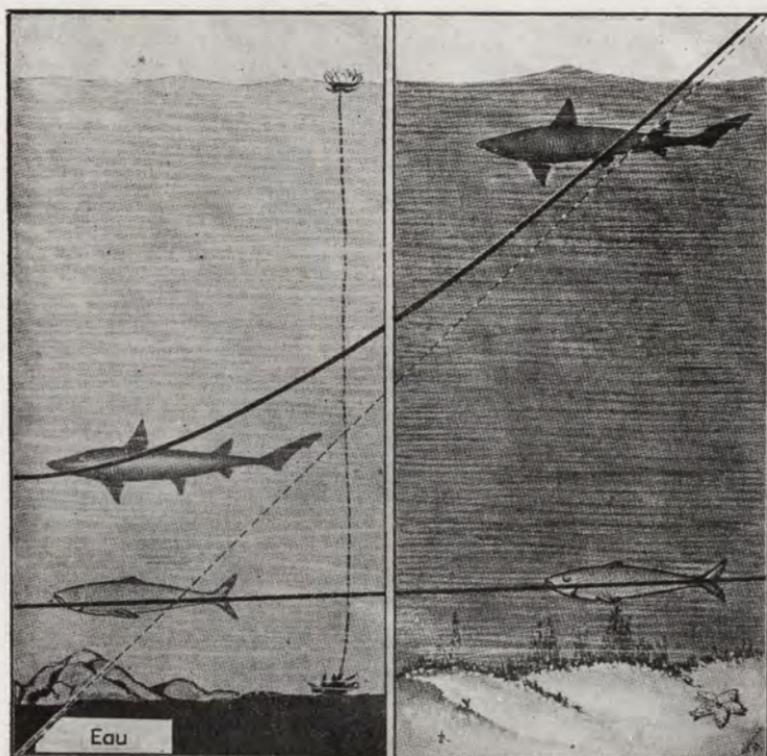


FIG. 19 (Smith). — Dans cette figure, la teinte plus ou moins foncée de l'animal et du milieu extérieur correspond à la concentration osmotique plus ou moins élevée. Dans l'eau douce, à gauche, le Téléostéen et l'Elasmobranché ont un  $\Delta_i$  plus élevé que le  $\Delta_o$  : ils ont donc tendance à absorber de l'eau et sont toujours fournis de cette dernière en quantité suffisante pour l'élimination d'une urine hypotonique. A droite, dans l'eau de mer, on voit que le  $\Delta_i$  du Téléostéen marin est inférieur au  $\Delta_o$ , d'où une situation dans laquelle l'eau ne peut être obtenue pour la formation de l'urine qu'à la faveur d'un travail physiologique extrarénal (sécrétion de sels). Dans l'eau de mer, par contre, l'Elasmobranché, par suite de son urémie physiologique, est osmotiquement supérieur au milieu extérieur, comme il l'est dans l'eau douce.

est plus élevée que celle de l'eau douce, mais, bien que moins élevée que celle des formes marines, l'urémie augmente encore la pression osmotique du milieu intérieur, et, par conséquent, l'entrée osmotique de l'eau extérieure. La diminution de l'urémie, qui est d'environ 0,6 % alors qu'elle est de 2 % chez les Elasmobranches marins (Smith), représente vraisemblablement, chez les formes dulcicoles, une adaptation limitant la pénétration de l'eau. La figure 19 schématise les relations entre milieu intérieur et milieu extérieur chez les Poissons.

*L'osmorégulation chez les animaux terrestres.*

Chez eux, le milieu extérieur liquide est constitué par le contenu du tube digestif, d'où nécessité du développement de mécanismes pour la conservation de l'eau. Comme nous l'avons dit, cette conservation peut être réalisée par deux procédés : d'une part la perte de l'appareil filtrant que constitue le glomérule des Poissons, d'autre part l'acquisition d'un mécanisme de réabsorption de l'eau. Le premier procédé est adopté, par exemple, chez les Reptiles vivant dans les régions sèches (serpents, lézards). Chez les Mammifères et les Oiseaux, par contre, c'est le second procédé qui est réalisé par l'acquisition d'une portion particulière du tube urinaire, l'anse de Henle, au niveau de laquelle s'opère la conservation de la majeure partie de l'eau qui a filtré à travers le glomérule. Chez les Oiseaux, comme d'ailleurs chez d'autres animaux terrestres, un mécanisme supplémentaire de la conservation de l'eau intervient : dans le cloaque constitué par la fusion du rectum et de l'urèthre, s'opère de nouveau une absorption d'eau. C'est aussi un mécanisme analogue qu'on observe chez beaucoup d'Insectes dont l'urine sécrétée par les tubes de Malpighi est concentrée dans le rectum par l'action des glandes rectales.

De manière générale, on peut dire que le pouvoir de sécréter une urine hypotonique est répandue chez tous les Vertébrés. On l'observe aussi chez les Mammifères dans les états de polyurie. Mais il faut atteindre les groupes élevés tels que les Oiseaux et les Mammifères pour trouver un mécanisme de régulation par excrétion d'une urine hypertonique.

*L'évolution de l'osmorégulation chez les Vertébrés.*

Si on considère l'ensemble du mécanisme excréteur dont dépend la régulation de la composition du milieu intérieur, on peut considérer comme sa forme primitive la forme néphrostome — appareil sécréteur que possédaient les ancêtres marins des Vertébrés, d'où est né le système de filtration — sécrétion des plus anciens Vertébrés dulcicoles. Ce système, par une évolution régressive, devient un système simplement sécréteur chez les Téléostéens marins, par perte du glomérule, tandis que chez les Mammifères, il évolue en système de filtration-sécrétion-réabsorption (Marshall et Smith).

## CHAPITRE VI

### *Caractères systématiques*

Nous avons montré qu'il existe des caractères biochimiques dont la séquence, qui se retrouve dans différents rameaux du règne animal, traduit une orthogénèse générale. Ces constatations sont en somme du même ordre que l'induction connue des morphologistes sous le nom de *loi de Depéret*, loi qui constate une augmentation de la taille lorsqu'on s'élève des formes anciennes vers les plus récentes. Elles représentent un aspect, apparaissant dans le temps, de l'unité de plan biochimique des animaux, dont nous avons, au cours du chapitre I, montré l'aspect dans l'espace, traduit par les caractères communs aux espèces animales peuplant actuellement notre globe. Nous avons aussi montré l'existence d'ajustements entre les caractères biochimiques et des caractères anatomiques, physiologiques ou œcologiques, et souligné le rôle souvent essentiel que jouent des caractères biochimiques intégrés dans l'organisme considéré comme un tout ou considéré dans ses rapports avec son milieu. Nous mettions ainsi en évidence ce qu'on peut appeler des adaptations biochimiques. Il nous reste à rechercher si dans l'ensemble des caractères biochimiques, quels qu'ils soient, dont on observe la présence chez les animaux, il en existe qui aient une signification systématique, et qu'on retrouve chez des groupes plus ou moins étendus, dont ils soient caractéristiques. S'il existe de tels caractères systématiques, leur extension s'accorde-t-elle avec la classification des animaux établie par le long et patient labeur des morphologistes ? C'est là une question qui présente une signification générale considérable et dont la solution apparaît comme préliminaire à toute discussion des mécanismes de l'évolution dans l'ordre biochimique.

Nous avons signalé le fait qu'il existe des différences entre

les hémoglobines des différentes espèces de Vertébrés (p. 41). L'existence de particularités biochimiques spécifiques est aussi bien démontrée dans le cas des protéines du milieu intérieur : la sérumglobine du cheval diffère par exemple de la sérumglobine de l'homme. Les réactions des précipitines apportent un autre témoignage de la spécificité des caractères biochimiques. On sait que si on injecte à plusieurs reprises du sérum humain, par exemple, à un lapin, le sérum de ce dernier acquiert la propriété de précipiter le sérum humain. Cette préparation de sérum anti-homme est évidemment la traduction de particularités biochimiques spécifiques du sérum de l'homme. La spécificité du sérum anti-homme ainsi préparé n'est d'ailleurs pas absolue. S'il est vrai que l'action précipitante s'exerce au maximum vis-à-vis du sérum humain, elle existe aussi, de façon moins marquée, vis-à-vis du sérum des singes anthropoïdes, alors qu'elle n'existe nullement vis-à-vis du sérum des singes inférieurs et de celui des autres animaux.

Si on compare la sécrétion des glandes sébacées de différents Mammifères, on constate que cette sécrétion contient un alcool saturé monovalent, l'alcool eicosylique, dont la formule brute correspond à  $C_{20}H_{42}OH$  chez l'homme, alors que cet alcool est en  $C_{26}$  chez le mouton (Muck). Chez les Mollusques et les Crustacés, les points isoélectriques des hémocyanines sont voisins du pH 5,0. Cependant, les valeurs sont échelonnées, pour les différentes espèces, entre 4,34 et 5,50, ce qui indique des différences spécifiques. Même dans un seul genre, on observe des différences nettes d'une espèce à l'autre. Cependant, comme Svedberg l'a fait remarquer, si on considère un genre contenant plusieurs sous-genres, tel que le genre *Helix*, les points isoélectriques sont plus voisins à l'intérieur d'un même sous-genre. *Helix nemoralis* et *Helix hortensis*, appartenant au sous-genre *Tachea*, ont des hémocyanines dont les points isoélectriques

correspondent aux pH 4,63 et 4,57 tandis que *Helix pomatia*, du sous-genre *Helicogena*, a une hémocyanine de point isoélectrique 5,05 et que *Helix arbustorum*, appartenant au sous-genre *Arionta*, a une hémocyanine de point isoélectrique 5,50.

Mais, si les espèces sont bien différentes du point de vue biochimique, et si les genres le sont également, peut-on retrouver dans l'ordre biochimique des caractères qui soient communs à des groupes plus ou moins étendus et puissent servir de base à la classification ? Les quelques exemples qui suivent sont destinés à montrer qu'il en est bien ainsi.

#### *Caractères biochimiques du sous- embranchement des Vertébrés.*

Un caractère général des Vertébrés est la présence, chez eux, d'un squelette dont la substance résulte d'une imprégnation, par une matière chimiquement définie, de la substance fondamentale du tissu conjonctif. D'une manière générale, le squelette des Vertébrés est constitué par un assemblage de pièces osseuses et cartilagineuses. Dans les premières, la substance fondamentale du tissu conjonctif s'est imprégnée d'une matière minérale constituant les sels de l'os, matière constituée par un mélange de carbonate calcique et d'une combinaison de phosphate tricalcique avec un radical organique encore inconnu (Dalleman). Dans les pièces cartilagineuses, la substance fondamentale du tissu conjonctif est imprégnée de *matière cartilagineuse*, constituée par une combinaison de chondromucoïde, d'acide chondroïtinesulfurique et d'albumoïde. La forme chimique des tissus de soutien des Vertébrés leur est particulière et s'oppose aux nombreuses formes chimiques que présente la portion organique des tissus de soutien des Invertébrés : spongine des Spongiaires, chitine des Arthropodes, etc. La nature du squelette des Vertébrés entraîne aussi la présence

d'un système biochimique particulier responsable de sa formation et du maintien de sa structure, système biochimique qui comporte l'intervention d'une série de substances fonctionnelles telles que la phosphatase, l'hormone parathyroïdienne, la vitamine D, etc.

Un autre caractère général des Vertébrés est l'existence dans leurs téguments, sous des formes variées, de la kératine, protéine particulière dont nous avons eu déjà l'occasion de considérer les propriétés (p. 107).

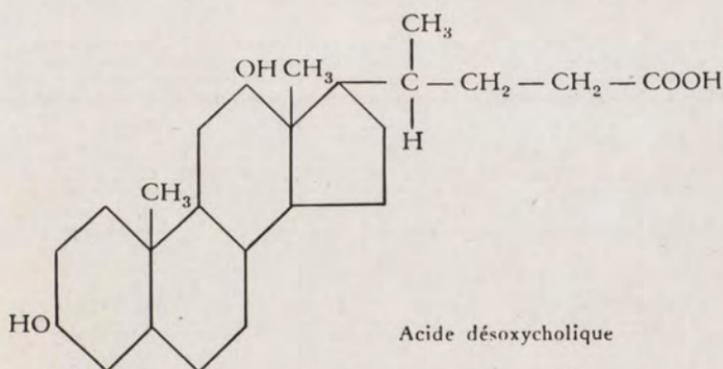
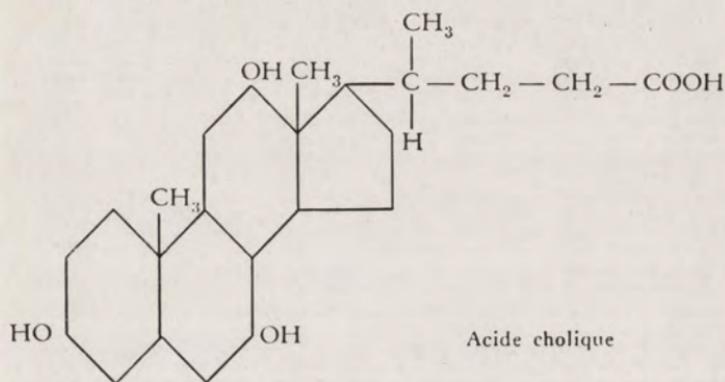
Dans le domaine de l'action des hydrolases digestives, les Vertébrés se distinguent nettement des Invertébrés. Chez l'homme, par exemple, la digestion des glucides polymérisés commence dans la bouche sous l'action de l'amylase salivaire. Elle est continuée dans le duodénum sous l'action de l'amylase pancréatique et terminée dans le duodénum et l'iléon en présence des oligases du suc pancréatique et du suc intestinal. Quant à la digestion des protéines, elle commence dans le milieu acide de l'estomac sous l'influence de la pepsine, enzyme particulier aux sucs digestifs des Vertébrés et que ne possède aucun Invertébré. Elle est continuée dans l'intestin par l'action de la trypsine et des peptidases. Cette localisation des hydrolases en différentes portions du tube digestif est un des caractères généraux de la digestion des Vertébrés opposée à celle des Invertébrés (Krüger ; Jordan et Hirsch). Chez ces derniers, on trouve toutes les hydrolases dans un seul suc digestif. Alors que les Vertébrés sont fournis d'une *chaîne* d'hydrolases, les Invertébrés n'ont qu'un *mélange* d'enzymes. La chaîne hydrolasique caractéristique des Vertébrés a été bien étudiée chez les Mammifères, chez les Reptiles (Wolvekamp) et d'une manière moins approfondie chez les Oiseaux. Chez les Poissons, on trouve la chaîne hydrolasique, comme chez les Mammifères, dans le cas de la digestion des protéines, mais elle n'existe pas dans le cas de la digestion des glucides (Vonk). Par

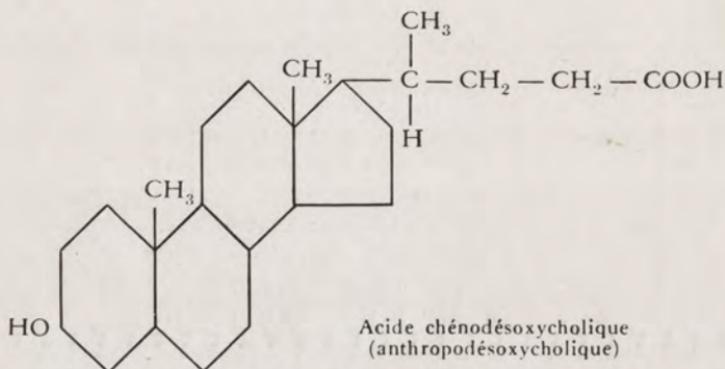
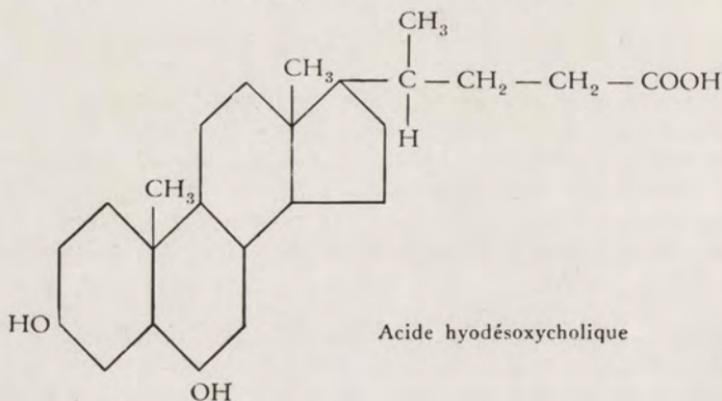
ailleurs, on trouve chez certains Invertébrés supérieurs des ébauches de chaînes hydrolasiques. C'est ainsi que, chez les Céphalopodes, le foie sécrète une protéinase et une polypeptidase, tandis que le pancréas contient des peptidases et une protéinase inactive dont l'entérokinase activante est localisée dans la paroi du cœcum (Romijn). Chez la blatte *Periplaneta orientalis*, la distribution des protéases dans le tube digestif présente aussi une ébauche de chaîne hydrolasique, la protéinase étant plus abondante dans les portions antérieures et la dipeptidase dans les portions postérieures (Schlottke).

Dans le domaine des sécrétions des glandes annexes du tube digestif, on observe encore chez les Vertébrés l'existence d'un caractère qui leur est propre : la sécrétion de la bile par le foie. La bile des Vertébrés, liquide ne contenant pas d'enzymes, contient des substances caractéristiques et particulières aux Vertébrés : les sels d'acides biliaires et les pigments biliaires.

Les *acides biliaires*, qui sont des stéroïdes, existent dans la bile des Vertébrés sous la forme de sels d'acides conjugués avec deux acides aminés, le glycocholate et la taurine et aussi, pour une faible proportion à l'état de sels d'acides libres. Les acides biliaires des Vertébrés ne sont pas les mêmes partout. L'acide cholique semble être commun à toutes les biles, à part celles de certains Rongeurs comme le lapin et le cobaye. Chez l'homme normal, chez le chien et chez la plupart des autres Vertébrés, on trouve aussi de l'acide désoxycholique. La bile de l'homme, celle du bœuf et celle du porc contiennent aussi une petite quantité d'acide chénodésoxycholique (anthropodésoxycholique) qui est le constituant prédominant de la bile des Oiseaux. Chez le porc, et chez certains animaux polaires, on trouve encore l'acide hyodésoxycholique. Chez les Poissons, l'acide cholique prédomine dans la bile, comme c'est le cas généralement chez les Mammi-

fères et aussi chez les serpents. Les acides biliars sont surtout, en général, conjugués avec de la taurine, à part quelques exceptions, comme l'homme, le bœuf, le kangourou, l'hippopotame et le bœuf musqué dont les acides biliars sont en prédominance conjugués avec du glycocole, et le porc, dont la bile est presque totalement dépourvue de taurine et qui se distingue encore, comme nous l'avons dit, par la présence d'un acide biliaire particulier, l'acide hyodésoxycholique.

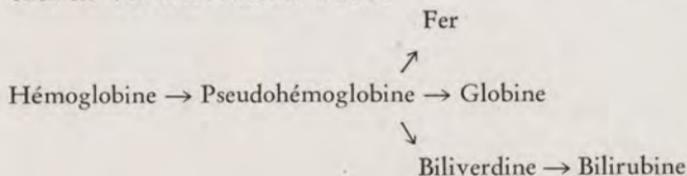




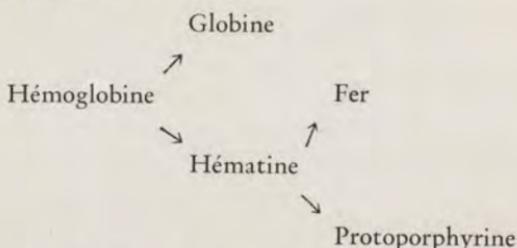
Si le manque d'acides biliaires chez les Invertébrés a été maintes fois établi et confirmé, on doit noter que l'action de certains poisons d'Invertébrés ressemble tellement à l'action pharmacologique des acides biliaires qu'il existe certainement une relation chimique entre ces substances et les acides biliaires (Flury). Notons aussi que si la taurine existe uniquement chez les Vertébrés supérieurs à l'état d'acide taurocholique biliaire, cet acide aminé existe à l'état libre

chez des Invertébrés, Mollusques et Crustacés (Karsten ; Okuda).

Les pigments biliaires, et particulièrement la bilirubine, sont aussi des constituants caractéristiques de la bile des Vertébrés. Toutes les tentatives de mise en évidence de ces substances sont restées vaines chez les Invertébrés. L'existence de pigments biliaires chez les Vertébrés est un corollaire du mode particulier que revêt chez eux le catabolisme de l'hémoglobine. Dans le catabolisme de l'hémoglobine chez les Vertébrés, contrairement à une théorie qui fut longtemps classique, l'hématine ne peut être considérée comme un stade intermédiaire (Brown ; Duesberg). La dégradation s'opère par le passage par un terme intermédiaire à noyau porphinique ouvert, la pseudohémoglobine. Celle-ci perd ensuite son fer et sa globine et fournit de la biliverdine, transformée ensuite en bilirubine (Lemberg ; Barkan). Chez les Invertébrés, au contraire, il n'y a pas de formation de pigments biliaires, mais certains faits indiquent que le catabolisme s'opère avec formation d'hématine, laquelle apparaît comme un terme normal du métabolisme de ces animaux, chez lesquels on l'a mise en évidence à différentes reprises. Les hématies de l'Echiurien *Urechis caupo* contiennent par exemple des granulations particulières (Redfield et Florkin) constituées par de l'hématine (Michaelis et Baumberger). D'autre part, on a pu mettre en évidence dans les tissus de différents Vers de l'hématine et de la protoporphyrine (Raphaël). Alors que le catabolisme de l'hémoglobine s'opère chez les Vertébrés selon le schéma



il semble que ce catabolisme s'opère chez les Invertébrés selon le schéma

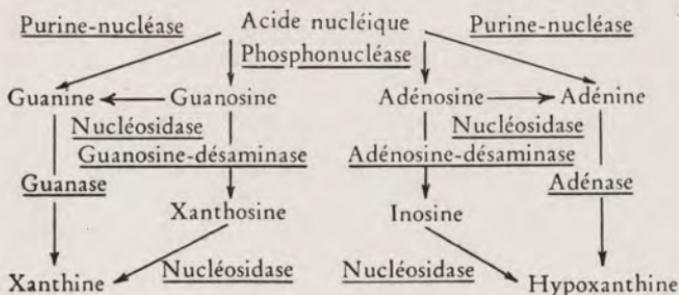


Le sang des Vertébrés contient une certaine quantité de fer « facilement libérable » (Barkan) que l'on considère comme appartenant à la pseudohémoglobine. Le sang à hémoglobine d'un Invertébré comme *Planorbis*, ne contient par contre pas de fer facilement libérable (Liébecq).

Comme nous l'avons signalé, l'hémoglobine des Vertébrés présente des caractères particuliers qui la différencient nettement des hémoglobines d'Invertébrés qu'on groupe souvent, pour cette raison, dans la classe des érythrocrucorines. L'hémoglobine des Vertébrés a un poids moléculaire de 70.000 environ. Elle contient quatre atomes de fer dans sa molécule. Son point isoélectrique est voisin de la neutralité. Ces caractères la différencient nettement des hémoglobines d'Invertébrés qui ont des poids moléculaires très différents mais ne correspondant jamais à 4 unités. De plus, les hémoglobines d'Invertébrés contiennent des quantités plus grandes d'arginine et de cystine et des quantités moindres d'histidine et de lysine (Roche). Il existe donc une hémoglobine caractéristique des Vertébrés et nettement distincte des hémoglobines d'Invertébrés.

Nous avons dit (p. 72) que l'adénine et la guanine représentent les deux aminopurines constituant les substrats du catabolisme purique. Le premier stade de ce catabolisme est

représenté par la désamination avec formation d'hypoxanthine à partir de l'adénine et de xanthine à partir de la guanine. Cette désamination implique une libération des purines à partir des acides nucléiques, libération qui peut être accomplie par les purine-nucléases. Mais il existe un deuxième mécanisme possible de la désamination, c'est celui portant, avec intervention de l'adénosine-désaminase et de la guanosine-désaminase, sur les nucléosides (adénosine et guanosine) libérés par l'action des phosphonucléases sur les acides nucléiques. Le catabolisme des aminopurines peut



donc emprunter deux voies différentes suivant que la désamination porte sur l'aminopurine elle-même ou sur son nucléoside.

Le foie des Mammifères contient de la guanosine-désaminase, de l'adénosine-désaminase et de la guanase (Schmidt). L'adénase y fait défaut. L'adénase manque aussi dans le foie des Oiseaux (Florkin et Duchâteau). De manière générale, la même formule se retrouve chez les Vertébrés poecilothermes. Elle a, par exemple, été mise en évidence chez la lamproie, la tanche, la grenouille, et la tortue *Clemmys leprosa* (Duchâteau, Florkin et Frappez).

Les Invertébrés qui ont été étudiés sous ce rapport contiennent l'adénase et la guanase, mais on ne trouve pas



L'intérêt particulier des études sur la distribution de l'arginine et de la créatine provient du fait que ces corps entrent dans la composition des phosphagènes musculaires (p. 37). Comme le montre le tableau IV, le phosphagène des Invertébrés est la phosphocréatine, tandis que celui des Vertébrés est la phosphoarginine. (Avec une exception, celle des Ophiurides dont le phosphagène est la phosphocréatine. D'autres Echinodermes, les Echinides, possèdent, comme le montre le tableau IV, les deux phosphagènes.) La méthylguanidine est, comme la créatine dont elle est vraisemblablement parente dans le métabolisme, un constituant caractéristique des Vertébrés, que ne possèdent pas les Invertébrés (Kutscher et Ackermann).

Comme nous l'avons dit, la phase liquide du milieu intérieur des animaux est, dans ses constituants inorganiques, marquée par une grande uniformité chez les animaux. Si nous établissons cependant, lorsque les données de la littérature le permettent, la valeur du rapport de la somme d'équivalents alcalins à la somme d'équivalents alcalino-terreux  $\left(\frac{\text{Na} + \text{K}}{\text{Ca} + \text{Mg}}\right)$  nous observons, comme le montre le tableau XII, une nette différence entre Invertébrés et Vertébrés, quel que soit l'habitat et le genre de vie des espèces étudiées. Les valeurs de ce rapport sont nettement supérieures chez les Vertébrés. Ce point prend un intérêt particulier si on se souvient qu'en augmentant la valeur de ce rapport dans la solution dans laquelle baigne un cœur d'escargot, on provoque l'apparition d'une forme d'électrocardiogramme qui est voisine de celle de l'électrocardiogramme des Vertébrés. Réciproquement, si on place des lambeaux d'oreillette de grenouille dans une solution se rapprochant de celle qui est physiologique pour l'escargot, on obtient un électrocardiogramme de forme simple (Cardot).

Cette constatation montre la possibilité d'une concordance entre le type de fonctionnement des organes d'un animal et le type de formule inorganique de son milieu intérieur.

Tableau XII

Valeurs du rapport de la somme des équivalents alcalins à la somme des équivalents alcalino-terreux  $\left(\frac{\text{Na} + \text{K}}{\text{Ca} + \text{Mg}}\right)$  dans le milieu intérieur des animaux, calculées d'après les données de la littérature.

## INVERTÉBRÉS

## Invertébrés marins.

<i>Echinus esculentus</i> . . . .	4,2	Bethe et Berger
<i>Caudina chilensis</i> . . . .	3,9	Koizumi
<i>Doris tuberculata</i> . . . .	3,7	Bethe et Berger
<i>Aplysia punctata</i> . . . .	4,4	»
<i>Ostrea circumpecta</i> . . . .	3,6	Kumano
<i>Limulus polyphemus</i> . . . .	4,0	Macallum
<i>Hyas aranea</i> . . . .	5,3	Bethe et Berger

## Invertébrés dulcicoles.

<i>Anodonta cygnea</i> . . . .	1,3	Florkin
<i>Planorbis corneus</i> . . . .	6,2	»
<i>Astacus fluviatilis</i> . . . .	5,5	Bogucki

## Invertébrés terrestres.

<i>Helix pomatia</i> , été . . . .	6,6	Lustig, Ernst et Reuss
<i>Helix pomatia</i> , hiver . . . .	4,3	»
<i>Hydrophilus piceus</i> . . . .	2,0	Florkin

## VERTÉBRÉS

## Elasmobranches marins.

<i>Raja stabuliformis</i> . . . .	48,5	Smith
<i>Raja diaphenes</i> . . . .	28,3	»
<i>Carcharias littoralis</i> . . . .	36,0	»
<i>Mustelus canis</i> . . . .	34,3	»

Ganoïdes dulcicoles.

<i>Amiatus calva</i> . . . . .	20,5	Smith
<i>Lepidosteus osseus</i> . . . . .	22,2	»

Téléostéens marins

<i>Lophius piscatorius</i> . . . . .	61,1	»
<i>Gadus callarias</i> . . . . .	21,0	»

Téléostéens dulcicoles.

<i>Tinca vulgaris</i> . . . . .	14,9	Puschel
---------------------------------	------	---------

Batracien.

<i>Rana virescens</i> . . . . .	20,5	Macallum
---------------------------------	------	----------

Reptiles.

<i>Crocodylus acutus</i> . . . . .	14,9	Dill et Edwards
<i>Chrysemys marginata</i> . . . . .	14,4	Smith
<i>Graptemys geographica</i> . . . . .	32,4	»
<i>Emys blandingii</i> . . . . .	23,4	»
<i>Pseudemys elegans</i> . . . . .	15,0	»
<i>Chelydra serpentina</i> . . . . .	13,1	»
<i>Caretta kempfi</i> . . . . .	25,6	»
<i>Caretta caretta</i> . . . . .	26,2	»

Mammifères.

Chien . . . . .	43,9	Dill, Edwards et Florkin
Homme . . . . .	42,2	Dill, Talbott et Edwards

Oiseaux.

Poule . . . . .	27,7	Morgan et Chichester
-----------------	------	----------------------

Le milieu intérieur des Vertébrés présente un graphique de précipitation par les phosphates tout à fait caractéristique. On observe dans le graphique logarithmique une première droite correspondant à la précipitation du fibrinogène, puis cinq segments de droite, lesquels s'observent dans la précipitation du sérum (fig. 20). On retrouve ce caractère chez des Vertébrés aussi éloignés l'un de l'autre dans la systématique, que la tortue *Testudo graeca*, le coq et l'homme. Par contre, chez différents Invertébrés, comme l'hydrophile, la planorbe, l'escargot, la limnée, la larve de

*Bombyx mori*, les caractères du graphique de précipitation sont tout différents (Florkin et Duchâteau).

Un autre caractère général des Vertébrés est la forme du métabolisme glucidique qu'on observe chez eux. Cette forme est caractérisée principalement par l'existence de la fonction glycogénique du foie et par la sécrétion endocrine de l'insuline, hormone régulatrice du métabolisme glucidique. L'existence d'un organe spécialisé dans la mise en réserve dans le foie sous forme de glycogène des oses amenés du tube digestif est caractéristique des Vertébrés. Chez les Invertébrés, le glycogène est réparti de façon diffuse dans l'organisme, et particulièrement dans le tissu conjonctif, dans l'épithélium intestinal et dans les organes de la reproduction. L'hépatopancréas des Invertébrés n'est nullement un organe d'accumulation du glycogène. Il est même, chez différents Mollusques dans les conditions normales, privé de cette substance. D'autre part, l'insuline est une hormone caractéristique des Vertébrés. L'expérimentation chez les Insectes (Hemmingsen), chez l'escargot (Schwarz) et chez l'écrevisse (Florkin et Duchâteau) a bien démontré l'insensibilité des Invertébrés à l'action de l'insuline.

On pourrait, dans le domaine de l'endocrinologie, citer de nombreuses autres caractéristiques des Vertébrés. C'est ainsi que la présence d'un corps thyroïde et de sa sécrétion interne, l'hormone thyroïdienne, est nettement caractéristique de ces animaux. Aucune substance fonctionnelle active dans le sens de la thyroxine n'est présente chez les Invertébrés. D'autre part, les Invertébrés sont totalement insensibles à l'action de la thyroxine qui ne modifie pas leur métabolisme, ni leur développement.

Ces exemples suffiront à démontrer qu'il existe des caractères biochimiques systématiques appartenant aux Vertébrés. Ces derniers ne sont donc pas seulement des Métazoaires à symétrie bilatérale chez lesquels le système nerveux, consti-

log S

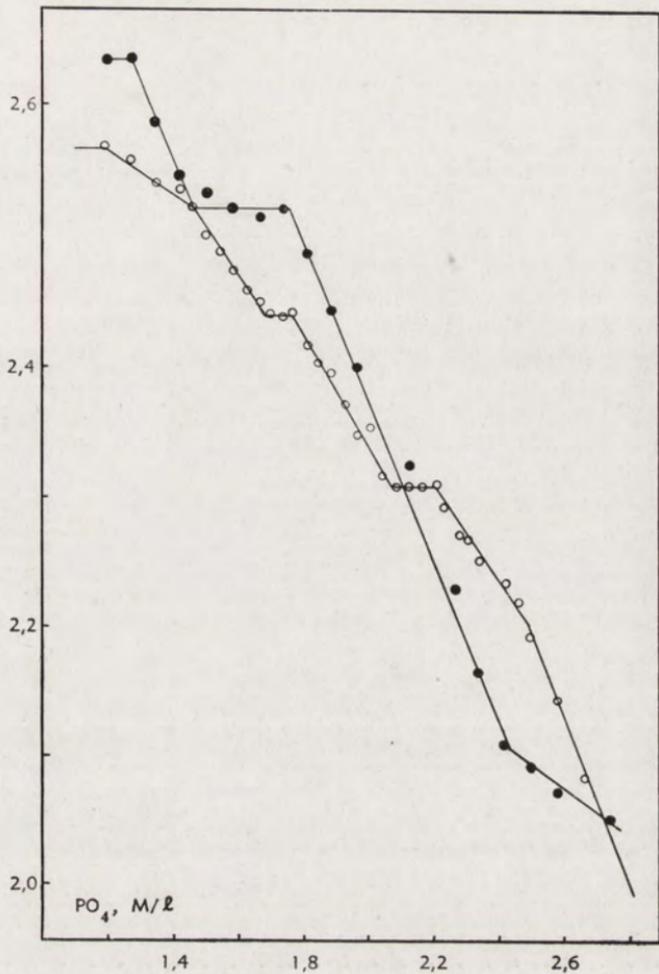


FIG. 20 (Florkin et Duchâteau). — Graphiques de précipitation par les phosphates d'un sérum humain (cercles clairs) et d'un plasma de larves de Bombyx mori au dernier stade larvaire avant le filage (cercles noirs).

tué par une moelle terminée par un renflement cérébral, est contenu dans un squelette formé de vertèbres renflé antérieurement en une boîte crânienne, mais ils sont encore des Métazoaires à tégument kératinisé, à chaîne hydrolasique digestive, à pepsine, dont le foie sécrète une bile contenant d'une part des sels d'acides biliaires et d'autre part des pigments biliaires qui sont l'aboutissement d'un catabolisme de l'hémoglobine se déroulant en passant par le stade de la pseudohémoglobine, dont les hématies contiennent une hémoglobine constituée de quatre unités 17.600, à point isoélectrique voisin de la neutralité et caractérisée par des proportions particulières d'arginine, de cystine, d'histidine et de lysine, dont le système enzymatique de la désamination des aminopurines est caractérisé par l'existence de désaminases des nucléosides, dont la créatine est un constituant caractéristique, dont le phosphagène est la phosphocréatine, dont la composition inorganique du milieu intérieur est caractérisée par une valeur élevée du rapport  $\frac{K + Na}{Ca + Mg}$  dont la forme du graphique de précipitation des protéines du milieu intérieur par les phosphates est caractéristique, dont le foie exerce une fonction glycogénique spécialisée, dont les corrélations chimiques sont caractérisées par l'existence de certaines hormones (hormone thyroïdienne, insuline, etc.) et de systèmes biochimiques rendant les tissus réceptifs de leur action.

*Caractères biochimiques du sous-  
embranchement des Tuniciers.*

Un de leurs caractères biochimiques principaux est la présence, chez eux, d'une tunique de cellulose recouvrant l'épiderme. La présence de cellulose est, parmi les animaux, un caractère tout à fait spécial aux Tuniciers.

Nous avons signalé que si on considère la distribution zoologique de l'arginine et de la créatine, on voit que cette dernière est un constituant caractéristique des Vertébrés tandis que la première apparaît comme un constituant caractéristique des Invertébrés. Les Tuniciers s'opposent aussi aux Vertébrés en ce qui concerne ce caractère : c'est l'arginine qu'on trouve chez eux (Flössner), et leur phosphagène est représenté par la phosphoarginine (voir tableau IV).

Le sang des Tuniciers présente une série de caractères particuliers. On y trouve des cellules particulières, colorées en vert, en bleu, en orangé, etc., et qui ont été le sujet d'importants travaux de Henze, de George, d'Azema et d'autres auteurs. Ces cellules doivent leur coloration à la présence, à des stades différents d'oxydation, de vanadium en combinaison avec des substances organiques non encore définies. L'accumulation de vanadium dans les cellules sanguines des Ascidies, qui vivent dans l'eau de mer dans laquelle on ne peut mettre en évidence de traces de vanadium que par des méthodes spectrographiques, est la traduction d'un caractère biochimique très particulier à ces animaux. Un autre caractère particulier est le fait que certaines des cellules présentes dans le sang des Tuniciers, les cellules vertes, sont très acides (Henze ; George) bien qu'elles soient en suspension dans un plasma approximativement neutre.

Henze admet que, chez *Phallusia mamillata*, ces cellules contiennent 3 % d'acide sulfurique libre.

Un autre caractère des Tuniciers est le fait que la courbe d'absorption du  $\text{CO}_2$  par leur sang est peu élevée. Quand on mesure la teneur en  $\text{CO}_2$  du sang d'un Tunicier, on constate, ainsi que Winterstein l'a signalé le premier, que cette teneur est moindre que celle de l'eau de mer dans laquelle vit l'animal. Partant de cette observation, Henze a émis une suggestion selon laquelle il serait possible que les Ascidies, au lieu d'excréter du  $\text{CO}_2$  dans l'eau de mer qui

les entoure, absorbent au contraire le  $\text{CO}_2$  de cette dernière pour édifier les glucides polymérisés de leur manteau. Cette vue est reprise par différents auteurs. C'est ainsi que l'auteur d'une récente monographie des Ascidies, Huus, écrit :

« Dass  $\text{CO}_2$  tatsächlich von den Ascidien stets verbraucht bzw. gebunden wird, beweist der ungewöhnlich geringe  $\text{CO}_2$  Gehalt im Blutplasma. Während er in 100 c.c. Seewasser 5,9 bis 6,2 c.c. beträgt, fand Henze bei *Phallusia* 0,73 bis 1,56 c.c.  $\text{CO}_2$  in je 100 c.c. Plasma (aus « Tieren frisch vom Meer »). Winterstein (1909) der als erster den geringen  $\text{CO}_2$  Gehalt im Ascidienblut nachwies, gibt noch kleinere Werte an. » Plus récemment encore, Bergmann écrit : « Als argument dafür (l'utilisation du  $\text{CO}_2$  de l'eau de mer par les Ascidies au cours de l'édification de leur manteau cellulosique) kann die (noch nicht ganz sichere) Beobachtung gelten, dass das Blut der untersuchten Tieren (vor allem *Phallusia mamillata*), weniger Kohlendioxyd enthält als das umgebene Meerwasser ».

L'argument proposé repose malheureusement sur une interprétation fautive d'un caractère réel du milieu intérieur des Ascidies, sa faible teneur en  $\text{CO}_2$ . Si on mesure, par exemple, au moyen de l'appareil à volume constant de Van Slyke, la quantité de  $\text{CO}_2$  total contenue dans le milieu intérieur de *Ciona intestinalis* (liquide baignant les viscères, recueilli sous huile de paraffine) et si on la compare avec la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'eau de mer dans laquelle se trouve l'animal, on obtient des chiffres voisins de ceux du cas particulier suivant, à condition d'employer des exemplaires de *Ciona* qu'on vient de recueillir dans leur habitat naturel (Florkin) :

	Volume %
Teneur en $\text{CO}_2$ de l'eau de mer (équilibrée avec l'air).	4,4
Teneur en $\text{CO}_2$ du milieu intérieur . . . . .	2,11
Teneur en $\text{CO}_2$ du milieu intérieur après mise en équilibre avec l'air . . . . .	2,11

Dans le cas de *Ciona*, la teneur en  $\text{CO}_2$  total est donc bien inférieure à celle de l'eau de mer dans laquelle elle se trouve. Cependant, comme le montre le résultat de la mise en équilibre avec l'air, le milieu intérieur et l'eau de mer sont en équilibre en ce qui concerne la pression partielle de  $\text{CO}_2$ . En d'autres termes, la teneur relativement faible en  $\text{CO}_2$  du milieu intérieur de *Ciona* n'est pas la traduction d'une soustraction de  $\text{CO}_2$  au milieu intérieur par les tissus, mais simplement celle du fait que la position de la courbe d'absorption du  $\text{CO}_2$  par le milieu intérieur de *Ciona* est peu élevée, ou encore que sa réserve alcaline est faible.

La capacité pour le  $\text{CO}_2$  à la pression partielle du  $\text{CO}_2$  correspondant à l'air atmosphérique, est toujours voisine de 2 vol. % de  $\text{CO}_2$  chez les animaux qu'on vient de recueillir dans leur habitat naturel, c'est-à-dire fixés à leur support. Dès qu'on maintient *Ciona* dans un aquarium, par contre, cette capacité diminue très vite, et après un jour ou deux de séjour dans un aquarium parfaitement irrigué ou même dans la mer, on n'obtient plus pour les animaux détachés de leur support que des valeurs plus faibles (dans un cas, après un jour : 0,67 vol. % ; dans un autre cas, après quatre jours : 1,05-0,65-1,57 vol. %) (Florkin). Les valeurs très basses indiquées par Winterstein pour la capacité (telle qu'elle a été définie plus haut) du milieu intérieur d'*Ascidia mamillata* : 0,24 et 0,29 vol. %, sont vraisemblablement entachées de cette cause d'erreur.

Quant à la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'eau de mer expulsée par le siphon cloacal au cours de la circulation très active qui irrigue la cavité branchiale de *Ciona*, on la trouve régulièrement identique (dans les limites de l'erreur expérimentale) à celle de l'eau de mer qui pénètre dans le siphon buccal. La méthode de Van Slyke n'est pas assez sensible pour déceler la modification apportée à cette eau par son passage à travers le corps de l'Ascidie. Si on laisse cependant une *Ciona*

dans de l'eau de mer recouverte d'une couche d'huile de paraffine et contenue dans un bocal bouché, on observe après une dizaine d'heures une augmentation mesurable de la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'eau (Florkin).

On voit donc que la faible teneur en  $\text{CO}_2$  du milieu intérieur des Tuniciers ne traduit pas une utilisation du  $\text{CO}_2$  par l'animal. Le milieu intérieur est en équilibre avec le milieu extérieur en ce qui concerne les pressions partielles de  $\text{CO}_2$ . Si, dans ces conditions, la teneur en  $\text{CO}_2$  total du milieu intérieur est plus faible que celle de l'eau de mer c'est parce que la courbe d'absorption du  $\text{CO}_2$  de cette dernière est plus élevée que celle du milieu intérieur. En d'autres termes, la réserve alcaline du sang des Tuniciers est très faible, et c'est là leur caractère particulier. Si les Tuniciers ne présentent pas les caractères biochimiques d'ordre endocrinologique que nous avons signalés chez les Vertébrés, ils présentent cependant des caractères qui, sous ce rapport, les différencient des Invertébrés. Comme nous l'avons dit, on n'observe jamais chez ces derniers de sécrétion d'une hormone active dans le sens de l'hormone thyroïdienne ou de la thyroxine et, d'autre part, la thyroxine ne modifie ni le métabolisme, ni le développement des Invertébrés. Chez les Tuniciers il existe un organe homologue de la thyroïde, l'endostyle et, d'autre part, le développement de leurs larves est indiscutablement activé par l'hormone thyroïdienne (P. Weiss). Par ailleurs, il existe chez les Tuniciers une petite glande blanchâtre, située chez l'adulte entre les deux siphons, immédiatement en dessous du ganglion nerveux et qui est l'homologue de l'hypophyse des Vertébrés, ainsi que Julin l'a montré. On sait que la présence de cette *glande neurale*, de même que celle du ganglion nerveux, n'est pas d'intérêt vital pour l'Ascidie. Après leur extirpation, l'animal vit normalement en aquarium (Bacq). Buttcher a signalé l'existence, dans l'extrait d'hypophyses de

*Molgula manhattensis*, d'une substance qui exerce sur l'utérus du cobaye une action ocytocique fort semblable à celle de la pitocine, l'une des substances actives de l'extrait post-hypophysaire des Mammifères. Bacq et Florkin ont pu extraire du complexe ganglion nerveux-glande neurale de *Ciona intestinalis* trois des principes actifs de l'hypophyse postérieure des Vertébrés : les principes tenseurs, mélanophorodilatateur et ocytocique.

On peut donc dire que les Tuniciers, du point de vue biochimique, ne présentent pas les caractères que nous avons signalés comme étant ceux des Vertébrés, et que, d'autre part, ils possèdent un test cellulosique, accumulent dans leurs tissus et dans certaines cellules de leur sang, lequel est caractérisé par une réserve alcaline extrêmement faible, du vanadium emprunté à l'eau de mer qui n'en contient que des traces, que leur sang contient des cellules acides, que, s'ils n'ont pas d'hormone thyroïdienne, ils sont sensibles à l'action de cette substance, qui active le développement de leurs larves, que, s'ils ne possèdent pas les systèmes biochimiques réceptifs de l'action de ces hormones, leur organisme contient des principes ayant la même action que le principe tenseur, le principe mélanophorodilatateur et le principe ocytocique du lobe postérieur de l'hypophyse des Vertébrés.

#### *Caractères biochimiques de la classe des Cyclostomes.*

Les formes actuelles des Cyclostomes présentent un squelette qui est en grande partie membraneux. On trouve du cartilage dans la colonne vertébrale, surtout au niveau de la queue, dans les rayons des nageoires impaires et parfois dans les arcs branchiaux, mais on n'observe pas de calcification du cartilage, ni de formation de tissu osseux. C'est là un caractère biochimique qui est, dans le sous-embranchement des Vertébrés, particulier aux Cyclostomes. Ces der-

niers présentent les caractères biochimiques généraux que nous avons attribués aux Vertébrés : ils ont un épiderme kératinisé, leur foie sécrète une bile caractéristique et est spécialisé dans la fonction glycogénique, leur sang contient des hématies à hémoglobine, ils possèdent les désaminases des nucléosides, leur phosphagène est la phosphocréatine, etc.

Il existe cependant un point particulier sous le rapport duquel les Cyclostomes, qui constituent la classe la plus inférieure des Vertébrés, sont voisins des Invertébrés : il s'agit de la nature de leur hémoglobine. Le pigment respiratoire de *Petromyzon fluviatilis* (*Lampetra vulgaris*) a été, en ce qui concerne ses caractéristiques moléculaires, bien étudié dans le laboratoire de Svedberg (Pedersen, Polson, Svedberg et Eriksson-Quensel). Sa constante de sédimentation correspond à 1,87 et son point isoélectrique est de 5,6. Le pigment respiratoire des hématies de *Myxine glutinosa* a une constante de sédimentation de 2,3 et un point isoélectrique d'environ 6,0 (Svedberg et Eriksson-Quensel). Ces caractères font admettre par Svedberg que le transporteur d'oxygène n'est pas une hémoglobine proprement dite, comme c'est le cas chez les autres Vertébrés, mais une érythrocrurine. C'est en fait la plus petite érythrocrurine connue. Le poids moléculaire du transporteur d'oxygène de la lamproie correspond en effet à une seule unité 17.600. Sa courbe d'absorption de l'oxygène, qui n'a pas encore été établie, doit donc être hyperbolique. Une très intéressante confirmation de la classification des pigments respiratoires des Cyclostomes dans la catégorie des érythrocrurines a été apportée par Roche et Fontaine. L'étude de la composition en acides aminés de l'hémoglobine de lamproie, faite par ces auteurs, a montré qu'elle représente une érythrocrurine d'un type particulier. Sa teneur en histidine et en cystine est très voisine de celle des érythrocrurines d'Invertébrés,

tandis que sa teneur en arginine et en lysine la rapproche des hémoglobines de Vertébrés.

Les Cyclostomes ont encore d'autres caractères qui les différencient des autres Vertébrés. L'étude du sérum des Mammifères par la méthode de sédimentation de Svedberg a montré que ce sérum dilué contient une composante albuminique de constante de sédimentation 4,5 et de poids moléculaire 69.000, une globuline de constante de sédimentation 7,1 et de poids moléculaire 160.000 et souvent aussi une composante globulinique de poids moléculaire six fois plus élevé que celui de l'autre globuline. Le sérum des Oiseaux, des Reptiles, des Batraciens et des Poissons téléostéens donne un diagramme de sédimentation analogue. Par contre, celui de la lamproie est, selon Svedberg et Anderson, tout différent. Il présente une composante de constante de sédimentation 3,5 et une autre de constante 12. La première a probablement un poids moléculaire correspondant à environ la moitié de celui de l'albumine sérique des Mammifères.

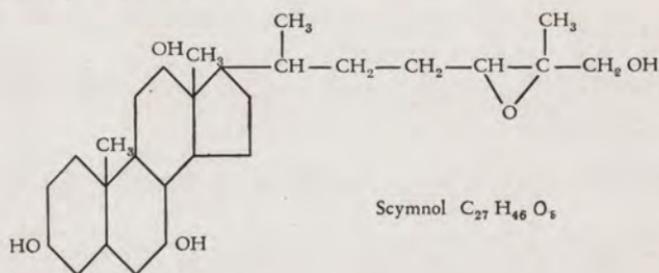
Un autre caractère des Cyclostomes est la teneur très basse du milieu intérieur en cholestérol, mise en évidence par Fontaine et Drilhon, qui rapprochent cette constatation du fait que les Cyclostomes n'ont pas de véritable rate.

#### *Caractères biochimiques de la sous-classe des Elasmobranches.*

Les Poissons élamobranches ont, parmi les membres de la classe des Poissons, dont ils constituent une sous-classe opposée à celle des Téléostomes, un caractère biochimique particulier : leur squelette interne est essentiellement cartilagineux. Ce squelette est calcifié en certaines régions, mais il ne présente jamais de tissu osseux proprement dit. C'est uniquement au niveau des écailles et des dents qu'on trouve du tissu osseux.

Il existe encore d'autres caractères biochimiques particu-

liers aux Elasmobranches. Ces derniers possèdent les caractères biochimiques généraux des Vertébrés que nous avons énumérés plus haut, et notamment leur foie sécrète une bile contenant des pigments biliaires et des molécules de stéroïdes. Mais alors que chez les Vertébrés en général ces molécules de stéroïdes sont constituées par des acides biliaires conjugués avec des acides aminés, la bile des Elasmobranches contient un stéroïde particulier, le *scymnol*, qui s'y trouve conjugué avec de l'acide sulfurique (Hammarsten). Le scymnol a la structure suivante (Windaus ; Bergmann et König ; Tschesche):



Nous avons déjà eu l'occasion de signaler que l'organisme et le sang des Elasmobranches contiennent des quantités considérables d'urée (p. 40). Dans le sang des Elasmobranches marins, l'urémie atteint jusqu'à 26 grammes par litre, et elle n'est pas inférieure à 18 grammes. Elle est donc voisine du taux de l'urée dans l'urine humaine. Il s'agit d'une rétention élective d'urée, car les autres substances azotées ne sont pas, dans le sang des Elasmobranches, à plus forte concentration que dans le sang d'autres Vertébrés. La découverte de cette particularité qui existe chez tous les Elasmobranches qu'on a étudiés (Sélaciens, Chiméroïdes,

Batioïdes) et qu'on ne retrouve dans aucun autre groupe revient à Städeler et Frerichs (1858) et d'importantes recherches comparatives ont été faites à son sujet par Kruckenberg. On admettait que l'urée existait dans les tissus sous la forme d'une combinaison particulière. Ce fut von Schroeder qui montra en 1890 que la teneur en urée des tissus, rapportée à l'eau qu'ils contiennent, est très voisine de celle du plasma sanguin, qu'il apprécia, chez *Scyllium canicula*, à 2,95 gr. pour 100 gr. d'eau. L'étude de la teneur en sels du plasma sanguin des Elasmobranches avait été faite par Léon Fredericq qui l'avait trouvée notablement inférieure à celle de l'eau de mer. Bottazzi, qui appliqua le premier la méthode cryoscopique à l'étude des liquides organiques, fut très étonné, par conséquent, d'observer, pour des plasmas d'Elasmobranches, un point de congélation très voisin de celui de l'eau de mer, et même légèrement inférieur. « Il y a désaccord entre Bottazzi et moi au sujet des Plagiostomes », écrivait Fredericq en 1899. La même année, Rodier eut le mérite d'expliquer la contradiction, en montrant que l'urée rendait compte de la divergence des résultats de Fredericq et de Bottazzi en constituant une part importante des éléments assurant la pression osmotique du milieu intérieur. Duval admet que l'urée assure en moyenne 44 % de la pression osmotique du plasma sanguin des Elasmobranches marins.

Quel est le mécanisme de la rétention physiologique d'urée que présentent les Elasmobranches ? Elle a d'abord pour cause un mécanisme rénal. Baglioni a insisté dès 1906 sur le fait que la concentration de l'urée dans l'urine de la roussette est beaucoup plus faible que celle de son sang et d'autre part sur le fait que la sécrétion urinaire est peu abondante (4-5 cm<sup>3</sup> par kilo et par jour). Les dosages faits

par Kisch sur le sang et l'urine de *Torpedo* montrent bien le fait :

	Teneur en urée, gr. p. litre		
Urine	1,4	4,4	2,1
Sang	16,6	20,0	18,7

L'explication du mécanisme rénal de la rétention d'urée est, comme nous l'avons déjà signalé quand nous avons considéré l'osmorégulation des Elasmobranches, l'existence d'une réabsorption d'urée au niveau des tubes urinifères (Smith). Le rein des Elasmobranches présente d'ailleurs un caractère anatomique particulier : l'existence d'un segment tubulaire interposé entre le glomérule et le segment proximal, et que ne possèdent pas les autres Vertébrés (Borcea).

Un autre facteur de rétention de l'urée par les Elasmobranches est le fait que leurs membranes orales et branchiales, et leurs téguments sont très peu perméables à l'urée (Duval et Portier ; Smith).

Nous avons déjà signalé le rôle physiologique de la rétention d'urée par les Elasmobranches marins : elle assure la pression osmotique qui permet une entrée d'eau du milieu extérieur vers le milieu intérieur (p. 131).

L'urémie physiologique des Elasmobranches est un caractère systématique. Elle se retrouve en effet, bien que diminuée par suite d'une variation adaptative, chez les Elasmobranches qui ont pénétré dans les eaux douces (p. 132). Elle ne peut être confondue avec une accumulation d'urée telle que celle que présente transitoirement le Dipneuste, *Protopterus aethiopicus*, pendant sa période d'estivation (Smith). Au cours de sa vie aquatique, le protoptère a une excrétion ammoniacale et uréique, l'azote de l'ammoniaque constituant 41,2 % et celui de l'urée 18,5 % de l'azote excrété. Pendant l'été, le protoptère s'enfouit dans la boue des marais desséchés, dans un cocon fait de boue et de

mucus, et il y accomplit son estivation, au cours de laquelle il a une respiration purement aérienne. Au cours de cette période d'estivation, il consomme ses propres protéines, dont l'azote est complètement transformé en urée qui s'accumule dans l'organisme jusqu'à constituer 1 à 2 % du poids du corps. De nouveau dans l'eau, après la saison sèche, l'animal se réveille, élimine une grande quantité de l'urée, pendant deux ou trois jours, mais peu d'ammoniaque, pour reprendre ensuite son type normal d'excrétion, uréo-ammoniacal à prédominance ammoniacale. Il s'agit ici d'une accumulation passive d'urée et non d'une rétention active comme chez les Elasmobranches. Dans le cas du protoptère en estivation, le phénomène intéressant est le fait que le catabolisme protidique prend un type à prédominance uréique qui traduit une plasticité de ce catabolisme telle qu'on l'observe souvent, ainsi que nous l'avons dit (p. 67) chez les formes inférieures, et une adaptation à une situation dans laquelle se présente un danger d'accumulation d'ammoniaque.

#### *Caractères biochimiques des Sipunculiens.*

Les zoologistes réunissaient autrefois, à la suite de de Quatrefages, les Sipunculiens avec les Echiuriens et les Priapulien dans la classe des Géphyriens, qu'ils considéraient comme un groupe de transition entre les Annélides et les Holothurides. On s'accorde aujourd'hui pour en faire un groupe particulier, rameau qui se serait séparément détaché de la souche qui a donné naissance aux Annélides et aux Mollusques. Quoi qu'il en soit, les Sipunculiens « constituent un groupe bien homogène d'animaux exclusivement marins, menant généralement la vie endogée, dont l'origine est probablement très ancienne » (Cuénot). Un caractère biochimique particulier à ce groupe est la présence dans le

liquide cœlomique de ses représentants, d'hématies contenant un transporteur d'oxygène spécial, l'*hémérythrine*. On a trouvé des hématies à hémérythrine chez tous les Sipunculiens examinés, c'est-à-dire chez diverses espèces appartenant aux genres suivants : *Phascolosoma* (Schwalbe), *Sipunculus* (Ray Lankester), *Physcosoma* (Cuénot ; Kobert), *Aspidosiphon*, *Phascolion* (Cuénot). C'est à Ray Lankester que revient le mérite d'avoir compris la nature du pigment respiratoire (1873). Discutant le rapprochement établi, du point de vue morphologique, par Brandt entre les hématies à hémoglobine et les hématies du liquide cœlomique de *Sipunculus nudus*, Ray Lankester montre que le pigment du siponcle n'est pas de l'hémoglobine. Comme l'ont montré les études ultérieures, il s'agit d'un transporteur d'oxygène (p. 30) différant totalement des transporteurs des autres animaux (hémoglobines, hémocyanines, chlorocruorine). Sa nature chimique représente un caractère systématique du groupe des Sipunculiens. Les solutions d'oxyhémérythrine sont rougeâtres, leur couleur rappelant, selon l'origine du pigment et sa concentration, celle de différents vins rouges (Cuénot ; Marrian ; Florkin ; Roche). Réduites, les solutions d'hémérythrine sont presque incolores. L'hémérythrine n'est pas un dérivé d'hème comme l'hémoglobine et la chlorocruorine (Kobert ; Marrian ; Florkin). Elle contient du fer, et non du cuivre comme l'hémocyanine (Andrews). Si on fait agir sur une solution d'hémérythrine un agent oxydant, la solution prend une coloration brunâtre qui ne disparaît plus si on fait le vide, ni sous l'action des réducteurs. Elle est alors transformée en une forme à fer trivalent, la méthémérythrine (Marrian ; Florkin ; Roche). On peut faire cristalliser l'hémérythrine de *Phascolosoma elongatum* par addition d'alcool et d'éther à ses solutions (Florkin). Les cristaux ainsi obtenus (fig. 21) sont des rhomboctaèdres pseudoquadratiques. Le même procédé n'a pu être utilisé



FIG. 21 (Florkin). — *Cristaux d'hémérythrine de Phascolosoma elongatum.*

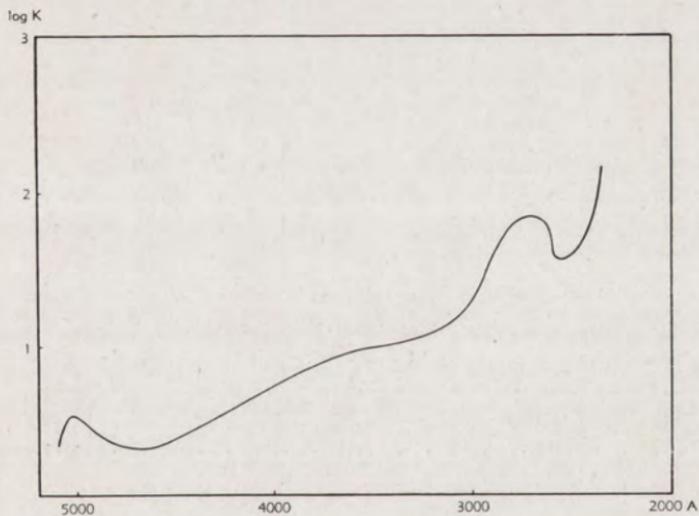


FIG. 22 (Florkin). — *Spectre d'absorption de l'oxyhémérythrine du siponcle. Cfr. le spectre d'absorption de l'hémoglobine, fig. 4.*

pour faire cristalliser l'hémérythrine de *Sipunculus nudus*. Ce chromoprotéide peut cependant être cristallisé par dialyse prolongée à 0°. On obtient ainsi des cristaux de formes variées (J. Roche). Les cristaux d'hémérythrine sont insolubles dans l'eau et solubles dans les solutions salines diluées (Florkin ; J. Roche). Les hémérythrines ont donc des propriétés de globulines. L'étude de la composition élémentaire, de la composition en acides aminés et de la courbe de titration de l'hémérythrine du siponcle a été faite par J. Roche qui a aussi montré que le point isoélectrique du pigment correspond à 5,8.

Le spectre visible de l'oxyhémérythrine du siponcle est caractérisé par l'existence d'une bande unique, assez faible (sommet : 4.950 Å, Roche ; 5.020 Å, Florkin). L'absorption décroît vers le violet jusqu'à un minimum (4.650 Å, Roche ; 4.690 Å, Florkin), pour augmenter ensuite. Quand l'hémérythrine est réduite, la bande est remplacée par un contrefort à peine perceptible et l'absorption, beaucoup plus faible, croît régulièrement à partir de 5.200 Å environ jusqu'au violet extrême (J. Roche). Dans l'ultra-violet, on observe une absorption croissante présentant entre 4.000 Å et 3.000 Å une augmentation décrite différemment par les auteurs qui ont étudié le spectre. Pour Roche et Dubouloz, on y distingue « trois contreforts (amorces de sommet de bandes fusionnées) respectivement sur 3.800, 3.550-3.600 et 3.250 Å ». Pour Florkin, on observe « une bande large à maximum mal prononcé dont la position moyenne est = 3.500 Å ». L'absorption augmente ensuite plus fortement pour dessiner une bande nette correspondant à la bande banale des protéines (maximum : 2.750-2.775 Å, J. Roche ; 2.700 Å, Florkin). L'absorption diminue ensuite jusqu'à un minimum correspondant à 2.540 Å, puis aug-

mente très fortement. Entre 2.500 et 2.200 Å, la courbe s'incurve progressivement, indiquant la présence d'une forte bande au delà de 2.000 Å (Florkin) (fig. 22). Le spectre ultra-violet de l'hémérythrine réduite est analogue à celui de l'oxyhémérythrine, l'absorption étant, de façon générale, diminuée (J. Roche). La quantité d'oxygène combinée à l'hémérythrine est la même, que la pression partielle du CO soit de 4 mm. ou de 150 mm. de Hg. L'hémérythrine ne se combine donc pas avec l'oxyde de carbone dans des conditions où l'hémoglobine serait complètement transformée en carboxyhémoglobine (Florkin). D'autre part, le barbôtage de CO ne modifie ni le spectre, ni la couleur des solutions d'hémérythrine (Roche).

Le poids moléculaire de l'hémérythrine, déterminé par pression osmotique au moyen de la méthode d'Adair est égal à 66.000 (A. Roche et J. Roche). Comme l'hémérythrine contient 1,01 % de fer (J. Roche) et comme elle se combine avec l'oxygène dans la proportion d'une molécule d'oxygène pour trois atomes de fer (Florkin), une molécule d'hémérythrine ( $Hr_{12}O_8$ ) transporte la même quantité d'oxygène qu'une molécule d'hémoglobine ( $Hb_4O_8$ ) (A. Roche et J. Roche).

La présence dans leurs hématies du transporteur d'oxygène particulier dont nous venons de faire la description n'est pas le seul caractère biochimique des Sipunculien. Un autre caractère biochimique particulier à leur groupe est la présence dans leurs hématies de quantités considérables d'acide allantoïque. Les hématies du siponcle en contiennent environ 1 % (Florkin et Duchâteau). Dans les filtrats de déprotéinisation tungstique, légèrement acides, cet acide allantoïque se transforme spontanément en urée et acide glyoxylique (p. 74). C'est là l'origine de la notion de la « surcharge en urée » des hématies de Sipunculien, que

Delaunay avait proposée. Il s'agit en réalité d'une accumulation d'acide allantoïque. Ce caractère a été mis en évidence chez tous les Sipunculiens examinés sous ce rapport : *Sipunculus nudus*, *Phascolosoma Gouldii*, *Phascolion strombi*, *Phascolosoma elongatum*, tandis que les hématies cœlomiques d'un Echiurien, *Thalassema Neptuni*, d'un Glycérien, *Glycera gigantea*, d'un Capitellien, *Dasybranchus caducus*, s'en sont montrés exempts, comme aussi le liquide cœlomique total d'un Holothuride, *Thyone briareus*, le sang d'un Lamellibranche, *Arca inflata*, le sang d'un Gastéropode, *Busycon canaliculatum*, le sang d'un Crustacé, *Labinia emarginata* et le sang d'un Arachnomorphe, *Limulus polyphemus* (Florkin). Quelle est la signification de cette remarquable accumulation d'acide allantoïque, particulière aux hématies de Sipunculiens ? S'agit-il d'une synthèse réalisée dans les hématies à partir de corps azotés plus simples ? L'acide allantoïque est-il un matériel aux dépens duquel s'édifient des substances azotées plus complexes, comme par exemple des acides nucléiques ? On sait que, chez les Sipunculiens, les œufs accomplissent dans le liquide cœlomique leur période de grand accroissement à laquelle correspond biochimiquement une importante synthèse d'acide thymonucléique. Le passage dans les œufs de substances contenues dans les hématies n'est nullement invraisemblable. Baumberger et Michaelis ont, par exemple, montré dans le liquide cœlomique de l'Echiurien *Urechis caupo*, le passage des hématies aux œufs de granulations signalées par Redfield et Florkin et qui sont constituées par de l'hématine. Ou bien encore l'acide allantoïque constituerait-il un produit d'accumulation, par synthèse, d'un corps azoté, dans une cellule d'excrétion destinée à être rejetée à l'extérieur ? Ce sont là des points qui doivent encore être étudiés.

*Caractères biochimiques de la classe des Insectes.*

Nous avons, dans le chapitre III, signalé le fait que la pression osmotique du sang des Insectes est assurée pour une part importante par la présence des acides aminés. La présence d'une forte concentration de ces corps dans le plasma sanguin est en effet un caractère biochimique systématique des Insectes. Le fait que les acides aminés sont à plus forte concentration dans le sang total des Insectes que dans celui des autres animaux est connu depuis longtemps. Il a déjà été mis en évidence par Nazari en 1902, au cours de recherches portant sur des larves et des pupes de Lépidoptères et sur des Coléoptères. Bishop, Briggs et Ronzoni ont trouvé dans le sang de larves et de pupes d'abeilles des quantités d'azote aminé comprises entre 250 et 300 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup>. Duval, Portier et Courtois, dosant par formoltitration l'azote aminé du filtrat trichloracétique de sangs de Coléoptères, obtiennent les résultats suivants : hydrophile ; 164 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> ; dytique : 139 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> de sang. Appliquant la méthode colorimétrique de Folin à des filtrats tungstiques du sang total du Lépidoptère *Deilephila euphorbiae*, le jour de l'éclosion, Heller et Moklowska y trouvent 164 mgr. d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup> de sang. Dans le sang total de la larve de *Prodenia*, Babers dose 233 mgr. d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup>. Ce qui importe est évidemment l'aminoacidémie mesurée sur le plasma sanguin. Grâce à l'emploi d'une microméthode adéquate, le dosage a pu être fait sur le plasma d'un seul hydrophile. Les valeurs obtenues ainsi par une série d'individus sont comprises entre 40 et 80 mgr. d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup> de plasma (Florin). Les variations de la teneur en azote aminé du plasma sanguin de *Bombyx mori* aux différents stades de son développement ont été étudiées par la même technique (Florin). Le plasma des larves au dernier âge contenait 230 mgr.

d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup>. On a observé une diminution de l'aminocidémie pendant la période du filage (145-150 mgr. d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup> de plasma) puis le taux des acides aminés plasmatiques est revenu au voisinage de sa valeur primitive (fig. 23). Chez l'imago, le jour de l'éclosion, les valeurs suivantes ont été obtenues : 250 et 265 mgr. d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup>. La notion de la teneur élevée en acides aminés du plasma sanguin des Insectes est donc bien établie. Chez les animaux appartenant à d'autres groupes, le taux de l'azote aminé du filtrat tungstique préparé à partir du plasma est en effet, de manière générale, voisin de 10 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> de plasma ou inférieur à cette valeur.

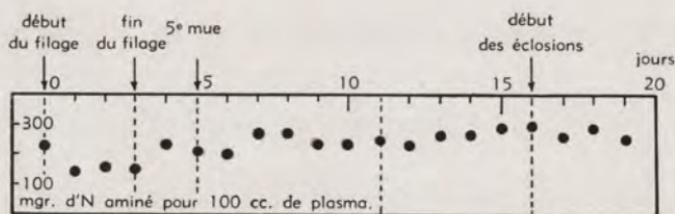


FIG. 23 (Florkin). — Modifications, au cours de la métamorphose du ver à soie, de la teneur du plasma sanguin en acides aminés (N aminé du filtrat tungstique).

La nature des acides aminés présents dans le milieu intérieur des Insectes reste mal connue. Chez le dytique, par exemple, la recherche de l'arginine, du tryptophane, de la phénylalanine et de la cystine a donné des résultats négatifs. La teneur en histidine est voisine de 30 mgr. et la teneur en tyrosine est comprise entre 117 et 168 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> de plasma (aminocidémie : 106 mgr. d'azote aminé pour 100 cm<sup>3</sup> de plasma) (Florkin et Duchâteau). Ces quantités des deux acides aminés sont élevées par rapport à ce qu'on

observe dans les autres groupes animaux. C'est ainsi que la teneur en tyrosine du sang du crabe *Maia* est de 4 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> de plasma, seulement (Pinhey). L'azote de la tyrosine ne représente cependant qu'une assez faible portion (8 %) de l'azote aminé plasmatique du dytique, et la proportion que représente l'histidine est moindre encore. La nature de la plus grande portion des acides aminés du plasma sanguin des Insectes reste donc indéterminée.

Un autre caractère particulier aux Insectes est leur forte uricémie, qui distingue leur classe de tous les autres Invertébrés. La teneur en acide urique du plasma sanguin de l'hydrophile est, par exemple, de 10,7 à 14,5 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup>, celle du plasma de *Bombyx mori* adulte, le jour de l'éclosion, de 12,6 à 14,5 mgr. ; celle du dytique de 18 mgr. et celle du phasme *Dixippus morosus*, de 10,4 mgr. (Florin). En ce qui concerne les Crustacés, par exemple, on trouve dans le plasma sanguin de *Maia squinado* 0,3 à 0,9 mgr. d'acide urique seulement pour 100 cm<sup>3</sup>, selon Delaunay, et 0,2 mgr. selon Boivin. Chez le homard, Morgulis dose 2,0-2,4 mgr. d'acide urique pour 100 cm<sup>3</sup> de sang. Il en trouve 1,0-3,8 mgr. dans le sang du crabe *Labinia* et 2,9-3,4 mgr. chez le crabe *Callinectes*. L'acide urique n'existe qu'à l'état de traces, ou il manque totalement, dans le sang de l'Amphineure *Cryptochiton Stelleri* (Myers), de différents Lamellibranches marins ou dulcicoles (Myers, De Waele), du Prosobranch *Haliotis rufescens* (Myers), du Gastéropode *Limax agrestis* (Delaunay), du Céphalopode *Octopus vulgaris* (Delaunay).

Nous retrouvons donc l'uricémie élevée chez les quatre Insectes adultes dont la teneur en acide urique du plasma sanguin a été déterminée : un Orthoptère (*Dixippus*), un Lépidoptère (*Bombyx mori*), un Coléoptère phytophage (*Hydrophilus*) et un Coléoptère carnivore (*Dytiscus*). Quant aux larves et aux nymphes, elles présentent aussi le

caractère signalé ici. Dans le cas du ver à soie, par exemple, l'uricémie plasmatique est de 10 mgr. environ à la fin du dernier âge, lorsque débute le filage. Elle s'abaisse légèrement et progressivement du début à la fin du filage. Elle remonte au niveau primitif au cours du repos prénymphal, pour diminuer ensuite légèrement et progressivement jusqu'au 11<sup>e</sup> jour après le début du filage. Elle remonte ensuite nettement et progressivement jusqu'à la fin de la vie nymphale (fig. 24) (Florkin). Au cours de ces différentes phases de la métamorphose, le chiffre le plus bas mesuré a été de 6,8 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup>.

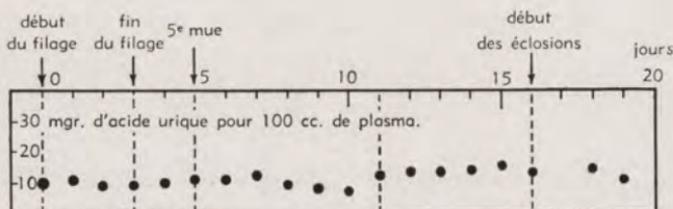


FIG. 24 (Florkin). — Modifications, au cours de la métamorphose du ver à soie, de la teneur en acide urique du plasma sanguin.

Chez les larves du Lépidoptère *Antberaea pernyi* complètement développées, l'uricémie plasmatique est de 19 mgr. (Leiffert). Elle est de 11,2 mgr. chez la larve de *Chironomus* à la fin de la vie larvaire et de 20 mgr. chez des larves d'hydrophiles (Florkin).

On voit combien général, en dépit des différences d'alimentation et de genre de vie, est le caractère élevé de l'uricémie plasmatique des Insectes.

Tout aussi caractéristique de la classe des Insectes est la teneur élevée du plasma sanguin en substances réductrices non fermentescibles. Alors que ces substances manquent dans le plasma sanguin des Crustacés (Florkin), ou de la

limule (Dailey, Fremont-Smith et Carroll), le plasma des Insectes en contient des quantités importantes. Chez l'hydrophile, par exemple, cette teneur en substances réductrices non fermentescibles, dosée en glucose, peut atteindre 75 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Florkin). Chez *Bombyx mori* à l'état d'imago, elle correspond à 139 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> et, au cours de la métamorphose de ce Lépidoptère, elle ne descend pas en dessous de 32 mgr., valeur obtenue au dernier âge des larves et qui s'accroît au cours des différents stades (Florkin).

En ce qui concerne l'examen de la constitution inorganique d'un milieu intérieur, la donnée de la concentration d'un constituant par unité de volume, ou celle de la concentration en équivalents de la substance par rapport à la concentration en équivalents de Na<sup>+</sup> ou de Cl<sup>-</sup> posée comme égale à 100, fournit des résultats peu intéressants, du fait que la concentration globale d'un milieu intérieur est très différente de celle d'un autre milieu intérieur et du fait que la proportion de Na<sup>+</sup> ou de Cl<sup>-</sup> dans la somme des équivalents de cations ou d'anions, est beaucoup plus variable qu'on ne le pensait autrefois. Il est plus correct de comparer ce que nous appellerons les *indices* des différents cations ou anions. On peut d'abord définir la composante alcaline de l'équilibre acide-base en calculant la somme des équivalents basiques que contient le milieu intérieur. Par rapport à la somme d'équivalents basiques ( $\Sigma$  cations), on peut calculer le pourcentage de chaque cation et définir aussi son *indice*. L'*indice* de l'un ou de l'autre anion se calculera de la même manière par rapport à la somme des équivalents basiques, qui équivaut à celle des équivalents acides. Si on considère les valeurs des *indices* des différents cations dans la phase liquide du milieu intérieur d'un Insecte comme l'hydrophile et si on compare les valeurs de ces *indices* avec celles qui correspondent aux représentants d'autres groupes

animaux, on est frappé par le caractère élevé des valeurs de l'*indice* de magnésium et de l'*indice* de phosphate. L'*indice* de magnésium de l'eau de mer (Atlantique) est de 17,8. Chez les Invertébrés marins on trouve des valeurs voisines (par exemple 17,0 pour la limule d'après les résultats de Macallum), à l'exception des Crustacés. Si, pour ces derniers, on calcule les valeurs de l'*indice* de magnésium d'après les chiffres de la littérature (Bethe et Berger) on obtient les valeurs suivantes : *Hyas aranea* : 12; *Cancer pagurus* : 8,5; *Carcinus maenas* : 8,0; *Maia squinado* : 11,5. Chez les Vertébrés et chez les Invertébrés dulcicoles les valeurs de l'*indice* de magnésium sont comprises entre 0,2 et 2,9. La valeur de l'*indice* de magnésium du plasma sanguin d'un Insecte comme l'hydrophile correspond à 21,9 (Florkin). Le plasma de l'hydrophile contient 43-54 mgr. de Mg pour 100 cm<sup>3</sup>, alors que celui de la planorbe n'en contient que 2 mgr., celui de l'anodonte 0,5 mgr. (Florkin), celui de l'escargot 2 mgr. (Lustig, Ernst et Reuss), celui de l'écrevisse 6 mgr. (Bogucki) et celui de l'homme 1,5-2,6 mgr. La forte teneur en magnésium du sang des Insectes, caractère qui leur est tout à fait particulier parmi les animaux à l'exclusion des Invertébrés marins, dont le milieu intérieur est voisin de l'eau de mer, est encore mise en évidence par les mesures faites sur le sang total de larves et de pupes de Lépidoptères (Brecher; Heller et Moklowska).

Quant à l'*indice* de phosphate, il est voisin de 0,1 pour l'eau de mer, et il est compris entre 0,5 et 3,2 chez les différents animaux dulcicoles ou terrestres qu'on a étudiés sous ce rapport. Chez l'hydrophile, il est de 6,9 (Florkin). Le fait que le sang des Insectes est particulièrement riche en P inorganique est d'ailleurs établi par une série de valeurs de la littérature, relatives au sang total : pupes de *Pieris brassicae* : 66 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Brecher); larves de *Delphila euphorbiae* : 12 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Heller et

Moklowska); larves de *Prodenia eridania* : 17,6 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Babers); pupes de différents Lépidoptères : 22,5 (Dilhon); larves d'abeille : 31 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Bishop, Briggs et Ronzoni). La valeur de la phosphatémie plasmaticque de l'hydrophile (14 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup>) est très élevée par rapport à celles que fournissent les animaux n'appartenant pas à la classe des Insectes. C'est ainsi que la teneur en P inorganique du plasma sanguin de l'escargot est de 0,4 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Lustig, Ernst et Reuss), celle du plasma de la planorbe de 0,7, celle de l'anodonte de 0,5 mgr. (Florkin) et celle de l'homme de 3,5 à 4 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup>.

On peut donc dire que le milieu intérieur des Insectes présente, en ce qui concerne ses constituants inorganiques, deux caractères systématiques : la valeur élevée des indices de magnésium et de phosphate.

D'autre part, si les Insectes ont un revêtement de chitine, cette dernière n'est jamais, chez eux, imprégnée de sels inorganiques, comme c'est le cas, par exemple, chez les Crustacés. Un autre caractère biochimique des Insectes est le fait qu'ils ne contiennent jamais de glyco-colle-bétaïne, substance qu'on trouve chez les Crustacés, par exemple.

#### *La hiérarchie des caractères biochimiques.*

Pour donner un exemple de discussion de la hiérarchie des caractères biochimiques, considérons le cas de l'hydrophile, *Hydrophilus piceus*.

La surface du corps de l'hydrophile est revêtue de chitine, laquelle n'est pas imprégnée de sels calcaires. Son sang est de couleur jaune paille, devenant noir au contact de l'air, et son  $\Delta$  est égal à  $-0,647^{\circ}$  C (Barrat et Arnold). Le pH du sang est de 6,6-6,8 (Kocian et Spacek). La com-

position chimique du plasma sanguin est la suivante (Florkin):

		mgr. p. 100 cm <sup>3</sup>	Indices des cations et anions (Σ cations = 201,8)	
Protéines	%	Azote aminé	40-80	
Oxygène total	3,5	Urée	2,6	
CO <sub>2</sub> total	0,11	Acide urique	10,7-14,5	
	72-88	Na	275-278	Na <sup>+</sup> 59,8
		K	50-54	K <sup>+</sup> 6,9
		Ca	42-46	Ca <sup>++</sup> 11,4
		Mg	43-54	Mg <sup>++</sup> 21,9
		Cl	140-142	Cl <sup>-</sup> 20,1
		S inorganique	3-4	SO <sub>4</sub> <sup>- -</sup> 0,9
		P inorganique	14	PO <sub>4</sub> <sup>- - -</sup> 6,9
		Glycémie vraie	5-31	
		Substances réductrices non fermentescibles	20-75	

L'existence chez l'hydrophile d'un revêtement chitineux est un caractère systématique de l'embranchement des Arthropodes. Le fait de n'être pas imprégné par un dépôt de sels est un caractère systématique de la classe des Insectes. La protéinémie de l'hydrophile est de 3,5 %. Celle de *Dytiscus marginalis* est de 3,18 %, celle d'*Agelastica alni* de 3,47 % et d'une manière générale celles des Coléoptères qu'on a étudiés sont comprises entre 2,7 et 4,1 % (Florkin). Comme la protéinémie de l'Orthoptère *Dixippus morosus* est égale à 1,04 %, celle du Lépidoptère *Bombyx mori* à 2 % et celle de l'Hyménoptère *Bombus agrorum* à 5 % (Florkin) il est possible que la valeur de la protéinémie de l'hydrophile soit un caractère biochimique de l'ordre des Coléoptères à mettre dans la catégorie des caractères orthogénétiques. La teneur élevée en acides aminés du plasma sanguin de l'hydrophile est, comme nous l'avons dit plus haut, un caractère systématique de la classe des Insectes. C'est aussi le cas pour la teneur en acide urique, pour l'indice de magnésium, pour l'indice de phosphate et pour la teneur en substances réductrices non fermentescibles. On a souvent signalé la teneur élevée en potassium du sang des Insectes.

Le sang du Coléoptère *Leptinotarsa decemlineata* contient par exemple 111 mgr. de K pour 100 cm<sup>3</sup> (Busnel et Drilhon) alors que celui de l'écrevisse n'en contient que 19 mgr. pour 100 cm<sup>3</sup> (Drilhon-Courtois). La valeur de l'indice de K du milieu intérieur de l'hydrophile est cependant égalée par celle d'un autre Invertébré terrestre, l'escargot. Chez ce dernier, l'indice de K, calculé d'après les résultats des analyses de Lustig, Ernst et Reuss, correspond à 6,3. Il est donc impossible de préciser, avant la récolte d'informations plus amples, si une haute valeur de l'indice de K ne traduit pas simplement un caractère adaptatif en corrélation avec les particularités et le mode d'alimentation des Invertébrés terrestres. Quant à la forte teneur en CO<sub>2</sub> total du sang de l'hydrophile, elle représente un caractère adaptatif. Ce caractère ne se retrouve pas, en effet, chez une série d'autres Insectes (Florkin). L'hydrophile, bien que vivant dans l'eau, est en réalité un animal à respiration aérienne. Son genre de vie provoque l'accumulation dans son sang, comme c'est le cas en général chez les animaux amphibiés, du CO<sub>2</sub> résultant du métabolisme. Comme nous l'avons fait remarquer ailleurs, les animaux de cette catégorie présentent une véritable acidose gazeuse physiologique, compensée par une élévation de la position de la courbe d'absorption du CO<sub>2</sub>. C'est le cas notamment chez les tortues aquatiques. C'est du genre de vie de l'hydrophile que relève donc la forte teneur de son sang en CO<sub>2</sub>, qui apparaît comme un fait d'adaptation.

Quant au fait que le sang de l'hydrophile noircit au contact de l'air, il résulte de la présence dans le sang d'une phénolase vraie. L'existence de ces enzymes n'a pu être, chez les animaux, démontrée que chez les Arthropodes (Bhagvat et Richter ; Duchâteau et Florkin). Le phénomène de noircissement est donc la traduction de la présence d'un caractère biochimique de l'embranchement des Arthropodes.

## CHAPITRE VII

### *Perspectives*

Si l'étude des caractères biochimiques ne mettait pas en jeu des techniques souvent compliquées et si elle était plus aisée que celle des caractères morphologiques, les naturalistes auraient, en la prenant en lieu et place de l'observation morphologique comme point de départ de leurs réflexions, tout aussi bien conçu la notion de l'évolution des animaux. Ils auraient pu reconnaître des orthogénèses et dénombrer des adaptations. Ils auraient trouvé des caractères biochimiques permettant de classer les espèces dans des groupes plus ou moins étendus. Et cette classification, pour autant que nos connaissances actuelles nous permettent de faire cette comparaison, se confondrait avec la systématique élaborée selon la voie tracée au début du siècle dernier par Cuvier et ses collaborateurs. Ce sont là les thèses de ce petit ouvrage, dont le seul propos est de dégager, dans l'ordre biochimique, les témoignages de l'évolution animale. Reconnaître que les groupes de la classification ont leurs correspondances biochimiques, c'est apporter un argument en faveur de la notion selon laquelle les caractères morphologiques sont liés aux caractères biochimiques, les uns et les autres étant régis par le même déterminisme. Et c'est fournir un argument à la thèse qui voit l'évolution commandée en dernière analyse par l'échelle biochimique des phénomènes. Partant de ces vues, il est possible de tirer des faits acquis une série d'inductions qui restent encore hypothétiques, mais qui peuvent servir de base à l'élaboration du programme des tâches futures.

*Biochimie et morphologie.*

Peu après la publication de ses célèbres *Mikroskopische Untersuchungen*, dans lesquelles il fonda la théorie cellulaire de l'organisation animale, Schwann, qui n'avait pas trente ans, vint occuper en Belgique, d'abord une chaire à l'Université de Louvain, puis, pendant une longue carrière, une chaire à l'Université de Liège. On s'est souvent étonné du silence qui, dans la vie de cet homme de génie, succéda à une période marquée par un véritable feu d'artifice de découvertes capitales. Schwann, cependant, ne cessa, jusqu'à la veille de sa mort, de méditer et d'expérimenter. Le problème qui fut le sujet de son constant souci était de relier l'aspect moléculaire de la matière vivante à l'aspect cellulaire de l'organisation animale. Schwann songeait à ce problème trop tôt, dans un monde scientifique trop jeune. Ce n'est que depuis peu d'années que la structure submicroscopique des cellules se dévoile, grâce à la mise en jeu de techniques nouvelles, comme celle du microscope polarisant et celle de la diffraction des rayons X. L'ensemble des acquisitions de la biochimie générale nous pousse à admettre la notion d'une continuité de structure entre les différents niveaux d'agrégation de la matière vivante, et par conséquent la notion selon laquelle les structures microscopiques sont dépendantes des structures submicroscopiques, lesquelles sont elles-mêmes dépendantes des structures des grosses molécules et des agrégats de molécules. Ces vues ont été développées par Needham, et par Baldwin, et elles sont de nature à stimuler la recherche. On peut se représenter le cytoplasme d'une cellule comme constitué par un enchevêtrement de fibrilles de nature protidique qui constituent le *cytosquelette* (Peters), dans les mailles duquel se trouvent les autres constituants et notamment des granules nucléoprotéïniques, porteurs d'enzymes, dont la nature a été le

sujet d'importantes recherches de Brachet et Jeener. Il est vraisemblable que la structure des molécules protéiniques du cytosquelette constitue un des éléments importants de la *chimiodifférenciation* (Huxley) des cellules spécialisés des divers organes. Mais en dernière analyse, cette *chimiodifférenciation* s'établit au cours du développement ontogénétique et l'élucidation de son mécanisme est une des tâches de l'avenir réservées à l'embryologie chimique, qui vise à préciser les bases biochimiques de l'organogénèse en plaçant sur le plan de la biochimie des notions comme celles d'induction, d'individuation, de champ morphogénétique, de potentiel morphogénétique, etc. Le lecteur trouvera dans l'*Embryologie chimique* de Jean Brachet <sup>(1)</sup> un brillant exposé de ce qui, dans ces domaines, peut être placé parmi les faits acquis et de ce qui reste perspective d'avenir. Le rôle des fibrilles du cytosquelette protéinique dans la morphogénèse est certainement considérable, ainsi que Koltzov l'a suggéré dès 1928. La notion selon laquelle les fibrilles du cytosquelette peuvent être orientées en architectures définies par l'activité de substances fonctionnelles spécifiques est parmi celles qui réclament les lumières de l'expérimentation. La biochimie moderne a montré l'intervention dans le métabolisme d'une série de substances fonctionnelles spécifiques et qui assurent véritablement le gouvernement de l'organisme. La génétique, l'embryologie chimique et la physiologie fournissent un grand nombre de faits montrant le rôle déterminant de différentes substances fonctionnelles dans la réalisation de la forme animale : gènes et leurs hormones cellulaires, organisateurs et inducteurs, hormones circulantes, etc. En dernière analyse, on peut concevoir la forme extérieure d'un animal comme la résultante des archi-

---

(1) JEAN BRACHET. *Embryologie chimique*. Paris, Masson et Liège, Desoer, 1944.

tectures moléculaires et submicroscopiques, elles-mêmes conditionnées par l'activité de substances fonctionnelles spécifiques produites au cours de l'ontogénèse.

Cette notion d'une continuité entre structures morphologiques et structures des molécules et des assemblages de molécules reste à l'heure actuelle une vue de l'esprit, conforme aux conceptions biochimiques générales, mais qui réclame une démonstration.

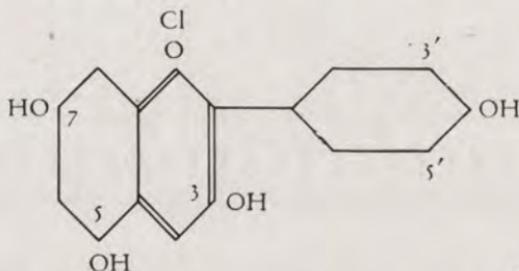
#### *Mécanisme de l'évolution biochimique.*

Si la continuité entre structures moléculaires et structures morphologiques correspond à la réalité, l'apparition dans une lignée évolutive, de molécules nouvelles ou d'associations nouvelles de molécules constitue la définition générale de l'évolution. L'ensemble des lignées évolutives se présente comme ce qui nous reste des archives de l'activité et de l'expérience du mécanisme biochimique animal au cours des aventures de ses variations, accomplies dans des milieux divers et dans des milieux dont les caractères ont considérablement changé au cours des temps.

La définition du mécanisme par lequel un constituant biochimique peut être modifié au cours de l'évolution suppose la connaissance du mécanisme qui régit son apparition, avec sa structure particulière, chez les représentants de tel ou tel groupe animal. L'embryologie chimique est encore malheureusement trop peu avancée pour nous fournir sur ce point des réponses. Dans certains cas favorables, comme ceux dans lesquels des conséquences pathologiques résultent de l'altération d'un gène déterminé, la génétique nous apporte des faits particulièrement intéressants. Dans l'espèce humaine, par exemple, le chromosome X porte un gène qui exerce une influence sur le processus de la coagulation du sang. Lorsque ce gène est altéré, la coagulation est ralentie.

L'hémophilie grave résulte de la complète inactivation du gène. Chez la souris l'altération d'un gène déterminé entraîne le nanisme par manque de production de deux hormones préhypophysaire : l'hormone de croissance et l'hormone thyroïdienne. Mais dans la plupart des cas, les gènes agissent localement au niveau des cellules au sein desquelles ils jouent le rôle de régisseurs des événements biochimiques. Le gène dont l'altération provoque l'albinisme chez le rat, agit localement dans chaque cellule. La peau d'un rat albinos, greffée à un rat normal, ne noircit pas. Le constituant biochimique qui manque au rat albinos est un enzyme dont la production est régie par un gène déterminé.

La notion de la commande d'un caractère biochimique héréditaire par l'activité des gènes a été particulièrement bien mise en évidence dans les études génétiques relatives à la production d'anthocyanines chez les végétaux (Scott-Moncrieff). Les anthocyanines, pigments auxquels sont dues les couleurs bleues, pourpres ou rouges de nombreuses fleurs, sont des dérivés de la pélagonidine.



Les différentes anthocyanines sont dérivées de cette molécule par substitution de groupements méthoxyles ou hydroxyles en position 3' ou 5', par méthylation au niveau de l'hydroxyle situé en 7, par substitution d'un ose en position 5. Dans tous les cas, la molécule d'anthocyanine est

combinée avec un résidu d'ose, en position 3. L'analyse génétique a démontré qu'il existe des gènes particuliers commandant les opérations suivantes, au sein de la famille des anthocyanines : oxydation en 3', oxydation en 5' lorsque 3' est déjà oxydé, oxydation en 3' et 5', méthylation du niveau de l'hydroxyle en position 3', méthylation au niveau des hydroxyles en position 3' et 5', substitution d'un résidu d'ose en 5.

Dans les cas exposés ci-dessus, la commande des gènes sur l'apparition d'un constituant biochimique de structure définie, est indirecte. La commande s'opère sur un mécanisme plus ou moins complexe de synthèse dont résulte le constituant considéré.

Il existe cependant des cas dans lesquels un constituant biochimique est directement produit par un gène. Des exemples de ce genre sont fournis par l'étude de la détermination du sexe et de la fusion des gamètes chez une algue, *Chlamydomonas eugametos* (R. Kuhn et Mœwus) <sup>(1)</sup>. Il existe une forme *synoïca* de cette algue. Dans cette forme, les sexes ne sont pas séparés, contrairement à ce qu'on observe dans la forme *simplex*. Si, à des cellules sexuellement indifférenciées, on ajoute un filtrat de gamètes mâles, toutes les cellules deviennent mâles. On a ajouté une *termonone* (substance chimique spécifique déterminant le sexe chez un organisme à sexualité mixte) qui est une *androtermonone*. Inversement, si on ajoute un extrait de gamètes femelles, toutes les cellules deviennent femelles. C'est une *gynotermonone* qu'on a ici ajouté. Cette *gynotermonone*, qui est l'aglycone d'un glucoside, est vraisemblablement un ester

---

(1) Ces admirables recherches constituent l'une des plus brillantes parmi les nombreuses contributions importantes apportées par Richard Kuhn au progrès de la biochimie. On trouvera un exposé détaillé de la question dans : Jean BRACHET, *loco cit.*

méthylque de la quercétine, tandis que l'*androterme* est un oxyaldéhyde voisin du safranal. Il existe dans les cellules un précurseur de l'androterme, la picrocrocine, qu'un enzyme présent dans les gamètes mâles seulement transforme en androgamone. La présence de cet enzyme dépend de l'existence, dans les gamètes mâles, d'un gène  $M_D$ , qui est le producteur direct de l'enzyme. Beaucoup de faits même, ainsi que Richard Kuhn l'a souligné, sont en faveur d'une identité du gène et de l'enzyme. Chez la drosophile, le gène vermillon ( $v^+$ ) conditionne l'apparition du pigment vermillon de l'œil. Cette commande s'opère par la formation, sous l'influence du gène, d'un constituant biochimique voisin du tryptophane, la cynurénine (Butenandt, Weidel et Derjugin) qui diffuse dans le milieu intérieur, lequel la transporte au niveau de l'œil où elle entre dans la chaîne de réactions conduisant à la synthèse du pigment vermillon (Caspari ; Beadle ; Ephrussi ; Tatum). Beaucoup de constituants biochimiques héréditaires sont ainsi en rapport étroit avec la nature de certains gènes particuliers. Un gène se reproduit à chaque division cellulaire, mais en dehors de ces circonstances, il peut fort bien aussi se reproduire, sa descendance n'étant pas maintenue fixée au chromosome, mais diffusant jusque dans le cytoplasme. Il est évident que de tels produits directs de l'activité du gène présentent un grand intérêt.

La reproduction d'un constituant biochimique tel que l'hémoglobine du cheval, par exemple, est évidemment un processus épigénétique. Ce qui est hérité, c'est le mécanisme de production de ce constituant qui n'est pas reproduit dans l'embryon nouveau à partir d'une molécule d'hémoglobine provenant des parents. Il en va tout autrement pour les gènes qui sont, eux, directement descendants des molécules correspondantes des progéniteurs. La production d'un gène s'opère sur le modèle d'un autre gène présent,

dont le nouveau gène réalise la copie exacte. Comme celle d'un virus introduit dans une cellule, la reproduction d'un gène demande l'intervention d'un mécanisme cellulaire. On pourrait en somme considérer les virus comme des êtres vivants extrêmement simples, réduits à leur seul constituant génique.

Les unités biochimiques qui constituent les gènes peuvent être reproduites de manière inexacte : il apparaît alors une mutation, le nouveau gène se reproduisant ensuite sous sa nouvelle forme. On sait qu'une élévation de température, ou par exemple l'action des rayons X, augmentent la fréquence d'apparition des gènes mutants, laquelle ne se produit dans les circonstances normales qu'environ une fois par million de divisions cellulaires. L'augmentation de la fréquence des mutations par une élévation de température ou par l'action des rayons X, deux agents particulièrement aptes à modifier les équilibres moléculaires, concorde avec la notion selon laquelle les propriétés des gènes seraient liées à ces équilibres, dont la stabilité actuelle des espèces démontre la stabilité actuelle. On admet généralement que les mutations sont actuellement devenues plus rares qu'à une période antérieure de l'évolution animale. Comme H.-F. Blum l'a souligné, les réactions s'accomplissant avec la perte la plus grande d'énergie libre ont dû se produire d'abord, conformément aux principes de la thermodynamique. Plus élevée est la variation d'entropie résultant d'une mutation, plus grande est son irréversibilité et plus grande la probabilité de sa production, de telle sorte que les mutations s'accomplissant avec un grand accroissement d'entropie ont dû se produire dans le passé et que les mutations actuelles sont peu fréquentes, et caractérisées par un moindre degré d'irréversibilité.

Selon cette conception, on doit voir dans la direction de l'évolution une illustration de la seconde loi de la thermodynamique. Une mutation impliquant la modification d'un

gène est plus probable dans le sens d'une augmentation de l'entropie que dans la direction opposée. La tendance de l'évolution et l'existence d'orthogenèses résulteront du fait qu'une direction une fois établie comportera un certain degré d'irréversibilité. L'évolution apparaît ainsi comme l'histoire d'un système subissant des modifications irréversibles et comme un aspect de la seconde loi de la thermodynamique (1).

Quoi qu'il en soit, l'évolution des caractères biochimiques héréditaires et des caractères morphologiques qui en sont les corollaires apparaît en dernière analyse comme un phénomène relevant de la variation des propriétés des gènes, c'est-à-dire un phénomène biochimique.

#### *Aspects biochimiques de la loi de Serres.*

Pour parvenir au stade accompli de l'adulte, l'embryon traverse une série de phases d'hétérogénéité et de complexité croissantes, comme ses ancêtres l'ont fait au cours de leur évolution. Il n'est pas étonnant que dans les stades les plus simples du développement ontogénétique on retrouve des caractères biochimiques et par suite des caractères morpho-

---

(1) Cette conception a été défendue notamment par Lotka et par H. F. Blum. Des difficultés ont été soulevées, quant à son acceptation, par d'aussi bons esprits que Bertalanffy, Needham et Max Planck. L'objection réside essentiellement dans le point suivant : l'évolution implique un accroissement d'organisation tandis que l'augmentation de l'entropie implique une diminution d'organisation. On peut répondre à cela que ce qui a été ici considéré n'est pas l'organisme considéré comme un tout, dont l'évolution constitue dans certains cas une acquisition de fonctions et dans d'autres une perte de fonctions, mais les molécules constituant les gènes. Il n'y a aucune objection de principe à concevoir qu'un changement d'équilibre de l'une ou l'autre de ces molécules dans le sens d'une augmentation de l'entropie ait suivant les cas et les circonstances des résultats opposés.

logiques du même ordre que ceux qu'on observe chez les formes animales plus simples. Comme Needham l'a souligné, l'existence de ces particularités joue incontestablement un rôle actif dans l'accomplissement de la forme animale et selon toute vraisemblance un rôle consistant en une production des substances chimiques spécifiques que sont les *organisateurs*. On peut citer de nombreux exemples de *récapitulations* dans l'ordre biochimique. Nous avons dit que les Vertébrés sont caractérisés par l'existence d'un organe spécialisé dans la mise en réserve du glycogène, tandis que ce

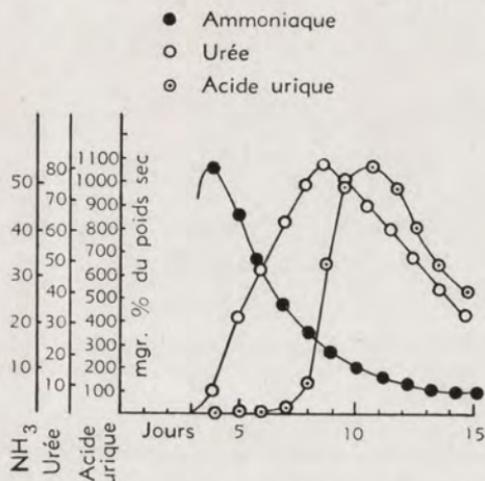


FIG. 25 (Needham). — *L'excrétion azotée de l'embryon de poulet au cours de son développement.*

dernier est diffus chez les Invertébrés. Ce dernier caractère s'observe aussi chez les embryons de Vertébrés. Nous avons considéré comme traduisant une orthogenèse générale la succession des systèmes de catabolismes protidiques aboutis-

sant respectivement à l'ammoniaque, à l'urée et à l'acide urique. Comme Needham l'a montré, alors que la poule est comme tous les Oiseaux un organisme uricotélique, son embryon se comporte au début comme un organisme ammoniotélique, à la manière d'un Echinoderme ou d'un Ver marin, puis il devient uréotélique, à la manière d'un Amphibien, et enfin uricotélique (voir fig. 25). Chez la grenouille, dont l'adulte est nettement uréotélique, l'embryon excrète 50 % de son azote sous la forme d'ammoniaque (Bialaczewicz et Mincovna).

Nous avons considéré comme traduisant une orthogenèse générale la succession de systèmes enzymatiques de l'uricolyse évoluant par pertes successives d'uricase, d'allantoïnase, d'allantoïcase et d'uréase. Or, chez l'embryon de poulet, l'uricase est d'abord présente, puis disparaît (Przylecki et Rogalski).

Nous avons noté que l'arginine est un constituant typique des Invertébrés, tandis que la présence de créatine est un caractère biochimique systématique des Vertébrés, et notamment des Elasmobranches. Chez les embryons de ces derniers, cependant, on trouve de l'arginine, qui disparaît chez l'adulte (Kutscher et Ackermann).

#### *Réversibilité de l'évolution biochimique.*

L'évolution biochimique des animaux résulte de l'équilibre de ses deux aspects : d'un côté la perte de constituants biochimiques et de systèmes biochimiques et de l'autre l'acquisition de systèmes nouveaux. Le premier de ces aspects, le côté *aphéretique* de l'évolution des animaux, est illustré par de nombreux faits. En ce sens on peut dire que l'évolution est réversible, puisqu'un caractère acquis peut être perdu. Un exemple en est donné par le système du catabolisme purique qui évolue, comme nous l'avons montré, par

perte d'enzymes ou *enzymaphérèse* (p. 77). D'une manière générale, la réversibilité de l'évolution biochimique est illustrée par l'évolution de l'hétérotrophie. C'est un point généralement admis que des Bactéries chimioautotrophes, c'est-à-dire n'utilisant que des substances inorganiques et utilisant pour leurs synthèses l'énergie fournie par une réaction exothermique de nature inorganique, ont été les premiers êtres vivants sur notre planète (Jensen ; Lipman ; H.-F. Blum). Jensen a émis l'hypothèse qu'au moment de l'apparition des premiers êtres vivants, il devait exister, par suite de la température élevée, une atmosphère de vapeur d'eau empêchant les synthèses chlorophylliennes. L'avènement de la photosynthèse a dû représenter un progrès énorme dans l'évolution des organismes autotrophes. La forme de photosynthèse qu'on observe actuellement chez les végétaux verts a dû être précédée par d'autres formes plus simples. H.-F. Blum s'est demandé quelles ont pu être ces formes. Considérant que les chimioautotrophes (A) ont existé d'abord, il considère comme vraisemblable que le quantum de lumière ait été utilisé par certains d'entre eux pour activer une réaction se déroulant spontanément (B). Dans un stade plus avancé, ce quantum a pu être utilisé pour réaliser une réaction qui ne s'accomplirait pas spontanément (C). A partir de ces formes primitives, d'autres ont pu se développer, qui utilisent deux ou trois quanta (D) et enfin conduire à la synthèse chlorophyllienne utilisant quatre quanta. Il existe d'ailleurs dans la nature actuelle des êtres qui accomplissent une synthèse phototrophique avec utilisation d'un quantum de lumière, ce sont les Rhodothio-bactéries.

Les Bactéries autotrophes fabriquent leurs substances organiques à partir du  $\text{CO}_2$  et de composés azotés simples comme l'ammoniaque, les nitrates ou les nitrites. Les hétérotrophes, par contre, exigent la fourniture de sources plus

complexes de carbone et d'azote. Les hétérotrophes les plus simples sont ceux qui doivent recevoir leur carbone sous forme de composés organiques et qui ont donc perdu le mécanisme biochimique de la synthèse de chaînes carbonées à partir du  $\text{CO}_2$ , mais qui peuvent utiliser l'azote de l'air, l'ammoniaque ou les nitrates comme source d'azote. Les prototrophes appartiennent à cette catégorie, comme aussi de nombreux saprophytes. Une nouvelle étape dans la direction de l'hétérotrophie est la perte de la capacité d'utiliser l'ammoniaque comme source d'azote : ce dernier doit être fourni sous la forme de composés organiques, comme par exemple des acides aminés. L'acide aminé le plus souvent indispensable est le tryptophane, qui est un des corps dont la fourniture exigée pour le maintien de la vie marque le début de la perte du pouvoir de synthèse. Ayant perdu les mécanismes de la synthèse du tryptophane, les Bactéries dont il est question ne peuvent plus, si cet acide aminé ne leur est pas fourni tout préparé, édifier leurs protéines, ni peut-être certaines substances fonctionnelles. D'autres Bactéries, outre du carbone sous la forme de chaînes organiques et de l'azote sous la forme d'un ou de plusieurs acides aminés exigent encore, pour subsister, la fourniture de diverses substances. L'*Haemophilus influenzae*, par exemple, exige la fourniture de deux substances présentes dans le sang (mais non dans le sérum) et qui ont été longtemps connues sous les noms de *facteur X* et de *facteur V*. Le *facteur X* est en réalité le protohème, tandis que le *facteur V* est la cozymase. Sans ces deux constituants tout préparés, la Bactérie est incapable d'édifier ses cytochromes et certaines de ses déshydrogénases et elle ne peut se développer. Le staphylocoque doré ne peut croître aérobiquement sur un milieu synthétique contenant de la gélatine hydrolysée, différents acides aminés comme le tryptophane, la tyrosine et la cystine, et du glucose. Il est nécessaire de lui fournir l'amide nicotinique. La gélatine

hydrolysée contient d'autre part un autre facteur essentiel de la croissance du staphylocoque doré, c'est la thiamine ou vitamine B<sub>1</sub>. Elle peut être remplacée par ses constituants, la pyrimidine et le thiazol, à partir desquels la Bactérie peut faire la thiamine. C'est donc en réalité la capacité de combinaison de la pyrimidine avec le thiazol qui est perdue.

En conditions anaérobies, le staphylocoque doré doit recevoir de l'uracile. Les Bactéries offrent une multitude de cas spéciaux d'hétérotrophie, dont l'existence se traduit par la nécessité, pour pouvoir cultiver telle ou telle Bactérie sur un milieu synthétique, d'y ajouter telle ou telle substance sans laquelle la Bactérie est dans l'impossibilité, par perte du mécanisme de synthèse, d'édifier tel ou tel rouage essentiel de sa machinerie chimique. Ces substances sont de véritables vitamines bactériennes.

Nous venons de voir que chez les Procaryotes, nous assistons à une évolution biochimique dans le sens de la perte du pouvoir de synthèse, c'est-à-dire dans le sens de l'hétérotrophie. Un aspect analogue se retrouve dans l'évolution des Eucaryotes, comme Lwoff l'a bien montré. De nombreux arguments établissent, du point de vue morphologique, la série évolutive Chlorophytes-Leucophytes-Protozoaires. Dans cette série, les organismes les plus primitifs, qui sont les Chlorophytes, ont la propriété de pouvoir utiliser les nitrates comme source d'azote, tandis que les Leucophytes ont besoin, soit de sels ammoniacaux, soit d'acides aminés, et ne peuvent utiliser les nitrates. Les Protozoaires ont besoin de polypeptides complexes et ne peuvent plus utiliser les acides aminés ou des mélanges de ces corps. Les animaux présentent un haut degré d'hétérotrophie. Elle se traduit notamment par la nécessité de la fourniture de vitamines. Ces substances apparaissent dans beaucoup de cas comme des morceaux tout fabriqués que l'organisme utilise pour la fabrication de substances fonctionnelles. Le cas est particulièrement net en

ce qui concerne les relations entre les coenzymes et différentes vitamines comme la vitamine B<sub>1</sub>, la vitamine B<sub>2</sub> et la vitamine antipellagreuse ou amide nicotinique. La première, combinée à de l'acide phosphorique, donne la cocarboxylase qui, en combinaison avec une protéine spécifique, fournit la carboxylase. La seconde est le coenzyme du ferment jaune. La troisième est un constituant de la cozymase.

Un autre exemple de réversibilité de l'évolution biochimique est fourni par le cas des Elasmobranches d'eau douce. Comme nous l'avons dit (p. 134), chez les représentants de la sous-classe des Elasmobranches qui ont pénétré dans les eaux douces, l'urémie a diminué.

Le parasitisme offre de nombreux exemples de réversibilité. Si par exemple on compare les Platodes parasites avec les membres de la même classe menant une vie libre, on constate que chez ces derniers, la lipase a une activité analogue à celle qu'on observe chez les autres Vertébrés, tandis que chez les Trématodes et les Cestodes parasites, son activité est devenue très faible. Alors que chez les Platodes libres on observe un arsenal d'enzymes protéolytiques, on ne trouve plus ces enzymes chez les Cestodes parasites (Pennoit-De Cooman et van Grembergen).

#### *Irréversibilité des caractères biochimiques perdus.*

Si l'évolution est réversible dans le sens qu'une acquisition peut être dans la suite perdue, les paléontologistes ont apporté de nombreux arguments montrant qu'un organe perdu ne réapparaît plus dans l'évolution. En ce sens, cette dernière est irréversible. Cette réduction est connue sous le nom de *loi de Dollo*.

La loi de Dollo s'applique-t-elle aussi dans l'ordre biochimique ? Nous avons à propos des mécanismes d'osmorégulation, signalé que chez les Téléostéens d'eau douce est

apparu un mécanisme d'élimination de l'eau pénétrant dans l'organisme par osmose, mécanisme représenté par l'acquisition du glomérule rénal. Ce mécanisme d'élimination de l'eau disparaît chez les Téléostéens marins (p. 131). Lorsque les Téléostéens marins retournent à l'eau douce, il ne réapparaît pas chez eux de glomérule. Le Téléostéen dulcicole *Microphis boaja*, dérivé des Syngnathidés, qui sont typiquement marins, est resté comme eux aglomérulaire. Le glomérule perdu ne réapparaît donc pas.

Comme Baldwin l'a souligné, si nous admettons que l'assemblage d'édifices biochimiques complexes qui constitue un être vivant est conditionné par la nature et la propriété de ses éléments submicroscopiques et moléculaires, on doit dans cet être vivant considérer des niveaux biochimiques successifs de la « hiérarchie spatiale » qui se conditionnent successivement. On peut les représenter par exemple par A, B, C, ... L, M, N, ces lettres représentant des niveaux progressivement compliqués de cette hiérarchie caractéristique d'une espèce déterminée, vivant dans un milieu déterminé. Si les conditions de milieu se modifient de telle façon que M et N par exemple deviennent inutiles, il est fort improbable qu'ils soient transformés en un nouveau système ou un nouvel organe puisque cela supposerait des variations au niveau des constituants inférieurs de la « hiérarchie spatiale », lesquels conditionnent les supérieurs. Dans ces conditions, le système s'atrophiera et même disparaîtra. S'il a un rôle transitoire organisateur dans le développement ontogénétique, on l'y verra paraître transitoirement. Quant à l'adaptation au nouveau milieu, elle résultera d'une modification au niveau des constituants biochimiques qui conditionnent une nouvelle forme de la hiérarchie spatiale et il en résultera l'apparition d'un système ou d'un organe nouveaux et non une réapparition de l'ancien.

*Biochimie comparée et phylogénie.*

Nos connaissances sur la biochimie comparée des animaux sont si peu étendues qu'elles ne permettent guère de considérer à leur lumière la succession phylogénétique des groupes.

On peut cependant, dans quelques domaines, amorcer un essai de systématisation. Comme le montre le tableau IV, le phosphagène des Invertébrés est de manière générale constitué par de la phosphoarginine, tandis que celui des Vertébrés est représenté par la phosphocréatine. Cependant, parmi les Invertébrés, on observe chez certains Echinodermes des cas particuliers : les Echinides possèdent les deux phosphagènes et les Ophiurides ont le même phosphagène que les Vertébrés. D'autre part chez les Prochordés, on voit que les Tuniciers ont le phosphagène des Invertébrés, tandis que les Hémichordés ont les deux phosphagènes et que les Céphalochordés ont celui des Vertébrés. Parmi les Echinodermes, il est probable et conforme à la loi de Dollo que l'évolution a passé de types à phosphoarginine à des types possédant les deux phosphagènes et enfin à des types à phosphocréatine. Comme le notent Baldwin et D. Needham il est probable que les Ophiurides dérivent d'un groupe ayant possédé les deux phosphagènes. La notion générale, établie par le tableau IV, selon laquelle la phosphoarginine est la forme la plus ancienne de phosphagène, concorde avec le fait que chez les Echinides l'arginine apparaît très tôt chez l'embryon tandis que la créatine n'apparaît que plus tard.

A supposer que des arguments d'ordre morphologique le suggèrent, nous pourrions donc à la lumière de l'étude des phosphagènes, et si nous reconnaissons la validité de la loi d'irréversibilité des caractères biochimiques perdus, admettre que les Hémichordés, ou les Céphalochordés, ou les Vertébrés descendent d'Echinodermes, mais nous ne pourrions admettre que les Tuniciers descendent d'Hémichordés, de

Céphalochordés ou de Vertébrés. Nous pourrions admettre que les Hémichordés dérivent d'un embranchement quelconque d'Invertébrés, mais parmi les Echinodermes, nous ne pourrions admettre qu'ils dérivent des Ophiurides. On sait que Bateson, partant du fait que le balanoglosse possède à l'état adulte une chorde et présente à l'état larvaire une forme *Tornaria* semblable à une larve pluteus d'Echinoderme, a vu dans les Hémichordés des formes de passage entre Echinodermes et Vertébrés. Needham a discuté cette théorie en fonction de la distribution des phosphagènes, qu'il considère comme lui apportant une confirmation. Il nous paraît plus juste de dire que les données du tableau IV ne sont pas en contradiction avec elle, pas plus d'ailleurs qu'elles ne seraient en contradiction avec une théorie qui ferait dériver les Vertébrés d'Annélides, d'Arthropodes, ou de Mollusques.

Si nous considérons d'autre part la nature de la transmission chimique des excitations nerveuses, nous voyons que les Vertébrés possèdent deux sortes de nerfs caractérisés par la nature de la substance chimique libérée aux terminaisons : des nerfs cholinergiques, qui libèrent de l'acétylcholine et des nerfs adrénargiques qui libèrent de l'adrénaline. Il existe d'autres systèmes de la transmission chimique neuromusculaire. C'est ainsi que chez les Coelentérés et chez les Arthropodes le mode de transmission apparaît comme réalisé selon un mode différent. Chez les Mollusques, il semble bien que les muscles locomoteurs ne soient pas innervés par des nerfs cholinergiques. Bacq, qui a longuement étudié la physiologie comparée des transmissions neuromusculaires, admet que ce sont les Vers et les Echinodermes qui se rapprochent le plus des Vertébrés en ce qui concerne ces transmissions chimiques.

Ce sont là des données intéressantes qui devront être prises en considération dans les essais futurs d'interprétation

des séries phylogénétiques à la lumière d'une connaissance plus étendue de la biochimie comparée. Une des tâches de l'embryologie chimique est d'élucider, à côté du mécanisme de la morphogénèse, celui du développement des constituants et des systèmes biochimiques. Un des objectifs de la biochimie comparée doit être d'établir si la loi d'irréversibilité des caractères biochimiques perdus est valable et si on peut faire reposer sur elle des inductions d'ordre phylogénétique. Ce sont là des tâches de l'avenir. Seule l'étude approfondie de la biochimie comparée, qui réclame un labeur considérable d'établissement des monographies biochimiques des groupes animaux, peut fournir à une embryologie chimique arrivée à la maîtrise de ses méthodes et de ses techniques son programme précis. Puissent les zoologistes s'adonner avec patience, ingéniosité et persévérance à ces nouvelles disciplines, les seules qui soient de nature à les rapprocher de la solution de leur perpétuel tourment : le problème de l'évolution animale.

## INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

- Acétylcholine**, 195.  
**Actinohématine**, 39.  
**Acide adénosinetriphosphorique**, 34-36.  
**Acide adénylique**, 35, 36.  
**Acide allantoïque**, 28, 74, 76, 167, 168.  
**Acides aminés**, 16, 17, 18, 40, 41, 63, 169, 170.  
**Acides biliaires**, 47, 52, 140-142.  
**Acide chénodésoxycholique**, 140, 142.  
**Acide cholique**, 140, 141.  
**Acide chondroïtinesulfurique**, 138.  
**Acide cyanhydrique**, 19.  
**Acide désoxycholique**, 140, 141.  
**Acide glyoxylique**, 74, 167.  
**Acides gras**, 16, 18, 19, 27.  
**Acide hydésoxycholique**, 140-142.  
**Acide iodogorgonique**, 52.  
**Acide lactique**, 19.  
**Acides nucléiques**, 145.  
**Acide oxaloacétique**, 18.  
**Acide pyruvique**, 18.  
**Acide succinique**, 39.  
**Acide urique**, 26, 65-68, 73-76, 112, 171, 176, 187, 188.  
**Adaptation**, 79.  
**Adénase**, 145.  
**Adénine**, 73, 144.  
**Adénosine**, 145.  
**Adénosine-désaminase**, 145.  
**Adrénaline**, 195.  
**Albinisme**, 182.  
**Albumoïde**, 138.  
**Alcool eikosylique**, 137.  
**Aldolase**, 18.  
**Allantoïcose**, 70, 71, 74-76.  
**Allantoïnase**, 70, 71, 74-76.  
**Allantoïne**, 74, 76.  
**Amide nicotinique**, 190.  
**Amidon**, 18, 105.  
**Amino-peptidase**, 17.  
**Ammoniaque**, 28, 64-69, 72, 74-76, 112, 163, 187, 188.  
**Amylase**, 61, 62, 105, 106.  
**Anabolisme**, 16, 63.  
**Analésie**, 31, 32, 39.  
**Androtermones**, 183, 184.  
**Anhydride carbonique**, 49, 58, 59, 84-88, 96-99, 154-156, 177, 189.  
**Anthocyanines**, 182.  
**Anurie**, 117.  
**Arginase**, 64.  
**Arginine**, 64, 144, 146, 153, 170, 188, 194.  
**Autotrophes**, 17, 189.  
**Bases azotées**, 14.  
**Bétaïnes**, 27.  
**Bicarbonate**, 11, 12, 14, 40.  
**Bile**, 140.  
**Bilirubine**, 143.  
**Biliverdine**, 143.  
**Branche**, 90, 94, 129, 132.  
 **$\gamma$ -butyrobétaïne**, 14, 15.  
**Calcium**, 11, 12, 14, 40, 116, 125, 127.  
**Caractères systématiques**, 136.  
**Carboxypeptidase**, 17.  
**Carnivores**, 105.  
**Cartilage**, 138, 159.  
**Catabolisme**, 16, 18, 19, 63, 72.  
**Cellulase**, 62.  
**Cellulose**, 152, 157.  
**Chimioautotrophes**, 189.  
**Chimiodifférenciation**, 180.

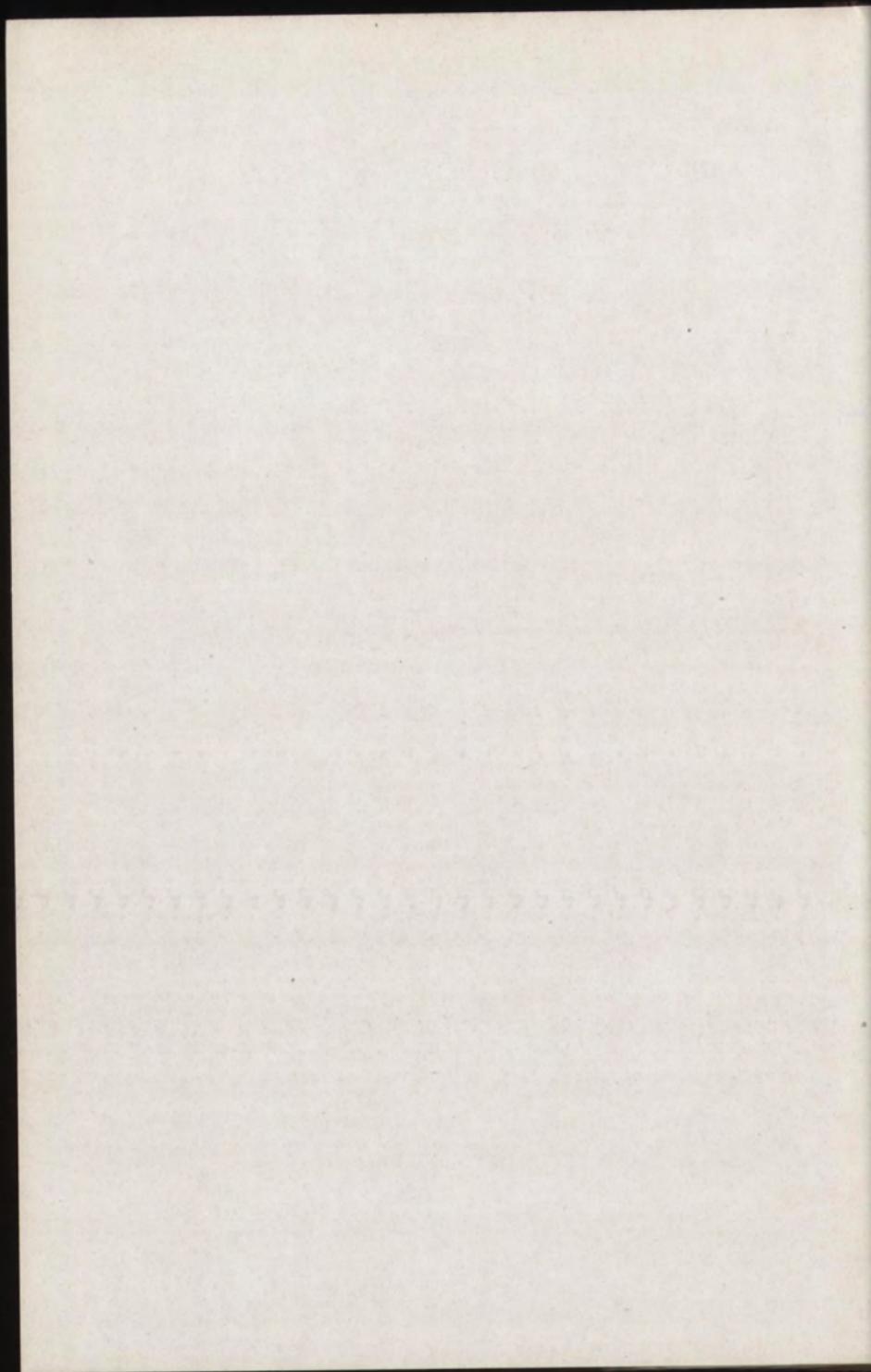
- Chitinase, 106.  
 Chitine, 138, 175.  
 Chlorocruorine, 31, 46, 51, 82, 83.  
 Chlorocruorohème, 46.  
 Chlorocruoroporphyrine, 46.  
 Chlorures, 11, 12, 14, 40, 116, 119, 121, 124, 126, 127.  
 Cholestérol, 159.  
 Chondromucoïde, 138.  
 Citrulline, 64.  
 Collagénase, 106.  
 Conductibilité, 24.  
 Constante de croissance, 22.  
 Cozymase, 190.  
 Créatine, 36, 146, 153, 194.  
 Créatinine, 146.  
 Croissance biochimique, 22, 23.  
 Croissance isométrique, 22.  
 Croissance relative, 21.  
 Cuivre, 28, 31.  
 Cycle de l'ornithine, 64, 65.  
 Cycle respiratoire, 87, 94, 95.  
 Cynurénine, 184.  
 Cystine, 43, 144, 158, 170.  
 Cytochrome, 38, 39.  
 Cytochrome oxydase, 19, 38, 39.  
 Cytosquelette, 179.
- Décarboxylation**, 18.  
 Dérivés barbituriques, 116, 128.  
 Désamination, 72, 145.  
 Déshydrogénases, 19, 190.  
 Diabète, 80.  
 Diiodotyrosine, 52.  
 Dipeptidase, 18, 140.  
 Dipeptides, 17, 18.
- Eau**, 11, 14, 18, 19, 22, 68, 81, 90, 111, 112, 116, 117, 119, 128, 129, 130, 131, 132, 134.  
 Eau de mer, 13.  
 Effet Bohr, 49, 50, 51, 84-87, 95, 98.  
 Effet Haldane, 98.
- Electrocardiogramme, 147.  
 Endostyle, 156.  
 Entropie, 186.  
 Enzymaphérèse, 77.  
 Equation de Hill, 47.  
 Erythrocrurine, 31, 45, 158.  
 Ester de Cori, 35.  
 Ester d'Embden, 35.  
 Ester de Harden-Young, 35.  
 Ester de Neuberger, 35.  
 Ester de Robison, 35.  
 Estérasés, 18.  
 Euryhalins, 109, 110, 114, 115.
- Facteur V**, 190.  
**Facteur X**, 190.  
 Fer, 28, 31, 143, 144.  
 Ferment jaune, 20.  
 Foie, 150.  
 $\beta$ -fructosidase, 105.
- Gènes**, 180-186.  
 Glande antennaire, 119.  
 Glande neurale, 156, 157.  
 Glandes rectales, 134.  
 Glande verte, 119, 120.  
 Globine, 42, 143, 144.  
 Glomérule, 129, 131, 132.  
 Glucidases, 18, 105.  
 Glucides, 13, 14, 17, 19, 105, 139, 150, 154.  
 Glucosides cardiaques, 47.  
 Glycémie, 25, 102-105.  
 Glycémie vraie, 55.  
 Glycérides, 26, 27.  
 Glycocolle, 140.  
 Glycocolle-bétaine, 14, 175.  
 Glycogène, 18, 20, 21, 34, 35, 150, 187.  
 Granules, 179.  
 Guanase, 145.  
 Guanidine, 146.  
 Guanine, 73, 144, 145.  
 Guanosine, 145.  
 Guanosine-désaminase, 145.  
 Gynotermones, 185.

- Hélicorubine**, 39.  
**Hématine**, 143, 144, 168.  
**Hématose**, 89.  
**Hèmes**, 39, 41, 51.  
**Hémérythrine**, 28, 31, 32, 33, 46, 82, 83, 85, 164.  
**Hémocyanine**, 31, 32, 33, 46, 82, 83, 86, 98, 137, 138.  
**Hémoglobine**, 28, 31, 33, 41, 44, 46, 47, 48, 50, 51, 83-86, 101, 102, 137, 143, 144, 184.  
**Hémophilie**, 182.  
**Herbivores**, 27, 105.  
**Hétérotrophie**, 17, 189, 190.  
**Hexosephosphates**, 20, 21, 34-36.  
**Hiérarchie spatiale**, 170, 171, 193.  
**Histidine**, 144, 158, 170, 171.  
**Homarine**, 14, 15.  
**Homéothermes**, 90.  
**Homéostotiques**, 109, 117.  
**Homologies**, 31, 41, 45, 46, 47, 51.  
**Hormones**, 180.  
**Hormones génitales**, 47.  
**Hormone parathyroïdienne**, 139.  
**Hormones surrénales**, 47.  
**Hormone thyroïdienne**, 150, 156.  
**Hydrogène**, 18, 19, 20.  
**Hydrolases**, 17, 28, 59, 105, 139.  
**Hypoxanthine**, 73, 145.
- Indice de magnésium**, 174.  
**Indice origine**, 22.  
**Indice de phosphate**, 174.  
**Indice de potassium**, 179.  
**Inducteurs**, 180.  
**Inosine**, 145.  
**Insuline**, 80, 150.  
**Invertase**, 105.
- Kératine**, 107.  
**Kératinophages**, 106, 107.
- Labyrinthe**, 119, 120.  
**Lipase**, 192.  
**Lipides**, 13, 14, 22, 26, 105.  
**Liquide bojanien**, 124, 125.  
**Liquide caelomique**, 31, 81, 82, 101, 102.  
**Loi de Depéret**, 136.  
**Loi de Dollo**, 192, 194.  
**Loi de Serres**, 186.  
**Lymphé**, 12.  
**Lysine**, 144.
- Magnésium**, 11, 12, 14, 40, 121.  
**Maladie d'Addison**, 80.  
**Matière cartilagineuse**, 138.  
**Méthémérythrine**, 164.  
**Méthionine**, 43.  
**Méthylguanidine**, 27, 146.  
**N-méthylpyridine**, 14, 15.  
**Milieu intérieur**, 12, 24, 39, 54, 81, 110, 119.  
**Muscle**, 20, 28, 34.  
**Myoglobine**, 49.  
**Myosine**, 20.
- Narcose**, 116.  
**Néphridie**, 116, 119, 124.  
**Néphrostome**, 123.  
**Nerfs cholinergiques**, 195.  
**Nerfs adrénèrgiques**, 195.  
**Nomogramme**, 94, 95, 96.  
**Nucléosidases**, 145.
- Ocytocine**, 53, 80.  
**Oligases**, 18.  
**Omnivores**, 105.  
**Organe de Bojanus**, 116, 121, 124, 125.  
**Organisateurs**, 180, 187.  
**Ornithine**, 64.  
**Orthogèneses**, 54, 78.  
**Oses**, 16.  
**Osmorégulation**, 113.

- Oxyde de carbone, 93.  
 Oxyde de triméthylamine, 40, 41, 67, 131.  
 Oxygénation, 32.  
 Oxygène, 18, 19, 20, 27, 31, 49, 58, 59, 85-99, 101, 102.
- Papilles anales**, 118, 128.  
**Parasitisme**, 192.  
**Pélargonidine**, 182.  
**Pepsine**, 63.  
**Peptidases**, 63, 139.  
**pH**, 59, 86, 87.  
**Phénolase**, 177.  
**Phénylalanine**, 170.  
**Phosphagène**, 153, 194.  
**Phosphatase**, 35, 139.  
**Phosphates**, 11, 12, 14, 40, 116, 125, 127.  
**Phosphoarginine**, 28, 37, 38, 51, 147.  
**Phosphocréatine**, 28, 34, 36, 37, 38, 51, 147, 194.  
**Phosphonucléase**, 145.  
**Phosphorolyse**, 20, 28, 34.  
**Photosynthèse**, 189.  
**Phylogénie**, 194.  
**Picrocrocine**, 184.  
**Pigments biliaires**, 140, 143, 184.  
**Plafond du cycle respiratoire**, 91.  
**Plancher du cycle respiratoire**, 87, 89.  
**Pœcilosmotiques**, 108.  
**Polypeptides**, 17.  
**Potassium**, 11, 12, 14, 40, 121.  
**Pouvoir oxyphorique**, 58.  
**Précipitines**, 137.  
**Pression de charge**, 92.  
**Pression colloïdosmotique**, 35, 40, 56, 84.  
**Pression cristalloïdosmotique**, 40.  
**Pression osmotique**, 39.  
**Protéases**, 17, 105, 106.
- Protéinases**, 17, 140.  
**Protéïnémie**, 55.  
**Protéines**, 17, 22, 54, 55, 63, 81, 105, 151, 163.  
**Protides**, 13, 14, 17.  
**Protohème**, 42, 45, 46, 190.  
**Protoporphyrine**, 143, 144.  
**Pseudohémoglobine**, 143.  
**Purine**, 28, 145.  
**Pyrimidine**, 191.
- Quercétine**, 184.
- Rate**, 159.  
**Rayons X**, 185.  
**Récapitulation**, 187.  
**Rein**, 129.  
**Réserve alcaline**, 155, 156.  
**Réversibilité**, 189.
- Sang artériel**, 91, 93, 95.  
**Sang veineux**, 95.  
**Scymnol**, 160.  
**Sérum**, 24, 151, 159.  
**Sérumalbumine**, 31.  
**Sérumglobuline**, 137.  
**Sodium**, 11, 12, 14, 40, 118, 147.  
**Span**, 43.  
**Spongine**, 138.  
**Squelette**, 138.  
**Sténohalins**, 109, 110.  
**Stérane**, 47, 52, 79.  
**Stérols**, 47.  
**Style cristallin**, 61, 62.  
**Sucre protéinique**, 55.  
**Sulfates**, 11, 12, 14, 40.
- Taurine**, 140-142.  
**Termones**, 183.  
**Tétranucléotides**, 72.  
**Thiazol**, 191.  
**Thyroxine**, 52, 150, 156.  
**Transmetteurs d'électrons**, 37.  
**Transporteurs d'oxygène**, 20, 28, 30, 32, 58, 82-85, 92, 93, 99.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES 201

- Triosephosphates, 21, 34.  
 Trioses, 18, 19.  
 Trypsine, 63, 139.  
 Tryptophane, 170, 184, 190.  
 Tubes de Malpighi, 126.  
 Tyrosine, 170, 171.
- U**réase, 70, 71, 74-76.  
 Urée, 26, 28, 40, 41, 45, 53,  
 64-67, 74, 76, 112, 131, 132,  
 160-163, 167, 187, 188, 192.  
 Uréotéliques, 112.  
 Uricase, 70, 71, 74-76, 188.  
 Uricolyse, 73-75, 77.  
 Uricotéliques, 112.
- Urine, 119, 121, 129, 130, 135,  
 160-162.
- V**anadium, 153.  
 Véronal sodique, 116.  
 Virus, 185.  
 Vitamines, 192.  
 Vitamines D, 47, 139.  
 Vitellus, 111.  
 Vivipares, 112.  
 Vorhöhle, 124.
- X**anthine, 73, 145.  
 Xanthine oxydase, 72, 73.  
 Xanthosine, 145.



## INDEX TAXONOMIQUE

- Acanthias**, 57.  
 Actinies, 39, 70.  
*Ædes*, 118.  
*Æschna*, 70, 73, 118.  
*Agelastica*, 176.  
*Amiatus*, 149.  
*Anas*, 91, 94.  
*Anguilla*, 57.  
 Anguillidés, 76.  
 Annelides, 28, 31, 32, 38, 60, 102, 105, 109, 163, 195.  
*Anodonta*, 24, 25, 55, 70, 73, 116-118, 121, 122, 124, 125, 127, 129, 146, 148, 174, 175.  
 Anoures, 71.  
*Antheraea*, 172.  
*Anthrenus*, 106.  
*Anser*, 65, 88, 91, 94.  
*Apis*, 40, 55, 104, 105, 169, 175.  
*Aplysia*, 56, 62, 148.  
 Arachnides, 60, 61.  
*Araneus*, 57.  
*Arbatia*, 14.  
*Arca*, 14, 45, 83, 168.  
*Arenicola*, 45, 83, 85, 102, 103.  
*Argiope*, 57.  
*Arionta*, 138.  
 Arthropodes, 12, 28, 38, 138, 176, 177, 195.  
*Ascidia*, 155.  
 Ascidies, 153, 154, 156.  
*Aspidosiphon*, 164.  
*Astacus*, 24, 25, 28, 56, 69, 70, 77, 118, 119, 120, 125, 129, 146, 148, 150, 174, 177.  
*Asterias*, 26.  
 Astérides, 38, 70, 105.
- Bactéries**, 189-191.  
*Balanoglossus*, 195.  
 Batioides, 40, 161.
- Batraciens, 66, 67, 76, 77, 114, 149, 159.  
*Blatta*, 105.  
*Bombus*, 55, 176.  
*Bombyx*, 13, 26, 55, 150, 151, 169-173, 176.  
*Bos*, 27, 140, 141.  
 Brachiopodes, 60, 109.  
 Bryozoaires, 109.  
*Buccinum*, 111.  
*Busycon*, 59, 83, 86-88, 90, 91, 94, 168.
- Calamoichthys**, 71.  
*Caliphylla*, 62, 63.  
*Calocaris*, 83.  
*Cambarus*, 118.  
*Cancer*, 103, 104, 115, 174.  
*Canis*, 42, 43, 86, 88, 140, 149.  
*Carcharias*, 26, 148.  
*Carcinus*, 56, 103, 104, 109, 115, 174.  
*Caretta*, 149.  
*Caudina*, 24, 25, 44, 148.  
*Cavia*, 140.  
 Céphalochordés, 38, 194, 195.  
 Céphalopodes, 60, 63, 105, 109.  
 Cestodes, 192.  
 Chéloniens, 24, 65, 67, 177.  
*Chelydra*, 59, 90, 91, 94, 149.  
 Chiméroïdes, 40, 160.  
*Chironomus*, 31, 45, 82, 83, 118, 126, 128, 172.  
*Chlamydomonas*, 183.  
 Chlorémiens, 51.  
 Chlorophytes, 191.  
*Chrysemis*, 149.  
*Ciona*, 53, 80, 154, 155, 157.  
 Cirripèdes, 105.  
*Clemmys*, 69, 71, 145.

- Cœlentérés, 14, 60, 105, 109, 195.  
 Coléoptères, 169, 176.  
*Columba*, 41, 65, 92.  
*Conger*, 24, 26, 57.  
*Crepidula*, 62.  
 Crinoïdes, 38.  
 Crustacés, 14, 25, 30, 31, 60, 72, 76, 77, 86, 105, 109, 143, 172, 175.  
*Crocodylus*, 149.  
 Crossoptérygiens, 76.  
*Cryptochiton*, 171.  
 Cténozoaires, 109.  
 Cyclostomes, 14, 76, 157.  
 Cyprinidés, 71, 76.  
*Cyprinus*, 55, 57, 66, 91.
- Daphnia**, 45, 83.  
*Dasybranchus*, 102, 168.  
*Deilephila*, 169, 174.  
 Dipneustes, 66, 67, 76.  
 Diptères, 118.  
*Distomum*, 70.  
*Dixippus morosus*, 55, 171, 176.  
*Doris*, 148.  
*Dreissena*, 118.  
*Dromia*, 56.  
*Drosophila*, 184.  
*Dytiscus*, 69, 70, 73, 146, 169, 170, 171, 176.
- Echinides**, 38, 70, 105, 147, 194.  
 Echinodermes, 11, 14, 30, 31, 38, 109, 194, 195.  
*Echinus*, 148.  
 Echiuriens, 31, 163.  
 Elasmobranches, 40, 53, 66, 67, 113, 114, 131, 132, 133, 148, 159, 188, 192.  
*Eledone*, 54, 56, 83.  
*Emys*, 24, 65, 69, 149.  
*Equus*, 41, 43, 44, 55, 86, 91, 137.  
*Eriochair*, 115, 118.  
*Eriphia*, 56.
- Esocidés, 71, 76.  
*Esox*, 57.  
 Eucaryotes, 191.  
*Eumetopias*, 88.
- Gadus**, 149.  
*Gallus*, 23, 25, 58, 65, 149, 187, 188.  
 Ganoides, 148.  
 Gastéropodes, 39, 62, 68, 76, 77, 105, 111.  
*Gasterosteus*, 108.  
 Géphyriens, 163.  
*Glycera*, 168.  
*Gorgonia*, 52.  
*Graptomys*, 149.  
*Gryllotalpa*, 73.  
*Gunda*, 115, 126.
- Haemophilus**, 190.  
*Haemopsis*, 118.  
*Haliotis*, 171.  
*Helicogena*, 138.  
*Helix*, 24, 25, 39, 54-56, 63, 67, 69, 70, 83, 86, 87, 137, 138, 147-150, 174.  
*Helacius*, 115.  
 Hémichordés, 38, 194, 195.  
*Hermaca*, 62, 63.  
*Hippopotamus*, 141.  
 Hirudinés, 77.  
*Hirudo*, 70.  
*Holothuria*, 24.  
 Holothurides, 38, 163.  
*Homarus*, 14, 69, 77, 83, 119, 146, 171.  
*Homo*, 25, 26, 28, 33, 40-43, 71, 76, 77, 88, 91, 92, 94, 137, 139, 140, 141, 149, 151, 174, 175.  
*Hyas*, 148, 174.  
*Hydrophilus*, 24, 25, 69, 70, 146, 148, 149, 169, 171-177.
- Insectes, 27, 40, 60, 68, 76, 77, 105, 118, 126, 134, 150, 169.

- Invertébrés, 31, 52, 67, 68, 73, 77, 118, 119, 127, 129, 139, 140, 142-144, 146-148, 150, 156, 158, 187, 194.
- Labinia*, 168, 171.
- Labrax*, 57.
- Lacerta*, 71.
- Lacertidés, 65, 67, 68, 134.
- Lamellibranches, 14, 24, 31, 61, 76, 77, 105, 109, 171.
- Lampetra*, 49, 71, 83, 145, 158, 159.
- Lépidoptères, 53, 106, 169, 174, 175.
- Lepidosteus*, 149.
- Leptinotarsa*, 177.
- Lepus*, 140.
- Leucophytes, 191.
- Libellula*, 118.
- Limax*, 171.
- Limnæa*, 56, 118, 149.
- Limnophilus*, 70, 73, 126.
- Limulus*, 60, 86, 87, 173, 174.
- Loligo*, 33, 86-89, 91, 92, 94, 96-98.
- Lophius*, 24, 25, 149.
- Lucilia*, 106.
- Lumbricus*, 67, 70, 73, 83, 126.
- Macropus**, 141.
- Madréporaires, 105.
- Maia*, 56, 108, 171, 174.
- Mallophages, 106.
- Mammifères, 14, 25, 63, 64, 65, 67-69, 71, 73, 76, 77, 80, 93, 112-114, 134, 135, 137, 139, 140, 145.
- Mantis*, 57.
- Microcosmus*, 57.
- Microphis*, 193.
- Molgula*, 157.
- Mollusques, 12, 14, 28, 30, 31, 32, 38, 60, 61, 72, 143, 150, 163, 195.
- Murex*, 56, 63, 83.
- Mus*, 11, 20, 23, 43.
- Mustelus*, 57, 148.
- Mya*, 54.
- Myriapodes, 60.
- Mytilus*, 70, 77.
- Myxine*, 158.
- Nématodes**, 60.
- Némertiens, 31.
- Nephrops*, 83.
- Nereis*, 115.
- Nudibranches, 62.
- Octopus**, 56, 83, 84, 171.
- Oiseaux, 27, 65, 67, 68, 71, 73, 76, 112, 114, 134, 135, 140, 145, 149, 159.
- Oligochètes, 77.
- Ophidiens, 65, 67, 68, 134, 141.
- Ophiurides, 38, 147, 194, 195.
- Opsanus*, 88.
- Ostrea*, 11, 13, 20, 148.
- Ovis*, 27, 137.
- Ovibos*, 141.
- Palinurus**, 26, 83.
- Paludina*, 118.
- Pandalus*, 83.
- Pantopodes, 109.
- Paracentrotus*, 13, 26.
- Periplaneta*, 140.
- Phallusia*, 57, 153, 154.
- Phascolion*, 164, 168.
- Phascolosoma*, 164, 165, 168.
- Phoronidiens, 31.
- Physcosoma*, 164.
- Pieris*, 174.
- Pinna*, 56.
- Planaria*, 70.
- Planorbis*, 31, 45, 70, 73, 83, 144, 148, 149, 174, 175.
- Platodes, 38, 192.
- Pleuronectidés, 76.
- Poissons, 14, 27, 53, 66, 67, 77, 86, 87, 113, 128, 134, 139, 140.
- Polyzoaires, 60.

- Porifères, 60.  
*Portunus*, 56, 115.  
 Priapulien, 163.  
 Primates, 71, 76, 77.  
*Prionotus*, 88.  
 Procaryotes, 191.  
 Prochordés, 38, 194.  
*Prodenia*, 169, 175.  
 Prosobranches, 109, 171.  
*Protopterus*, 66, 71, 162, 163.  
 Prototrophes, 190.  
 Protozoaires, 191.  
*Pseudagenia*, 106.  
*Pseudemys*, 88, 149.  
*Pseudopus*, 71.  
 Pulmonés, 63.
- Raja**, 59, 71, 87, 90-92, 94, 148.  
*Rana*, 11, 24, 25, 28, 55, 69, 71, 108, 145, 149.  
 Reptiles, 14, 65, 67, 76, 112, 113, 134, 139, 149, 159.  
*Rhesus*, 42.  
 Rhodothiobactéries, 189.  
*Rombus*, 57.  
 Rongeurs, 27, 140.  
*Rossia*, 83.  
 Rotifères, 60.
- Sabelliens**, 51.  
*Salmo*, 69.  
 Salmonidés, 76.  
 Sauropsidés, 65, 77.  
*Scomber*, 87.  
 Scombridés, 71, 76.  
*Scorpana*, 57.  
*Scyllium*, 25, 55, 57, 161.  
 Sélaciens, 40, 76, 160.  
*Sepia*, 55, 56.  
 Septibranches, 61.  
 Serpuliens, 51.  
 Sipunculiens, 28, 31, 32, 76, 77, 102, 163.  
*Sipunculus*, 25, 33, 56, 70, 77, 83, 85, 88, 91, 92, 103, 164-166, 168.
- Spirographis*, 83.  
 Spongiaires, 28, 60, 138.  
*Staphylococcus*, 190, 191.  
 Stomatopodes, 105.  
 Streptoneures, 62.  
*Sus*, 27, 140.  
 Syngnathidés, 193.
- Tachea**, 137.  
 Tardigrades, 60.  
*Tautoga*, 87.  
 Tectibranches, 62.  
 Téléostéens, 66, 67, 76, 86, 113, 114, 128-133, 135, 149, 159, 192, 193.  
*Tenebrio*, 20, 23, 70, 73.  
 Térédinés, 61.  
*Testudo*, 71.  
*Thalassema*, 168.  
*Thyone*, 168.  
*Tinca*, 69, 145, 149.  
*Tineola*, 106.  
*Tornaria*, 195.  
*Torpedo*, 57, 162.  
 Trématodes, 192.  
*Trigla*, 57.  
*Tropidonotus*, 43.  
 Tuniciers, 38, 60, 105, 152, 153, 156, 194.  
 Turbellariés, 31, 105, 109.  
*Turritella*, 62.
- Ulva**, 62.  
*Unio*, 118.  
*Urechis*, 50, 51, 85, 88, 91, 99, 100, 101, 143, 168.  
 Urodèles, 71.
- Vermetus**, 62.  
 Vers, 12, 14, 30, 193.  
 Vertébrés, 12, 27, 28, 30, 31, 36, 37, 38, 42, 52, 60, 67-69, 105, 112, 135, 137-139, 187.  
*Vulpes*, 42, 43, 48.
- Xantho**, 56.

## INDEX ONOMASTIQUE

- Ackermann, 14, 27, 147, 188.  
 G. S. Adair, 83, 88, 167.  
 M. E. Adair, 83.  
 Anderson, 159.  
 Andrews, 164.  
 Anson, 43, 44.  
 Arnold, 175.  
 Atwater, 13.  
 Azema, 153.
- B**abers, 169, 175.  
 Bacq, 156, 157, 195.  
 Baglioni, 161.  
 Baldwin, 38, 39, 114, 130, 179,  
 193, 194.  
 H. Barcroft, 85.  
 J. Barcroft, 43, 85.  
 Bateau, 117.  
 Barkan, 117.  
 Barrat, 175.  
 Bateson, 195.  
 Baumberger, 143.  
 Beadle, 126, 184.  
 Benzinger, 65.  
 Berger, 148, 174.  
 Bergmann, 154, 160.  
 Bernard, 12, 16.  
 Bertalanffy, 186.  
 Bethe, 148, 174.  
 Beutler, 104.  
 Bhagvat, 177.  
 Bialaczewicz, 188.  
 Bishop, 40, 169, 175.  
 Blum, 25, 84, 185, 186.  
 Bock, 88.  
 Bogucki, 25, 148, 174.  
 Bohr, 49-51, 84-87, 95, 98.  
 Boivin, 171.  
 Bojanus, 116, 121-124.  
 Boné, 126.  
 Borcea, 162.
- Bottazzi, 132, 161, 162.  
 Brachet, 5, 180, 183.  
 Brandt, 164.  
 Brecher, 174.  
 Briggs, 40, 169, 175.  
 Briot, 117.  
 Brown, 70, 123, 143.  
 Brunel, 70, 71.  
 Burström, 118.  
 Busnel, 177.  
 Butenandt, 184.  
 Buttcher, 156.
- C**ahn, 23.  
 Campbell, 88.  
 Cardot, 147.  
 Carroll, 173.  
 Carpenter, 111.  
 Caspari, 184.  
 Chanutin, 23.  
 Chichester, 149.  
 Conway, 69.  
 Coolidge, 86, 88, 90-92, 94.  
 Courtois, 169.  
 Cuénot, 163, 164.
- D**ailey, 173.  
 Dallemagne, 138.  
 Delaunay, 26, 168, 171.  
 de Quatrefages, 163.  
 Depéret, 136.  
 Derjugin, 184.  
 de Waele, 171.  
 Dhéré, 31.  
 Dill, 88, 90, 91, 92, 149.  
 Dinischiotu, 49.  
 Dollo, 192, 194.  
 Douin, 128.  
 Drechsel, 52.  
 Drilhon, 159, 175, 177.  
 Dubouloz, 166.

- Duchâteau, 25, 28, 70-74, 76, 116, 117, 124, 127, 145, 146, 150, 151, 167, 170, 177.  
 Duesberg, 143.  
 Dumazert, 104.  
 Duspiva, 107.  
 Duval, 41, 161, 162, 169.
- Enriques**, 62.  
 Edwards, 88, 90-92, 149.  
 Ephrussi, 13, 184.  
 Eriksson-Quensel, 158.  
 Erlenbach, 25, 28.  
 Ernst, 25, 55, 148, 174, 175, 177.
- Fontaine**, 158, 159.  
 Ferry, 86.  
 Field, 88.  
 Fisher, 100.  
 Florkin, 25, 26, 28, 31, 33, 51, 53, 55, 59, 69-73, 76, 79, 84, 85, 88-92, 94, 99, 103, 104, 116, 117, 124, 125, 127, 128, 143, 145, 146, 148-151, 154-157, 164-177.  
 Flössner, 153.  
 Flury, 142.  
 Fosse, 70.  
 Fox, 31.  
 Frappez, 69, 72, 145, 146.  
 Fredericq, 161.  
 Fremont-Smith, 173.  
 Frerichs, 40, 161.
- George**, 153.  
 Giard, 108.  
 Goodkind, 90, 91, 94, 96-98.  
 Grah, 70.  
 Green, 86.  
 Griesbach, 124.
- J. S. Haldane**, 98.  
**J. B. S. Haldane**, 5.  
 Hall, 101.  
 Hammarsten, 160.  
 Heller, 169, 174.
- Hemmingsen, 150.  
 Harington, 62.  
 Henderson, 33, 50, 91, 92.  
 Henle, 134.  
 Henze, 84, 153, 154.  
 Hilditch, 26.  
 Hill, 47, 48.  
 Hirsch, 139.  
 Hobson, 106.  
 Hogben, 86.  
 Hoppe-Seyler, 41.  
 Hurd, 86, 88, 90-92, 94.  
 Huus, 154.  
 J. S. Huxley, 180.  
 T. Huxley, 120.
- Ingalls**, 33.
- Jeener**, 180.  
 Jensen, 189.  
 Jordan, 139.  
 Julin, 156.
- Karsten**, 143.  
 Kawaze, 13.  
 Keber, 122.  
 Keilin, 39.  
 Kisch, 162.  
 Kobayashi, 44.  
 Kobert, 164.  
 H. Koch, 118, 126, 128.  
 W. Koch, 116, 124.  
 Kocian, 175.  
 Koizumi, 25, 148.  
 König, 160.  
 Krebs, 65, 71.  
 Krogh, 84, 118, 129.  
 Krüger, 139.  
 Krukenberg, 161.  
 Kuhn, 183, 184.  
 Kumano, 148.  
 Kutscher, 14, 27, 146, 147, 188.
- Lankester**, 164.  
 Lecrenier, 116, 125, 127, 128.  
 Leiffert, 172.

- Leiner, 88, 91, 92.  
 Lemberg, 143.  
 Liébecq, 144.  
 Lipman, 189.  
 Litarczek, 49.  
 Loewe, 53.  
 Lotka, 186.  
 Lovern, 26.  
 Lundegarh, 118.  
 Lustig, 25, 55, 148, 174, 175,  
 177.  
 Lwoff, 191.
- Macallum**, 148, 149.  
 Mac Ginitie, 100.  
 Malpighi, 126, 129, 134.  
 Maluf, 118, 127.  
 Manderscheid, 66.  
 Marrian, 164.  
 Marchal, 120.  
 Marshall, 135.  
 Meyer, 56.  
 Meyerhof, 36.  
 Michaelis, 143.  
 Mincovna, 188.  
 Mirsky, 43, 44.  
 Moklowska, 169, 174, 175.  
 Monami, 117.  
 Morgan, 149.  
 Morgulis, 171.  
 Muck, 137.  
 Münzel, 65, 66.  
 Murray, 23.  
 Myers, 171.
- Nagel**, 115.  
 Nazari, 169.  
 D. Needham, 38, 194.  
 J. Needham, 22, 23, 38, 111,  
 179, 186, 187, 188, 195.
- Oinuma**, 43.  
 Okuda, 143.
- Pantin**, 86, 126.  
 Parnas, 36, 69.
- Pedersen, 153.  
 Pennoit - De Cooman, 192.  
 H. Peters, 119.  
 R. A. Peters, 31, 179.  
 Petrievic, 105.  
 Picken, 115, 124.  
 Pinhey, 86, 171.  
 Planck, 186.  
 Plum, 70.  
 Polson, 158.  
 Portier, 162, 169.  
 Potts, 62.  
 Przylecki, 70, 188.  
 Puschel, 149.
- Ramme**, 106.  
 Raphaël, 143.  
 Rapkine, 13.  
 Redfield, 33, 51, 85, 86, 88, 90,  
 91, 92, 94, 96-99, 143, 168.  
 Reindel, 65.  
 Renwart, 69.  
 Reuss, 25, 148, 174, 175, 177.  
 Richards, 50.  
 Richter, 177.  
 A. Roche, 83, 167.  
 J. Roche, 39, 44, 45, 83, 104,  
 144, 158, 164, 166, 167.  
 Rodier, 161.  
 Rogalski, 188.  
 Romanov, 23.  
 Romijn, 63, 140.  
 Rona, 86.  
 Ronzoni, 40, 169, 175.  
 Root, 87, 88.
- Schlieper**, 120.  
 Schlotke, 140.  
 Schmidt, 72, 145.  
 Scholles, 119.  
 Schuler, 65.  
 Schwalbe, 164.  
 Schwann, 179.  
 Schwarz, 150.  
 Scott-Moncrieff, 182.  
 Sigerfoos, 62.

- Smith, 25, 26, 66, 131-135, 148,  
149, 162.  
Sollas, 111.  
Southworth, 88.  
Spacek, 175.  
Spencer, 16.  
Spitzer, 70.  
Städeler, 40, 161.  
Stedman, 86.  
Stober, 106.  
Strauss, 50.  
Svedberg, 82, 83, 137, 158, 159.  
Swingle, 105.
- Talbott, 149.  
Tatum, 184.  
Teissier, 22, 23.  
Tschesche, 160.
- Urano, 25.
- Van Grembergen, 192.  
Van Slyke, 154, 155.  
Vogt, 122.
- Vonk, 139.  
von Martens, 111.  
von Schroeder, 161.  
Vorhies, 108.
- Wastl, 88, 91, 92.  
Weidel, 184.  
E. Weil, 126.  
H. Weil, 71.  
Weiss, 156.  
Wigglesworth, 106.  
Windaus, 160.  
Winterstein, 153-155.  
Wolvekamp, 139.
- Yamafugi, 13.  
Yllpo, 86.  
Yonezawa, 13.  
Yonge, 60-62, 105.  
Yudkin, 38.  
Yung, 122.
- Zangerlé, 116, 125, 127, 128.

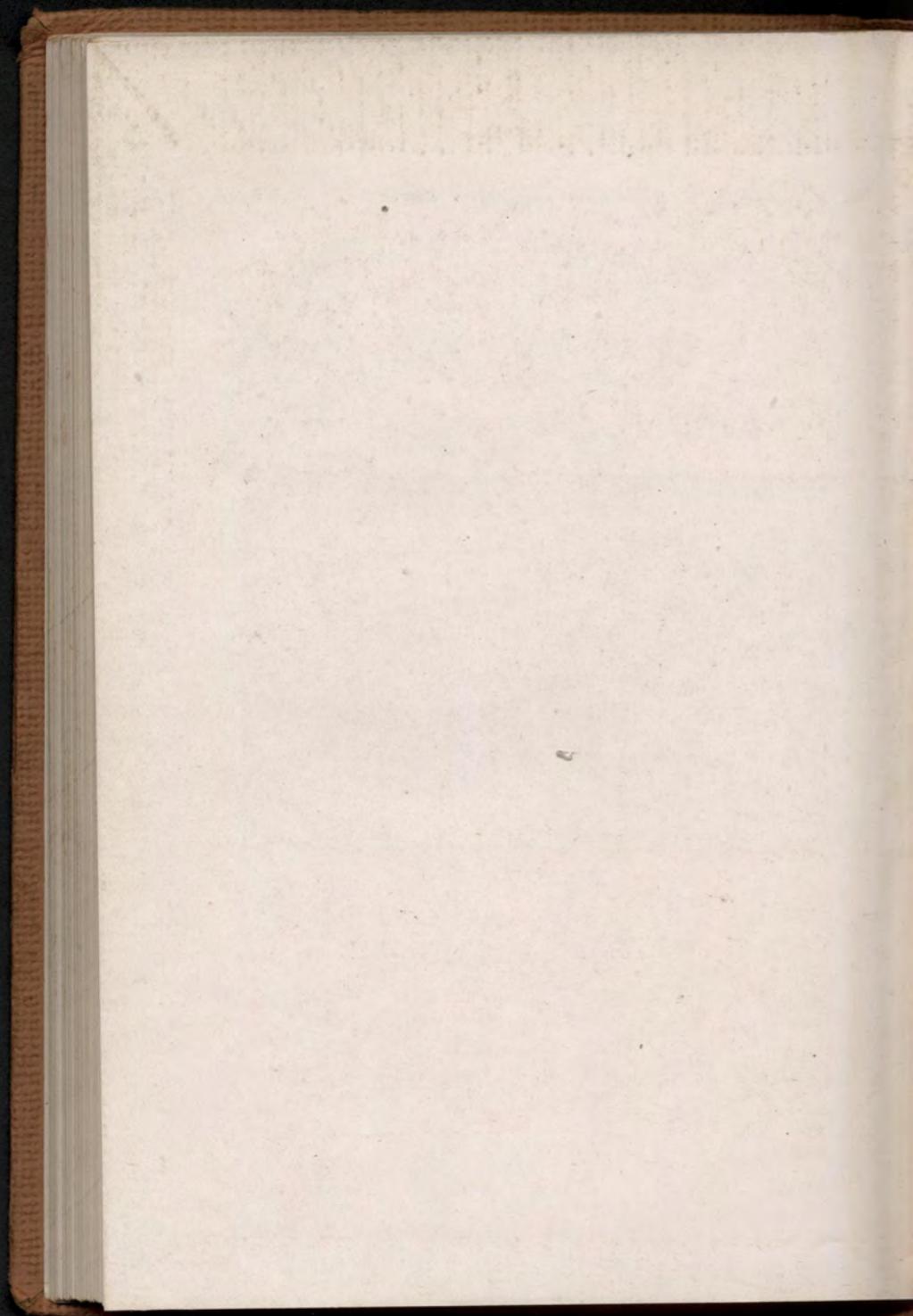


## ERRATA :

Page 49, 3<sup>e</sup> ligne à partir du bas. Au lieu de *loxygène*,  
lire *l'oxygène*.

Page 97, légende de la figure 11, 2<sup>e</sup> ligne. Au lieu de  
*et en CO<sub>2</sub> de Loligo*, lire : *et en CO<sub>2</sub> du sang de Loligo*.

Page 137, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> lignes. Au lieu de *sérumglobine*, lire  
*sérumglobuline*.



ULg - C.I.C.B.



\*709207433\*

LIBER

26943 A

