

Archiv

11802 ANNALES  
DE LA  
SOCIÉTÉ SCIENTIFIQUE

DE BRUXELLES

EXTRAIT

Vlaams Instituut voor de Zee  
*Flanders Marine Institute*

Essai d'interprétation de la soi-disant  
« réduction vitale » de sels d'argent  
par certains organes d'Arthropodes

PAR

M. H. KOCH

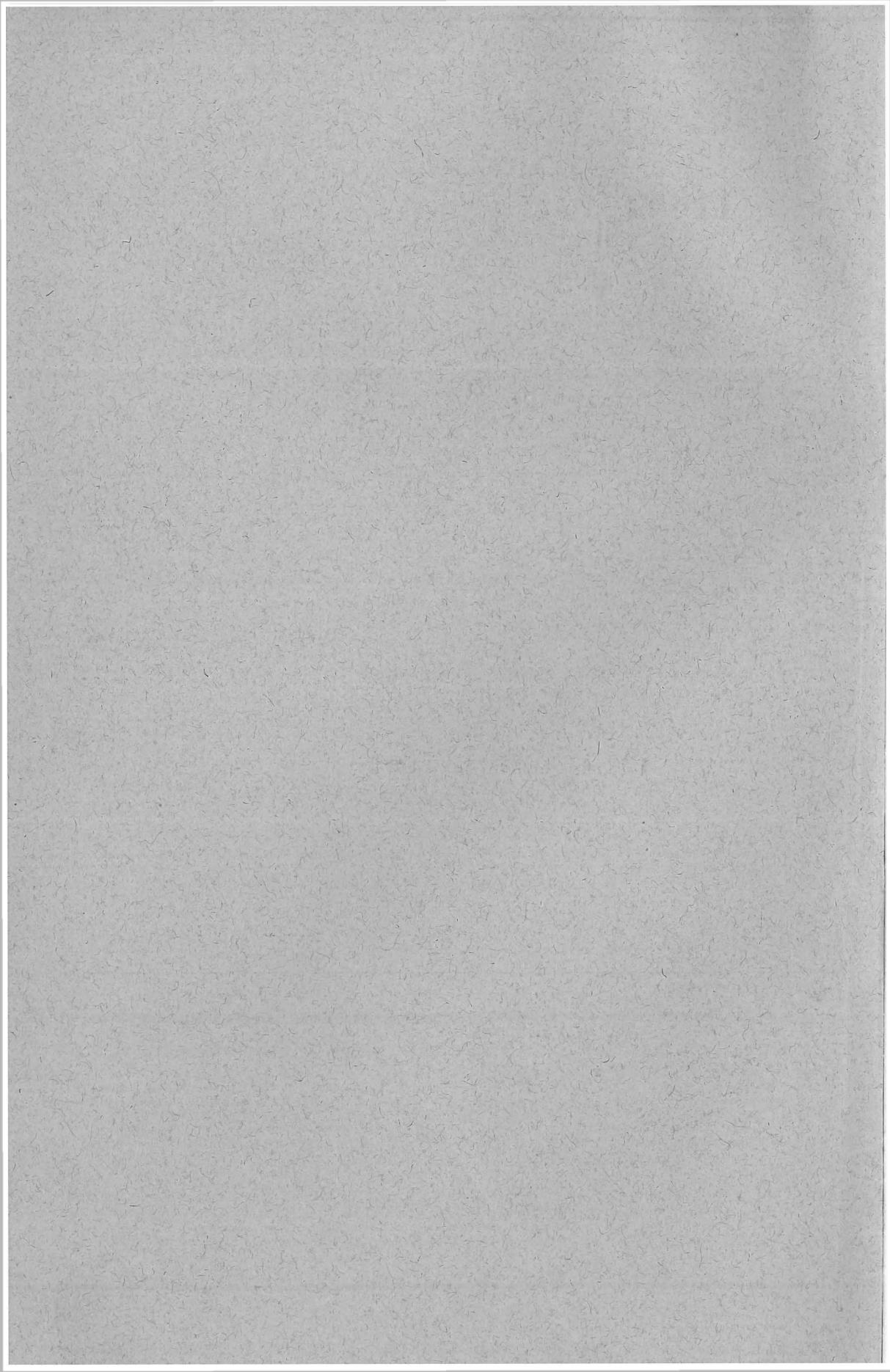
LOUVAIN

Secrétariat de la Société Scientifique  
2, RUE DU MANÈGE, 2  
Chèques postaux 202746

PARIS

Les Presses Universitaires de France  
49, BOULEVARD S<sup>e</sup> MICHEL, 49  
Compte chèques postaux 392-33

1934



*A M. Marnieu le Professeur Gilson  
hommage respectueux*

*H. Koch*

Extrait des *Annales de la Société scientifique de Bruxelles.*

Série B, *Sciences physiques et naturelles*, t. LIV, 1934, p. 346.

## Essai d'interprétation de la soi-disant « réduction vitale » de sels d'Argent par certains organes d'Arthropodes

PAR

**H. KOCH**

(*Laboratoire de Zoologie de l'Université catholique de Louvain*)

### PLAN

#### I. Introduction.

#### II. Le phénomène d'absorption vitale de sels d'argent et d'autres substances par certains organes d'Arthropodes.

#### III. Organes où se produit l'absorption des ions Ag.

- A. Crustacés.
- B. Insectes.

#### IV. Caractères histologiques de ces organes.

#### V. Interprétation de leur fonction.

##### A. Rôle respiratoire.

1. Interprétation de Gicklhorn (1925).
2. Interprétation de Keller (1930).
3. Valeur des expériences de Dejdar et Gicklhorn (1932).

##### B. Mises au point.

1. Ce qu'il faut entendre par organes respiratoires.
2. L'emploi de protozoaires comme « indicateurs » d'échanges respiratoires.
3. Mode de fonctionnement des organes respiratoires.
4. Emploi de colorants réduits pour déceler les organes respiratoires.
5. Conclusion de ces mises au point.

##### C. Éléments d'une nouvelle interprétation de la fonction de ces organes.

#### VI. Résumé.

#### VII. Bibliographie:

## I. — INTRODUCTION

Des sels d'argent en solution même très étendue ( $\text{Ag NO}_3$  à 0,1 % par exemple) mis au contact du corps de certains Arthropodes, forment très rapidement un précipité, en des organes ou des points localisés, constants pour chaque espèce. Ce précipité ne se forme que si les organes sont vivants. Cette précipitation vitale fut étudiée surtout par Gicklhorn (1925) et par ses collaborateurs; ils la nomment « Réduction vitale » de sels d'argent et considèrent qu'elle peut servir à déceler des organes respiratoires.

Au cours de recherches sur la respiration des insectes aquatiques nous avons analysé ce phénomène. L'observation montre que la « Réduction vitale » n'est que secondaire, le premier phénomène est « l'absorption vitale » des sels d'argent. L'existence du phénomène a été observé dans plusieurs organes chez lesquels il n'avait pas encore été signalé; il apparaît dès lors une analogie physiologique entre les organes auxquels des rôles assez divers avaient été attribués.

Une interprétation toute spéciale du fonctionnement respiratoire des organes en question fut proposée par Keller (1930); elle est insoutenable.

Nous pensons pouvoir interpréter tout différemment qu'on ne le fit, le fonctionnement des organes d'Arthropodes qui absorbent vitalement les sels d'argent. Mais il nous faut remettre en question plusieurs affirmations des auteurs et préciser quelques points discutables.

## II. — LE PHÉNOMÈNE D'ABSORPTION VITALE DE SELS PAR CERTAINS ORGANES D'ARTHROPODES

Gicklhorn (1925) a signalé que, quand on met des Daphnies (*Daphnia magna*), après lavage préalable à l'eau distillée, dans une solution d' $\text{Ag NO}_3$  (0,05 — 0,001 %), il se forme très rapidement un précipité, exclusivement localisé dans les 5 « sacs branchiaux » : l'animal reste longtemps en vie. Ce précipité est blanc, mais en lumière transmise, au microscope, il paraît noir à cause de son opacité : plus tard le précipité devient effectivement noir. Gicklhorn désigne ce phénomène sous le nom de « réduction vitale » de l' $\text{Ag NO}_3$ ; il observe que ceci ne se produit plus avec des animaux tués au préalable soit par un fixateur, soit par la chaleur : d'où le qualificatif « vital »; il conclut à l'existence dans les sacs branchiaux d'une substance réductrice très labile.

Il observe également que certaines cellules de sacs branchiaux absorbent beaucoup plus activement les ions Ag que d'autres.

Il ne s'agit pas ici de la mise en évidence de contours cellulaires comme différentes méthodes histologiques aux sels d'Ag permettent de la réaliser; le précipité est localisé dans tout le corps cellulaire.

Ces observations sont exactes, mais en ce qui concerne l'interprétation, il est inexact d'appeler ce phénomène « Réduction vitale » : cette expression se rapporte au phénomène secondaire.

Le phénomène primaire est l'absorption des ions Ag : elle se manifeste par la formation d'un précipité blanc opaque : la couleur du précipité indique qu'il s'agit de la formation d'un sel d'Ag insoluble et non pas de la précipitation d'Ag réduit : dont la coloration serait noire dès le début.

Plus tard, avec le concours de la lumière, le précipité blanc primitif devient effectivement noir : par réduction du sel d'Argent primitive-ment formé. Cette *réduction* n'a rien de « vital » : elle se produit — bien que plus lentement — dans des cellules tuées, après que le sel d'Argent s'y est formé.

C'est *l'absorption* des ions Ag qui est vitale.

Gicklhorn observe encore que d'autres substances pénètrent à travers les mêmes organes : le  $\text{KMnO}_4$  dont la réduction fournit des images aussi nettes que celles de l' $\text{AgNO}_3$ , le  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ , des sels d'Au, de Cu, de Fe, de Co, de Pb : la mise en évidence de ces quatre dernières substances exige leur transformation en sulfures : les résultats plus difficiles à obtenir sont aussi moins nets.

Nous avons pu constater que d'autres corps à poids moléculaire faible et dont l'absorption devient visible par une réaction donnant un corps coloré, pénètrent aux mêmes endroits, p. ex. des réducteurs tels que le pyrogallol, le métol, etc. : l'absorption met un temps très long, parfois plusieurs heures, avant de se manifester, les animaux meurent rapidement.

Gicklhorn a complètement négligé la signification que pouvait avoir la pénétration de tous ces corps pour accorder une attention exclusive à la réduction de l'Ag et du  $\text{MnO}_4^-$ .

Nous avons vu que le phénomène de réduction n'est que secondaire — le changement de couleur du précipité formé avec l'Ag le démontre nettement : qu'une telle réduction se produise dans un tissu, où il y a tant de produits oxydables, cela n'a rien que de très normal : c'est l'absorption élective par un organe ou un groupe de cellules qui constitue le fait saillant.

A cause de la netteté des images fournies et de la rapidité avec laquelle on les obtient, nous avons employé dans nos recherches ulté-

rieures à peu près uniquement l' $\text{Ag NO}_3$  en solutions faibles : la concentration influence uniquement la vitesse avec laquelle la réaction devient visible comme l'a déjà noté Gicklhorn.

Cette absorption d' $\text{Ag}$  est frappante à cause de sa grande électivité et des figures violemment contrastées qu'elle fournit.

### III. — ORGANES OU SE PRODUIT L'ABSORPTION DES IONS AG

Les animaux sont plongés vivants dans une solution d' $\text{Ag NO}_3$  (généralement 0,05 à 0,1 %) après avoir été lavés convenablement à plusieurs reprises, dans de l'eau distillée.

#### A. — Crustacés

L'absorption a été signalée par Gicklhorn (1925) pour les sacs branchiaux des Daphnies et par Gicklhorn et Keller (1925) pour le « Nackenorgan » des Cladocères, surtout des jeunes. Dans ces organes il y a deux espèces de cellules : après traitement à  $\text{Ag NO}_3$  les branchies prennent l'aspect d'un filet avec des « Netzmäschchen » et des « Netzlücken » (G. et K.). Les « Netzmäschchen » seraient des cellules à pouvoir réducteur prépondérant, les « Netzlücken » sont des cellules qui bleuissent plus rapidement quand les animaux sont mis dans une solution de bleu de méthylène réduit : elles seraient plus oxydantes.

Remarquons que cette différence de comportement vis-à-vis du  $\text{Ag NO}_3$  et du bleu de méthylène ne repose pas nécessairement sur un pouvoir de réduction ou d'oxydation différent, mais résulte probablement d'une différence dans la vitesse d'absorption des substances considérées par les deux espèces de cellules.

Dejdar (1930) examine en détail chez de nombreux Phyllopodes la corrélation qui existe, au point de vue de ces réactions, entre le « Nackenorgan » et les branchies.

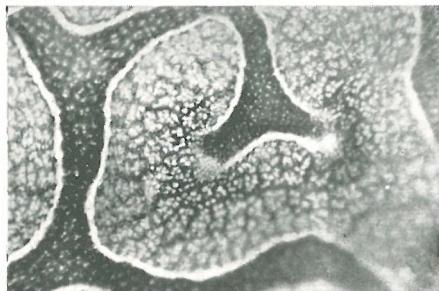
Chez les jeunes l' $\text{Ag}$  est absorbé intensément au niveau du « Nackenorgan », plus tard l'activité de cet organe régresse ; les branchies entrent en fonction et l'absorption finit par ne plus se produire qu'à leur niveau. Là où il n'y a pas de branchies (p. ex. *Leptodora*), le Nackenorgan reste fonctionnel pendant toute la vie.

*Chirocéphalus* nous a fourni des images particulièrement nettes, où on voit que l' $\text{Ag}$  se fixe abondamment sur certaines granulations cytoplasmiques allongées, beaucoup plus abondantes dans certaines cellules que dans d'autres.

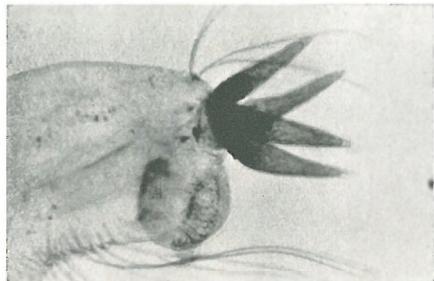
Pour être bref, nous pouvons dire que tous les organes décrits



*Microphoto 1* : partie de branchiostège de *Palaemonetes varians* (Leach) traité au  $\text{AgNO}_3$  en solution à 1 % 2 min.



*Microphoto 2* : partie de branchiostège de *Leander serratus* (Pennant), idem.



*Microphoto 3* : branchies anales de *Chaoborus crystallinus* (De Geer), idem. 5 min.



*Microphoto 4* : rectum d'*Agrion* sp. : les plages ovales d'épithélium spécial ont seules fixé l'Ag.



*Microphoto 5* : rangée de lamelles trachéo-branchiales au rectum de *Libellula* sp. ; les « bourrelets de base » (en noir) absorbent électivement l'Ag.



comme branchies chez les Crustacés aussi bien d'eau douce que marins, que nous avons observés, absorbent l'Ag; il en est de même de la face interne des branchiostèges.

Les aspects obtenus diffèrent fortement d'une espèce à l'autre. C'est ainsi que chez *Asellus (aquaticus)*, la « région spéciale » (*Kimus* 1898) des exopodites seule prend l'Ag : *Kimus* avait déjà constaté cette affinité pour l'Ag et l'a employée à des fins anatomiques : il fait remarquer que cette réaction n'a rien de commun avec la précipitation d'Ag qui fait apparaître les limites cellulaires. *Dejdar* (1930) a étudié la même réaction pour des organes temporaires des embryons d'*Asellus*.

Sur les branchiostèges de Décapodes, face interne, on observe des différences très nettes au point de vue de la fixation de l'Ag : ainsi on obtient des contrastes violents qui donnent une excellente idée de l'électivité de l'absorption, p. ex. chez les *Palaemonetes varians* (Leach) : (microphoto 1) sur un fond sombre présentant une structure ± réticulée, se détachent des disques plus intensément colorés (prenant une teinte ± violette au début de la réduction), parsemés de points blancs et entourés d'un anneau où il ne s'est produit aucune absorption. En mettant des *Palaemonetes varians* dans une solution rosée de  $KMnO_4$  il ne se forme aucun précipité ni dans l'anneau ni dans le disque qu'il entoure : ceci montre bien que dans ces absorptions ce n'est pas une question d'épaisseur de cuticule qui intervient, mais bien une affinité spécifique des tissus.

Ces phénomènes sont à rapprocher des faits signalés récemment par *Jirovec* et *Wenig* pour les champs branchiaux de *Argulus*; le petit champ branchial de cet animal semble jouir des mêmes propriétés que les disques des branchiostèges de *Palaemonetes*, alors que les autres parties du branchiostège semblent correspondre au grand champ branchial.

Chez d'autres décapodes, p. ex. *Palaemon serratus* (microphoto 2), un traitement au  $Ag NO_3$  fait apparaître les mêmes tissus mais forme un autre dessin caractéristique pour l'espèce : nous ne sommes pas encore parvenus à élucider les bases cytologiques exactes de ces différences.

#### B. — *Insectes*

Nous avons constaté que tous les organes des larves de diptères, connus sous le nom de branchies sanguines ou parfois de branchies trachéennes, absorbent de l'Ag. *Gicklhorn* et *Keller* signalent déjà le phénomène pour *Corethra*, *Culex* et *Chironomus*. Les appendices ventraux des larves de ce dernier insecte ne manifestent pas cette activité.

Les évaginations, rétractiles dans le rectum, des larves de *Simulium* absorbent également l'Ag.

Chez les larves de *Corethra* (*Chaoborus*) l'absorption se produit plus intensément vers la base des quatre appendices : il y a formation d'un anneau (microphoto 3). Chez beaucoup d'autres larves de diptères cette réaction met en évidence d'une manière particulièrement nette les limites du tissu spécial localisé autour des appendices.

Chez les larves de *Libellules* (*Libellula*, *Aeschna*), l'Ag est absorbé par le tissu spécial appelé « bourrelet de base » par Sadones (1896) qu'on trouve à la base de lamelles trachéo-brachiales du rectum. La lamelle trachéo-brachiale elle-même ne réagit pas (microphoto 5). Les six plages d'épithélium spécial que Faussek (1887) a homologuées aux « glandes rectales » des insectes terrestres, et qu'on trouve près de l'anus, présentent la même affinité. Les animaux peuvent survivre 2-3 jours après la destruction de ces tissus.

Si on injecte la solution d'Ag NO<sub>3</sub> dans « l'ampoule pré-rectale » (Sadones) des mêmes animaux, on voit se produire le même phénomène dans les trois plages d'épithélium spécial (1) richement pourvu de trachéoles.

On a attribué un rôle dans l'élimination du CO<sub>2</sub>, aux bourrelets de base (Deegener 1913) et aux plages de tissu spécial de l'ampoule pré-rectale (Sadones 1896). Chez les larves d'Odonates zygoptères les trois grandes plages d'épithélium cylindrique souvent richement pourvues de trachéoles qu'on trouve dans le rectum et auxquelles (Gericke 1917 p. ex.) on attribue le rôle de trachéo-branches ou de branches sanguines, absorbent également l'Ag à l'exclusion de tout autre tissu du rectum (microphoto 4). Tout cela, nous l'avons déjà signalé brièvement dans un autre travail (H. Koch, 1934).

Enfin chez les insectes terrestres les « glandes rectales » jouissent de la même propriété. On a attribué différents rôles à ces « glandes rectales », mais Wigglesworth (1932) suggère en s'appuyant sur de nombreux arguments logiques que ces organes serviraient à réabsorber l'eau contenue dans les excréments.

Il émet l'idée (p. 148) que les bourrelets de base des trachéo-branches de larves de *Libellule*, ainsi que d'autres organes à aspect de branches chez les larves d'insectes aquatiques et parasites pour-

(1) Il est à noter ici que même chez des animaux ayant vécu pendant plusieurs heures dans une solution d'Ag NO<sub>3</sub>, nous n'avons jamais constaté à la dissection que de l'Ag était fixé dans l'ampoule pré-rectale : cela prouve bien, contrairement à l'hypothèse émise par Sadones, que de l'eau n'entre pas dans cette ampoule comme dans le rectum.

raient également jouer un rôle dans le contrôle de l'échange d'eau entre le milieu interne et le milieu externe.

En 1933 il est parvenu à démontrer à l'aide d'expériences très ingénieuses que les appendices périanaux des larves du moustique *Aedes argenteus* sont des organes absorbant de l'eau — « water absorbing organs » — et que leur fonction respiratoire n'est que secondaire.

#### IV. — CARACTÈRES HISTOLOGIQUES DE CES ORGANES

Au point de vue cytologique tous ces organes, dont nous avons repris l'étude, possèdent des caractéristiques très particulières, constantes :

1. Cellules très grandes, protoplasme abondant, gros noyaux très différenciés.
2. Granulations nombreuses probablement de nature mitochondriale.
3. Si la présence d'une bordure en brosse du côté externe n'est pas constante, le protoplasme apparaît toujours très fibrillaire : ces tonofibrilles perpendiculaires à la surface de l'organe apparaissent avec tous les fixateurs.
4. Parfois on constate la présence de vacuoles à contenu aqueux.

Ces caractéristiques semblent indiquer une activité toute spéciale et un métabolisme intense.

#### V. — INTERPRÉTATION DE LA FONCTION DE CES ORGANES

##### A. — *Rôle respiratoire.*

###### 1. *Interprétation de Gicklhorn (1925).*

L'absorption d'Ag fut donc observée d'abord pour les sacs branchiaux de *Daphnia magna* : organes auxquels on attribue le rôle d'organes respiratoires. Cette constatation et l'attention exclusive accordée par Gicklhorn et ses collaborateurs au phénomène secondaire de « réduction » du sel d'argent formé, ont amené ces auteurs à conclure que cette affinité est caractéristique pour des organes respiratoires et ainsi que tous les organes qui la présentent sont des organes respiratoires.

Cependant rien n'est moins démontré que la fonction respiratoire des « sacs branchiaux » de *Daphnia* : les seules raisons qu'on peut invoquer en faveur de cette interprétation reposent sur une analogie

morphologique avec des organes d'autres crustacés dont la fonction exclusivement respiratoire n'est elle-même pas démontrée.

*2. Interprétation de Keller-Spiro (1930).*

R. Keller suggère une interprétation très spéciale du fonctionnement respiratoire des organes qui donnent la réduction vitale du Ag NO<sub>3</sub>.

Ces organes absorberaient par électro-endosmose de l'eau avec l'oxygène qu'elle tient en solution; cet oxygène servirait à la respiration tandis que l'eau privée d'oxygène serait éliminée d'une façon ou d'une autre.

« Es könnte also dasz sauerstoffgesättigtes Wasser electro-endosmotisch in diese Organismen hineingetrieben werde. — Spiro unveröffentlicht » — p. 339.

Cette interprétation ne résiste pas à un simple raisonnement : Chez les animaux d'eau douce il existe une différence de pression osmotique notable entre le milieu ambiant et le milieu interne.

Si de l'eau douce avec l'oxygène qu'elle contient était absorbée par un organisme, son absorption pourrait se faire sans dépense d'énergie, mais son élimination à l'encontre de la pression osmotique du sang exigerait une dépense d'énergie supérieure à l'énergie qui peut être fournie par la combinaison de l'oxygène qu'elle contient avec les substances présentes dans l'organisme.

En effet, c'est la combinaison de l'oxygène avec des hydrates de carbone qui, par unité de volume d'oxygène employé, fournit le maximum d'énergie. Or, la combinaison d'oxygène avec une molécule gramme de glucose fournit 673,2 cal.

La consommation d'un (1) litre d'oxygène peut donc fournir au maximum à un animal 5,011 cal.

Dans un litre d'eau, saturé d'air, il y a à la température de 10° environ 7,8 cc d'oxygène dissous.

Cette quantité d'oxygène pourrait fournir à un organisme 0,0394 cal.

Quel est d'autre part le travail nécessaire pour éliminer un litre d'eau à l'encontre d'une certaine pression osmotique ? On peut poser le problème suivant :

Quelle énergie faut-il dépenser pour retirer un litre d'eau pure d'une solution dont la pression osmotique est et reste une atmosphère : une solution 0,02 M de NaCl a à peu près cette pression osmotique.

Tension de vapeur eau pure à 10° = 9,179 mm Hg.

Tension de solution 0,02 M NaCl à 10° = 9,108 mm Hg.

La formule exprimant le travail à fournir par Mol gr d'eau étant à 10° C. ;

$$W = RT \log \frac{P_2}{P_1} = 1.99 \times 283 \times 2.3026 \log \frac{9.179}{9.108} = 14,095 \text{ cal.}$$

donc par litre 782,3 cal.

Noter que ce chiffre exprime le travail minimum et cela pour une différence de pression osmotique de 1 atmosphère : en réalité la différence de pression osmotique entre le sang d'un animal d'eau douce et l'eau où il vit atteint souvent plusieurs atmosphères.

Comparé à 0,0394 cal il montre, on ne peut plus clairement, que l'idée émise par Keller-Spiro n'est pas à retenir un seul instant.

### 3. *Interprétation de Dejdar et Gicklhorn (132).*

Dejdar et Gicklhorn employant des spirilles et des Polytoma comme indicateurs de tension d'oxygène et détecteurs d'organes respiratoires ont constaté une absorption d'oxygène plus intense au niveau du « Nackenorgan » de Leptodora; la fixation préférentielle de Colacium vesiculosum sur ce même organe leur fait conclure à l'élimination abondante de CO<sub>2</sub> en cet endroit. Ces faits ne démontrent pas que l'organe en question est un organe respiratoire.

Ceci demande quelques précisions.

## B. — *Mises au point*

### 1. *Ce qu'il faut entendre par organe respiratoire.*

La seule définition qu'on puisse accepter, d'après nous, d'un organe respiratoire est la suivante : un organe qui emprunte au milieu extérieur une quantité d'oxygène supérieure à celle qui lui est nécessaire pour sa propre consommation, l'excédent étant alors transporté par le sang (ou les trachées chez les animaux à système trachéen clos) vers les organes internes. Cette définition appliquée au CO<sub>2</sub> devient : un organe qui déverse dans le milieu extérieur une quantité supérieure à celle qui provient de son propre métabolisme. Tout organe externe prend de l'oxygène au milieu extérieur et y déverse du CO<sub>2</sub>. La plus grande partie de ces gaz traverse cependant certains organes qui offrent des facilités spéciales pour ce passage : ceci sont des organes respiratoires.

La fonction respiratoire d'un organe ne peut donc se ramener à une question de tout ou rien, mais bien à une question de pourcentage : l'organe sera d'autant plus « respiratoire » que ce pourcentage sera plus élevé.

Comme Bethe (1925) conclut très justement, la notion de transport (d'O<sub>2</sub> et CO<sub>2</sub>) doit prédominer quand on parle de la respiration.

*2. L'emploi de protozoaires comme « indicateurs » d'échanges respiratoires.*

Les points de vue que nous venons d'énoncer ont été entièrement négligés par les auteurs qui ont employé p. ex. des protozoaires comme détecteurs d'organes respiratoires.

Fox (1920); Thorpe (1931); Dejdar et Gicklhorn (1932) Wigglesworth (1933).

Leurs expériences prouvent bien qu'une grande partie de l'oxygène est absorbée au niveau de certains organes, mais ne permettent pas de conclure que ce sont des organes respiratoires : pour cela il faut supposer que ces organes ont un métabolisme propre négligeable. Or, leur structure fait souvent plutôt prévoir un métabolisme intense.

Pour se rendre compte de la valeur d'un organe en tant qu'organe respiratoire, l'indication donnée par les expériences avec les protozoaires employés comme indicateurs de tension d'oxygène sur un animal normal devrait toujours être suivie par une expérience où la circulation du sang est bloquée de façon à empêcher le transport de l'oxygène : s'il y a une différence notable entre les résultats de la première et de la deuxième expérience on pourra conclure à la valeur respiratoire de l'organe; dans le cas contraire on a la preuve que l'organe absorbe beaucoup d'oxygène pour sa propre consommation et l'on pourra en déduire qu'il a un métabolisme intense : il est évident que cette seconde expérience doit pouvoir se réaliser en peu de temps, sinon le tissu de l'organe pourrait mourir lui-même.

*3. Mode de fonctionnement des organes respiratoires.*

Cette conclusion suppose cependant que nous soyons fixés sur le mode de fonctionnement d'un organe respiratoire, c'est-à-dire sur la cause qui fait pénétrer l'oxygène dans l'organisme. Elle n'est évidemment valable que si l'oxygène traverse l'épithélium à la suite de la différence de pression (de ce gaz) entre le milieu externe et le milieu interne, c'est-à-dire par simple diffusion. Si l'oxygène pénétrait à la suite d'une sécrétion, le phénomène pourrait se continuer même si son transport était supprimé.

A vrai dire on n'a aucune raison de croire à cette dernière éventualité, même chez les invertébrés; M. Krogh (1915) a démontré depuis longtemps que chez les vertébrés la diffusion suffit à la pénétration de l'oxygène et à fortiori à l'élimination du CO<sub>2</sub>.

Chez les invertébrés l'épithélium respiratoire est parfois très mince, ce qui semble indiquer que l'oxygène passe également par diffusion.

Dans un travail assez récent, Remy (1925) conclut que le passage de l'oxygène à travers les branchies des crustacés e. a. se fait par un

phénomène de sécrétion chimique : il invoque d'abord l'épaisseur souvent assez considérable de cet épithélium.

Il raisonne de la façon suivante (p. 199) « Si le passage de l'O<sub>2</sub> à travers les parois des organes respiratoires n'obéissait qu'aux lois de la diffusion ces parois devraient toujours avoir une faible épaisseur. L'intensité des échanges osmotiques augmentant lorsque la membrane de dialyse s'amincit. Or, ce n'est généralement pas ce qu'on observe. »

L'argument est sans valeur : diminuer de moitié l'épaisseur d'une membrane ou doubler sa surface donne exactement le même résultat au point de vue de la diffusion : une membrane respiratoire n'est donc pas nécessairement très mince.

Il se peut très bien que malgré leur épaisseur plus considérable leur surface soit suffisante pour permettre à la quantité d'oxygène nécessaire de pénétrer par diffusion.

Mais Remy pense avoir obtenu des preuves expérimentales en faveur de la théorie chimique du passage de l'oxygène dans le milieu interne.

Il nous paraît utile de discuter avec quelque détail cette partie de l'argumentation de l'auteur.

#### *4. Emploi de colorants réduits pour déceler les organes respiratoires.*

Remy injecte un colorant réduit (généralement c'est l'indigo) et constate que la couleur est régénérée au niveau de certains organes externes par l'action de l'oxygène pénétrant du milieu extérieur : la couleur est plus forte dans un organe que dans un autre et plus intensément régénérée dans certaines parties d'organes que dans d'autres.

A première vue la méthode est très séduisante. Cependant pour pouvoir en tirer les conclusions désirées il faut faire de nombreuses hypothèses — dont plusieurs sont très invraisemblables — et auxquelles Remy ne semble pas avoir songé.

Ainsi il faut admettre que l'indigo réduit (p. ex.) pénètre avec la même facilité dans tous les organes (externes) du corps; s'il existe des membranes cellulaires laissant passer même de fortes quantités d'oxygène mais qui ne se laissent pas pénétrer par l'indigo réduit, il ne se formera évidemment jamais de précipité dans ces organes. Remy conclurait dans ce cas que l'organe en question n'est pas respiratoire puisque le colorant oxydé n'est pas régénéré à l'intérieur des cellules : l'indigo bleu se reformerait évidemment dans le sang mais serait continuellement emporté; d'ailleurs un précipité formé dans le sang, dans le milieu interne proprement dit, ne compte pas pour Remy !

Ensuite Remy conclut du bleuissement plus ou moins intense à la valeur plus ou moins respiratoire de certains organes ou parties d'organes : ici encore la même réserve s'impose : même à épaisseur égale des membranes, l'intensité de la coloration dépendra plus de la concentration de l'indigo que de l'intensité du passage de l'oxygène : l'auteur n'en tient compte nulle part.

En faveur de la théorie chimique Remy invoque l'argument suivant : quand on examine, après injection d'indigo, une membrane d'organe respiratoire, on constate que l'indigo bleu régénéré n'est pas réparti d'une façon homogène dans tout le cytoplasme, mais qu'il est localisé sur certaines granulations probablement de nature chondriosomique. Cela prouve d'après lui que « l'oxygène n'est pas dissous dans le cytoplasme et qu'il doit subir une série de transformations au sein de la cellule et les grains qui oxydent l'indigo réduit, représenteraient, matérialiseraient un de ces états » — p. 200.

Remarquons tout d'abord que l'obtention des images invoquées par l'auteur est liée à des conditions expérimentales très précises : « si l'injection (d'indigo) n'a pas été trop abondante et lorsque l'eau de la cuvette à dissection est bien purgée d'air » p. 200 — ensuite il faut employer de l'indigo car d'autres colorants, p. ex. le bleu de méthylène, colorent tout le cytoplasme, p. 152-153.

Puis Remy ne tient pas compte du coefficient de partage d'une substance soluble entre les divers constituants d'un milieu non homogène.

Il se peut très bien que l'oxygène soit beaucoup plus soluble dans les granulations que dans le protoplasme proprement dit : en ce cas il est évident que, puisqu'elles contiennent une plus grande quantité d'oxygène, elles pourront oxyder une plus grande quantité d'indigo (qui continuera à s'y accumuler, car une fois oxydé il devient insoluble) et deviendront ainsi d'un bleu intense. Si la différence de solubilité est très marquée il se peut très bien que ces granules soient bleus, alors que tout le reste paraît incolore, parce que la quantité d'indigo présente est trop faible pour qu'on puisse l'apercevoir.

De plus il faudrait tenir compte non seulement du coefficient de partage de l'oxygène, mais également de celui de l'indigo réduit.

Enfin il est très possible que l'indigo réduit puisse être oxydé uniformément par tout le cytoplasme et que par après l'indigo bleu puisse être adsorbé par les granulations en question.

Tout ceci suffit pour montrer que les résultats invoqués par Remy sont susceptibles d'interprétations diverses et ne constituent pas des preuves en faveur de la théorie de la sécrétion d'oxygène par les organes respiratoires des invertébrés en général et des crustacés ne particulier.

5. *Conclusions de ces mises au point.*

Tout ceci indique que si l'épithélium de certaines « branchies » présente une structure qui fait penser à une activité spéciale, il n'y a aucune raison d'admettre que cette activité est nécessitée par le transport de l'oxygène vers l'intérieur; la diffusion suffit à expliquer ce phénomène.

Il est très probable qu'en dehors de leur fonction respiratoire, qui n'est pas douteuse, ces organes en remplissent également une autre qui devient prédominante pour quelques-uns de ceux dont il est question ici.

C. — *Éléments d'une nouvelle interprétation*

L'absorption d'Ag et d'autres corps indique incontestablement une analogie physiologique entre les différents organes où elle se produit; c'est la faculté d'absorber activement des substances de poids moléculaire faible.

Les substances dont on peut aisément démontrer l'absorption sont toutes non physiologiques : de là il n'y a pas loin à supposer que normalement ces mêmes organes prennent au milieu extérieur certains constituants du corps de l'animal.

Le milieu extérieur avec lequel la plupart des organes en question sont en contact permanent est de l'eau contenant en solution des électrolytes divers. Dans le milieu interne d'un animal d'eau douce, les sels se trouvent à une concentration bien supérieure à celle qu'on trouve dans leur milieu externe. Le sang des animaux marins est sans doute souvent à peu près isotonique à l'eau de mer, mais la proportion relative des sels y est très différente comme l'a montré encore récemment Bogucki (1932) pour Mesodotea entomon. D'autre part l'élimination des produits d'excrétion entraîne probablement toujours non seulement la perte d'une partie de l'eau de leur milieu interne mais aussi de sels.

Ainsi nous sommes amenés à attribuer aux différents organes dont il est question ici un rôle dans la restauration de la composition normale du milieu interne : un rôle analogue donc à celui qui est maintenant unanimement reconnu et démontré pour les tubes contournés du rein des vertébrés.

Les tubes contournés résorbent les constituants normaux du sang hors du liquide rejeté de l'organisme : le liquide contenu dans la lumière du tube contourné se trouve déjà en dehors de l'organisme : il fait partie du milieu externe.

Certains des organes considérés ici feraient de même : ampoule

pré-rectale des larves d'Odonates, glandes rectales des insectes, tandis que d'autres : branchies de crustacés, bourrelet de base des lamelles trachéo-branchiales du rectum des larves de Libellulides, organes ovalaires des larves d'Odonates Zygoptères, « branchies sanguines » de larves d'insectes aquatiques en général prendraient directement ces substances au milieu extérieur, concentreraient les sels qui s'y trouvent pour en enrichir le milieu interne : cette absorption irait de pair évidemment avec une absorption d'une certaine quantité d'eau.

Comme nous l'avons dit plus haut, Wigglesworth (1932-1933) a émis l'hypothèse d'une absorption d'eau par certains de ces organes et est même déjà parvenu à démontrer l'existence d'une absorption de liquide par les « branchies anales » d'Aëdes argenteus.

Il ne considère que l'absorption d'eau.

La précipitation vitale de l'Ag, p. ex., par tous les organes dont nous parlons indique clairement qu'une absorption de sels est très probable.

On comprend dès lors pourquoi il se produit avec l'Ag dans ces organes un précipité si net et beaucoup plus abondant que dans n'importe quel autre organe du corps plongé dans la même solution : il y aurait formation de Chlorure d'Argent avec les chlorures absorbés normalement.

D'après notre interprétation, tous ces organes devraient donc fournir un travail de concentration assez intense : leur structure semble à elle seule déjà parler dans ce sens. Ce seraient donc des organes à métabolisme propre très élevé qui, lorsque l'animal est à son métabolisme de base pour une température donnée, utiliseraient pour eux une grande partie de l'oxygène absorbé : tout comme le rein des vertébrés.

Ainsi s'expliquent les résultats obtenus par Wigglesworth et Dejdar-Gicklhorn dans leurs expériences avec des protozoaires. Ainsi on comprend la présence de nombreuses trachéoles dans ces organes chez les insectes.

Cette façon d'envisager une des fonctions des organes dont il est question ici — et qui pour certains d'entre eux complète en quelque sorte celle que leur attribue Wigglesworth — ne peut évidemment (encore) avoir que la valeur d'une hypothèse de travail. Nous nous occupons de sa vérification.

#### RÉSUMÉ

Des sels d'Argent en solution très étendue mis au contact de la surface externe de certains Arthropodes sont absorbés très électivement par certains organes : ce phénomène est désigné sous le nom de

« réduction vitale » des sels d'Argent par Gicklhorn et ses collaborateurs (1925, etc.).

Cette dénomination est inexacte : le phénomène de réduction n'étant que secondaire et pas « vital » : l'absorption seule exige la vitalité des tissus.

Ces mêmes organes absorbent électivement de nombreuses autres substances.

Après avoir passé en revue les différents organes de crustacés et d'insectes pour lesquels le phénomène a été décrit, l'auteur le signale pour les branchiostèges de Décapodes où la précipitation de sels d'Argent fait apparaître des structures des plus remarquables ; les « glandes rectales » des insectes, le « bourrelet de base » des lamelles trachéo-brachiales des larves d'Odonates Anisoptères, des plages d'épithélium spécial dans l'ampoule pré-rectale des mêmes animaux, ainsi que dans un tissu analogue du rectum des Odonates Zygoptères.

Pour Gicklhorn et ses collaborateurs, cette réaction pourrait servir à déceler des organes respiratoires : l'auteur montre que cette opinion n'est pas fondée.

Ceci l'amène :

1. à préciser ce qu'il faut entendre par « organe respiratoire » ;
2. à discuter la valeur de l'emploi de protozoaires pour rechercher des organes respiratoires : telle qu'elle a été employée jusqu'à présent cette méthode peut donner des résultats complètement erronés ;
3. à montrer que pour conclure des résultats donnés par l'injection de colorants réduits (Remy 1925) à la valeur respiratoire d'un organe, il faut faire de nombreuses suppositions dont quelques-unes sont très invraisemblables. Les arguments invoqués par Remy en faveur de la théorie chimique du passage de l'oxygène à travers les membranes respiratoires sont dépourvus de valeur ;
4. à démontrer que l'idée de Keller-Spiro (1930) considérant que de l'oxygène absorbé en solution dans l'eau pourrait servir de source d'énergie à un animal, est intenable au point de vue thermodynamique.

D'après l'auteur tous les organes en question joueraient chez les invertébrés, un rôle analogue à celui qui est reconnu actuellement pour les tubes contournés du rein des vertébrés : absorption des constituants minéraux du milieu intérieur de ces organismes.

Nous sommes heureux de pouvoir exprimer notre profonde gratitude à M. le Prof. P. Debaisieux qui a bien voulu relire ce travail, nous aider par ses conseils, et qui a eu l'amabilité de prendre pour nous des microphotos. D'autres ont été prises pour nous par le R. P. A. Raignier, S. J., lui aussi nous le remercions bien sincèrement.

---

## BIBLIOGRAPHIE

- BETHE A. (1925). Handb. der Norm. und path. Physiol. Band II, 1 p. 1-36.
- BOGUCKI M. (1932). *Arch. Intern. de Physiol.* XXXV — fasc. 3.
- DEEGENER P. (1913). Schröders Handb. der Entom. I. 317-382.
- DEJDAR E. (1930). *Zschr. Morphol. und Oekol. der Tiere*. **19**.
- » (1930). *Zschr. wiss. Zool.* **136**, 422-452.
- » (1931). *Zschr. Morphol. und Oekol. der Tiere* — **21**.
- DEJDAR E. et GICKLHORN J. (1932). *Zschr. Morph. und Oekol. der Tiere*. — **26**, 94, 109.
- FAUSSEK V. (1887). *Zeitschr. wiss. Zoologie* XLV 694-712.
- FOX M. (1920/21). *Journ. Gen. Physiol.* **3**, 565-74.
- GICKLHORN J. (1925). *Lotos* **73**, 83-96.
- GICKLHORN et KELLER R. (1925). *Zschr. Zellf. und Mikr. Anat.* II.
- GERICKE H. (1917). *Zool. Jahrb. Abt. All. Zool. und Phys.* **35**, 127-84.
- JIROVEC O. et WENIG K. (1934). — *Z. Verg. Phys.* **20**, 450-453.
- KELLER R. (1930). *Erg. der Physiol.* **30**, 294-406.
- KIMUS J. (1898). *La Cellule* XV, p. 297.
- KOCH H. (1934). *Natuurwet. Tijdschr.* XVI, 75-80.
- KROGH M. (1915). *Journ. Physiol.*, 49.
- REMY P. (1925). Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques invertébrés. Nancy Vagner 1925.
- SADONES (1896). *La Cellule*, XI, p. 273-324.
- THORPE W. H. (1932). *Proc. Roy. Soc. Lond.* B. 109, 450-471.
- » (1933). Ve Congrès Intern. d'Entomologie. — Paris 1932, p. 345-351.
- WIGGLESWORTH V. B. (1932). *Quart Journ. Micr. Sc.*, **75**, 131.
- » (1933). *Journ. Exp. Biol.* X, 16-26.

