

# ANNALES

DE LA

# SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE LYON

---

1881

*Année 1913*

—  
(NOUVELLE SÉRIE)  
—

TOME SOIXANTIÈME

---

LYON

H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR

36, PASSAGE DE L'HOTEL-DIEU

MÊME MAISON A GENÈVE ET A BALE

—  
1913

MÉCANISME INTIME  
DE LA PRODUCTION DE LA LUMIÈRE  
CHEZ  
LES ORGANISMES VIVANTS

PAR

M. RAPHAEL DUBOIS

Professeur de Physiologie générale à l'Université de Lyon.

---

Les êtres lumineux se rencontrent à presque tous les degrés de l'échelle des organismes vivants, depuis l'infime microbe jusqu'au vertébré. Ils vivent dans les milieux les plus divers : dans l'air, dans la terre et dans l'eau, sur tous les points du globe et jusqu'au fond des abîmes de la mer.

Depuis la plus haute antiquité, ce merveilleux phénomène naturel a bien souvent excité la verve des poètes et beaucoup plus encore la curiosité d'innombrables savants, et non des moindres.

Tous ceux qui ont vu seulement la « lumière volante » des lucioles ont été frappés d'étonnement et d'admiration. La bibliographie concernant cette question est énorme : à elle seule elle exigerait un fort volume. Déjà, en 1835, Ehrenberg ne cite pas moins de 436 auteurs qui se sont occupés des animaux lumineux de la mer, exclusivement, et, en 1887, Henri Gadeau de Kerville mentionne les travaux de 326 chercheurs connus à cette époque, qui ont écrit sur les insectes lumineux. Le nombre de ces derniers pourrait facilement, aujourd'hui, être porté à 500. Par ces deux citations, on peut juger du nombre colossal de recherches se rattachant à l'étude de la *biophotogenèse*, qui constitue un des chapitres les plus intéressants de la physiologie générale, c'est-à-dire de l'étude des phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. Sa place est marquée à côté de celle de la bioélectrogenèse

ou production de l'électricité et de la biothermogenèse, ou production de la chaleur, par les organismes vivants.

Le nombre des hypothèses émises pour expliquer le secret de ce phénomène merveilleux est également considérable et, pris dans leur ensemble, les travaux et les hypothèses témoignent à la fois, non seulement de l'intérêt que les savants ont attaché de tout temps à la solution de ce problème, mais encore de son excessive difficulté. Pour certains naturalistes, elle paraissait si ardue, si impénétrable, et tellement hors de portée de la sagacité du commun des savants, que le professeur Joubin, dans la conférence qu'il fit à l'occasion de l'inauguration du Musée océanographique à Monaco, en 1911, ne craignait pas d'affirmer publiquement qu'il faudrait un autre Becquerel pour déchiffrer cette énigme.

Le problème est résolu aujourd'hui de la manière la plus complète (1).

Les désaccords qui avaient surgi entre les observateurs et les expérimentateurs étaient venus souvent, presque toujours même, de ce qu'ils n'avaient envisagé que des cas particuliers. C'est ainsi que les anatomistes surtout ont fait jouer chez les insectes un rôle capital aux trachées, que quelques-uns allaient jusqu'à comparer à des tuyaux de forge embrasant le protoplasme ! Ils ne songeaient pas sans doute que dans l'immense majorité des êtres lumineux les trachées font défaut et que l'œuf de l'insecte photogène lui-même brille avant même d'avoir été fécondé, d'une luminosité qui lui est propre, comme je l'ai jadis démontré (2).

C'est pour remédier aux graves inconvénients des études

(1) J'en ai apporté la preuve au Congrès international de Zoologie de Monaco, où des expériences concluantes ont été faites publiquement, en présence de M. le Dr Richard, directeur du Musée, et des personnes qui avaient bien voulu se rendre, pour y assister, à l'aquarium du Palais Océanographique. Les résultats annoncés dans ma communication ont été rigoureusement conformes à ceux que j'ai montrés à l'aquarium de Monaco. Ils avaient été antérieurement contrôlés par une Commission académique, composée de MM. Boucharde, d'Arsonval, Dastre, Hennequy, réunie à cet effet au laboratoire de physiologie de la Sorbonne. Enfin, à plusieurs reprises, les mêmes faits avaient été l'objet de démonstrations expérimentales publiques, particulièrement à l'École militaire de Santé de Lyon.

(2) De la fonction photogénique chez les œufs du Lampyre (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. XII, 1887).

partielles et en raison du vœu exprimé par la Commission de l'Académie des Sciences qui, en 1887, décerna le grand prix des sciences physiques à mon ouvrage sur les élatérides lumineux (1), que j'ai entrepris une étude générale de la question de la biophotogenèse ou production de la lumière par les animaux et les végétaux et que je l'ai poursuivie pendant plus d'un quart de siècle, avec le plus vif intérêt. J'ai consulté à peu près tous les documents connus et j'ai pu combler expérimentalement ou par l'observation personnelle un grand nombre de lacunes existant dans ce beau chapitre de la physiologie générale.

Cette étude d'ensemble a présenté pour moi deux grands avantages :

1° J'ai pu montrer que le mécanisme intime de la biophotogenèse est le même partout chez les animaux et les végétaux (2) ;

2° J'ai, en outre, pu choisir ainsi dans toute la série des êtres vivants ceux qui présentent le plus d'avantages au point de vue de l'expérimentation : c'est un mollusque lamelibranche, la Pholade dactyle qui m'a fourni les éléments de recherches les plus importants.

La plus grande difficulté pour les recherches d'ordre chimique ayant trait à la biophotogenèse est l'infime quantité de substances photogènes contenue dans l'animal ou dans le végétal lumineux, qui, bien souvent, la consomme au fur et à mesure de sa production, comme c'est le cas des êtres où la lumière est continue (champignons supérieurs, photobactériacées).

(1) *Thèses de la Faculté des Sciences de Paris et Bull. de la Soc. Zool. de France*, 1886.

(2) La lumière physiologique : *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, p. 415-422 et p. 529-534, Paris, 1894. — *Physiological Light: from the Smithsonian Report for 1895*, p. 413-431, with plates, XXIII-XXVI, Washington Government printing Office, 1896. — *Das physiologische Licht, in Prometheus*, Berlin, nos 291, 292, 296, 297, 1895. — *Leçons de physiologie générale et comparée*, 1 vol. grand in-8°, 530 p., 222 fig. dans le texte, 3 planches en couleurs hors texte, p. 502-527, chez Masson, édit., Paris, 1898. — Biophotogenèse ou production de la lumière par les êtres vivants : *Traité de physique biologique de d'Arsonval, Chauveau, Gariel, Marey, Weiss*, t. II, p. 255, 1903. — Sous presse : *La lumière et la vie*, Alcan, édit., Paris, et article LUMIÈRE : *Grand Dictionnaire de physiologie de Ch. Richet*.

Dès 1885, j'avais établi que, chez les insectes, la production de la lumière se poursuit pendant un certain temps, après que l'on a fait disparaître toute trace d'organisation cellulaire (1).

En outre, j'avais séparé deux substances qui ne brillaient ni l'une ni l'autre, au contact de l'air, quand elles étaient séparées, mais qui émettaient de la lumière quand on les mélangeait.

Il n'y avait pas d'oxydation directe, bien que la présence de l'oxygène fût nécessaire à l'exercice de la fonction photogène.

Chez l'animal entier (*Pyrophorus noctilucus*) ou dans l'organe lumineux considéré isolément, je reconnus, de plus, que l'une des deux substances photogènes se comporte comme une *zymase* et que, dans son essence même, le phénomène ultime, fondamental, de toute lumière physiologique, est, en dernière analyse, réductible à un processus zymasique (1).

Plus tard, j'ai pu établir que la zymase photogène à laquelle j'ai donné le nom de *Luciférase*, est oxydante, et qu'elle peut, dans la réaction photogène, être remplacée par un peu de permanganate de potasse.

La détermination de la nature du second principe photogène auquel j'ai donné le nom de *luciférine*, était particulièrement difficile à établir au moyen des insectes, dont les organes lumineux sont de très petites glandes à sécrétion interne (2).

Il n'en est plus de même avec la Pholade dactyle, qui sécrète extérieurement un abondant mucus lumineux et dont le siphon renferme, en outre, en réserve, une faible portion de substances photogènes.

On peut résumer de la façon suivante les expériences que j'ai faites autrefois et que j'ai répétées en les complétant et en rectifiant certains points dans ces temps derniers (3) :

a) Le siphon de la Pholade dactyle, contenant les glandes

(1) V. *Elatérides lumineux*.

(2) Par l'étude ontogénique et phylogénique de la fonction biophotogénique, j'ai établi que, chez les animaux métazoaires, les organes photogènes sont toujours d'origine ectodermique. Quand ils ne sont pas représentés simplement par l'épiderme (méduses), ce sont des glandes à sécrétion externe (myriapodes, mollusques, crustacés) ou à sécrétion interne (insectes, mollusques, poissons (C. R. Acad. Sc., t. CLVI, p. 730, 1913)).

(3) Nouvelles recherches sur la lumière physiologique (C. R. Acad. Sc., t. CLIII, p. 690, Paris, 1911).

lumineuses, est fendu et séché au soleil. Longtemps après cette opération (plusieurs semaines), on peut rallumer la lumière éteinte dans les glandes en humectant d'eau le siphon desséché ;

b) Au lieu de dessécher à l'air libre les siphons, on les fend et on les enrobe, encore frais, dans du sucre en poudre fine : ils cessent de briller ;

c) Les siphons confits ainsi conservent pendant plusieurs mois le pouvoir de fournir un liquide très lumineux quand on les fait macérer dans l'eau pendant quelques instants ;

d) Le sirop qui résulte de fonte d'une partie du sucre dans le liquide rejeté par les siphons frais conservés à l'abri de la lumière, a donné encore au bout de huit mois un liquide lumineux par son mélange avec trois ou quatre parties d'eau ordinaire ;

e) Si l'on introduit dans une théière en grès des fragments de siphons frais ou conservés dans le sucre et que l'on verse dessus de l'eau bouillante qui, par son contact avec le vase et les fragments de siphon, tombe rapidement à 70 degrés environ, on obtient un infusum non lumineux ;

f) Le liquide ne brille pas par agitation avec l'air : c'est le liquide A ;

g) Si, d'autre part, on fait macérer dans de l'eau salée tiède, en agitant de temps en temps, des fragments de siphons confits, on obtient un liquide lumineux qui finit par s'éteindre et ne plus briller au contact de l'air par agitation : c'est le liquide B ;

h) Quand on mélange les deux liquides A et B la lumière apparaît ;

i) L'action photogène du liquide B peut être remplacée par une parcelle de permanganate de potasse ;

j) Si l'on chauffe à 100 degrés, et même à une température un peu supérieure à 70 degrés le liquide A, il ne donne plus aucune lumière avec le liquide B, ni avec le permanganate de potasse ; il s'est formé par la chaleur dans le liquide A un précipité floconneux ;

k) Il se produit aussi des flocons de coagulation quand on chauffe le liquide B, mais on constate, en outre, que vers 60 degrés, il perd définitivement tout pouvoir photogène ;

l) La réaction photogène s'opère donc entre deux substances coagulables par la chaleur dont l'une est détruite à 60 degrés

et l'autre vers 70 degrés. Si l'on porte à l'ébullition le liquide lumineux où la réaction a commencé à se produire et où elle se continuerait à froid pendant longtemps, elle est aussitôt supprimée et la lumière s'éteint ;

m) Les deux substances photogènes des liquides A et B présentent tous les caractères chimiques et physiques des substances protéiques ;

n) J'ai donné le nom de *Luciférine* à la substance photogène de A ;

o) L'ammoniaque liquide active fortement la réaction photogène ;

p) Les siphons frais, séchés ou confits, ne renferment aucune substance lipéide photogène ;

q) La substance active A peut être isolée sans perdre son pouvoir photogène par précipitation, à l'aide d'une solution faible d'acide picrique, dont elle doit être séparée immédiatement par filtration. Le précipité recueilli sur le filtre et repris par l'eau brille avec le permanganate de potasse. On prépare facilement la *Luciférine* en précipitant du sirop photogène chauffé à 70 degrés par l'addition à ce dernier de quatre volumes d'alcool à 95 degrés. Le précipité blanc floconneux, recueilli sur le filtre et délayé dans l'eau, puis additionné de quelques gouttes d'ammoniaque, brille avec le permanganate de potasse et avec l'eau oxygénée et l'hématine ;

r) Toutes les causes physiques ou chimiques qui favorisent, retardent, entravent, ou suppriment les réactions zymasiques, agissent de même sur le mélange de A et B ;

s) Le principe actif de B jouit des propriétés générales des zymases ; il présente, en outre, les caractères d'une peroxydase, car elle peut être remplacée, non seulement par le permanganate de potasse, mais encore par l'eau oxygénée additionnée d'un peu de sang rouge dilué ; je lui ai donné le nom de *Luciférase*.

Cette zymase oxydante n'est pas spéciale aux organismes photogènes, car on peut provoquer la lumière dans le liquide A renfermant de la *luciférine* au moyen de sang de divers animaux à sang froid (mollusques, crustacés marins) (1). D'ail-

(1) On sait que le sang de ces invertébrés ne renferme pas de fer, mais du

leurs, si la luciférase présente certains caractères de peroxydases, par d'autres elle se rapprocherait des zymases oxydantes que Batelli et Stern ont désignées sous le nom d' « *Oxydones* » ;

t) Je n'ai pas, au contraire, rencontré de luciférine, malgré de nombreuses recherches, en dehors des animaux photogènes ;

u) Le sirop photogène résultant du contact du siphon avec le sucre en poudre est légèrement opalescent, comme tous les sols d'ailleurs ; au bout de plusieurs mois de repos, dans l'obscurité, on voit monter à sa surface une couche crémeuse brun jaunâtre. On y trouve en abondance des granulations semblables à celles que l'on rencontre partout dans les organes photogènes : par leur contact avec l'eau, ces granulations prennent la forme des *vacuolides* découvertes par moi, en 1866 (1).

*En résumé* : le phénomène fondamental auquel peut être réduit, en dernière analyse, toute réaction photogène chez les organismes vivants, résulte d'un conflit d'une zymase oxydante, la « luciférase », avec une matière protéique, la « luciférine ».

Il s'agit donc d'une oxydation zymasique, c'est-à-dire d'une oxydation indirecte.

A côté de ces substances, j'en ai rencontré dans les organes photogènes du Pyrophore une autre qui joue aussi un rôle dans le fonctionnement photogénique, mais surtout un rôle de perfectionnement. C'est une substance *fluorescente*, à laquelle est dû l'éclat si particulier de la lumière de ces beaux insectes des Antilles. Elle transforme des radiations obscures en radiations éclairantes, ce qui offre plusieurs avantages :

1° De diminuer l'énergie perdue en radiations non éclairantes ; 2° d'éviter l'action nuisible d'une partie des rayons ultra-

cuivre. En remplaçant le sang rouge dilué par une trace de liqueur cupropotassique de Fehling, on obtient encore avec l'eau oxygénée et la luciférine une belle lumière. La liqueur cupro-potassique décompose énergiquement l'eau oxygénée.

(1) Ces éléments ultimes de la matière vivante ou bioprotéon ne sont autre chose que ce qu'on a nommé depuis « mitochondries ». Le nom que je leur ai donné, il y a un quart de siècle, est préférable à celui de mitochondrie, en ce sens qu'il indique nettement la nature morphologique de ces *bioultimates*, d'une part, et leur mode de fonctionnement, d'autre part : l'un et l'autre sont analogues pour toutes les macrozymases ou zymases à grosses granulations dont la purpurase est le type. Voir : Raphaël Dubois : Les vacuolides de la purpurase et la théorie vacuolaire (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLIII, p. 1507, 1912) et Recherches sur la pourpre et quelques pigments animaux (*Arch. Zool. gén. exp.*, 5<sup>e</sup> série, t. II, 1909).

violets ; 3° d'accroître le pouvoir éclairant en lui ajoutant des qualités spéciales. Je lui ai donné le nom de *Pyrophorine*. Je n'ai pu déterminer exactement sa nature et sa composition, en raison de la très petite quantité que l'on en trouve dans les pyrophores, mais il est probable qu'il s'agit d'un glucoside provenant peut-être d'une transformation de la luciférine. L'acide acétique lui fait perdre sa fluorescence, mais l'ammoniaque la lui restitue. On peut recommencer plusieurs fois de suite, comme si la pyrophorine formait avec l'acide acétique une combinaison non fluorescente. J'ai rencontré aussi, plus tard, une autre substance fluorescente donnant dans l'ultra-violet une belle fluorescence bleue chez un lampyride : *Luciola italica* (1).

Dernièrement, MM. Ives et W. Coblenz, qui vraisemblablement ignoraient mes travaux, ont trouvé également une substance présentant une belle fluorescence bleue chez un lampyride américain (*Photinus pyralis*) et ont pensé à tort que la priorité d'un principe fluorescent chez les insectes leur appartenait.

M. Mc. Dermott a signalé aussi la présence d'une matière fluorescente chez divers autres lampyrides américains (2).

Ce dernier, s'inspirant des termes de luciférase et de luciférine, dont je me suis servi, a proposé pour désigner le principe fluorescent des lampyrides américains la dénomination de *Luciférescéine*, dont la terminaison rappelle celle de fluorescéine. Cette appellation me paraît très acceptable et peut être étendue à toutes les substances fluorescentes qui peuvent se rencontrer chez les animaux photogènes. On dira : les luciférescéines, et si l'on voulait désigner plus particulièrement celle du Pyrophore noctiluke, on pourrait dire la pyroluciférescéine, et la photinoluciférescéine pour celle du *Photinus*, etc.

De ces diverses conditions naît une lumière spéciale d'une incomparable beauté, dont les propriétés physiques ont été

(1) V. Recherches sur la pourpre et quelques pigments animaux (*Arch. Zool. gén. exp.*, 5<sup>e</sup> sér., t. II, 1909).

(2) Luminous efficiency of the Firefly (*Bull. Bureau of Standards*, t. VI, n° 3, 1910). V. De la fluorescence chez les insectes lumineux (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLIII, p. 208, 1911), et Sur l'existence et le rôle de la fluorescence chez les insectes lumineux (*C. R. Congrès de l'A. F. A. S.*, Dijon, 1911).

fixées exactement et définitivement, en 1886, dans mon ouvrage sur les élatérides lumineux ; les belles recherches de Very et Langley, en Amérique, n'ont fait que confirmer l'exactitude de mes conclusions relatives à la lumière du Pyrophore des Antilles (1).

Cette admirable lumière froide réalise sur toutes les autres sources un énorme avantage puisque son rendement est presque de 100 pour 100, alors que pour nos meilleurs foyers, il n'est guère que de 4 à 5 pour 100 ; d'ailleurs, d'une manière générale, l'économie des machines vivantes est bien supérieure à celle des autres. Si la lumière physiologique n'a pu encore être reproduite synthétiquement, nos études ont montré dans quelle direction devaient porter les efforts des chercheurs d'applications pratiques, et quelques perfectionnements ont déjà été obtenus dans l'industrie par l'utilisation de la fluorescence, suggérée par notre découverte du rôle de la pyroluciférescéine chez les insectes lumineux. D'autres encore ont été provoquées par nos recherches physiologiques : telle la *lumière électrique froide* de Dussaud (2). La lumière froide est la lumière de l'avenir : celle que produisent les êtres vivants est bien supérieure à toutes les autres actuellement usitées et *son mécanisme intime est aujourd'hui complètement connu*.

Les recherches les plus récentes sur la lumière des Lampyrides, particulièrement celles de William W. Coblentz, en Amérique, auxquelles l'Institut Carnegie a donné une grande publicité (3), n'ont rien ajouté d'essentiel à ce que j'ai depuis longtemps expérimentalement établi relativement à la composition et aux propriétés caractéristiques de la lumière des insectes photogènes. On a seulement répété sur d'autres insectes lumineux mes recherches sur le Pyrophore, et il n'est pas surprenant que l'on soit arrivé aux mêmes résultats. Sous ce rapport, ce qui nous est venu du Nouveau Monde n'est pas nouveau, et ce qui a été trouvé dans l'Ancien Monde est ancien. Mais il n'y a rien de changé, sauf une démonstration

(1) V. Propriétés physiques de la lumière physiologique (*C. R. Acad. Sc.*, 1912).

(2) La lumière froide, pourquoi je l'ai cherchée, par F. Dussaud (*la Liberté*, 11 mars 1913).

(3) *A physical study of the Firefly*, Washington, 1912.

nouvelle de la généralité de mes conclusions et de leur exactitude.

Non seulement j'ai pu, le premier, établir d'une manière complète et définitive la composition et les propriétés caractéristiques de la *lumière froide physiologique*, qui est une lumière idéale sous tous les rapports, mais j'ai été le premier aussi à démontrer, expérimentalement et publiquement, la nature de son mécanisme intime. J'ai réduit ce phénomène vital, dont l'explication scientifique avait résisté à tant d'infertueuses tentatives, à une simple réaction physico-chimique, une réaction *in vitro*, mettant ainsi à néant les innombrables hypothèses qui encombraient fâcheusement la Science :

J'ai déterminé la nature de cette réaction, qui est définitivement classée dans les phénomènes d'*oxyluminescence chimique*.

Du même coup, j'ai établi que de semblables phénomènes peuvent être engendrés par une zymase, et la *Luciférase* est la première zymase oxydante connue.

Enfin, mes recherches ont démontré qu'à cette action zymasique oxydante on pouvait substituer celle d'un composé chimique défini.

« L'œuvre du physiologiste est terminée, disait Claude Bernard, quand un phénomène biologique est réduit à l'état de phénomène physico-chimique. » Je ne me suis cependant pas contenté de ce résultat et j'ai cherché de quel phénomène d'oxyluminescence chimique connu ou inconnu se rapprochait le plus le processus vital de la lumière physiologique, afin de savoir s'il ne serait pas possible d'obtenir une imitation du procédé naturel. Mes premières recherches dans cette direction, consignées dans les *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* (1), m'ont conduit à la découverte de l'oxyluminescence d'un principe immédiat, naturel, végétal, d'un glucoside : l'*esculine*, qui est en même temps un corps *fluorescent*. Son oxyluminescence ressemble beaucoup à celle de la luciférine + luciférase et est aussi belle.

Mais, en 1901, je pensais que la réaction photogène de l'*esculine* était fort éloignée de celle de la luciférine, parce que la

(1) *Loc. cit.*, p. 431, 1901.

première exigeait l'emploi de la potasse, la solution concentrée dans l'alcool. Or, l'alcool et la potasse, unis ou séparés, empêchent ou suppriment instantanément la réaction luciférase + luciférine. Cette dernière avait lieu en milieu aqueux, et la première exclusivement en milieu alcoolique.

Mes recherches ultérieures ont fait disparaître cette différence.

J'ai trouvé, en effet, qu'en laissant en contact l'esculine avec de l'eau légèrement acidulée par l'acide sulfurique, on obtient une liqueur *aqueuse* donnant une vive lumière en présence du sang dilué et de l'eau oxygénée, avec addition d'un peu d'ammoniac. Ce dernier corps exalte au plus haut point la réaction, comme d'ailleurs celle de la luciférase + luciférine. Et ce n'est pas un des points les moins importants à noter.

J'ajouterai que, de même que pour la Pyroluciférescéine, la fluorescence de l'esculine est supprimée par l'acide acétique et rétablie par l'ammoniac. Il n'est pas impossible qu'avant de briller, la luciférine se dédouble et que ce ne soit qu'un de ses produits de dédoublement qui produit l'oxyluminescence physiologique.

Mais je n'ai pu, jusqu'à présent, identifier la luminescence de l'esculine avec celle de la luciférine, la première ne se produisant pas, comme la seconde, avec le permanganate de potasse ou avec la liqueur cupro-potassique et l'eau oxygénée.

Entre le procédé naturel, physiologique et le procédé artificiel que je viens d'indiquer, il existe les plus grandes analogies, et c'est ce qui permet de penser que le moment n'est pas éloigné où l'oxyluminescence chimique pourra remplacer tous nos procédés d'éclairage, dont le rendement n'est guère supérieur à celui de la torche du sauvage. Le principe étant connu, il suffit maintenant de le perfectionner (1).

(1) J'ai bien pu construire une lampe formée de deux mèches concentriques séparées par un tube de verre plongeant respectivement dans deux liquides photogènes et amenant ceux-ci au contact l'un de l'autre par capillarité. L'oxyluminescence prend naissance au point de réunion des deux liquides : malheureusement, dans ces conditions *primitives*, l'intensité n'est pas suffisante pour des applications usuelles.

## CONCLUSIONS

1° Toutes les recherches faites depuis la publication de mes ouvrages sur les élatérides lumineuses relatives à la composition qualitative et quantitative et aux propriétés caractéristiques de la LUMIÈRE FROIDE PHYSIOLOGIQUE n'ont fait que confirmer l'exactitude de mes conclusions ;

2° J'ai réduit à une réaction physico-chimique in vitro le processus de la lumière physiologique, débarrassant ainsi la Science d'une foule d'hypothèses inexactes ;

3° J'ai établi que ce processus est un phénomène d'oxyluminescence chimique ;

4° L'agent oxydant est une zymase, et c'est la première de ce genre qui ait été signalée ;

5° Cette zymase peut être remplacée, dans la réaction photogène, par un produit chimique défini : le permanganate de potasse, ou par le mélange d'une substance catalytique (hématine ou liqueur cupro-potassique) avec l'eau oxygénée ;

6° Les principaux caractères de ce phénomène peuvent être imités au moyen d'un glucoside fluorescent : l'esculine, EN MILIEU AQUEUX ;

7° Le principe de l'éclairage par l'oxyluminescence chimique, imité du Ver luisant, est scientifiquement acquis (1).

M. Daniel Berthelot ne me refusera pas, je pense, de reconnaître que je suis arrivé beaucoup plus près du Ver luisant artificiel que Volta, quand il empilait des disques de métal et

(1) Nota. — Ce mémoire était sous presse quand a paru un article de M. Daniel Berthelot dans la *Revue Scientifique* du 12 juillet 1913, se terminant ainsi :

« Il y a plus d'un siècle, Volta, en cherchant à réaliser la *Torpille artificielle*, inventa la pile et lança la Science dans des voies nouvelles. Puisse venir un jour où quelque nouveau Volta, doué de la même force inventive, du même génie créateur, réalise le *Ver luisant artificiel* et, par un mécanisme aussi inattendu que l'a été de son temps la pile, révolutionne la Science de la lumière comme son prédécesseur a révolutionné la Science de l'électricité. »

des rondelles de drap imbibées d'acide, ne l'était de la *Torpille artificielle*, dont on ignore, aujourd'hui encore, le procédé de bioélectrogenèse, bien qu'il ne soit pas très éloigné peut-être de celui de la biophotogenèse, dont j'ai découvert le secret (1).

(1) Pour les détails qui ne pouvaient pas trouver place dans ce mémoire, nous prions le lecteur de bien vouloir consulter nos publications antérieures, dont nous donnons ci-après la liste bibliographique.

## TRAVAUX ORIGINAUX DU PROFESSEUR RAPHAEL DUBOIS

SUR LA BIOPHOTOGENÈSE OU PRODUCTION DE LA LUMIÈRE  
CHEZ LES ANIMAUX ET VÉGÉTAUX

## Ouvrages.

1. *Les Elatérides lumineux: Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants* (1 vol. gr. in-8°, 9 planches hors texte, 29 fig. dans le texte, 275 p., thèse pour le doctorat ès sciences naturelles, Paris, 1886). Ouvrage couronné par l'Institut: grand prix des Sciences physiques, 1887.
2. *Anatomie et physiologie de la Pholade dactyle* (v. Photogénèse) (1 vol. gr. in-8°, 167 p., 68 fig. dans le texte, 15 planches hors texte in *Ann. Univ.*, Lyon, II, 1892). Ouvrage couronné par l'Institut: prix de physiologie expérimentale, 1894.
3. *Leçons de physiologie générale et comparée* (1 vol. gr. in-8°, 530 p., 222 fig. dans le texte, 3 pl. en couleurs hors texte, pp. 302-527, 1898).

## Notes et Mémoires.

4. Physiologie des Pyrophores (*Biol.*, s. 7, V, 661, 1884).
5. Lumière des Pyrophores (en commun avec M. Aubert) (*Biol.*, s. 7, p. 602, 1884).
6. Action des hautes pressions sur la fonction photogénique (en commun avec M. Regnard) (*Biol.*, s. 7, p. 675, 1884).
7. Les Myriapodes lumineux (*R. Sc.*, XXXIX, n° 16, 1884).
8. De la fonction photogénique chez les Pyrophores (*Biol.*, s. 8, II, p. 559, 1885).
9. Sur la phosphorescence des poissons (*Biol.*, s. 8, II, p. 231, 1885).
10. Les vers luisants et l'éclairage des nids (*Science et Nature*, n° 94, Paris, 1885).
11. Action de la lumière émise par les êtres vivants sur la rétine et sur les plaques au gélatino-bromure (*Biol.*, s. 8, III, p. 130, 1886).
12. De la fonction photogénique chez les Podures (*Biol.*, s. 8, III, p. 600, 1886).
13. Sur les Myriapodes lumineux (*Biol.*, s. 8, IV, p. 6, 1887).
14. Fonction photogénique chez les Pholades (*Biol.*, s. 8, IV, p. 564, 1887).
15. Les Vacuolides (*Biol.*, mémoire IX, s. 8, IV, 1887, et *ibid.*, LX, pp. 526 et 528, 1906).
16. De la fonction photogénique chez les œufs du lampyre (*Bull. Soc. Zool. de Fr.*, XII, 1887).

17. Sur la fonction photogénique chez les Pholades (*C. R.*, s. 9, V, n° 17, 1887).
18. Recherches sur la fonction photogénique chez les Pholades (*C. R.*, s. 9, mai 1887, note présentée par M. de Quatrefages).
19. Production de la lumière chez la Pholade dactyle (*Biol.*, s. 9, V, p. 451, 1888).
20. Sur les Etalérides lumineux (*Bull. Assoc. Am. Univ. de Lyon*, I, p. 108, 1886).
21. Du rôle de la symbiose chez certains animaux marins lumineux (*C. R.* CVIII, p. 502, 1888).
22. Nouvelles recherches sur la phosphorescence animale (*Biol.*, s. 9, I, p. 611, 1889).
23. De la physiologie et de l'anatomie du siphon de la Pholade dactyle (*Biol.*, s. 9, I, 521, 1889).
24. Les microbes lumineux (*Echo des Soc. et Ass. vét. Lyon*, 1889).
25. Sur le mécanisme des fonctions photodermatiques et photogéniques dans le siphon de *Pholas dactylus* (*C. R.*, CIX, p. 233, 1889).
26. Nouvelles recherches sur la production de la lumière par les animaux et par les végétaux (*C. R.*, 25 août 1890).
27. Nouvelles recherches sur la phosphorescence de la viande (*Echo des Soc. et Ass. vét. Lyon*, 1891).
28. Sur la production de la phosphorescence de la viande par *Photobacterium sarcophilum* (*Soc. Sc. phys. et nat. vaudoise*, Lausanne, 1891).
29. Sur la production de la phosphorescence de la viande par *Photobacterium sarcophilum* (*Linn.*, XXXIX, 1892).
30. Extinction de la lumière du *Photobacterium sarcophilum* par la lumière (*Biol.*, s. 9, p. 160, 1893).
31. Anatomie et physiologie de la Pholade dactyle (*Biol.*, s. 9, V, p. 149, 1893).
32. Sur le mécanisme de production de la lumière chez *Oryza barbarica* d'Algérie (*C. R.*, 17 juillet 1893).
33. La lumière physiologique : 1<sup>re</sup> partie : Les organismes photogènes (*Rev. gén. Sc. pures et appl.*, p. 415-422, Paris, 1894).
34. La lumière physiologique : 2<sup>e</sup> partie : Mécanisme intime de la fonction photogénique (*Rev. gén. Sc. pures et appl.*, p. 529-534, Paris, 1894).
35. Das physiologische Licht (*Prometheus*, Berlin, nos 291, 292, 296, 297, 1895).
36. Les rayons X et les microbes lumineux (*Biol.*, s. 10, III, p. 479, 1896).
37. Les rayons X et les êtres vivants (*Biol.*, s. 10, III, p. 995, 1896).
38. Physiological Light : from the *Smithsonian Report for 1895*, p. 413-431. with plates, XXIII-XXVI. 1896, Washington Government printing Office.
39. Feux follets physiologiques (*A. F. A. S.*, 1<sup>re</sup> partie, p. 298, 1897).
40. Sur le mécanisme de la biophotogénèse (*Biol.*, III, p. 569, 1898).
41. Sur l'éclairage par la lumière froide physiologique dite lumière vivante (*C. R.*, 1900).
42. Sur le pouvoir éclairant et le pouvoir photochimique comparés des bouillons liquides avec photobactériacées, photographies obtenues avec les bactériacées. Lampe vivante (*Biol.*, LIII, p. 1333, 1901).
43. La photographie de l'invisible (*Biol.*, LIII, p. 263, 1901).

44. Nouvelles recherches sur la biophotogénèse (*Biol.*, LIII, p. 702, 1901).
  45. Luminescence obtenue par certains procédés organiques (*C. R.*, CXXXII, p. 431, 1901).
  46. A propos du mémoire de M. Tchangaïew : Contribution à la physiologie des bactéries phosphorescentes (*Linn.*, 1901).
  47. Sur le mécanisme intime de la fonction photogénique. Réponse à M. James Dewar (*C. R.*, 20 octobre 1902).
  48. Sur une lampe vivante de sûreté (*C. R.*, juin 1903).
  49. Lumière animale et lumière minérale (*Biol.*, LVI, p. 476, 1904).
  50. Réponse à M. Giesbrecht sur sa note intitulée : La luminosité est-elle un processus vital ? (*Biol.*, LVII, p. 617, 1905).
  51. A propos d'une note signée Giesbrecht, de Naples (*Biol.*, LVIII, p. 684, 1905).
  52. Sur le mécanisme de la biophotogénèse. Réponse à M. Nadson (*Biol.*, p. 1043, 1905).
  53. Production de la lumière par les êtres vivants ou biophotogénèse (*C. R. Congrès de Liège* sur la radioactivité et l'ionisation, 1905).
  54. Rectification à propos d'un article de M. Moslisch (*Rev. Sc.*, 25 novembre 1905).
  55. Mécanisme intime de formation de la luciférine. Analogies et homologies des organes de Poli et de la glande hypobranchiale des mollusques purpurigènes (*Biol.*, LXII, p. 850, 1907).
  56. Biophotogénèse ou production de la lumière par les êtres vivants (*Traité de physique biologique de d'Arsonval, Chauveau, Gariel, Marey, Weiss*, t. II, p. 255, 1903).
  57. Sur la biophotogénèse ou production de la lumière par les êtres vivants (*Congrès internat. de Physiol.*, Vienne, 1910).
  58. Sur le mécanisme de la biophotogénèse (*C. R. Congrès de l'A. F. A. S.*, Toulouse, 1910).
  59. Sur la fluorescence chez les insectes lumineux (*C. R.*, t. CLIII, p. 208, 1911).
  60. La fluorescence chez les insectes (*C. R. Congrès de l'A. F. A. S.*, Dijon, 1911).
  61. Nouvelles recherches sur la lumière physiologique, chez *Pholas dactylus* (*C. R.*, t. CLIII, p. 690, 1911).
  62. Propriétés physiques de la lumière physiologique (*C. R.*, CLIV, p. 1001, 1912).
  63. Mécanisme intime de la production de la lumière physiologique : luciférine, luciférase, luciférescéine (*Eight international Congress of applied Chemistry*, vol. XIX, New-York, Washington, 1912).
  64. La lumière vivante en bouteilles (*C. R. Congrès de l'A. F. A. S.*, Nîmes, 1912).
  65. La lumière physiologique (*C. R. Congrès de l'A. F. A. S.*, Nîmes, 1912).
  66. Sur la nature et le développement de l'organe lumineux du Lampyre noctilique (*C. R.*, CLVI, p. 730, 1913).
  67. Mécanisme intime de la production de la lumière par les organismes vivants ; communication suivie de démonstrations expérimentales (*Congrès international de Zoologie de Monaco*, 1913).
- Sous presse : *La Lumière et la Vie*, chez Alcan, Paris, et article LUMIÈRE (*Grand Dictionnaire de physiologie de Ch. Richet*, Paris).