

Variation des échanges respiratoires des poissons en fonction de la pression atmosphérique et de la température

Autor(en): **Baudin, Louis**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **4 (1931-1934)**

Heft 1

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-250697>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Variation des échanges respiratoires des poissons en fonction de la pression atmosphérique et de la température

PAR

Louis BAUDIN.

(Présenté à la séance du 6 mai 1931.)

Lorsqu'on veut exprimer qu'un homme occupe la situation qui convient à son tempérament, on dit qu'il est heureux comme un poisson dans l'eau. L'image est jolie. Elle évoque le cours sinueux et frais d'un ruisseau, le jeu des ombres et de la lumière, celui de l'eau qui clapote ou qui dort dans ses vasques profondes. On s'approche à pas feutrés. La truite est là, presque irréelle, comme un don harmonieux de l'eau, du mouvement et de la lumière. Elle se berce sans fin, happe une mouche, file comme une flèche dans son abri obscur.

Elle est faite pour l'eau et l'eau est faite pour elle. La pensée ne sait les séparer. Malgré les rappels constants de la raison à la prudence, on se défend mal contre l'image d'un être « parfaitement adapté » à son milieu. On a beau se répéter que l'eau peut être claire ou trouble, abondante, profonde ou rare, chaude ou froide, le poisson reste sa chose, indéfiniment plastique, semble-t-il, dont rien ne saurait altérer le comportement.

On sait que, hors quelques exceptions, les poissons ont une température très voisine de celle du milieu. On pourrait donc admettre, à priori, et avec quelque candeur, que leurs échanges respiratoires conservent leur constance, quelles que soient les conditions de température ou de profondeur de l'eau.

Est-ce que cette hypothèse préalable s'est imposée aux physiologistes qui ont étudié la respiration des poissons? Les

a-t-elle tentés en leur laissant entrevoir la découverte d'une grande constance dans les échanges gazeux? Quoi qu'il en soit, leur déception a dû être très grande, si l'on a égard aux résultats disparates de leurs recherches. Les uns ont trouvé des quotients respiratoires très bas, d'autres, très hauts. Aucune transition n'apparaît entre eux. Les chiffres se rapportent à des séries trop courtes ou fragmentaires, on ne sait en donner une interprétation convenable. On serait plutôt tenté de les attribuer à des différences et à des erreurs de méthodes.

C'est sous cet angle un peu ingénu qu'à notre tour nous avons abordé la question. Nous croyions à la constance des échanges, à température égale tout au moins. Nous espérions la rencontrer dès que nous serions en possession d'une méthode satisfaisante. Mais, au fur et à mesure que nous progressions, elle nous échappait davantage, n'en devenait que plus problématique. Il fallait convenir que l'hypothèse initiale était fautive et raisonner enfin comme suit: Le milieu interne du poisson ne possède pas une autonomie comparable à celle des homéothermes. Il est d'une perméabilité extrême aux variations physiques et chimiques du milieu extérieur: pression atmosphérique, profondeur de l'eau, quantité de gaz dissous, température, alcalinité ou acidité, et le traduit par de grandes différences dans ses échanges respiratoires.

En procédant dans des conditions de plus en plus symétriques, afin d'éliminer les facteurs de variations que nous arrivions peu à peu à reconnaître, nous avons pu séparer les influences du pH, de la température et enfin de la pression atmosphérique sur les échanges et le quotient respiratoires. Fontaine¹ a montré avant nous que la consommation d'oxygène augmente si l'on soumet le poisson à des pressions de 50 à 125 atmosphères. Avant lui, Richet² avait prouvé que les poissons retirés de la profondeur succombaient plus hâtivement à l'asphyxie que ceux de surface. Mais nous étions loin de soupçonner que ces animaux fussent sensibles à d'aussi faibles variations que celles de la pression atmosphérique. Cette relation, nous ne l'avons découverte qu'en dernier lieu,

¹ M. FONTAINE. — Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. *Ann. Inst. océan.* t. VIII, 1930.

² RICHEL. — Influence de la température et de la pression sur l'asphyxie des poissons. *C. R. Soc. Biol.* t. V, p. 584, 1883.

alors que, procédant à température constante, nous désespérions d'obtenir des échanges et des quotients comparables.

La plus grande partie des recherches ont été faites à Lausanne, dans le Laboratoire de sciences naturelles du Gymnase cantonal, et n'ont porté que sur le poisson rouge (*Carassius auratus*), dont la robuste résistance en aquarium facilitait la suite prolongée des essais. Pendant les mois de juillet et août 1930, les mêmes expériences ont été reprises au Laboratoire maritime du Collège de France à Concarneau, où nous avons pu contrôler l'identité de comportement de plusieurs poissons marins avec le Cyprin doré. Nous y avons retrouvé les ressources étendues d'un laboratoire très bien outillé pour les recherches de physiologie des animaux marins et l'appui infiniment cordial et obligeant de son directeur, Monsieur René Legendre. Nous avons eu le plaisir aussi d'y rencontrer Monsieur Maurice Nicloux, professeur de chimie biologique à la Faculté de Médecine de Strasbourg, qui nous a initié à ses précieuses méthodes de microdosage de l'oxygène et de l'acide carbonique.

Je prie Monsieur René Legendre et Monsieur Maurice Nicloux de lire ici l'expression de mon affectueuse reconnaissance en raison des excellents services qu'ils m'ont rendus.

Méthodes.

Quelle que soit la méthode, elle se ramène en définitive à ce fait très simple que le poisson doit séjourner un temps déterminé dans un récipient contenant de l'eau où il respire, emprunte l'oxygène dissous, dégage de l'acide carbonique. Si l'on dose ces gaz au début et à la fin de l'essai, les différences mesurent quantitativement les échanges respiratoires pendant le temps considéré et dans les conditions données de température, de composition de l'eau, de pression.

Mais plusieurs difficultés se présentent bientôt, relatives au milieu et aux méthodes de dosage de O_2 et CO_2 .

Afin de placer le poisson dans des conditions aussi proches que possible de sa vie normale, certains auteurs ne remplissent qu'incomplètement le bocal, pour laisser un peu d'air libre au-dessus de l'eau. Mais le bénéfice qu'ils peuvent retirer d'une telle disposition serait parfaitement illusoire dans notre cas, car les gaz dissous dans l'eau ne sont en équilibre

qu'à température et pression constantes. De plus, dès que la quantité de O² diminue par la respiration, l'air en fournit. Cette invasion est lente, mais elle est proportionnelle à la surface libre de l'eau. Le poisson s'agite et la rend plus rapide. Il vient respirer à la surface et emprunte de l'oxygène à l'air. L'acide carbonique produit s'évade partiellement. Le dosage final est donc entaché d'erreurs multiples. Ce procédé est inadmissible.

Il faut donc remplir totalement le flacon. Nous le choisissons avec un col juste suffisant pour introduire le poisson et fermons avec un bouchon de caoutchouc. Mais la difficulté de fermer sans laisser d'air sous le bouchon nous a incité à le munir d'un tube de sûreté de 1 cm² environ de section. Cette circonstance imprévue a heureusement maintenu le contact entre le milieu intérieur et les variations de la pression atmosphérique et a réduit à des proportions pratiquement négligeables l'invasion ou l'évasion des gaz à doser.

Disons d'emblée ici, bien que nous y revenions plus tard, le souci constant que nous ont causé ces invasions et évasions toujours possibles qui, insuffisamment connues ou déterminées, risquaient d'altérer tous les résultats.

Si l'on veut opérer dans des limites physiologiques, il faut éviter que le poisson ne consomme pendant la durée de l'essai une proportion trop considérable de l'oxygène total. S'il en consomme la plus grande partie, il est désormais en état d'asphyxie et ses échanges n'ont plus rien de commun avec les conditions ordinaires. On constate en effet que l'animal absorbe de moins en moins de ce gaz à l'unité de temps, au fur et à mesure qu'il est moins abondant. C'est là un de ses procédés de lutte contre l'asphyxie. Ou pour mieux dire, l'intensité de ses oxydations internes est dans une certaine mesure en raison directe de la tension de l'oxygène dissous.

Mais le dégagement de l'acide carbonique ne suit pas le même rythme. Sa production se maintient quelque temps au taux normal et il en résulte une élévation du quotient. L'explication de ce phénomène est assez facile, semble-t-il. D'une part, le poisson consomme l'oxygène en réserve dans son sang dès qu'il n'en peut plus absorber suffisamment. D'autre part, il est probable, comme nous le verrons plus tard, qu'il lutte contre l'asphyxie par des dédoublements internes dont le mécanisme nous échappe. Quoi qu'il en soit, le dégagement de

l'acide carbonique continue quelque temps à un taux relativement élevé, alors que l'absorption d'oxygène est diminuée ou supprimée.

L'idéal serait que l'eau circulât lentement afin que sa teneur en gaz dissous variât le moins possible. Ce procédé a été utilisé. Mais nous introduirions de nouvelles difficultés relatives à l'invasion et à l'évasion des gaz, à la précision de leurs dosages.

Nous avons admis de pousser la durée des essais jusqu'au moment où le poisson a consommé au maximum la moitié de l'oxygène disponible.

Cette limite est critiquable, parce que trop élevée. Mais si l'on procède toujours dans les mêmes conditions, les erreurs agissent dans le même sens. Le danger reste très grand cependant de dépasser cette limite, car le volume des échanges pendant l'unité de temps varie dans le même sens que le poids de l'animal et la température. La durée des essais variera donc en raison inverse de ces deux derniers éléments, en raison directe de la grandeur du récipient. On la détermine après des tentatives renouvelées et non sans abandonner de nombreux résultats.

Plusieurs auteurs recommandent des essais de courte durée, car l'eau renferme des microorganismes qui peuvent altérer profondément l'équilibre des gaz dissous. Il y a d'abord les êtres chlorophylliens avec le jeu de leur respiration et de leur photosynthèse. Il y a ensuite les bactéries qui pullulent rapidement, parce que les déjections du poisson leur apportent un milieu favorable.

Nous n'avons pas sous-estimé l'importance de ces causes d'erreurs. Nous l'avons atténuée ou pratiquement supprimée par les corrections suivantes:

a) A Lausanne, nous n'avons utilisé que de l'eau potable des canalisations de la ville, dont le nombre des microorganismes est infime. Il en eût été tout autrement si nous avions utilisé de l'eau de rivière ou de lac, où le plancton est abondant.

b) Les essais n'ont porté que sur des poissons à jeun, à déjections très réduites. Les bactéries se sont donc multipliées moins rapidement, puisqu'elles ne disposaient que d'un moindre volume de matière organique.

c) Enfin, à partir de juillet 1930, eau de mer et eau

douce ont été décarbonatées, comme nous le verrons plus loin. Elles ont été préalablement acidifiées à HCl pendant six à huit heures et portées à un pH voisin de 4. Or, on le sait, un tel milieu est incompatible avec les exigences de la vie, et la durée est suffisante pour anéantir les micro-organismes.

Mais il ne nous est pas possible de supprimer les bactéries intestinales et cutanées des poissons. Alors, quoi qu'on fasse, à chaque essai, l'eau du flacon en est infectée. A cet égard, la possibilité d'erreur subsiste donc. Mais si nous ignorons l'étendue des perturbations que les bactéries ont apportées à nos résultats, nous savons pour le moins que ces perturbations ont agi constamment dans le même sens.

Dans les essais entre 0° et 10° C, nous avons choisi une durée voisine de 24 heures, parce que ce mode correspondait à nos possibilités professionnelles, les dosages ayant lieu chaque jour entre 17 et 19 heures, le plus communément.

Dès que la température monte au-dessus de 10°, il faut raccourcir la durée des essais, parce que la consommation d'oxygène augmente beaucoup et que nous ne disposons pas de bocal assez grands pour assurer à l'animal des réserves suffisantes. De plus, la quantité d'oxygène dissous diminue à mesure que la température s'élève. On pourrait, sans diminuer la durée, expérimenter avec des poissons de plus en plus petits; mais alors les séries ne seraient plus homogènes et directement comparables.

Le facteur température est donc prépondérant. Non seulement les échanges respiratoires augmentent avec la température, mais ils subissent des perturbations excessives dès qu'elle varie brusquement de quelques degrés en plus ou en moins. Si elle s'élève, les échanges deviennent trop considérables, le quotient monte trop haut. Puis échanges et quotient diminuent et se fixent à un taux correspondant à la température nouvelle. Si elle s'abaisse, échanges et quotient diminuent exagérément. Puis ils se stabilisent comme dans le cas inverse. Alors, si une variation de quelque 2° C se produit chaque jour au cours d'un essai, il devient impossible d'en tirer quelque conclusion. Il faut donc absolument travailler à température constante.

Comme nous ne disposons pas de grandes étuves, nous avons tourné la difficulté en faisant les expériences dans un petit local aux murs épais, où les variations de température

sont lentes. On y remplit d'eau un grand bassin où l'on plonge le flacon à essais. Par ce procédé, la température varie lentement de janvier à juin, de 0° à 15° environ, et nous avons opéré à diverses reprises, pendant six à dix jours, sans variations thermiques appréciables. C'est ainsi que nous avons pu mettre en évidence l'influence de la pression atmosphérique sur la respiration.

Il nous a été beaucoup plus difficile d'obtenir des niveaux stables de température au-dessus de 15°. Nous avons dû nous contenter d'établir une sorte de bain-marie de 30 l. que nous chauffions au gaz ou au chauffage central, et où plongeaient les flacons en essais. Mais une telle installation est misérable. Elle demande beaucoup de surveillance. Et la nuit, il a fallu noter parfois des écarts de 2 à 3° C.

Pourtant, la constance thermique serait une des conditions préalables du succès, car le poisson exige jusqu'à 48 heures pour s'adapter à une température de 5 à 10° supérieure à celle où il vivait. Tant que cette exigence n'est pas satisfaite, les expériences sont inutiles. Il faut de plus que l'eau ait toujours la même température au début de l'essai, qu'elle soit en équilibre quant aux gaz dissous, que leur dosage ait lieu à la température même de l'expérience, sinon il est entaché de grossières erreurs. Autant de conditions difficiles à réaliser. Et quelque peine qu'on ait pris, il reste toujours un élément d'incertitude quant au degré de précision des dosages et de crédibilité des conclusions. La conséquence la plus claire et la plus impérieuse de tout cela est l'obligation de répéter les essais jusqu'à constance relative de leurs résultats.

Dosage de l'oxygène. — De juin 1929 à juin 1930, nous avons utilisé *la méthode de Lévy*. L'eau à analyser remplit une burette à deux robinets de 100 cm³ environ. Après introduction de 2 cm³ KOH à 10 % pour la rendre alcaline, on ajoute 4 cm³ de sulfate ferreux ammoniacal N/5. Une partie se transforme en sel ferrique en se combinant à l'oxygène dissous, on passe en milieu acide par adduction de 0,5 cc. acide sulfurique au demi, pour éviter toute oxydation ultérieure. Le sel ferreux en excès est titré au permanganate de potassium. La différence entre les quantités initiale et finale de sel ferreux mesure la quantité d'oxygène de l'eau. La méthode est rapide, suffisamment précise, bien que par différence.

A partir de juin 1930 jusqu'à ce jour, nous avons utilisé la *méthode de Nicloux*¹. Modification de celle de Winkler, elle repose sur la transformation d'un sel manganeux en sel manganique en milieu alcalin et en présence d'oxygène. Un tube à essais en Λ , de 50 cc. environ, est rempli d'eau à analyser. Dans l'une des branches du tube, on introduit 0,6 cc. d'une solution renfermant 18 gr. KOH et 5 gr. KI pour 100 cc. d'eau; dans l'autre branche, 0,4 cc. d'une solution renfermant 30 gr. $MnSO_4$ pour 100 cc. d'eau. Une bille de verre introduite préalablement sert d'agitateur. Une partie du sel manganeux est transformée en sel manganique par combinaison de l'oxygène dissous. On passe en milieu acide en ajoutant 1 cc. acide orthophosphorique à 60° Be. De l'iode se dégage qui mesure exactement cette quantité d'oxygène et qu'on titre à $Na_2S_2O_3$ N/100. Cette méthode est directe, donc plus précise que la précédente. Elle permet le dosage dans des quantités d'eau très petites, jusqu'à 5 cc. Nous sommes enchanté de son exactitude, de sa rapidité et de son élégance.

Dosage de l'acide carbonique. — Ici la difficulté est très grande. Les méthodes sont nombreuses, mais souvent inutilisables. Rappelons que l'eau renferme des bicarbonates et de l'anhydride carbonique également dissous. Or il n'est pas possible de doser l'acide carbonique libre sans détruire l'équilibre des bicarbonates qui se décomposent en CO_2 et carbonates insolubles. Il faut donc doser l'acide carbonique total.

Mais une nouvelle difficulté se présente, relative à l'exactitude des méthodes. En effet, l'acide carbonique que produit la respiration du poisson n'est jamais qu'une faible proportion de l'acide carbonique total. Il en résulte que les erreurs de dosage peuvent être de l'ordre de grandeur de l'acide carbonique expiré. Supposons que l'eau renferme avant l'expérience 100 mg. CO_2 total par litre, quantité voisine de la réalité, et 104 mg. après, soit environ 2 cm³ de plus. Supposons en outre que l'erreur de dosage soit de l'ordre de 2 %. Si cette erreur s'ajoute lors du dosage initial, se retranche lors du dosage final, les choses se traduiront de telle sorte que le poisson paraîtra n'avoir pas respiré.

C'est en partie pour obvier à cette difficulté que nous

¹ M. NICLOUX. — C. R. Acad. Sc. 191, 1930, p. 259.

avons dû prolonger la durée des essais jusqu'à consommation maximum de la moitié de l'oxygène, afin que la quantité de CO_2 produit soit sensible relativement à CO_2 total.

Trois méthodes ont été successivement employées:

1^o *Précipitation de l'acide carbonique total par le BaCl_2 ammoniacal.* — Dans un erlenmeyer renfermant 1 l. d'eau à analyser, on ajoute 25 cc. de la solution suivante:

eau distillée	1000 cc.
BaCl_2	150 g.
NH_3	150 cc.

La précipitation de CO_2 total sous forme de BaCO_3 est facilitée en chauffant à ébullition. On laisse reposer pendant 24 h., filtre et lave, dissout le précipité dans l'erlenmeyer précédent, par une quantité connue et en excès de HCl N/10. On titre en retour à NaOH N/10 l'excès de HCl . La différence entre les volumes initial et final de HCl mesure la quantité de CO_2 total.

Cette méthode a fourni des résultats intéressants. Mais elle est inapplicable à l'eau de mer en raison de l'abondance des sulfates qui, en présence de BaCl_2 , donnent un précipité gênant de BaSO_4 .

2^o *Méthode de Nicloux*¹. — Le CO_2 total se dégage dans le vide, où il est absorbé par une solution concentrée de potasse caustique. On précipite sous forme de BaCO_3 par BaCl_2 , lave et centrifuge, dissout par HCl N/20 et titre en retour à la soude. Cette méthode est élégante et précise.

Nous l'avons pourtant abandonnée après quelques semaines d'essais à Concarneau et à Lausanne, parce qu'elle avait pour nous deux désavantages: sa lenteur et la difficulté pratique d'analyser des quantités suffisantes d'eau.

3^o *Précipitation par la baryte.* — L'acide carbonique total est absorbé par la baryte titrée. L'excès de cette dernière est titré en retour par l'acide oxalique. Nous avons trouvé le principe de cette méthode dans les comptes rendus de l'expédition du Challenger; nous l'avons adaptée à l'eau de mer d'abord et utilisée ensuite avec l'eau douce.

Un erlenmeyer en verre d'Iéna renferme un litre d'eau à analyser. On ajoute 10 cc. HCl à 20 % pour transformer les

¹ M. NICLOUX. — *Bull. Soc. Chim. biol.* 9, n° 7, 1927, p. 758.

bicarbonates en chlorures. L'acide carbonique total est ainsi libéré. On chauffe à ébullition modérée pendant 15 min. L'acide carbonique est entraîné avec les autres gaz et la vapeur d'eau au travers d'un réfrigérant qui condense cette dernière, tandis que les premiers arrivent dans un barboteur de Gauthier, rempli de baryte titrée, où précipite CO_2 . Un courant d'air décarboniqué barbote dans l'erlenmeyer et entraîne l'acide carbonique. Après titration en retour dans le barboteur, la différence entre les volumes initial et final de baryte mesure la quantité de CO_2 total. Cette méthode nous a donné de bons résultats. Un dosage exige 30 min. environ et il est possible, en surveillant l'appareil, de procéder en même temps à un dosage d'oxygène.

Décarbonatation de l'eau. — Mais quelle que soit la méthode, les erreurs de dosage, s'ajoutant ou se retranchant, peuvent perturber gravement les résultats. C'est pourquoi, sur le conseil de Monsieur Nicloux, nous avons décarbonaté l'eau de mer afin de ramener à un minimum la quantité de CO_2 total qu'elle contient. L'erreur, ne portant plus en % que sur une quantité faible de CO_2 , devient pratiquement insignifiante. Nous avons procédé comme suit: A 50 l. d'eau de mer ou d'eau douce, nous ajoutons environ 15 cc. HCl concentré. Le pH descend de 8 à 4 environ. Les bicarbonates sont transformés en chlorures et CO_2 est libéré. Au moyen de la trompe, nous faisons alors barboter de l'air à travers la masse d'eau, pendant 6 h. L'acide carbonique est entraîné et il n'en reste plus guère dans l'eau que la quantité minime que l'air y apporte. On ramène ensuite cette eau au pH normal de l'eau de mer ou de l'eau douce par adjonction d'eau de chaux. C'est dans cette eau décarbonatée que nous placerons désormais les poissons en expérience.

Mais la question se pose immédiatement: Dans quelle mesure cette eau remplit-elle les mêmes conditions physiologiques que l'eau ordinaire? A première vue, elle n'a perdu que sa résistance à l'acidité, son pouvoir tampon. D'autre part, elle est plus riche en chlorure de calcium. Est-ce là une circonstance préjudiciable à l'animal? Or il a été démontré à plusieurs reprises déjà que l'organisme tolérait des quantités considérables de CaCl_2 en injections intraveineuses.

Ces considérations seraient sans grande valeur si l'expérience ne nous avait pas fourni des arguments décisifs. En ef-

fet, des poissons de mer ont vécu un mois, des poissons rouges, deux mois, dans une telle eau sans que nous ayons observé une modification quelconque, soit dans leur état général, soit dans leur comportement respiratoire.

Le point délicat de l'opération est le réajustement du pH à celui de l'eau normale, car les échanges respiratoires diminuent rapidement avec l'abaissement du pH. Ainsi l'eau potable, dans notre laboratoire, a un pH qui oscille entre 7,8 et 8. Quand nous abaissons ce pH à 7, les poissons ne consomment plus que la moitié, et au pH 6, le quart de ce qu'ils consomment au pH 8.

Certes, cette décarbonatation complique les opérations. Mais la sécurité dans le dosage de l'acide carbonique est incomparablement plus grande et c'est un grand point. De plus, comme nous l'avons déjà dit, elle produit une véritable stérilisation de l'eau. Au pH 4, les organismes chlorophylliens et microbiens sont détruits et une autre cause d'erreurs disparaît en même temps.

En résumé, un essai sur les échanges respiratoires d'un poisson se poursuit de la manière suivante : L'eau décarbonatée est amenée à la température choisie. On dose l'oxygène et l'acide carbonique dissous. On remplit complètement le flacon convenable et le poisson, à jeun depuis deux ou trois jours, y est introduit. Le bouchon, muni de son tube de sûreté, descend jusqu'au niveau de l'eau. Ce tube est la seule communication entre le milieu intérieur et l'atmosphère. Le flacon est placé enfin dans un bassin rempli d'eau pour éviter les variations de température.

A la fin de l'essai, on procède au deuxième dosage des gaz. Les différences entre les quantités initiales et finales de l'oxygène et de l'acide carbonique mesurent les volumes des échanges.

Entre deux essais, le poisson est remplacé dans de l'eau décarbonatée à même température. Du reste, lorsque les circonstances le permettent, l'animal est remis immédiatement en expérience jusqu'au lendemain. Il est clair que cette continuité exclut la possibilité de l'alimenter pendant toute la durée des essais consécutifs.

Variations des échanges et du quotient respiratoire en fonction de la pression atmosphérique.

Après six mois de recherches, de juillet à décembre 1929, dans le but de découvrir enfin une certaine constance des échanges et du quotient à température égale, nous devons avouer notre insuccès. De trois choses l'une: ou bien le poisson obéissait à des impulsions internes dont le mécanisme nous échappait; ou bien il réagissait à l'influence de facteurs ambiants que nous négligions; ou bien la méthode était insuffisante.

Dans le but d'élucider ce dernier point, l'idée nous vint d'enchaîner les essais sans interruption, de prolonger la durée de chacun d'eux jusqu'à 24 h., ce qui était possible en raison des faibles consommations d'oxygène qui caractérisent les basses températures, de poursuivre jusqu'au printemps au fur et à mesure que la température remontait.

Du 9 janvier au 5 mars 1930, sans un jour d'interruption, et malgré des périodes remarquables par la constance de température, les courbes des échanges et du quotient continuèrent à présenter un aspect très capricieux et inexplicable. Mais à partir de cette dernière date, alors que le temps était très mauvais — c'était le moment des inondations dans le Sud-Ouest français — les courbes prirent un tel caractère d'excentricité qu'un rapprochement avec l'état de l'atmosphère et surtout du baromètre s'imposait. En dessinant en regard des courbes des échanges gazeux, celle des pressions, que Monsieur Mercanton, directeur du Service cantonal vaudois de météorologie, eut l'amabilité de nous communiquer, nous pûmes établir un parallélisme suffisant entre elles.

Il devenait bien évident que le poisson rouge est très sensible aux variations de la pression atmosphérique, qu'à un moment donné et dans un même état de nutrition, celui du jeûne dans le cas particulier, à température constante, ces variations barométriques sont la seule ou du moins la principale cause des variations de ses échanges et de son quotient.

En juillet et août 1930, nous avons recommencé les mêmes essais à Concarneau, avec des poissons marins cette fois et la tactique nouvelle que nous imposait l'eau de mer, et les résultats n'ont fait que confirmer ceux que nous avons acquis à Lausanne.

Enfin, pour lever toute ambiguïté, à notre retour, nous avons répété toute une série d'essais avec poissons rouges, mais avec la technique de l'eau de mer, parfaitement applicable à l'eau douce.

Les résultats¹ de ces trois périodes sont résumés dans les trois planches ci-contre. Un seul poisson rouge de 100 g. (*Carassius auratus*) a fourni les courbes de la première, du 21 I au 18 IV 1930. Un autre poisson rouge de 33 g. nous a donné la deuxième, du 21 XI au 6 XII 1930. Enfin la troisième superpose les comportements de deux poissons marins, étudiés simultanément mais séparément, du 5 au 25 août 1930, le premier, un *Cottus bubalis* de 15 g., l'autre au-dessous, un *Blennius gattorugine* de 10 g.

Chaque planche figure la courbe des pressions barométriques et des températures, sauf la Pl. 3, où la température n'a pas varié au cours de la période tout entière. Enfin les échanges et le quotient donnent lieu à trois courbes: consommation d'oxygène, production d'acide carbonique, quotient respiratoire. Comme les durées des essais ne sont pas égales, les échanges ont été calculés en cm³ par heure. Les graphiques n'indiquent pas ces durées, mais chaque ordonnée, marquée par trois points, situe le temps moitié de chacune d'elles. Supposons, par exemple, qu'un essai s'étende de 18 h. à 16 h. le lendemain, soit pendant 22 h., les résultats sont marques sur une ordonnée correspondant à 5 h. ce même lendemain. En réalité, nous avons affaire avec des successions de paliers dont chacun devrait avoir la longueur correspondant à la durée d'un essai et l'ordonnée qui est indiquée sur les courbes. Mais si nous ne pouvons savoir comment le poisson a modifié ses échanges aux divers instants qui se succèdent au cours d'un essai, la représentation choisie répond mieux aux faits qu'une disposition en paliers.

Enfin, sauf exceptions, le quotient étant inférieur à l'unité, la courbe de l'oxygène se situe au-dessus de celle de l'acide carbonique. Le lecteur ne les confondra pas. Dans la Pl. I, toutefois, pour plus de clarté, la courbe de l'oxygène a été distinguée par de petits cercles.

Examen des graphiques. — C'est là le propre des graphiques de démontrer rapidement et clairement, mieux que de

¹ L. BAUDIN. — C. R. Ac. Sc. 1930, t. 191, p. 530.

longues explications. Nous n'aurons donc qu'à les lire et à les commenter en peu de mots.

Considérons la Pl. I, par exemple. En général, et sauf de rares exceptions, les trois courbes des consommations d'oxygène, des productions d'acide carbonique et des quotients, suivent parallèlement les variations de la pression atmosphérique.

Voyez la lente hausse du 1^{er} au 5 février, où le baromètre passe de 694 à 705 mm., la consommation d'oxygène passe, du 2 au 5, de 1,4 à 2,7 cm³/h, et la production d'acide carbonique de 1,2 à 4 cm³/h.

Du 7 au 9 février, le baromètre monte de nouveau de 705 à 717 mm. Dès le 9 jusqu'au 14, la courbe de l'oxygène passe de 1,3 à 3,25 cm³/h et celle de l'acide carbonique de 1,05 à 3,25 cm³/h également.

Inversément, du 14 au 17 février, le baromètre descend de 719 à 710 mm., et les échanges suivent une marche parallèle. La consommation d'oxygène passe de 3,25 à 2,2 cm³/h et la production d'acide carbonique de 4 à 1 cm³/h. Ce sont là des écarts considérables.

La Pl. 2 fournit deux exemples typiques. On y lit deux hausses barométriques en date des 23-24 novembre et 29 XI-1^{er} XII, avec variations concomitantes des échanges, sauf la production d'acide carbonique, qui fait cavalier seul en date du 24 XI.

Quant à la Pl. 3, elle révèle un parallélisme remarquable dans tous ses éléments et il est bien inutile d'insister. Mais ce qui lui donne son importance, c'est le comportement identique des deux poissons de tailles et d'espèces différentes, qui réagissent simultanément.

De ce premier examen, nous tirerons la règle suivante:

Les poissons sont sensibles aux variations de la pression atmosphérique. Cette sensibilité se mesure par de grandes différences dans leurs échanges gazeux et leurs quotients respiratoires, qui varient dans le même sens que la courbe des pressions.

Nous avons observé tout à l'heure que les variations barométriques n'étaient suivies par les réactions respiratoires qu'avec un certain retard. Ce fait est particulièrement visible sur la Pl. 1, et dans tous les exemples cités, qu'il s'agisse de variations consécutives à des hausses ou à des baisses barométriques. Les choses se passent comme si l'animal possé-

dait une certaine inertie qui s'opposerait aux incitations extérieures. Le phénomène est d'autant plus net que les variations de pression sont plus profondes et plus longues et se succèdent l'une à l'autre sans interruption. Quelle est son importance? Autrement dit: à partir du moment où une hausse barométrique importante s'amorce, combien faut-il attendre pour que se déclenche à son tour l'augmentation des échanges gazeux? Voici le baromètre qui monte au matin du 1^{er} février. La réaction respiratoire ne commence que dans la matinée du 3. C'est donc 48 h. plus tard environ. Même phénomène à partir du matin du 7 février. Et c'est le 9, 48 h. après également, que l'animal réagit.

Inversément, les dépressions barométriques qui s'amorcent le 29 janvier et le 5 mars, invitent à des constatations analogues: la diminution des échanges ne s'observe que 48 h. plus tard encore. La généralité de ce fait est nette.

Exceptionnellement, la réaction correspondant à la hausse barométrique des 24 et 25 février a lieu sans retard. L'explication en est facile, semble-t-il, si l'on observe qu'avant cette date la pression n'a pas varié notablement dans l'intervalle du 19 au 23. On peut conclure de cette situation que l'animal était plus apte à une réaction immédiate vu qu'il n'était pas soumis à une cause de variation immédiatement antérieure. Il était en quelque sorte en équilibre dans la période du 19 au 23 et directement sensible à une incitation nouvelle. C'est ainsi également que peut s'interpréter Pl. 2, la hausse des 29 et 30 XII avec un retard de réaction infime.

Autre cas exceptionnel relatif à la Pl. 1: la dépression qui s'indique le 14 février et s'approfondit le 15 s'accompagne d'une diminution simultanée des échanges. Mais ici, il s'agit d'autre chose. L'animal qui augmente son métabolisme en réponse à une élévation de la pression, réagit avec excès. Si cette haute pression se maintient plusieurs jours, il revient peu à peu à des échanges moins intenses. C'est ce que nous observons ici. La baisse barométrique du 14 ne fait qu'accélérer une adaptation qui se serait produite sans elle. Le même fait s'observe Pl. 2 à partir du 1^{er} décembre.

Mais voici une exception plus importante que nous offre l'ensemble de la Pl. 3, où les retards de réactions sont très faibles. A quoi l'attribuer? Est-ce parce qu'il s'agit ici du milieu marin et d'espèces différentes? C'est possible. Mais

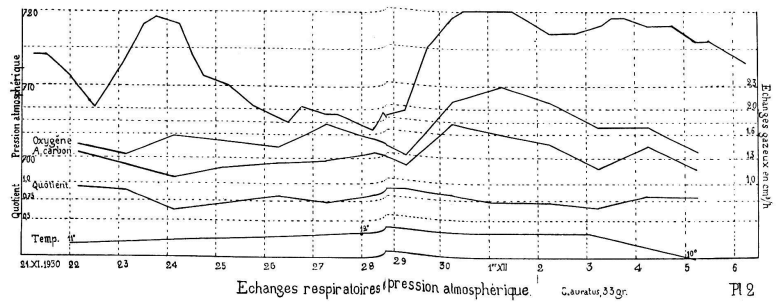
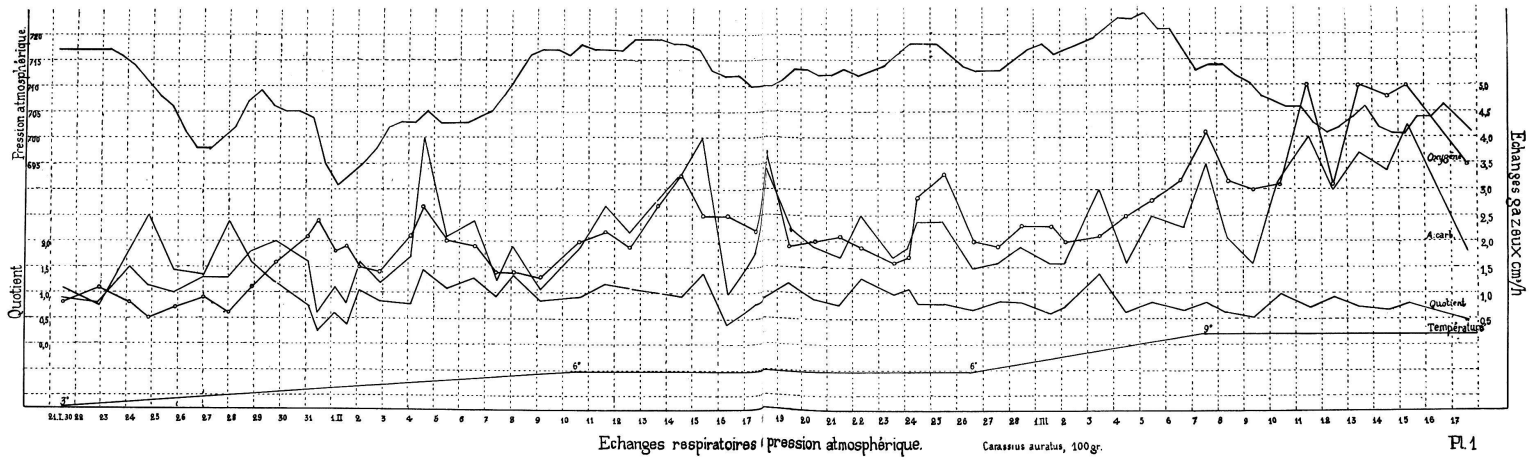
la Pl. 2 appelle la même constatation. L'explication de cette anomalie gît probablement ailleurs, dans la différence des températures. L'eau de mer à Concarneau marquait uniformément 19°, dans tous les essais de la Pl. 3; l'eau douce, 11 à 12° dans ceux de la Pl. 2, et de 3 à 6° dans la partie la plus étendue de la Pl. 1. Nous trouvons là un facteur nouveau dont il faut tenir compte.

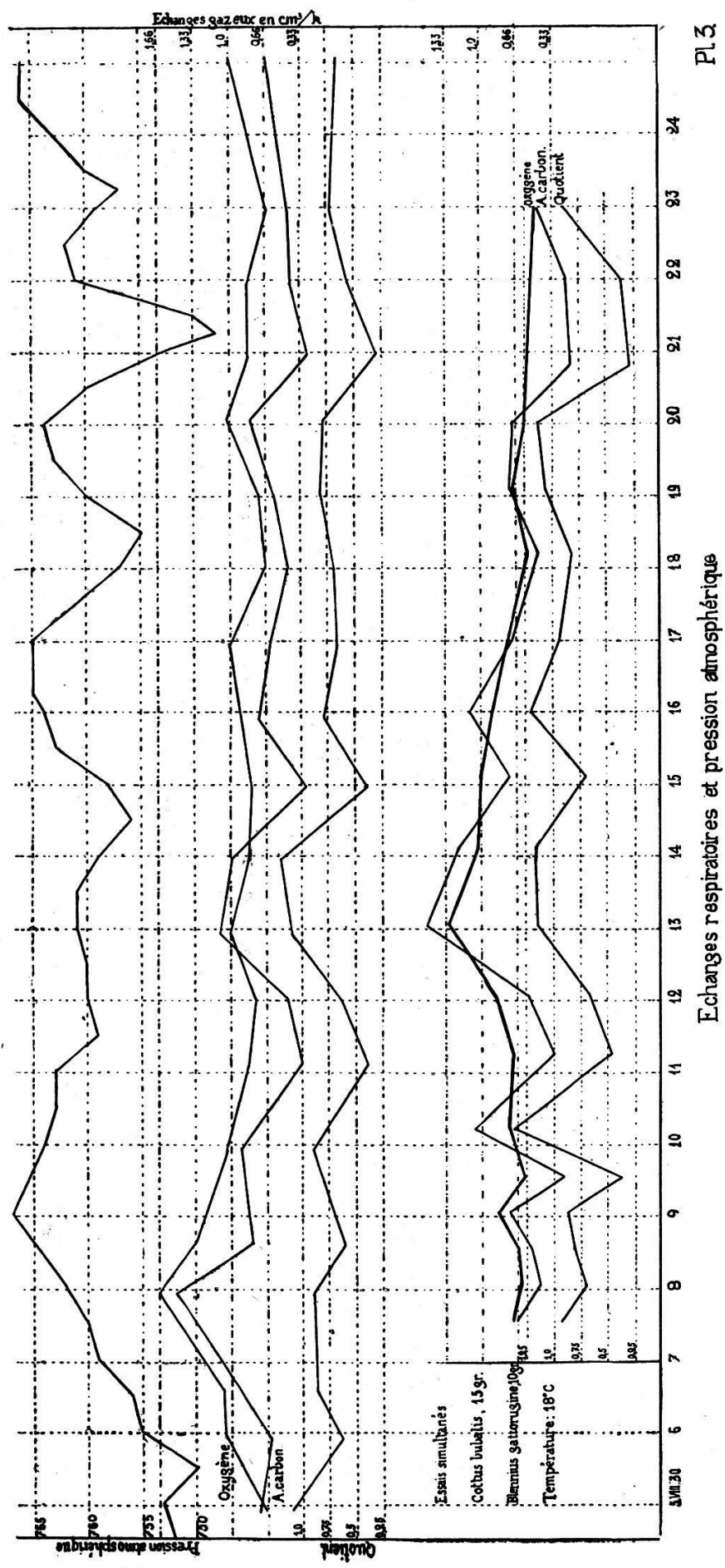
A basse température, l'animal est immobile. Il a perdu de sa vitalité. Sa torpeur rappelle l'engourdissement hivernal chez les homéothermes. On peut présumer que son système nerveux ou tout au moins, pour ne rien préjuger, son mécanisme d'adaptation des échanges respiratoires, ne réagit qu'avec difficulté, qu'avec un certain retard aux incitations extérieures. Il n'en est plus de même vers 11-12° où, comme nous le verrons plus loin, l'eau atteint environ la température optimum, celle que nous caractériserons comme la plus favorable au comportement de l'animal. Nous ferons la même constatation à propos des poissons marins de la Pl. 3, où la température optimum est dépassée et où se produisent des réactions violentes aux incitations extérieures.

Nous pouvons maintenant conclure:

A basse température, entre 3 et 8° dans les limites des expériences, les poissons ne réagissent qu'avec un retard de 48 heures environ aux variations de la pression atmosphérique. Ce retard diminue au disparaît en même temps que la température s'élève.

Quotient respiratoire. — Cette notion n'apporte pas un élément d'appréciation essentiellement nouveau puisqu'elle est obtenue au moyen de deux valeurs connues, le quotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ des échanges, exprimés en cm^3 . Mais, par delà les apparences, elle permet de pénétrer un peu plus avant dans le mécanisme des oxydations intraorganiques, de se rendre compte en quelque mesure de l'usage que l'individu fait de l'oxygène: utilisation immédiate, mise en réserve ou épuisement de celle-ci. Le quotient augmente quand l'activité vitale s'élève, l'individu lutte contre le froid ou la chaleur, produit un travail musculaire intense, organise sa défense contre un état inflammatoire. Lorsque $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1$, l'animal combine chaque molécule O_2 qu'il a consommée et produit une molécule CO_2 .





Lorsque $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} < 1$, il met en réserve dans le sang et les tissus une partie de l'oxygène absorbé. Il y a donc moins d'énergie libérée. Lorsque $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} > 1$, il épuise au contraire les réserves ou procède même à des dédoublements anaérobies internes.

Le rappel de ces faits va nous permettre d'interpréter ce qui se passe lors des variations de la pression atmosphérique. En général, le quotient suit une marche parallèle à celle des échanges et de la pression. C'est-à-dire que lorsque le baromètre monte, non seulement la consommation de O_2 et la production de CO_2 augmentent, mais la seconde plus que la première. Dans le cas d'une dépression, le phénomène inverse se produit: non seulement la consommation de O_2 et la production de CO_2 diminuent, mais la seconde plus que la première. Une pression élevée excite, provoque les oxydations internes; il y a moins d'oxygène mis en réserve, plus d'énergie vitale libérée. Une pression basse inhibe, retarde les oxydations internes; il y a plus d'oxygène mis en réserve, moins d'énergie vitale libérée. Dans une certaine mesure, on dira que l'animal vit mieux, se sent plus à l'aise dans le premier cas, vit moins bien, se sent moins à l'aise dans le second.

Les meilleurs exemples nous sont offerts par la Pl. 3, où le parallélisme entre les courbes est remarquable. La règle s'applique ici sans exceptions.

On n'en peut pas dire autant des Pl. 1 et 2. Sans doute, avec quelque attention, pourrait-on la mettre en évidence dans de nombreux cas de la Pl. 1, mais sans entraîner la certitude. Cet effort serait bien inutile à propos de la Pl. 2, qui paraît plutôt infirmer la règle. Observons un détail intéressant de la Pl. 1: Dans la plupart des hausses barométriques, la production de CO_2 augmente plus tôt que la consommation de O_2 . On devine ici que les oxydations internes deviennent plus intenses avant même que l'oxygène arrive en suffisance. Suivons les courbes du 29 au 31 janvier, du 11 au 14 février, qui en sont les meilleurs exemples.

Mais, car il faut bien y revenir, à quoi faut-il attribuer l'allure diverse du quotient que dessinent les trois planches? La deuxième et la troisième ont été obtenues par la même méthode, et, vis-à-vis d'une augmentation de pression, les

quotients varient d'une manière inverse, ils diminuent dans la seconde, augmentent dans la troisième. La Pl. 1 a été obtenue par des méthodes différentes de dosage. Serait-ce la cause de l'incohérence de ses quotients? L'équivoque s'explique quelque peu si l'on réfléchit que les températures sont autres dans les trois cas et que, comme nous le verrons plus loin, elles modifient profondément l'allure des quotients. Ajoutons pour terminer que les retards de réactions qui se produisent à température basse sont bien propres à brouiller les résultats en mêlant les effets d'incitations anciennes à ceux d'incitations nouvelles.

Critique générale. — 1° La température est le facteur fondamental qui détermine le taux des échanges. Les variations barométriques autour de la pression moyenne du lieu ne sont qu'un accident qui provoque la fluctuation de ces échanges autour de leur taux moyen. Il en résulte donc que si l'on calcule la moyenne entre les échanges minimes que produit une dépression et les échanges considérables qui lui succèdent, cette moyenne est équivalente à celle des échanges lorsque la pression est stable. On peut se demander alors ce qui se produirait si la pression restait constamment haute ou basse, si par exemple les échanges seraient plus actifs à basse qu'à haute altitude, toutes autres choses restant égales d'ailleurs. Nous n'avons pas élucidé ce problème. Mais n'y aurait-il pas quelque intérêt à faire varier expérimentalement la pression atmosphérique? Que se passerait-il, par exemple, si un poisson restait soumis à une forte dépression pendant plusieurs jours? Diminuerait-il définitivement ses échanges ou n'obéirait-il qu'à un effet de surprise, quitte à revenir rapidement à leur taux antérieur?

2° Il est incontestable que les variations de pression sont accompagnées de variations parallèles des échanges respiratoires. Mais s'agit-il ici d'une simple convergence entre deux phénomènes, ou sont-ils liés vraiment l'un à l'autre par une relation de causalité? Car on peut toujours soupçonner l'existence d'autres facteurs météorologiques qui varient conjointement avec la pression atmosphérique. Il faut donc, pour supprimer cette équivoque, soumettre des poissons à des pressions expérimentales variables et observer leur comportement.

3° On a noté que les échanges gazeux ne variaient qu'avec un certain retard relativement aux variations baromé-

triques. N'y a-t-il pas là une restriction grave à faire à l'influence de la pression? Il peut même arriver, lorsque le baromètre monte et descend successivement pendant 36 à 48 h., que les réactions respiratoires se manifestent à contre-sens, renversant ainsi la règle que nous avons admise.

Remarquons d'emblée qu'un premier défaut dans l'appréciation de ce retard provient de la durée même des essais. Comme rien ne fait prévoir l'allure prochaine du baromètre, les essais se poursuivent avec régularité, divisant la durée en périodes de 20 à 24 h. Il arrive alors fréquemment qu'un essai chevauche sur deux branches différentes de la pression, l'une montante, l'autre descendante. Et il subsiste ainsi une certaine ambiguïté quant à l'existence et l'importance de ce retard. Pourtant, Pl. 3, l'analyse des courbes nous offre plusieurs cas où le début d'une variation de pression a coïncidé avec le début d'un essai. Est-ce à de telles coïncidences qu'on pourrait attribuer l'absence de retard de réaction qui caractérise cette planche?

Ou bien cette absence résulte-t-elle de la température élevée comme nous l'avons proposé précédemment? Mais alors verrions-nous peut-être réapparaître ces retards, si nous soumettions l'animal, même à température élevée, à des surpressions et dépressions expérimentales d'amplitudes plus grandes que celles qu'indique le baromètre.

4^o Une cause possible d'erreurs de la plus grande importance a attiré constamment notre attention. C'est celle des invasions et des évasions de O_2 et de CO_2 . Nous en avons déjà parlé page 3. Nous y revenons pourtant, car ce point est délicat.

Supposons, pour les besoins de la démonstration, contrairement à tout ce qui précède, que les échanges gazeux restent constants en dépit de variations de la pression atmosphérique. Supposons en outre que, cette pression baissant, les gaz dissous puissent s'évader de l'eau au cours de l'essai, jusqu'à ce que s'établisse un nouvel équilibre. On verrait se produire le fait suivant: Lors du dosage final, on trouverait, en raison de l'évasion de O_2 , une consommation exagérée de ce gaz, en raison de l'évasion de CO_2 , une production insuffisante de ce dernier. Ignorant la véritable réaction de l'animal et de plus l'existence et l'importance de ces évasions, on serait tenté de conclure qu'une baisse barométrique augmente la

consommation de O^2 , diminue la production de CO^2 , abaisse le quotient.

Or dans le cas d'une telle baisse barométrique, nous observons exactement et toujours le contraire en ce qui concerne la consommation de O^2 , c'est-à-dire une diminution. C'est donc la preuve, d'une part que ce gaz ne s'évade pas parce que les précautions prises sont suffisantes, d'autre part que la consommation ne reste pas constante, mais qu'elle diminue réellement.

Ce raisonnement a la plus grande importance puisqu'il confirme, pour le gaz le plus important, la règle que nous avons admise. Mais il ne convient plus pour justifier une production inférieure de CO^2 en cas de dépression, puisque la seule évaporation de ce gaz conduirait au même résultat.

Inversément, si la pression extérieure s'élève et que les gaz de l'air puissent pénétrer dans l'eau en expérience, l'invasion de l'oxygène diminuerait l'écart entre l'essai initial et l'essai final. Les choses se passeraient comme si l'animal avait moins consommé de ce gaz. L'écart augmenterait au contraire entre les dosages final et initial de CO^2 et la production de ce gaz en paraîtrait plus grande. Ignorant la vraie réaction de l'animal et l'existence même d'une invasion gazeuse, on serait donc tenté de conclure qu'une hausse barométrique diminue la consommation de O^2 , augmente la production de CO^2 , élève le quotient. Or, au contraire, nous observons toujours, dans ce cas, une augmentation de O^2 . Mais ce raisonnement, suffisant pour O^2 , ne convient plus pour justifier une production supérieure de CO^2 en cas de hausse barométrique, puisque la seule invasion de ce gaz conduirait au même résultat.

Qu'on veuille bien pardonner la longueur de cette discussion. Nous la devons à nous-même et à tous ceux qui feront des recherches analogues. Elle justifie les nombreux essais à blanc que nous avons faits pour vérifier la constance des gaz dissous dans l'eau qui remplissait un flacon, avec bouchon et tube de sûreté.

5^e La critique des résultats appellerait ici l'examen des erreurs attribuables à la présence de microorganismes dans l'eau. Pour des raisons d'opportunité, cette question a été traitée ailleurs (voir p. 5).

Variations expérimentales de la pression atmosphérique.

Deux dispositifs ont été imaginés. Le premier consiste à soumettre le poisson à la surcharge d'une colonne d'eau de 2 m. Le bouchon de caoutchouc du flacon d'essai est attaché. Il est traversé par un thermomètre et par un tube de verre de 1 cm² de section et 2 m. de haut. Un robinet à trois voies permet de limiter à volonté la hauteur de l'eau. Le poisson supporte donc une pression égale à la pression atmosphérique, augmentée de celle que représente la hauteur de cette colonne d'eau. Quand le tube est plein, les choses se passent comme si l'animal était sous 2 m. d'eau environ. Quand il est vide, c'est la pression normale, dans les conditions mêmes que nous avons admises jusqu'à maintenant. Que deviennent les échanges lorsqu'on remplit le tube, ce qui représente une surpression de 15 cm. Hg? Que deviennent-ils ensuite lorsque, l'animal s'étant habitué à cette surpression, on revient à la pression normale?

Le second dispositif consiste à produire les variations de pression au moyen d'un tube de Mariotte rempli de mercure et mis en relation avec le flacon par un tube de caoutchouc à vide. L'appareil est commode, parce qu'on peut soumettre le poisson à des surpressions ou à des dépressions, mesurables par les différences de niveau du mercure dans les deux branches du tube. Dans ce cas encore, l'animal reste soumis aux variations barométriques. Il faut donc que la variation expérimentale de la pression soit prépondérante, qu'elle atteigne 10 à 15 cm. Hg., pour que celle du baromètre soit négligeable.

Mais avec des surpressions ou des dépressions de cette importance, l'invasion ou l'évasion des gaz peuvent être considérables. Pour éviter l'une et l'autre, nous achevons le remplissage du flacon avec 2 cm. d'huile de paraffine. Des essais à blanc nous ont prouvé que le volume des gaz dissous restait alors constant. Nous avons pu nous en rendre compte en observant que surpression ou dépression expérimentales ne variaient pas au cours de 24 h., ou que les quantités de O² et CO² ne variaient pas du commencement à la fin de l'essai.

Nous avons vu en outre que, même sans huile de paraffine, une dépression de 3 cm. Hg. ne provoquait pas une évasion mesurable des gaz dissous.

Voici maintenant les résultats les plus caractéristiques de ces expériences, destinées dès l'origine à contrôler les observations précédentes ¹.

Trois poissons marins sont soumis chacun à deux essais, le premier avec surpression de 15 cm. Hg., le second à pression normale. La durée est déterminée de telle sorte que l'animal ne consomme pas plus de la moitié de l'oxygène disponible. Un intervalle d'une heure les sépare, afin que la perturbation possible que la surpression aurait apportée ait le temps de disparaître. Le flacon contient 8,82 l. La température est 18°.

	Pression	Poids en gr.	Durée	O ² consommé, en c.c.	CO ² dégagé, en c.c.	Quotient
<i>Blennius gattorugine</i> ..	+ 15 cm. Hg.	98	2 h.	25,62	15,8	0,616
	normale	id.	id.	23,09	11,9	0,512
<i>Blennius gattorugine</i> ..	+ 15 cm. Hg.	73	3 h.	11,30	7,9	0,709
	normale	id.	id.	10,9	5,9	0,540
<i>Labrus bergilla</i>	+ 15 cm. Hg.	125	1 h. 45	20,9	15,8	0,757
	normale	id.	id.	15,1	6,9	0,459

Le passage de la surpression à la pression normale est l'équivalent d'une dépression. Dans chaque cas, l'effet en est très net: abaissement du taux des échanges et du quotient respiratoire. Il est de plus immédiat. On remarquera le défaut de proportionnalité entre les échanges et les poids. Cela peut s'expliquer en partie par la différence d'espèces, en partie par la relation qui liait l'animal à l'allure de la pression barométrique, au moment où il quitta le bassin pour entrer en expérience.

Que se passe-t-il dans l'intervalle des deux essais, quelle est leur durée minimum, mais suffisante, pour provoquer une réaction?

Voici trois essais consécutifs de 1 h., à 18°, avec un *Labrus bergilla* de 125 g., le même que ci-dessus:

Pression	O ² consommé, en c.c.	CO ² dégagé, en c.c.	Quotient
1. normale	12,33	9,87	0,806
2. +15 cm. Hg.	12,33	9,87	0,806
3. normale	11,41	11,85	1,038

¹ L. BAUDIN. — C. R. Soc. Biol. CVI, 1931, p. 37.

La durée de la surpression a été insuffisante pour provoquer une augmentation des échanges et les résultats des deux premiers essais sont identiques. Elle est donc inférieure ici au seuil de réaction. Mais le retour à la pression normale se traduit curieusement par une consommation inférieure de O^2 , une production supérieure de CO^2 , et par conséquent une élévation du quotient. L'animal est plus sensible à la dépression qu'à la surpression. Mais pourquoi cette production plus forte de CO^2 ? Elle peut s'expliquer comme suit: Si la durée du second essai a été insuffisante pour qu'elle produisit un plus fort dégagement de CO^2 , il est probable pourtant que la surpression y poussait dès le début, mais qu'en raison de cette surpression même, l'excès de production de ce gaz restait dissous dans le sang et les tissus. Au retour à la pression normale, cet excès a diffusé dans l'eau. Réaction physiologique au deuxième essai, physique au troisième et avec un retard de la précédente.

Enfin quatre essais consécutifs de 2 h. chacun, à même température, avec le même poisson:

	Pression	O^2 consommé	CO^2 dégagé	Quotient
1.	normale	19,47	10,87	0,557
2.	+15 cm. Hg.	22,04	14,82	0,672
3.	normale	18,77	12,84	0,684
4.	normale	19,08	10,87	0,569

La série est suffisante, durée, température et surpression considérées, pour faire le tour d'une réaction complète. La durée de seuil est dépassée. Le premier essai est le point de départ. La surpression qui caractérise le second manifeste une augmentation des échanges et du quotient. Le retour à la pression normale, au n° 3, véritable dépression, se traduit par une diminution plus rapide de O^2 que de CO^2 , donc le quotient s'élève encore. Le 4^e essai enfin nous ramène au point de départ.

Les trois groupes d'expériences qui précèdent jettent une clarté nouvelle sur les variations des échanges en fonction de la pression. Grâce à des surpressions et à des dépressions relativement fortes, il a été possible de réduire la durée des essais à une et deux heures. De plus, ces durées de seuil permettent d'analyser les réactions respiratoires les plus fines. On en peut tirer les conclusions suivantes:

1° Toutes choses restant égales d'ailleurs, l'animal ne réagit à une surpression ou à une dépression qu'après un certain temps d'exposition. Il est probable du reste que le produit des facteurs: surpression \times temps = constante; mais nous n'avons pas poussé assez loin nos expériences pour l'affirmer.

2° Le premier effet d'une surpression est une plus forte production de CO_2 , qui est le signe d'une intensification des oxydations internes. Le second effet, plus tardif, est un appel plus considérable de O_2 .

3° Le premier effet du retour à la pression normale est une consommation moindre de O_2 , tandis que les oxydations internes, conservant quelque temps encore un taux assez élevé, la production de CO_2 diminue plus lentement, et le quotient s'élève d'abord quelque peu pour s'abaisser beaucoup ensuite.

Bien que l'oxygène soit le gaz essentiel, les variations des oxydations internes, *dans le détail seulement*, se mesurent mieux par celles de CO_2 que de O_2 . Ce qui laisse prévoir qu'une variation de pression n'agit pas de la même manière sur les oxydations internes que sur l'appareil respiratoire.

Dans la nature, les variations barométriques intéressantes ont une amplitude de 5 à 20 mm. et une durée d'un à plusieurs jours. Ce qu'elles perdent en amplitude relativement aux expériences précédentes, elles le regagnent en durée. Faisons quelques essais plus prolongés avec surpressions et dépressions de moindre amplitude cependant. Nous ne pourrions pourtant pas nous contenter de variations de quelques mm. Hg., car elles resteraient de l'ordre de grandeur des variations barométriques qui brouilleraient les résultats.

Voici une série prolongée d'essais consécutifs avec un *Carassius auratus* de 33 g. Leurs résultats sont figurés par les courbes de la Pl. 4. Les 4 et 5 décembre 1930, le poisson est en expérience à la pression normale. Le 5, à 18 h., il est soumis à une dépression de 5 cm. Hg. et restera dans cette situation jusqu'au 10 décembre, à 17 h. Qu'en résulte-t-il? Le 6 décembre, après une dépression de 24 h., il y a augmentation dans la consommation d'oxygène, diminution dans la production d'acide carbonique, donc abaissement du quotient. Ces résultats sont en opposition absolue avec les expériences de faible durée. Mais le 7, les échanges diminuent considérablement et se maintiennent les jours suivants, jusqu'au 10, à un taux inférieur. L'abaissement durable de la

pression se traduit par une diminution permanente des échanges : l'animal ne revient pas, en dépit de la dépression, à leur importance antérieure.

Le 10, à 17 h., l'animal est ramené à pression normale et y restera jusqu'au 16, à 17 h. Pendant cette période, il est soumis maintenant aux variations de la pression atmosphérique, qui reste plutôt basse et sans mouvements de réelle amplitude.

A la fin du premier essai à pression normale, le 11, à 17 h., les échanges augmentent quelque peu. Mais il faut attendre le lendemain, à la même heure, pour assister au complet développement de la réaction, avec la consommation maximum de O_2 . Il a donc fallu 24 h. pour que la pression normale déployât tout son effet. Ce retard est inférieur à celui que nous avons observé à basse température.

Le lendemain 13 décembre, cette consommation ne se maintient pas. La chute est aussi profonde que sous la dépression de 5 cm. Hg. Les échanges augmentent quelque peu jusqu'au 16 à 18 h.

A ce moment, nous remplaçons le poisson sous une dépression expérimentale de 7 cm. Hg. pendant 14 h. A la fin de cette durée, on constate de nouveau une faible augmentation dans la consommation de O_2 , qui passe de 0,98 à 1,02 $cm^3/h.$, dans la production de CO_2 , qui passe de 0,73 à 0,85 $cm^3/h.$ Mais 6 h. après retour à la pression normale, les échanges diminuent. La chute s'accélère dans les 18 h. qui suivent, de la fin du 17 au début du 18. Enfin, dès midi, la réaction est terminée.

Ici encore, comme en date du 6, la réaction se produit avec un certain retard. Elle ne se déclenche pas plus au bout de 24 h. que de 14 h. Mieux que cela, les échanges sont même augmentés au début de la dépression. Cela fait penser au mécanisme de défense qu'on observe lors d'un abaissement subit de la température. Il y a d'abord effet de surprise, la température interne baisse. Puis très tôt, il y a thermorégulation avec oxydations exagérées. Enfin, incapable de résister plus longtemps, l'animal se refroidit peu à peu.

En est-il bien ainsi dans le cas qui nous occupe? Soumettons plusieurs poissons à des dépressions de longue durée. Divisons cette dernière en essais courts et consécutifs. Voyons si le premier marque l'effet de surprise attendu,

c'est-à-dire une brusque diminution dans la consommation d'oxygène. Voyons ensuite si, dans les essais subséquents, l'animal lutte contre la dépression par une augmentation anormale de ses échanges. Et observons enfin si, de guerre lasse, il stabilise sa consommation à un taux inférieur à celui de la pression normale.

Voici un *Carassius auratus* de 35 g. L'eau est à 17°. Le premier essai est à pression normale, les suivants sous dépression de 12 cm. Hg.

	Pression	Durée	Consommation O ² en cm ³	
			totale	par heure
1.	normale	30 min.	2,11	4,22
2.	dépression 12 cm.Hg.	20 min.	1,75	5,25
3.	»	30 min.	2,48	4,96
4.	»	30 min.	2,70	5,40
5.	»	30 min.	2,19	4,38
6.	»	2 h.	6,83	3,41
7.	»	2 h.	6,18	3,09
8.	»	2 h.	6,50	3,25
9.	»	2 h.	6,00	3,00

La dernière colonne calcule les consommations successives en cm³ par heure. Le premier effet de la dépression est une augmentation de l'oxygène absorbé, en désaccord avec la réaction attendue. Est-ce que la durée de cet essai est encore trop longue? Puis, par la suite, cette absorption grandit encore jusqu'au quatrième essai, soit pendant 1 h. 20. Elle diminue enfin pour se stabiliser après le sixième à un niveau inférieur à la normale.

Voici un même poisson rouge de 30 g. à même température.

	Pression	Durée	Consommation O ² en cm ³	
			totale	par heure
1.	normale	40 min.	2,11	3,16
2.	dépression 12 cm.Hg.	40 min.	2,63	3,94
3.	»	40 min.	2,70	4,05
4.	»	40 min.	2,34	3,50
5.	»	1 h.	4,45	4,45
6.	»	1 h.	4,01	4,01
7.	»	3 h. 30	11,04	3,15
8.	»	2 h.	5,60	2,80

Mêmes constatations que ci-dessus. Pas d'effet de surprise au début, réaction maximum au n° 5 après 3 h., puis diminution jusqu'à stabilisation au-dessous de la normale.

Essayons une dépression moins forte, 5 cm. Hg. au lieu de 12, avec poisson rouge de 33 g. à 18°.

	Pression	Durée	Consommation O ² en cm ³	
			totale	par heure
1.	normale	25 min.	2,09	5,01
2.	dépression 5 cm.Hg.	»	2,03	4,87
3.	»	»	2,09	5,01
4.	»	»	1,91	4,58
5.	»	»	1,91	4,58
6.	»	»	2,09	5,01
7.	»	2 h.	10,30	5,15
8.	»	2 h.	11,86	5,93
9.	»	2 h.	10,40	5,20
10.	»	2 h.	9,40	4,70

L'effet de surprise se remarque au n° 2, début de la dépression. Est-ce pur hasard? Puis la consommation augmente et atteint son maximum au n° 8 après 6 h., diminue enfin au-dessous de la normale. La réaction de défense est moins énergique que précédemment, plus lente à se déclencher.

D'autres essais à 2 cm. Hg. de dépression ne la marquent plus. L'animal stabilise peu à peu ses échanges, en 24 h. environ, à un taux inférieur à la normale, par une série d'oscillations irrégulières. Cette constatation explique l'absence de cette réaction dans les variations barométriques ordinaires.

Conclusions: 1° L'effet de surprise attendu ne se produit qu'irrégulièrement. Nous ne l'avons constaté que trois fois sur sept. Nous ne pouvons donc rien préciser. Il est possible que des essais plus courts encore en établiraient la généralité.

2° L'effet de résistance est général. Les choses se passent comme si la dépression excitait d'abord le mécanisme des oxydations internes, dans un sens qui s'oppose à son action, pour l'inhiber ensuite.

Quoi qu'il en soit, avec ou sans réaction de défense, l'adaptation à une pression nouvelle ne se traduit qu'avec un retard de plusieurs heures, retard d'autant plus grand que

la différence de pression est plus faible. Il en résulte cette conséquence inattendue que si l'on soumet un poisson à des essais alternatifs à pression normale et dépression, il ne récupère pas, pendant les essais à pression normale les déficits qu'il doit à l'influence de la dépression.

Pendant 360 heures d'expériences successives, un *Blenius gattorugine* de 10 g. a consommé à pression normale 284,8 cm³ d'oxygène, soit 0,8 cm³/h., et produit 257,9 cm³ d'acide carbonique, soit 0,7 cm³. Le quotient moyen est 0,905. Nous le soumettons à même température aux épreuves consécutives suivantes :

Pression	Durée	Echanges en cm ³ /h.		Quotient
		O ²	CO ²	
1 dépression 10 cm.Hg.	19 h. —	0,55	0,49	0,895
2. normale	29 h. 50	0,55	0,24	0,432
3. »	21 h. —	0,72	0,44	0,615
4. dépression 20 cm.Hg.	18 h. 30	0,84	0,38	0,451
5. normale	24 h. —	0,80	0,48	0,608
6. »	24 h. —	0,80	0,58	0,729

En comparant les résultats avec les moyennes de 360 h., nous voyons que la consommation d'oxygène se rapproche de la normale, 0,8, mais que la production de CO² reste constamment déficitaire, c'est là ce qui explique l'insuffisance constante du quotient, bien au-dessous de 0,905. La dépression atteint donc le mécanisme des oxydations internes, ce que nous avons déjà constaté précédemment.

Causes de la variation des échanges en fonction de la pression. — Dans le fond, notre tâche est achevée. Les faits sont là. Ne serait-il pas plus prudent de renvoyer leur explication jusqu'à plus ample informé? Essayons pourtant de discuter l'origine de ces variations. Le lecteur n'y verra que des hypothèses destinées à orienter de nouvelles recherches.

La quantité d'oxygène que le poisson absorbe à l'unité de temps est déterminée par les besoins de ses oxydations internes. Les échanges gazeux ne sont ainsi que le signe et la mesure de son métabolisme. Mais si la teneur en oxygène de l'eau s'abaisse au-dessous d'une certaine limite, le métabolisme se modifie: l'animal consomme moins à l'unité de temps, produit relativement plus d'acide carbonique, le quotient augmente. C'est une première manifestation de l'asphyxie,

bien avant que le gaz vital ne soit épuisé. De nombreuses expériences confirment cette observation.

Or, dans la nature, le volume d'oxygène dissous varie dans le même sens que la pression. Lorsque le baromètre baisse, non seulement les nappes d'eau exhalent fortement leurs odeurs putrides, mais encore une partie de l'oxygène dissous, jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre s'établisse.

Dans ce milieu appauvri en oxygène, le poisson se comporte probablement comme dans le vase clos du laboratoire. Il en consomme moins par unité de temps. Mais il y a plus. Les oxydations intraorganiques sont en déficit et l'animal en est affecté dans son comportement général. De telles épreuves renouvelées s'inscrivent pour ainsi dire dans le protoplasma, deviennent une des formes de sa sensibilité. Et c'est peut-être en définitive dans le système nerveux que se localisent et le souvenir de ces épreuves, et les mécanismes de défense que l'animal sait leur opposer.

En vase clos, avec un seul tube de sûreté communiquant avec l'extérieur, nous avons montré que l'animal restait sensible aux variations de pression, mais que le volume des gaz dissous ne pouvait varier. Et pourtant il n'en adapte pas moins ses échanges aux variations de pression. C'est qu'il réagit désormais en raison d'une habitude acquise, même si la cause qui l'a produite dans le temps, la variation de l'oxygène dissous en fonction de la pression, n'opère plus présentement. Il suffit que le système nerveux soit excité par des variations de pression, pour qu'il modifie le taux des oxydations internes, les exaltant ou les inhibant tour à tour.

Le comportement des poissons en laboratoire, vis-à-vis de la pression, rappelle celui des organismes qui restent sensibles au rythme de marée pendant plusieurs jours, alors qu'ils séjournent en aquarium, donc hors des alternances de flux et de reflux. Si notre rapprochement est exact, nous aurions affaire avec un phénomène de mémoire.

Les travaux de Krogh¹ confirmeraient cette thèse. Cet auteur a montré que les échanges généraux de plusieurs animaux, poissons et grenouilles en particulier, ne sont plus conditionnés que par la température lorsque le système

¹ KROGH. — *Intern. Zeitschr. f. phys.-chem. Biol.*, 1, 1914.

nerveux n'intervient plus. Il faudrait donc supprimer cette intervention et observer ce que deviennent les échanges lorsque la pression varie.

Les pêcheurs que nous avons consultés au sujet du comportement des poissons en temps d'orage ou de baisse barométrique sont unanimes sur ce point: ils sont affamés et mordent avidement à l'appât. Est-ce que ces manifestations seraient en relation avec la diminution des oxydations internes? On pourrait sans doute échafauder une explication plausible sur ces convergences, explication qui rejoindrait peut-être celle que l'on pourrait donner de notre propre sensibilité aux dépressions barométriques.

Mais nous avons observé quelque chose de plus positif. Lorsqu'on soumet un poisson à une dépression expérimentale de quelques cm. de Hg., l'eau du flacon se trouble rapidement par l'abondance de ses déjections. Le même fait se produit lorsque la pression atmosphérique baisse, et « ventre affamé n'ayant pas d'oreille », l'animal se hâte de le remplir. Est-ce là l'origine de son appétit?

Influence de la température sur les échanges respiratoires.

Cette question a donné lieu à des recherches très nombreuses. Il n'y a là rien d'étonnant, car, comment qu'on s'y prenne et quel que soit le but poursuivi, on la retrouve toujours, parce qu'il est impossible de procéder au moindre essai sur la respiration sans fixer préalablement les conditions de température auxquelles on opère.

Deux problèmes se posent: mesure des échanges à température constante, variation des échanges en fonction d'une variation brusque de température.

Le premier n'est pas trop difficile à résoudre dans les laboratoires bien équipés où l'on dispose de locaux ou de cuves à température constante. Mais lorsqu'on doit se contenter d'un matériel de fortune, on ne s'en tire qu'au prix d'efforts tenaces et d'une surveillance attentive. Nous avons dit déjà comment nous nous y sommes pris (page 6). Nous n'y reviendrons donc pas.

Mais lorsque la température possède la constance désirée, il n'en résulte pas *ipso facto* la constance des échanges. Dans la première partie de ce travail, nous avons justement prouvé

que dans de telles conditions on pouvait mettre en évidence l'influence des variations barométriques sur les échanges. Tout fait prévoir que d'autres facteurs interviennent. Il y aurait à citer les alternances de jeûne et de digestion, les variations de régime, certaines influences saisonnières, l'activité des glandes sexuelles.

Le deuxième problème à résoudre, la variation des échanges en fonction d'une variation brusque de température, se pose à l'expérimentateur dès qu'un accident subit modifie plus ou moins gravement le milieu thermique dans lequel il opère. Il se demande alors dans quelle mesure les échanges sont modifiés par cette variation de température, pendant combien de temps l'animal se trouvera dans un état de crise.

La première idée qui vient à l'esprit lorsque la température varie brusquement, est celle d'une adaptation très rapide, voire instantanée, du poisson à sa nouvelle condition. On se plaît à considérer la plasticité parfaite de son comportement, dans la mesure où l'on ne sort pas du cadre des réactions purement physiologiques, c'est-à-dire des températures compatibles avec son existence normale. Mais ce raisonnement simpliste est faux. En réalité, le poisson est plus vulnérable qu'un homéotherme, parce qu'il ne possède pas de barrière thermique suffisante. Il accepte ou subit les variations brusques de température, mais non sans de vigoureuses réactions.

A l'esprit qui proposerait des solutions faciles, l'expérience oppose un mécanisme inattendu et plus complexe. Nous allons apporter notre contribution à la solution de ces deux problèmes.

Influence d'une variation brusque de température.

Lorsque la température varie très lentement, disons pour fixer les idées de 1° par 24 ou 48 h., les échanges respiratoires varient dans le même sens et suivant une loi particulière. Ils augmentent avec elle, progressivement, diminuent quand elle s'abaisse.

Mais il n'en est plus de même quand elle varie brusquement. Il en résulte de grandes perturbations dans les échanges, perturbations d'autant plus longues que le changement de température a été plus profond.

Weiss¹, mesurant les échanges des grenouilles à diverses températures, les maintient pendant une heure à un certain niveau thermique avant de commencer ses essais. Est-ce suffisant?

Pour prouver que les poissons ne suivent pas la loi de van t'Hoff, c'est-à-dire que leurs échanges ne doublent ou ne triplent pas pour une élévation de température de 10°, Montuori² prend des poissons à 21° et les fait passer brusquement à 31°. Il remarque que la consommation d'oxygène augmente subitement, puis redescend ensuite lentement pour atteindre, au bout de 24 h., une limite ordinairement inférieure à celle qui correspond à 21°. Il en tire cette conclusion que les échanges, abstraction faite de la réaction initiale, n'augmentent pas avec la température, ne suivent pas la loi de van t'Hoff. Or il est inexact de prétendre que les échanges n'augmentent pas avec la température. Montuori a commis deux erreurs. Il n'a pas poussé ses expériences assez loin. Il les abandonne au moment intéressant où les échanges passent par un minimum. Qu'aurait-il observé s'il avait continué ses essais 24 h. encore? Enfin, il n'est pas raisonnable de faire passer un poisson de mer, même de rivage, donc apte à subir pourtant de grandes variations de température, de 21° à 31°, car ce dernier point est trop élevé pour qu'on puisse retirer, des réactions de l'animal, des conclusions physiologiques. Voyez ce qui se passe chez les poissons rouges, peu comparables aux poissons de mer il est vrai, mais qui supportent aussi de grandes variations de température. Ils vivent plusieurs jours dans l'eau à 30°. Mais, vers 35°, ils meurent rapidement. En 40 minutes suivant nos observations, ils sont en état de mort apparente. On en peut donc conclure que dès 30° et même depuis 25°, le poisson souffre. Il n'est plus dans une situation physiologique. Si Montuori eût persisté, nous avons le sentiment que ses poissons auraient péri. Jusqu'à preuve du contraire, le déficit respiratoire qu'il observe vers 31° n'est qu'un moment de la résistance à une température anormalement haute.

Choisissons donc des températures moyennes, compatibles avec les conditions habituelles de la vie: Voici un poisson

¹ WEISS. — *C. R. Soc. biol.* 1908, p. 391, 435.

² MONTUORI. — Les processus oxydatifs chez les animaux marins par rapport à la température, *Arch. ital. de biol.*, vol. 59, p. 140-157.

rouge de 25 g. Nous le laissons 48 h. dans l'eau à 8°, flacon de 10 l., eau renouvelée deux fois par 24 h., où nous dosons ses échanges. Subitement et sans transition, nous le portons dans l'eau à 15° et nous poursuivons les essais d'une façon continue jusqu'à ce qu'il revienne à un état respiratoire stable. Voici ce que nous observons:

N°	Température	Durée	Echanges en cm ³ /h		Quotient
			O ₂	CO ₂	
1.	8°	14 h.	0,78	0,43	0,60
2.	15°	4 h.	2,33	2,85	1,22
3.	»	3 h.	2,73	1,65	0,60
4.	»	6 h.	2,31	1,14	0,50
5.	»	11 h.	2,20	1,24	0,56
6.	»	6 h.	2,40	1,73	0,72
7.	»	3 h.	2,96	3,07	1,03
8.	»	3 h.	2,50	4,04	1,60
9.	»	3 h.	2,50	3,63	1,44
10.	»	3 h.	2,47	2,41	0,97

Voici un deuxième poisson de 40 g. avec lequel nous opérons de la même manière:

N°	Température	Durée	Echanges en cm ³ /h		Quotient
			O ₂	CO ₂	
1.	8°	24 h.	0,78	0,50	0,64
2.	15°	3 h.	2,71	2,23	0,82
3.	»	3 h.	4,00	3,04	0,76
4.	»	3 h.	2,40	1,81	0,75
5.	»	10 h.	1,72	1,69	0,98
6.	»	9 h.	2,80	2,60	0,94
7.	»	14 h.	2,50	2,35	0,94

L'essai n° 1 de chaque série est le dernier de la température inférieure. A 15°, l'animal augmente immédiatement ses échanges, triple sa consommation d'oxygène, quintuple et au delà sa production d'acide carbonique. Le quotient s'élève donc. Les essais suivants marquent une réaction en sens inverse, d'autant plus profonde chez le poisson de 25 g. que son passage au n° 2 l'a plus gravement affecté. En effet, de 8° à 15°, le quotient passe d'abord de 0,6 à 1,22. Il redescend aussitôt à 0,6 et même 0,5 et reste bas pendant 20 h., au cours des essais 3 à 5. Chez le poisson de 40 g.,

pour une raison inconnue, cette réaction est moins forte et moins longue.

Mais ce n'est pas tout. Les échanges augmentent de nouveau, conséquence probable de la dépression précédente. Et l'animal présente ainsi une allure respiratoire analogue à une série d'ondes qui se succèdent. Chacune est la conséquence de la précédente et conditionne la suivante. Toute cause perturbatrice des échanges implique donc tout un ensemble de réactions pendulaires ressemblant probablement à un système d'ondes amorties. D'autre part, les facteurs perturbateurs sont nombreux; l'on comprend mieux l'instabilité perpétuelle des échanges, l'impossibilité pratique où l'on est de déterminer les conditions de leur constance.

Mieux que cela. Dans la mesure où les facteurs déterminants se meuvent dans les limites compatibles avec l'existence, on peut les considérer comme des adjuvants du processus vital, des excitants qui ont pour rôle immédiat et indispensable de déclencher et d'inhiber tour à tour les réactions vitales, de maintenir la machine animée dans cet état particulier d'équilibre dynamique, constamment rompu, constamment rétabli, qui la caractérise.

Fait intéressant, la consommation d'oxygène passe par un minimum au bout de 24 h. chez le poisson de 25 g., au bout de 19 h. chez celui de 40 g., durées sensiblement les mêmes que Montuori a indiquées. Mais notre minimum est bien supérieur à la consommation à 8°, tandis que le sien est inférieur à la consommation notée à 21°.

Variation des échanges respiratoires avec la température.

Comme, à température constante, échanges gazeux et quotient varient dans le même sens que la pression atmosphérique, ainsi que nous l'avons montré dans la première partie de ce travail, toute détermination des échanges à une température donnée devrait être faite à pression constante. Ou si l'on opère à pression atmosphérique variable, les résultats ne sont valables que s'ils portent sur les moyennes des essais de plusieurs jours consécutifs. Les résultats qui vont suivre ont été obtenus par cette dernière méthode¹.

Voici un *Carassius auratus* de 72 g., soumis à une longue

¹ L. BAUDIN. — C. R. Ac. Sc., t. 192, 1931, p. 637.

série d'essais de juillet à décembre 1929. Leur durée varie entre 1 et 2 heures:

Température	Durée totale	Echanges en cm ³ /h		Quotient
		O ₂	CO ₂	
7°	55 h.	0,65	0,61	0,93
10°	26 h.	1,81	1,61	0,89
15°	17 h.	5,2	3,8	0,75
20°	41 h. 20	6,2	5,6	0,91
25°	16 h. 30	11,0	10,9	0,97
30°	8 h.	12,6	15,2	1,20

Ces résultats autorisent les remarques suivantes:

1° *La consommation d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique augmentent avec la température de l'eau.* C'est exactement le contraire de ce que l'on observe chez les homéothermes où les échanges diminuent en même temps que la température s'élève. En revanche, la grenouille d'après Weiss, les mammifères hibernants d'après Dubois, se comportent de la même façon.

2° *Le quotient est minimum vers 15°; il augmente à partir de ce point, que la température monte ou qu'elle baisse.* On peut donc considérer que cette température de quotient minimum joue un rôle particulier, mais encore inexpliqué, dans le métabolisme général du poisson. Remarquons pourtant qu'elle n'est ni chaude ni froide, voisine de la moyenne annuelle du lieu, qu'elle convient probablement le mieux au poisson. En raison du faible quotient qui l'accompagne, on pourrait l'appeler *température de dépense minimum*.

Au-dessus de 15°, l'exagération du mouvement vient augmenter cette dépense minimum. En effet, le poisson s'agite de plus en plus. Vers 25°, dès le début des essais, alors que la quantité d'oxygène dissous est normale, les mouvements respiratoires sont très actifs. Ils sont dyspnéiques, rappellent ceux qui se manifestent en milieu asphyxique. L'appareil branchial semble ne plus suffire aux besoins en O₂ des oxydations internes. A 35°, au bout de 40 minutes, l'animal est en état de mort apparente. Il n'en revient que péniblement.

Quelle est la part de la température, quelle est celle du mouvement dans cette augmentation du métabolisme général?

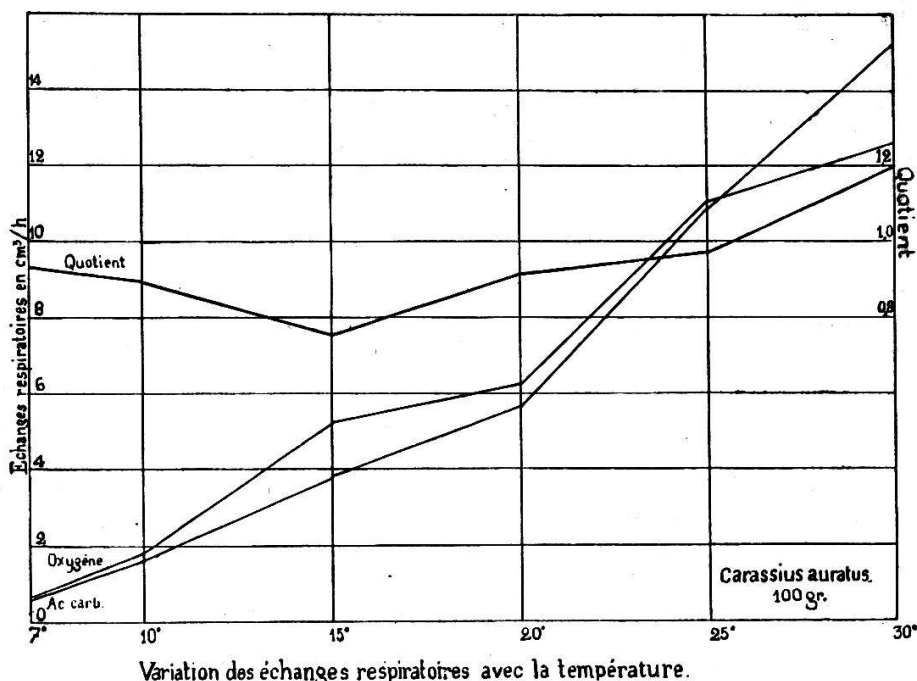
A Concarneau, un *Cottus bubalis* de 15 g. a réagi comme suit:

Température	O ₂ /h cm ³	CO ₂ /h cm ³	Quotient
18°	1,03	0,76	0,74
20°	1,63	1,41	0,87
22°	1,71	1,61	0,94

Le métabolisme de cette espèce est plutôt bas, parce que les individus sont pratiquement immobiles, même à température élevée. Et pourtant il s'élève dans le même sens que la température du milieu. L'augmentation est donc attribuable essentiellement à la température.

Au-dessous de 15°, le poisson se comporte comme les homéothermes hibernants, à cette réserve près que chez le premier le quotient s'élève, que chez les seconds d'après Du Bois, il s'abaisse quand la température descend.

Le schéma ci-après résume les mêmes résultats. On y voit mieux l'allure du comportement en même temps que la température passe de 7° à 30°. Les échanges s'exagèrent entre 20 et 25°, la production de CO₂ plus que la consommation de O₂. Au delà, entre 25 et 30°, il y a fléchissement relatif de la consommation, ce pendant que la production de CO₂ augmente dans de telles proportions que manifestement l'animal est en situation critique.



Voici une autre série fournie par un *Carassius auratus* de 100 g., de janvier à mars 1930:

Température	Durée	O ² /h cm ³	CC ² /h cm ³	Quotient
3-5°	554 h.	1,19	1,26	1,07
6°	134 h. 45	2,31	2,27	0,98
7°	56 h. 15	2,2	1,8	0,83
8°	91 h.	4,0	3,0	0,75
10°	43 h. 30	4,1	3,1	0,76

L'augmentation du quotient au-dessous de la température moyenne est donc un fait bien établi. L'animal s'immobilise, ses mouvements respiratoires sont rares. Peut-on parler d'une lutte contre le froid? Il n'y a pas de thermogénèse si l'on n'envisage que l'allure des seuls échanges. Elle existe peut-être si l'on considère celle du seul quotient.

Enfin, pendant la longue durée des essais consécutifs à 3-5°, les échanges n'ont pas varié. On pouvait penser que l'animal s'adapterait à cette température en les améliorant peu à peu. Cette hypothèse ne s'est pas confirmée.

Résumé.

1° Les poissons sont sensibles aux variations de la pression atmosphérique. Cette sensibilité se mesure par de grandes différences dans leurs échanges gazeux et leurs quotients respiratoires, qui varient dans le même sens que la courbe des pressions. (page 14.)

2° A basse température, les poissons ne réagissent qu'avec un retard de 48 h. environ aux variations de la pression atmosphérique. Ce retard diminue ou disparaît en même temps que la température s'élève. (p. 16.)

3° Les résultats ci-dessus se confirment lorsqu'on soumet le poisson à des surpressions ou à des dépressions expérimentales de l'ordre de 5 à 15 cm. Hg. (p. 22.)

4° L'animal est plus sensible à la dépression qu'à la surpression.

5° L'analyse du quotient respiratoire prouve que les variations de pression modifient directement le mécanisme des oxydations internes et après coup seulement le taux des échanges gazeux. (p. 25.)

6° Dans le cas d'une dépression prolongée, les expériences révèlent que l'animal augmente d'abord ses oxydations internes, comme s'il tentait de s'opposer par un mécanisme

de défense à la perturbation agissante; puis, après quelques heures, il les stabilise à un taux inférieur à la normale. (p. 25.)

7° Lorsque la température passe subitement de 8° à 15°, l'animal augmente immédiatement ses échanges, sa production de CO² plus que sa consommation d'oxygène. Mais la température restant à 15°, on assiste ensuite à une réaction en sens inverse, d'autant plus profonde que la précédente a été plus violente. Enfin, les échanges se stabilisent à un niveau supérieur à celui de 8°. (p. 33.)

8° Les échanges respiratoires augmentent avec la température. Très réduits vers 0°, ils atteignent leur maximum vers 30°. (p. 36.)

9° Le quotient respiratoire est minimum vers 15°; il augmente ensuite, que la température monte ou qu'elle baisse. Nous considérons donc ce point comme *température de dépense minimum*. (p. 37.)
