

<b>Zeitschrift:</b>	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Herausgeber:</b>	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Band:</b>	14 (1875-1877)
<b>Heft:</b>	75
<b>Artikel:</b>	Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du Lac Léman. Part 2
<b>Autor:</b>	Forel, F.-A.
<b>Kapitel:</b>	XXX: Sur la physiologie de la respiration dans les grandes profondeurs
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-258465">https://doi.org/10.5169/seals-258465</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 13.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

### § XXX. Sur la physiologie de la respiration dans les grandes profondeurs.

Il est un point qui m'a longtemps arrêté — je ne suis pas le seul naturaliste qui en ait été préoccupé (<sup>1</sup>) — et qui me rendait incompréhensible la vie dans les grandes profondeurs du lac et de l'océan; ce point est le suivant :

Les lois de la dissolution des gaz dans les liquides nous apprennent que la capacité de l'eau pour dissoudre l'air va en augmentant proportionnellement à la pression ; que si une quantité d'eau donnée dissout un volume de gaz à la pression de une atmosphère elle en dissoudra 2, 5, 10 volumes à la pression de 2, de 5, de 10 atmosphères. D'après cela, les couches profondes des lacs et océans sont capables de dissoudre beaucoup plus d'air que les couches superficielles. Jusque-là il n'y a rien d'inexact. Mais j'admettais en plus que puisque ces couches profondes sont capables de dissoudre plus de gaz, la diffusion des gaz dans l'eau aidant, elles en contenaient effectivement plus. Nous montrerons plus bas en quoi ce raisonnement était erroné ; mais auparavant je veux discuter sur les bases de cette hypothèse quelles étaient les difficultés et les impossibilités qui nous arrêtaient dans l'explication des phénomènes physiologiques de la faune profonde. Cette discussion nous fera peut-être comprendre certains points intéressants de la physiologie de la respiration.

(<sup>1</sup>) Cf. Arago. Instructions sur les voyages scientifiques. Oeuvres complètes. IX p. 47. Paris 1857.

Dans l'hypothèse que les couches profondes auraient contenu plus d'air en dissolution que les couches superficielles l'on pouvait encore comprendre l'existence même d'une faune profonde. Alors même que le milieu dans lequel vivent ces animaux aurait une tension gazeuse plus forte que celle des eaux superficielles, quoique le sang de ces animaux ait dû, en conséquence de ces prémisses, dissoudre lui-même beaucoup plus de gaz que le sang des animaux aquatiques des faunes superficielles, il n'y avait pas là un fait inexplicable. L'on pouvait comprendre comment des animaux à allures lentes descendant tranquillement de génération en génération, d'une couche à l'autre du lac, pouvaient avoir adapté successivement les liquides de leur corps à la vie dans un milieu plus riche en gaz que celui où leurs ancêtres avaient vécu ; l'existence même d'une faune profonde s'expliquait suffisamment par une adaptation convenable aux milieux nouveaux. Mais ce qui était absolument inexplicable, c'était la possibilité de migrations volontaires ou involontaires des animaux, les changements plus ou moins rapides du niveau n'entraînant pas la mort de l'animal. Nous constations que des poissons vivant habituellement près de la surface, les feras et les lottes, descendant parfois dans les plus grands fonds du lac, à 200 et 300 mètres (V. § VIII) ; nous remarquions que les entomostracés pélagiques, que nous décrirons plus loin, changent leur habitat aux différentes heures de la journée, de telle sorte qu'on les trouve à la surface pendant les heures de la nuit, dans les grands fonds, à 50, à 100 mètres, pendant la journée ; nous avons souvent été étonnés de voir les animaux de la faune profonde que notre drague ramenait de 200 à 300 mètres de fonds supporter sans

paraître trop en souffrir le changement prodigieux de pression qui aurait dû, semble-t-il, les foudroyer, et ne périr que sous l'influence d'une chaleur inaccoutumée à des animaux des grands fonds. Ces migrations, ces changements de niveau sont supportés par les animaux ; ils n'en meurent pas, ils n'ont pas l'air d'en souffrir. Or, ces faits sont inexplicables dans l'hypothèse que nous avons énoncée : s'il y avait réellement plus d'air dissout dans l'eau des grands fonds que dans l'eau de la surface, ces migrations seraient nécessairement mortelles : c'est ce que nous devons développer.

Et d'abord le transport d'un animal de la surface dans les fonds, d'une eau à la pression de une atmosphère à une eau à la pression de 10 atmosphères, par exemple, cette dernière contenant, par supposition, dix fois plus d'air dissous que la première. Le sang de cet animal participant aux changements de pression devient aussi capable de dissoudre dix fois plus de gaz<sup>(1)</sup>. Ce sang se trouvant en contact avec un milieu où la tension gazeuse est aussi dix fois plus forte, il absorbe immédiatement une quantité énorme de gaz. Or, les recherches de Bert nous ont montré la nocuité de telles absorptions : les animaux qu'il soumet à la compression périssent empoisonnés par un excès d'oxygène<sup>(2)</sup>.

D'une autre part, le transport en sens inverse des couches profondes aux couches superficielles, dans la suppos-

(1) Je ne parle ici que des gaz dissous, et laisse absolument de côté les gaz combinés chimiquement avec les matériaux du sang.

(2) *P. Bert.* Recherches expérimentales sur l'influence que les modifications dans la pression barométrique exercent sur les phénomènes de la vie. Paris 1874, p. 82.

sition sus indiquée, serait aussi fatal, mais par un tout autre mécanisme. Un animal qui vivrait à 100 mètres de fond, par dix atmosphères de pression, contiendrait dissous dans son sang dix fois plus de gaz qu'un animal vivant à la surface. Mais si je le transportais subitement à la surface, comme je le fais dans mes dragages, si je l'amenaïs rapidement à la pression de une atmosphère seulement, l'excès de gaz en dissolution dans le sang se dégagerait sous la forme de bulles aériformes, et la circulation étant entravée, la mort s'en suivrait (<sup>1</sup>).

Dans l'hypothèse donc que les couches profondes de nos lacs contiendraient, comme elles en sont capables, plus d'air dissous que les couches superficielles, les faits journaliers et constants des migrations animales et des changements de niveau étaient absolument inexplicables. Toutes ces difficultés sont au contraire très facilement résolues depuis que l'on constate que, malgré la capacité plus grande qu'elles ont de dissoudre les gaz, les couches profondes ne contiennent pas plus de gaz en dissolution que les couches superficielles. Cette donnée physique, très importante au point de vue physiologique, se prouve par les faits suivants :

1<sup>o</sup> Lorsque je vais chercher de l'eau dans les couches profondes du lac, à 50, à 100, à 250 mètres, l'eau que je ramène ne fait pas ébullition, ne dégage pas de bulles de gaz en arrivant à la surface ; ce n'est qu'au bout d'un temps assez long, que je vois perler quelques bulles d'air sur les parois du vase où je l'ai déposée ; mais ce dégagement de gaz s'explique alors facilement par l'élévation

(<sup>1</sup>) *P. Bert*, loc. cit., p. 108.

de température de l'eau. Cette absence d'ébullition prouve que l'eau n'était pas saturée d'air sous la pression à laquelle elle était soumise, et même que n'étant pas saturée, elle ne contenait pas plus d'air en dissolution que n'en peut contenir à sa température l'eau de la surface<sup>(1)</sup>. Si elle eût contenu plus d'air, aussitôt que la pression a été diminuée, cet air aurait en effet fait ébullition comme l'acide carbonique d'une bouteille d'eau de Seltz dont on enlève le bouchon. J'ai vérifié cette absence d'ébullition à maintes reprises à toutes les profondeurs et dans toutes les saisons de l'année<sup>(2)</sup>.

2<sup>o</sup> Les recherches de M. Brandenburg (V. § XXIX) qui annonce que d'après ses analyses, l'eau du lac Léman puisée à 250 mètres de profondeur contient d'une manière générale la même quantité de gaz dissous que l'eau de la surface.

3<sup>o</sup> Des recherches analogues faites dans la mer. J'ai sous la main les résultats de deux séries de recherches : Tout d'abord celles faites par M. W. Lant Carpenter pendant les trois croisières du *Porcupine* dans l'Océan atlantique<sup>(3)</sup>. Il n'insiste pas beaucoup sur le volume total des gaz dissous dans l'eau de mer aux diverses profondeurs ; voici les deux seules phrases où il en parle :

(<sup>1</sup>) Aimé avait déjà employé ce mode de démonstration pour étudier la quantité d'air dissoute dans l'eau des couches profondes de la Méditerranée. (*Annales de Chimie et de Physique*, 3<sup>me</sup> série v. VII, p. 502. Paris 1843.

(<sup>2</sup>) Dans les sondages cités au § XXVII, p. 201.

(<sup>3</sup>) W. Thomson les abîmes de la mer. Appendice A. trad. Lortet, p. 430 sq. Paris 1875.

elles sont péremptoires : « Nous n'avons pas eu d'exemple que l'eau des couches profondes se soit montrée plus chargée de gaz en dissolution que les eaux de surface. » « La quantité totale des gaz en dissolution contenus dans l'eau de mer, soit à la surface, soit au-dessous, est en moyenne de 2,8 volumes pour 100 volumes d'eau, » de 28 centimètres cubes par litre.

Quant aux proportions des différents gaz, voici les chiffres moyens que l'on peut tirer de ses très nombreuses analyses, soit d'eau de la surface (30 analyses), soit d'eau profonde depuis 45 à 3825 mètres (59 analyses),

	Eau de surface.	Eau profonde.
Oxygène.	• 25,1	20,6
Azote.	54,2	52,2
Acide carbonique.	20,7	27,2
	—	—
	100,0	100,0

Ces deux moyennes permettent de reconnaître la loi générale qui préside d'après ces recherches aux proportions relatives des gaz dissous dans l'eau, loi qu'on peut formuler ainsi : A mesure que l'on pénètre dans les couches plus profondes, l'on voit diminuer la proportion de l'oxygène et augmenter celle de l'acide carbonique. — Un fait intéressant et qui prouve l'importance de la faune profonde, c'est que la proportion de l'acide carbonique dissous dans l'eau varie avec la richesse de la faune, et augmente en même temps que le nombre des animaux.

J'ai encore les analyses de M. Jacobsen, faites dans la mer du Nord et la Baltique pendant les années 1871 et 1872, dans les expéditions de la *Pomerania* (<sup>1</sup>) ; il confirme

(<sup>1</sup>) O. Jacobsen. Ueber die Luft des Meerwassers. Annalen der Chemie und Pharmacie. T. 167. 1.

en partie, et complète sur divers points les résultats de W. L. Carpenter.

Pour ce qui regarde la quantité des gaz dissous dans l'eau de mer, il résume ses recherches dans cette phrase : « La somme de l'oxygène et de l'azote dissous dans l'eau est sensiblement semblable à la quantité de ces gaz que l'eau pourrait enlever à l'atmosphère, étant donnée sa température dans les couches profondes, moins une certaine quantité d'oxygène employé pour les oxydations. » Ce résultat est d'accord d'une manière générale avec ceux d'Aimé, de Carpenter, de M. Brandenburg, et avec mes conclusions.

Quant aux proportions des gaz, voici en résumé les résultats de Jacobsen.

*a.* La proportion d'oxygène et d'azote dissous dans l'eau de mer varie peu ; cette proportion est en moyenne de  
 33,9 d'oxygène.  
 66,4 d'azote.

---

100,0

dans l'eau de surface. La quantité relative d'oxygène est un peu plus faible dans les profondeurs, et s'est abaissée dans une analyse à 28,2 pour 100.

*b.* Quant à la quantité d'acide carbonique, elle est encore moins variable que les quantités d'oxygène et d'azote, mais elle est beaucoup plus considérable qu'on ne l'a cru jusqu'à ces recherches. L'acide carbonique dissous dans l'eau de mer est en effet très difficile à expulser, et son dégagement nécessite des manipulations beaucoup plus compliquées que celles employées jusqu'à présent. La quantité d'acide carbonique dissous dans l'eau de mer est d'environ 50 centimètres cubes par litre.

De ces diverses recherches, nous pouvons conclure que dans l'océan la quantité de gaz dissous n'augmente pas avec la profondeur. Nous n'avons pas de raison pour ne pas étendre cette conclusion à l'eau de nos lacs.

4<sup>o</sup> Je me fonde enfin sur le raisonnement.

Les couches profondes, soumises à une pression plus considérable, sont capables de dissoudre une plus grande quantité de gaz, mais elles ne se trouvent pas en situation d'en recevoir plus que les couches superficielles. En effet, elles ne peuvent recevoir cet excès de gaz que de l'atmosphère, et cela de deux manières : ou bien directement lorsque ces couches sont en rapport avec la surface, (l'eau du Rhône qui, en raison de sa température, va descendre dans les couches profondes du lac ; l'eau de la surface qui en automne se refroidit et descend aussi jusqu'à la couche correspondante à sa nouvelle densité), mais alors ces eaux sont sous la pression normale, et en se saturant elles ne peuvent pas arriver à contenir plus d'air que les eaux de la surface elle-même ; ou bien indirectement, par diffusion — les couches superficielles livrant aux couches intermédiaires, qui livrent elles-mêmes aux couches profondes, les gaz qu'elles prennent à l'atmosphère. La couche superficielle peut se saturer au contact de l'air et obtenir ainsi ses 28 à 30 centimètres cubes de gaz par litre ; la couche suivante, si elle contient moins de gaz que cette quantité peut en recevoir par diffusion de la couche superficielle. Mais si la seconde couche est déjà aussi riche en gaz dissous que la première, la diffusion ne peut plus avoir lieu, et quelque capable qu'elle soit de dissoudre plus de gaz, cette couche relativement profonde ne pourra pas en dissoudre plus que la couche superficielle

n'en a dissous, n'étant pas en rapport avec une couche contenant plus de gaz qu'elle. La diffusion ne peut se faire qu'aux dépens d'une couche contenant une plus grande quantité des gaz qu'il s'agit de dissoudre. De cette manière, les couches profondes ne pouvant recevoir assez de gaz pour satisfaire à leur plus grande capacité de dissolution, en contiennent en définitive la même quantité que les couches superficielles.

Il y a cependant deux différences signalées par Carpenter et Jacobsen, et qu'il nous faut expliquer :

1<sup>o</sup> La quantité d'oxygène est moins considérable dans les fonds qu'à la surface. Cela s'explique facilement soit par l'oxydation des substances organiques en suspension dans l'eau, soit par les combustions respiratoires de la faune profonde. L'oxygène absorbé tend sans cesse à être rendu à l'eau par diffusion depuis les couches superficielles (<sup>1</sup>).

2<sup>o</sup> La quantité de gaz dissous dans l'eau va en augmentant légèrement avec la profondeur, puisque d'après la loi de Jacobsen, cette quantité correspond à la température de l'eau dans les couches diverses : or l'eau de la profondeur est, en été du moins, plus froide que celle de la surface,

(<sup>1</sup>) Je m'explique bien ainsi l'un des temps des phénomènes qui maintiennent l'équilibre gazeux dans ses rapports avec la respiration animale, sans l'intervention d'une flore lacustre, absente dans les régions profondes ; l'oxygène enlevé à l'eau lui est rendu par simple diffusion. Je m'explique moins facilement la manière dont l'acide carbonique dégagé par la respiration des animaux est enlevé à l'eau et ne s'accumule pas indéfiniment dans les couches profondes ; peut-être s'unit-il au carbonate de chaux pour en faire un bicarbonate soluble.

et l'eau plus froide est, à pression égale, capable de dissoudre plus de gaz que l'eau chaude. Donc l'eau des couches profondes doit contenir plus de gaz dissous que l'eau de la surface, si la loi de Jacobsen est vraie. Ce point je l'ai vérifié dans notre lac en constatant que, ainsi que je l'ai dit plus haut, à mesure que l'eau retirée des grandes profondeurs se réchauffe à l'air, je vois un léger dégagement de bulles de gaz sur les parois du vase; étant sur-saturée à une température un peu plus élevée, je puis admettre qu'elle était saturée à une température plus basse. Comment expliquer que l'eau contient partout une quantité d'air dissous en rapport à sa température, que par conséquent les couches profondes plus froides contiennent plus d'air dissous que les couches superficielles plus chaudes; comment mettre ce fait en accord avec ce que nous venons de voir que les couches profondes ne peuvent pas recevoir plus d'air, et par conséquent en dissoudre plus que les couches superficielles? Voici comment je me rend compte de cette apparente anomalie: La diffusion des couches superficielles aux couches profondes a lieu été comme hiver; en hiver les couches superficielles sont plus froides, peuvent dissoudre plus de gaz, peuvent en livrer plus aux couches profondes: en hiver les couches profondes contiennent autant de gaz dissous qu'en peuvent dissoudre les couches superficielles à la température de 4° environ. Mais en été les couches de la surface se réchauffent, perdent de leur capacité à dissoudre les gaz, et rendent à l'atmosphère l'excès de gaz qu'elles avaient dissous. Les couches profondes vont elles en faire de même; va-t-il se faire une diffusion de bas en haut? Il n'y a aucune nécessité à cela; les couches profondes continuent à n'être pas saturées, et n'ont par

conséquent aucune raison de livrer des gaz qui ne sont pas en excès chez elles ; d'une autre part, les couches superficielles n'ont aucune raison pour demander aux couches profondes des gaz, car elles-mêmes sont sursaturées. Il n'y a donc rien qui détermine une diffusion de bas en haut, des couches profondes aux couches superficielles, et les couches profondes peuvent en conséquence garder en dissolution la faible quantité de gaz en excès qu'elles ont reçue pendant l'hiver.

En résumé, le raisonnement et l'expérience arrivent au même résultat et nous pouvons admettre que les couches profondes de nos lacs contiennent sensiblement le même volume d'air dissous que les couches superficielles.

Ainsi se résolvent les difficultés physiologiques qui nous avaient arrêtés ; il n'y a plus à ce point de vue de paradoxe ni d'impossibilité qui nous étonnent dans les phénomènes de la respiration et dans les migrations des animaux des couches profondes de nos lacs.

F.-A. F.

(La suite de cette II<sup>e</sup> série des Matériaux, comprenant la partie spéciale et les descriptions zoologiques, sera publiée dans le N° suivant du Bulletin).