

Pisces - Téléostei
16-97

30880

1913

LES TYPES
DE
MOUVEMENTS RESPIRATOIRES

CHEZ
LES TÉLÉOSTÉENS

PAR
VICTOR WILLEM
Membre de l'Académie royale de Belgique
ET
L. DE BERSAQUES-WILLEM
Assistante de zoologie

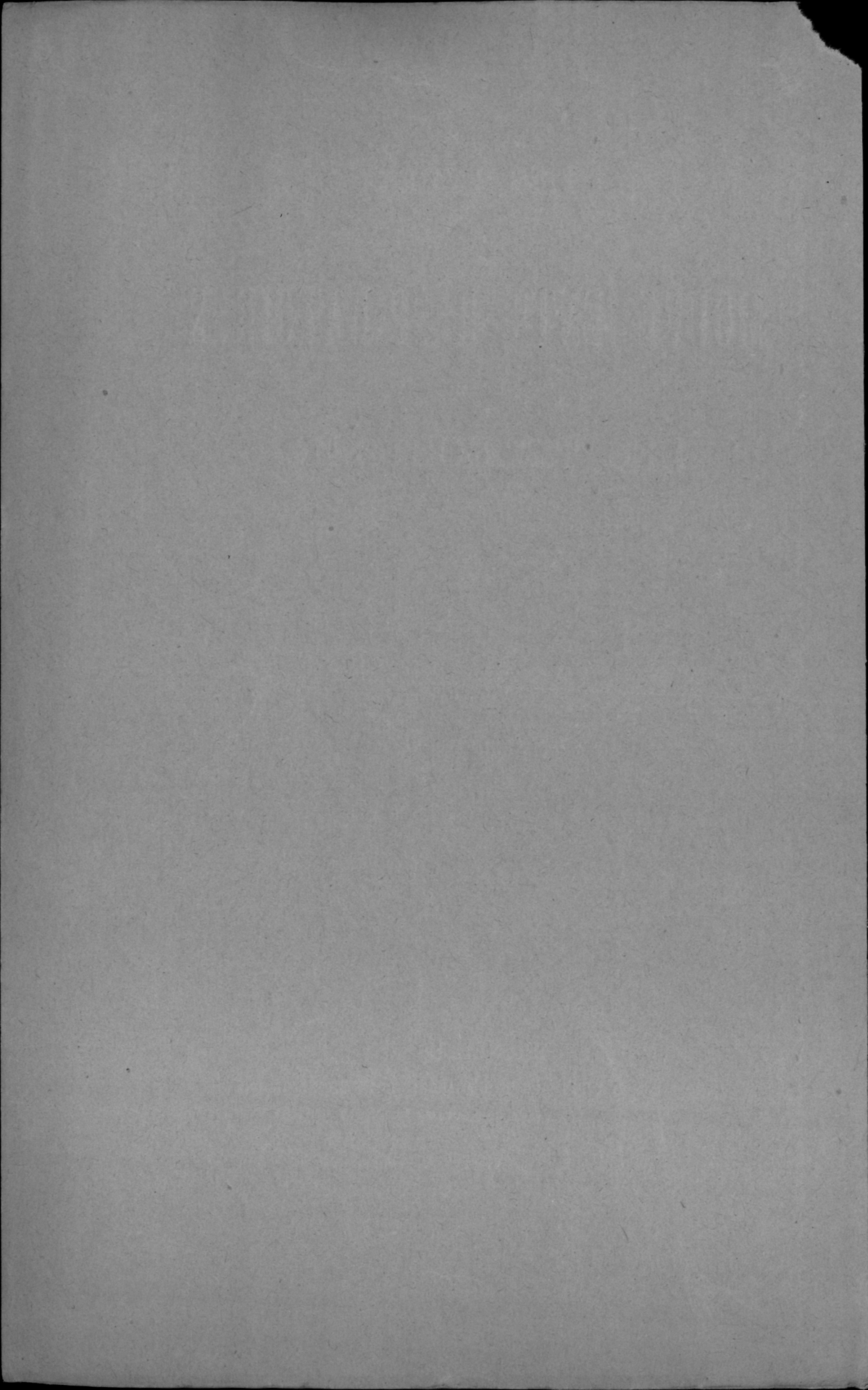
(PREMIER MÉMOIRE)



BRUXELLES
MARCEL HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE
112, Rue de Louvain, 112

1927

*Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Instituut for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredane - Belgium - Tel. 0591 80 37 15*



LES TYPES
DE
MOUVEMENTS RESPIRATOIRES

CHEZ
LES TÉLÉOSTÉENS

PAR
VICTOR WILLEM
Membre de l'Académie royale de Belgique
ET
L. DE BERSAQUES-WILLEM
Assistante de zoologie

(PREMIER MÉMOIRE)



BRUXELLES
MARCEL HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE
112, Rue de Louvain, 112
—
1927

Extrait des *Mémoires*
publiés par l'Académie royale de Belgique (Classe des Sciences).
Collection in-8°, t. IX (septembre 1927).

INTRODUCTION

Des recherches sur les Poissons et les Amphibiens ont attiré depuis longtemps notre attention sur les mouvements respiratoires des Poissons Téléostéens. Ils nous est apparu promptement qu'il y aurait avantage à en reprendre l'étude; car malgré les données de travaux sérieux et nombreux qui ont porté sur cette question, la description générale, qui prévaut des manœuvres respiratoires manque encore de précision; d'autre part, les divers types de Téléostéens ne respirent pas sur un mode identique, et il y a sûrement intérêt à comparer les modes variés du mécanisme respiratoire.

La compréhension de ces manœuvres respiratoires, dont les principaux éléments sont facilement accessibles à l'observation, a notablement évolué avec les progrès de la technique et les tendances de la biologie. On peut, en s'en tenant aux grands traits d'une bibliographie que des auteurs précédents ⁽¹⁾ ont déjà exposée, classer comme suit les opinions qui ont été émises sur ce sujet.

La description la plus ancienne de toutes (1701), de DUVERNEY ⁽²⁾, reprise par FLOURENS ⁽³⁾, distingue deux phases globales

(1) G. VAN RIJNBEEK, *Ricerche sulla respirazione dei pesci*. (RENDICONTI DELLA R. ACCADEMIA DEI LINCEI, 1905, XIV.) — TACO KUIPER, *Untersuchungen über die Atmung der Teleostier*. (ARCHIV FÜR DIE GESAMMTE PHYSIOLOGIE, 1907, Bd CXVII.) — E. BABAK, in *Handbuch der vergleichenden Physiologie*. (WINTERSTEIN, 1913.)

(2) DUVERNEY, *Mémoire sur la circulation du sang des poissons qui ont des ouïes et sur leur respiration*. (MÉM. DE L'ACAD. DES SCIENCES. Paris, 1701.)

(3) FLOURENS, *Mémoires d'anatomie et de physiologie comparées*. 3^e mémoire. *Expériences sur le mécanisme de la respiration des poissons*. Paris, 1844.

dans la manœuvre respiratoire. « Dans l'une, toutes les parties de l'appareil, la bouche, la gorge, l'arcade palatine, les opercules, les rayons et la membrane branchiostèges, les arcs branchiaux, s'élargissent et se dilatent; l'eau entre par la bouche, et c'est l'inspiration. Dans l'autre, toutes ces parties se resserrent, se rapprochent, se rétrécissent; l'eau, pressée de toutes parts, sort par l'orifice des ouïes, et c'est l'expiration. »

Mais au cours de la première moitié du XIX^e siècle s'implante, avec DUMÉRIL ⁽¹⁾, DUVERNOY ⁽²⁾, MILNE-EDWARDS ⁽³⁾, une nouvelle conception de la manœuvre respiratoire, qui la compare à une déglutition : dans un premier temps, le poisson, dont l'opercule est appliqué sur les branchies, ouvre la bouche et dilate le pharynx (les fentes branchiales internes sont alors, d'après DUMÉRIL, tout à fait fermées); dans un second temps, il ferme la bouche, resserre le pharynx, écarte les opercules, par lesquels l'eau s'échappe, après avoir filtré entre les lamelles branchiales. Il y aurait donc antagonisme entre la dilatation et la contraction de la cavité buccale et les mêmes mouvements des cavités branchiales.

Cette conception, fondée évidemment sur un raisonnement anatomique plutôt que sur l'observation, passa dans tous les ouvrages classiques. Puis elle fut énergiquement contredite, vers 1870, par P. BERT ⁽⁴⁾, qui employa pour la première fois des appareils enregistreurs pour l'étude des mouvements respiratoires de poissons. Pour ce physiologiste, « ce n'est pas en deux temps que s'opèrent les mouvements des cavités artificiel-

⁽¹⁾ C. DUMÉRIL, *Mémoire sur le mécanisme de la respiration des Poissons*. (MAGASIN ENCYCLOPÉDIQUE, 1807, VI.)

⁽²⁾ DUVERNOY, *Du mécanisme de la respiration dans les Poissons*. (ANNALES DES SCIENCES NATURELLES [ZOOLOGIE], 1839.)

⁽³⁾ H. MILNE-EDWARDS, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparées de l'Homme et des Animaux*. Paris, 1857, t. II.

⁽⁴⁾ P. BERT, *Leçons sur la physiologie de la respiration*. Paris, 1870.

lement délimitées sous les noms de *chambre buccale* et *chambre branchiale*. En un seul temps, tout se dilate, la bouche s'ouvre, les branchies s'écartent et s'avancent, l'opercule se porte en dehors; l'eau est appelée de partout à la fois. Puis, simultanément encore, la bouche se referme, le pharynx se rétrécit, l'opercule s'applique sur les orifices des ouïes; l'eau est à la fois de partout chassée » (p. 230). Si le courant suit une direction déterminée, ce n'est pas en raison d'une succession de contractions ou d'une contraction péristaltique : c'est grâce à l'existence de valvules appropriées.

C'était revenir à l'ancienne conception de DUVERNEY. Mais d'autres physiologistes qui vinrent ensuite, T. KUIPER, FRANÇOIS-FRANCK ⁽¹⁾, S. BAGLIONI ⁽²⁾, utilisant des méthodes plus précises d'inscription, montrèrent que le synchronisme admis par P. BERT est trop rigoureux.

T. KUIPER, qui lui aussi opérait avec des poissons d'eau douce, voyait, après la fermeture de la bouche et dans une première partie de la phase expiratoire, l'opercule continuer à s'écarter du corps, pour la sortie de l'eau; d'autre part, une rapide adduction de l'opercule, terminant la phase expiratoire, n'est pas achevée que la bouche s'ouvre en une inspiration nouvelle. Sans qu'on puisse parler d'une alternance des mouvements, il y a là un décalage, par rapport au mouvement de la mâchoire, du déplacement de l'opercule, qui infirme la description de P. BERT.

De même FRANÇOIS-FRANCK ⁽³⁾, un spécialiste en technique opératoire, reprend les expériences de P. BERT, sur la Carpe,

(1) FRANÇOIS-FRANCK, *Études expérimentales de mécanisme respiratoire*. (COMPTES RENDUS DE LA SOC. DE BIOLOGIE, 1906, t. LX.)

(2) S. BAGLIONI, *Der Atmungsmechanismus der Fische*. (ZEITSCHRIFT FÜR ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE, 1908, Bd VII.)

(3) FRANÇOIS-FRANCK, *Études expérimentales de mécanisme respiratoire*. (COMPTES RENDUS DE LA SOC. DE BIOLOGIE, 1906, t. LX.)

la Tanche, la Perche, et affirme que la formule du synchronisme n'est pas rigoureusement exacte : « Toujours, dit-il, la bouche commence à s'ouvrir avant que le battant operculaire se déplace en dehors; le retard du début de l'écartement de celui-ci mesure un quart ou un cinquième de la durée du mouvement inspiratoire total. De même, la bouche commence à se fermer avant que le battant operculaire commence à se rapprocher du plan médian. *Les mouvements buccaux et operculaires ne sont donc pas alternants, comme le voulait Duvernoy; ils ne sont pas non plus synchrones, comme l'a dit Paul Bert; ils sont successifs avec anticipation constante du mouvement buccal* ⁽¹⁾. »

Enfin, BAGLIONI, opérant sur nombre de poissons marins, enregistre des retards analogues de l'appareil operculaire et de l'appareil branchiostège sur le jeu de la mandibule. Il reconnaît, en outre, que tous les poissons ne respirent pas sur le même mode, au point qu'on pourrait admettre, chez les Muraenides, la formule de DUVERNOY.

On croirait, après semblable accord d'observateurs expérimentés, qu'on doit considérer la discussion comme close. Mais, on s'aperçoit qu'il doit y avoir eu confusion dans l'interprétation du rôle de l'opercule dans la manœuvre étudiée. Les physiologistes récents semblent avoir uniquement considéré, dans le jeu des parois latérales de l'appareil respiratoire, les mouvements du battant operculaire, c'est-à-dire de la région qui correspond à l'operculaire et au suboperculaire. En réalité, les mouvements respiratoires d'abduction et d'adduction intéressent aussi, et surtout, *toute* la paroi latérale de la cavité bucco-pharyngienne, s'étendant dorsalement jusqu'à l'articulation crânienne de l'hyomandibulaire, l'œil, la narine et le bord dorsal du lacrymal, puis comportant du côté ventral le maxillaire, la mandibule et le préoperculaire : donc toute

(1) Souligné dans le texte original.

la portion latérale de la face. Cette grande région, qui joue le rôle principal dans les variations du diamètre transversal des cavités respiratoires, entraîne dans ses mouvements le battant operculaire, qui est relié lâchement avec lui par l'articulation de l'opercule avec l'apophyse postérieure de l'hyomandibulaire et par une lame conjonctive flexible unissant les bords antérieurs de l'operculaire et du suboperculaire avec le préoperculaire et l'interoperculaire.

Or, il se fait, pour des causes que nous verrons plus loin, que les déplacements du battant operculaire, de même que ceux des régions distales de la membrane branchiostège, sont en retard sur ceux de la partie plus antérieure de la paroi faciale. Et pour n'avoir inscrit que les mouvements du battant ou de la membrane branchiostège, qui ne constituent qu'un temps final de la phase inspiratoire ou expiratoire, et les avoir considérés comme indices caractéristiques des mouvements d'inspiration et d'expiration généraux, les physiologistes ont altéré la compréhension des manœuvres respiratoires. Il convient donc d'en chercher une nouvelle formule, qui se fonde sur une conception anatomique plus exacte de l'appareil étudié et sur une coordination plus juste des faits enregistrés.

Mais ce n'est là qu'une recherche préliminaire. BAGLIONI, qui a étudié, non pas quelques poissons d'eau douce, mais de nombreuses formes marines accessibles à la Station zoologique de Naples, a eu le mérite de reconnaître que les manœuvres respiratoires peuvent varier selon les types observés : il a constaté notamment que la membrane branchiostège y joue un rôle très variable et il a montré, entre autres résultats, que la plupart des poissons vivant sur le fond respirent sur un mode différent de celui des formes nectoniques. Il ne faut pas longtemps à des zoologistes qui manient des poissons vivants pour constater que le physiologiste italien n'a donné qu'une esquisse, intéres-

sante, mais provisoire, des variations possibles des manœuvres respiratoires chez les Téléostéens. Et malheureusement encore, ses catégories ne sont pas toujours exactes : il est des descriptions, celles qui concernent les Muraenides et les Lophobranches, qui comportent des erreurs anatomiques troublantes.

Ce sont là les considérations qui nous ont conduits à poursuivre systématiquement des recherches sur les mouvements respiratoires des Téléostéens ⁽¹⁾. La relation qui suit comportera un chapitre préliminaire établissant la formule fondamentale des manœuvres respiratoires. Puis viendra la description des manœuvres observées chez les formes que nous avons pu étudier convenablement à l'état vivant : nous les classerons en groupes éthologiques et chercherons s'il y a moyen d'établir des relations entre les modes de vie et les variations du mode respiratoire. Pour commencer, nous examinerons, dans un deuxième chapitre, un ensemble des formes qui présentent une habitude très particulière, des poissons qui s'enfouissent complètement dans le sable, où leur respiration se trouve évidemment fort gênée. Ensuite, nous considérerons un certain nombre de poissons qui se tiennent sur le fond ; puis d'autres chapitres encore seront consacrés à divers groupes que nous aurons eu l'occasion d'observer.

(1) Ces recherches ont été effectuées à l'Université de Gand et dans les Stations maritimes de Wimereux et de Roscoff.

LES TYPES
DE
MOUVEMENTS RESPIRATOIRES
CHEZ
LES TÉLÉOSTÉENS

CHAPITRE PREMIER.

La formule des mouvements respiratoires.

I. — PRÉLIMINAIRES ANATOMIQUES.

Nous avons à examiner, dans les manœuvres respiratoires, les éléments principaux suivants : les mouvements d'abduction et d'adduction des parois latérales de la cavité bucco-branchiale, l'abaissement et le relèvement du plancher buccal, les déformations de la membrane branchiostège.

A. — *Parois latérales de la cavité bucco-branchiale.*

L'ensemble mobile des parois latérales de la cavité bucco-branchiale, s'étendant d'avant en arrière de la bouche à la fente des ouïes, est limité dorsalement par l'extrémité supérieure du bord de l'opercule, la crête latérale du crâne (ptérotique, prootique, sphénotique), le bord concave (orbitaire) des pièces de l'anneau suborbitaire, le bord médial de l'os lacrymal et la liaison des deux prémaxillaires. Cette grande région comprend, comme pièces squelettiques osseuses : le prémaxillaire et le

maxillaire; les pièces suspendues à l'hyomandibulaire: système ptérygopalatinal et mandibule, de même que l'ensemble des plaques operculaires (voir fig. 1).

Elle pivote autour d'un axe déterminé principalement par

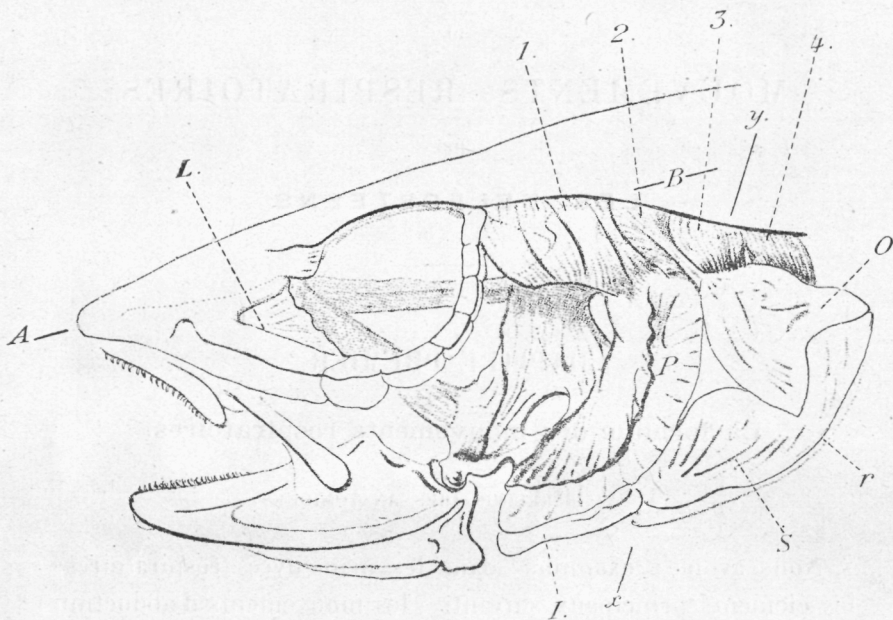


FIG. 1. — Parois de la cavité bucco-branchiale de la Morue, de profil.

- | | |
|---|--|
| <i>L.</i> , Lacrymal, première des pièces sous-orbitaires; | trer l'articulation crânienne de l'hyomandibulaire; |
| <i>O.</i> , opercule; | 2., <i>m. dilatator operculi</i> ; |
| <i>P.</i> , préopercule; | 3., <i>m. adductor operculi</i> ; |
| <i>S.</i> , subopercule; | 4., <i>m. levator operculi</i> ; |
| <i>I.</i> , interoperculaire; | <i>AB.</i> , axe de rotation de la paroi latérale de la cavité bucco-branchiale; |
| <i>r.</i> , rayon branchiostège externe; | <i>xy.</i> , direction du jeu du volet branchial. |
| 1., <i>m. levator arcus palatini</i> , supposé transparent, pour mon- | |

les articulations, avec le crâne, de l'hyomandibulaire et de l'os palatin. Et la charnière est complétée par les tissus flexibles qui relient les limites supérieures de la face avec le crâne et, d'autre part, par les ligaments médians des mâchoires supérieure

et inférieure, qui permettent aux deux moitiés du cadre de la fente buccale de jouer dans le sens transversal.

Il faut distinguer dans cette grande région, au point de vue respiratoire, deux parties, et considérer à part le volet operculaire proprement dit, correspondant à l'ensemble des os operculaire et suboperculaire : volet qui est articulé de façon mobile avec l'extrémité postérieure de l'apophyse operculaire de l'hyomandibulaire, ainsi qu'avec le préoperculaire et le bord tout à fait postérieur de l'interoperculaire, le long d'une charnière qui est sensiblement verticale chez la Morue. Ce volet recouvre latéralement la cavité branchiale.

Le mouvement d'abduction de cet ensemble facial est obtenu principalement par la contraction du *m. levator arcus palatini* ⁽¹⁾, un muscle important qui part du bord du pteroticum et du sphenoticum, ainsi que de la face inférieure de ce sphenoticum et du dernier os suborbital, pour s'insérer sur le préopercule et surtout sur la saillie de l'hyomandibulaire.

Il est curieux — et c'est une conséquence de la compréhension inexacte du rôle du volet operculaire dans la manœuvre respiratoire — que des physiologistes récents, surtout à la suite de DEGANELLO ⁽²⁾, ont méconnu l'importance de ce muscle comme muscle inspiratoire et attribué ce rôle exclusivement au *m. dilatator operculi*.

Ce *m. dilatator operculi*, situé en arrière du précédent (2, fig. 1), part aussi du pteroticum (ainsi que de la partie postérieure de la tête de l'hyomandibulaire), pour aller s'insérer sur la face postérieure du bord tout à fait antérieur de l'os operculaire. Il s'agit donc surtout dans le sens de l'abduction

(1) Les mémoires principaux sur cette question de la musculature respiratoire sont ceux de VETTER et de HOLMQVIST.

B. VETTER, *Untersuchungen zu der vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische*. (LENAISCHE ZEITSCHR. F. NATURW., 1878, Bd XII.)

O. HOLMQVIST, *Studien in der von den Nn. Trigemini und Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische*. (ACTA UNIVERSITATIS LUNDENSIS, 1914, VII.)

(2) DEGANELLO, *Die peripherischen nervösen Apparate des Atemrhythmus bei Knochenfischen*. (PFLÜGERS ARCHIV F. GES. PHYSIOL., 1908, Bd CXXIII.)

du volet operculaire (operculaire + suboperculaire), plus ou moins solidaire du mouvement général de la face. Si, chez *Gobius*, par exemple, on empêche le mouvement d'abduction général, dû au *m. levator arcus palatini*, en maintenant artificiellement les régions antérieures des deux faces, on voit persister l'abduction rythmique des volets mobiles, évidemment sous l'action des *m. dilatatores operculi*.

A l'adduction expiratoire contribuent, pour des parts inégales, divers muscles :

1. Le *m. adductor operculi* (3), qui part de la pointe postérieure du pteroticum, ainsi que du posttemporal, pour aller s'insérer sur l'apophyse operculaire de l'hyomandibulaire et un peu sur la face interne de l'operculaire. C'est, comme le fait remarquer HOLMQUIST (p. 21), moins un adducteur de l'opercule qu'un adducteur et releveur de l'hyomandibulaire.

2. Le *m. levator operculi* (4), qui va du posttemporal à la face interne du bord supérieur de l'operculaire. C'est peut-être un adducteur, en raison du fait que sa contraction est susceptible de coopérer au déplacement de l'opercule vers le crâne ; mais c'est surtout un releveur du volet operculaire, dont le rôle curieux sera examiné plus loin.

3. Mais le rôle principal dans l'adduction expiratoire de la face et de l'opercule est dévolu au *m. adductor hyomandibularis et arcus palatini*. Ce muscle, souvent subdivisé en deux éléments, est constitué par des faisceaux transversaux qui forment la majeure partie du toit de la cavité buccale et séparent celle-ci de l'orbite. Ils s'attachent sur la plus grande partie du prooticum et du parasphénoïde, jusqu'au bord antérieur du foramen interorbital ; et s'insèrent, d'autre part, sur une ligne qui débute postérieurement sur l'hyomandibulaire, pour continuer sur le métaptérygoïde, les ptérygoïdes et finir sur l'os palatin.

Ces mouvements d'abduction et d'adduction de la face entraînent des déformations du cadre quadrangulaire de l'orifice buccal, de l'arc hyoïdien et de l'appareil branchiostège.

La partie basale de chaque moitié de la mandibule suit les

mouvements de l'os carré, auquel elle est articulée; et elle entraîne à son tour les extrémités latérales du maxillaire et de l'intermaxillaire, qui sont reliées avec elle par des ligaments.

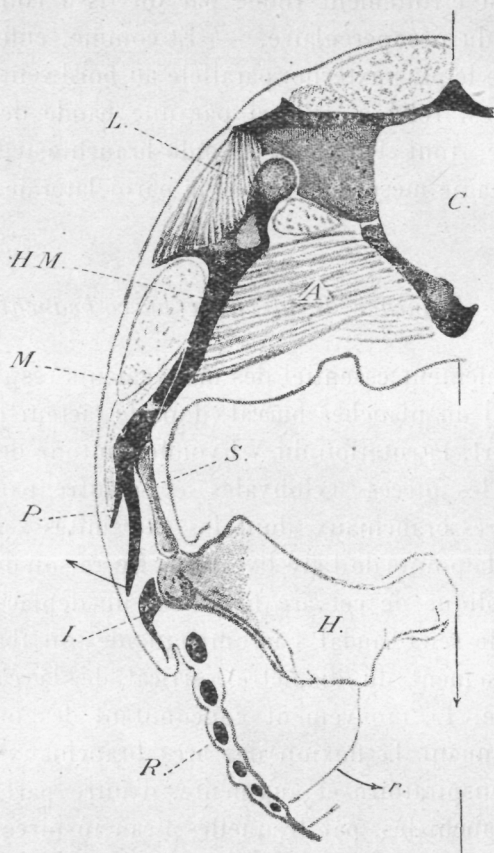


FIG. 2. — Moitié d'une coupe transversale de tête de Morue, au niveau de la tête de l'hyomandibulaire et du stylohyal, pour montrer le mécanisme de l'abduction et de l'adduction de l'hyomandibulaire (*HM.*) (entraînant toutes les parois latérales des cavités respiratoires) par l'action du m. levator arcus palatini (*L.*) ou du m. adductor hyomandibularis (*A.*); ainsi que la suspension du stylohyal (*S.*) au préoperculaire (*P.*) et l'articulation de la pièce hyoïdienne principale (*H.*, représentée en perspective) avec l'interoperculaire (*I.*), permettant le jeu vertical du V hyoïdien.

C., Cavité cranienne;
M., m. levator mandibulae;
R., 3^e rayon de la membrane branchiostège;

r., mouvement d'extension du 6^e rayon branchiostège, représenté en perspective.

De même, le V de l'arc hyoïdien s'ouvre et se ferme avec les déplacements transversaux des pièces suspendues à l'hyomandibulaire, en raison du fait que l'extrémité proximale de chaque cératohyal est étroitement reliée par du tissu conjonctif à la face interne du préoperculaire. — Et comme, enfin, le rayon branchiostège le plus externe, parallèle au bord ventral du volet operculaire, est relié à celui-ci par une bande de membrane branchiostège, tout l'appareil hyoïdo-branchiostège participe dans une certaine mesure au jeu de la paroi latérale de la cavité respiratoire.

B. — *Plancher de la cavité bucco-branchiale.*

Un autre élément essentiel des mouvements respiratoires est le jeu vertical du plancher buccal, dont le facteur déterminant est, d'une part, la rotation du V hyoïdien autour de ses articulations avec les pièces stylohyales, et, d'autre part, la déformation des arcs branchiaux, dont les extrémités ventrales sont solidaires de la pointe de l'arc hyoïdien. En raison de la position fortement oblique de cet arc hyoïdien, un déplacement de sa pointe dans le sens caudal s'accompagne de son abaissement et d'un accroissement du diamètre vertical de la cavité bucco-pharyngienne. Le mouvement concomitant des os hypobranchiaux, diminuant la flexion des arcs branchiaux, produit le même effet inspiratoire et augmente, d'autre part, la hauteur des fentes branchiales, par lesquelles l'eau inspirée doit passer dans la cavité branchiale.

Cette traction en arrière de la région ventrale de la cage branchiale est le fait de muscles importants qui relient le système à la ceinture scapulaire : muscles sterno-hyoïdiens, pharyngo-hyoïdiens, pharyngo-claviculaires... (1).

(1) En même temps se contractent des muscles abdominaux, qui tirent la ceinture scapulaire dans le sens caudal, et des muscles dorsaux agissant sur le crâne, dont la contraction détermine un relèvement, plus ou moins sensible, de la pointe du museau.

La protraction du même système, au cours de la phase expiratrice, s'effectue par la paire de muscles génio-hyoïdiens, qu'on avait considérés à tort, a montré HOLMQUIST, comme un abaisseur de la mandibule.

C. — *Autres mouvements des arcs branchiaux.*

Mais à côté du jeu en hauteur des arcs et des fentes branchiaux, dont l'étirement, par exemple, est solidaire de l'abaissement du plancher buccal, existe, à l'inspiration, un épanouissement transversal des arcs branchiaux, chacun pivotant autour de ses extrémités pour s'éloigner du plan médian, et élargir les fentes branchiales.

Il est difficile de dire dans quelle mesure interviennent dans ces manœuvres, inspiratoires ou expiratoires, et la tension élastique des tissus qui relient les arcs aux autres pièces qui jouent, et la contraction d'une série de petits muscles, *levatores arc. branch.*, *interarcuales dorsales*, *interarcuales dorsales*..., qu'a énumérés B. VETTER dans son mémoire (1).

D. — *Déformations de la membrane branchiostège.*

Terminons par l'examen de ces déformations, que nous nous contenterons de décrire à la phase inspiratrice.

Pendant que le cératohyal se trouve entraîné latéralement par l'abduction de la face, et vers le bas par la contraction des muscles postérieurs, la membrane branchiostège s'épanouit en raison de l'extension de ses rayons : entendons par là l'augmen-

(1) Par ailleurs, les fentes branchiales se trouvent, de temps en temps, fortement élargies par une manœuvre particulière, qui rapproche momentanément l'une de l'autre les deux rangées de lamelles d'un même arc. Cette manœuvre s'effectue brusquement, pour les divers arcs à la fois, et se répète rapidement un petit nombre de fois, indépendamment, semble-t-il, du rythme respiratoire. Ceci a été observé sur des exemplaires, à volets assez transparents, de *Gobius*, dans des conditions normales.

tation de l'angle formé par chaque rayon avec le cératohyal qui le porte.

On fait intervenir ⁽¹⁾, dans cet épanouissement, la contraction des muscles extenseurs proximaux, localisés sur la base des rayons, et celle des extenseurs distaux, réunissant les moitiés distales des rayons les plus ventraux. Il faut y joindre peut-être le muscle hyoïdeo-hyoïdeus, tout ventral. D'autre part, comme on le constate aisément sur des *Cottus* fraîchement morts, il faut faire entrer en ligne de compte sérieux, et la traction élastique qu'exerce sur le dernier rayon la région ventrale de la membrane branchiostège, abaissée par le recul de l'hyoïde, et la tension que subit la partie supérieure de la même membrane par l'élargissement du V hyoïdien : deux éléments de l'inspiration, qui contribuent simultanément à agrandir le périmètre transversal de la membrane branchiostège.

Mais la tension de l'ensemble de la bandelette musculaire et conjonctive distale de la membrane branchiostège joue un rôle qui n'a pas été relevé : tandis que les rayons branchiostèges obéissent au mouvement composé d'abduction et d'extension, la bande qui réunit leurs moitiés distales se trouve d'autre part tendue, et la membrane branchiostège, qui s'épanouit, prend une voussure qui maintient son bord appliqué contre la peau de la région claviculaire ⁽²⁾. Et ainsi ce bord libre de la membrane branchiostège, chez des poissons analogues à *Cottus* ou *Gobius*, tout en s'étalant, dans la direction ventrale et dans la direction caudale, sur la peau de la région claviculaire, reste adhérente à cette surface et joue le rôle de valvule occlusante.

⁽¹⁾ BORCEA, *Observations sur la musculature branchiostégale des Téléostéens.* (ANN. SC. DE L'UNIVERSITÉ DE JASSY, 1907, t. IV.)

⁽²⁾ Même, chez *Cottus*, par exemple, sans l'intervention de la chute de la pression dans la chambre branchiale.

2. — RAPPORTS CHRONOLOGIQUES : FORMULE DES MOUVEMENTS
RESPIRATOIRES.

Ces préliminaires anatomiques exposés, nous allons chercher à établir une formule des manœuvres respiratoires plus exacte que celles que nous avons énumérées dans l'introduction. Cette question revient à reprendre, avec des documents plus étendus, l'examen des rapports chronologiques existant entre les mouvements qu'exécutent les principales pièces de l'appareil respiratoire. Nous prendrons comme point de départ, quitte à faire intervenir constamment des comparaisons avec d'autres formes, *Gobius*, que nous avons étudié depuis longtemps.

A. — *Retard des mouvements du volet branchial
sur ceux de la face.*

Le poisson étant examiné d'en haut, de manière à observer commodément les déformations transversales du contour horizontal de la tête, on voit que le Δ formé par ce contour, de la pointe du museau jusqu'au bord caudal de l'opercule, joue d'un mouvement général qui écarte et rapproche alternativement ses deux branches. Et l'on constate aisément que dans l'abduction inspiratoire et l'adduction expiratoire, le volet branchial ne suit qu'avec un certain retard le mouvement de la partie plus antérieure de la face.

Par exemple, lorsque le mouvement général d'abduction de la face est terminé déjà, celui du volet branchial se continue encore pendant un temps très appréciable. Ce retard est dû, en partie peut-être, à une faiblesse relative des muscles abducteurs propres (*m. dilatator operculi*), et sûrement au fait que la cavité branchiale, recouverte par le volet, admet l'eau inspirée plus difficilement que la cavité bucco-pharyngienne. Il s'interpose là en effet au courant un grillage formé par les arcs branchiaux, qui offre au passage de l'eau une résistance sensible.

Il n'est ainsi pas permis de considérer, avec P. BERT, les cavités s'étendant de l'orifice buccal aux fentes operculaires, comme un espace d'un seul tenant, qui se remplirait en une phase unique. Et prendre, d'autre part, comme indice extérieur de l'inspiration le commencement de l'écartement du volet operculaire (tandis que c'est avant tout l'abduction des parois latérales de la cavité bucco-pharyngienne et l'abaissement, simultané, du plancher buccal) est une faute qui a vicié l'interprétation des inscriptions faites par nombre de physiologistes : car, selon qu'on inscrira le déplacement d'un point situé plus en arrière sur le battant operculaire, plus on risquera de noter un décalage trompeur.

De même à l'expiration, l'adduction du battant operculaire est particulièrement contrariée par la pression qui naît dans la chambre branchiale et par le fait que la fermeture de l'orifice buccal oblige cette chambre à recevoir l'eau qu'expulse vers l'arrière la contraction des muscles expirateurs agissant sur les côtés et sur le plancher de la cavité bucco-pharyngienne. Et l'adduction propre du volet branchial ne débute ainsi qu'au cours de l'adduction des régions antérieures.

B. — *Synchronisme des autres éléments de l'inspiration et de l'expiration.*

A part la réserve précédente, qui concerne le battant operculaire, les autres éléments de l'appareil respiratoire, parois latérales de la cavité bucco-pharyngienne, plancher de cette cavité, appareil branchiostège, jouent de façon généralement synchronique. Et ce synchronisme est le résultat non seulement d'une coordination nerveuse, mais de liaisons anatomiques qui ressortiront partiellement au cours de la discussion du point suivant, le diphasisme des mouvements d'expansion de la cavité respiratoire.

Quand les manœuvres de l'inspiration ont une certaine amplitude, on remarque, chez *Gobius* et *Cottus* par exemple,

que l'abduction de la face, l'élément le plus facilement observable dans les conditions ordinaires, ne se fait pas en une fois, mais en deux phases successives. On pourrait au premier abord supposer que ce phénomène est dû à un ralentissement tempo-

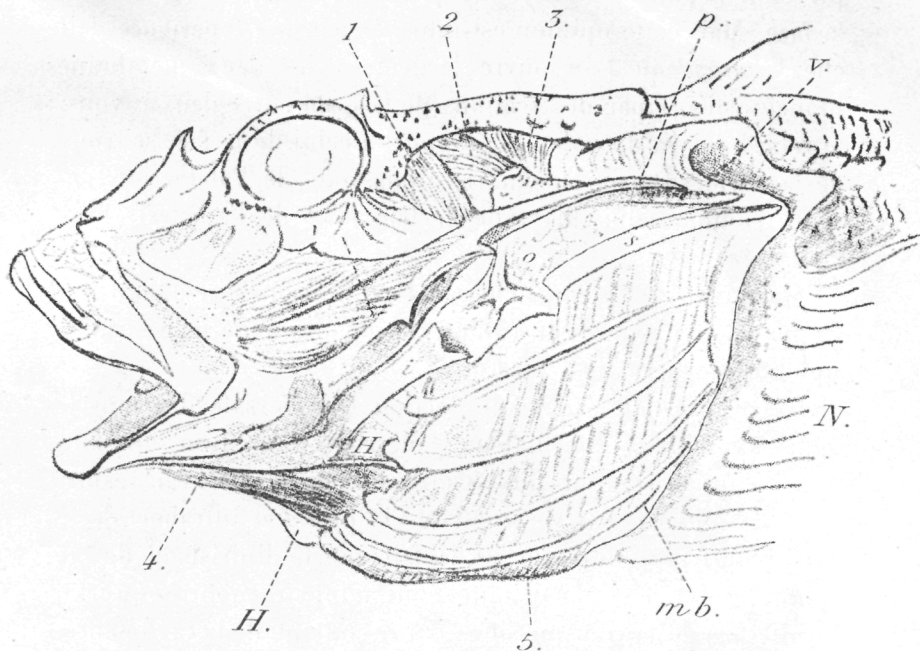


FIG. 3. — Tête de *Cottus bubalis*, de profil, dans une attitude inspiratoire excessive, que prennent certains individus après une mort violente : cette forme est anormale, mais favorable à l'analyse anatomique.

H., hyoïde; en dessous du *H.* supérieur, ligament hyoïdeo-mandibulaire;
i., interoperculaire;
mb., bord de la membrane branchio-stège;
N., nageoire pectorale;
o., operculaire;
p., épine postérieure du préoperculaire, cachant partiellement l'arête postérieure de l'operculaire;
s., suboperculaire;
v., valvule expiratoire;

1., *m. levator arcus palatini* (partie postérieure : sa partie antérieure, dont la limite est indiquée par un trait interrompu, est cachée par la plaque sub-orbitaire postérieure et par le *m. levator mandibulae*);
 2., *m. dilatator operculi*, s'insérant sur l'apophyse dorsale de l'operculaire;
 3., *m. adductor operculi*;
 4., *m. genio-hyoideus*;
 5., *m. hyoïdeo-hyoideus*.

raire de l'effet abducteur d'une contraction unique du muscle *elevator arcus palatini*, survenant au moment de l'abduction propre du volet : ce dernier déplacement renforçant alors la pression négative intrabuccale que doit vaincre l'écartement de la face. Mais cette opinion est infirmée par une expérience, faite chez *Cottus*, où l'on ouvre largement les deux membranes branchiostèges par des sections de la peau entre deux rayons : le retard du jeu du volet par rapport à celui de la face se trouve de la sorte supprimé; mais le diphasisme de l'abduction persiste, comme celui du plancher buccal et de l'appareil branchiostège.

Nous avons longtemps cherché l'explication de ce phénomène frappant, et n'exposerons qu'un résumé des expériences variées que nous avons faites, sur *Cottus*.

a) On pratique, par une section transversale des muscles génio-hyoïdiens, immédiatement derrière le menton, une large fenêtre, qui permet un flux et un reflux faciles de l'eau respiratoire. L'influence des variations de la pression intrabuccale est ainsi réduite au minimum; et le fait que le diphasisme de l'inspiration persiste dans toute son ampleur montre qu'il ne résulte pas de la transmission, par le contenu de la cavité bucco-pharyngienne, de variation de pression provenant d'un décalage d'un des éléments de la manœuvre inspiratoire par rapport aux autres.

b) Après section complète de l'insertion ventrale du *m. levator arcus palatini*, et section du *m. dilator operculi*, les abducteurs de la paroi latérale de la cavité respiratoire, le mouvement d'abduction de cette région se trouve bien réduit d'amplitude, mais il persiste, et, comme celui du côté opposé, diphasique.

Cette abduction passive trouve son explication dans un entraînement par l'hyoïde et la membrane branchiostège.

On se rend facilement compte, par l'examen du côté ventral, que le recul de l'arc hyoïdien, sous l'action de ses muscles inspireurs, fait naître dans le muscle génio-hyoïdien une tension, passive, et détermine comme conséquence de celle-ci une

ouverture de l'arc hyoïdien. Celle-ci ne peut se produire sans un écart égal des préoperculaires et des pièces qui en sont solidaires : action réciproque de celle que nous avons indiquée antérieurement, l'ouverture du V hyoïdien par l'abduction des préoperculaires.

Et en fait, la section du m. génio-hyoïdien diminue l'amplitude de l'excursion transversale de la pièce considérée ; mais elle ne l'annule pas, et l'abduction passive persiste encore, diphasique.

Un facteur subsiste, dans ces conditions, qui intervient pour soulever l'ensemble des parois latérales de la cavité respiratoire : on voit, à l'occasion de l'épanouissement de la membrane branchiostège, le rayon supérieur repousser vers le haut le bord inférieur de l'opercule ⁽¹⁾, pendant que l'extension des rayons se produit en deux étapes plus ou moins fondues. Or, cette extension subit passivement, comme nous l'avons vu antérieurement, l'influence de la rétraction de l'hyoïde.

Dans une autre expérience sur *Cottus*, où l'on a d'ailleurs déterminé artificiellement une amplification des mouvements respiratoires, nous constatons que le bord ventral de la membrane branchiostège qui, pendant la première phase de son épanouissement, glissait sur la région claviculaire, vient, au début de la seconde phase, s'appuyer sur le pédoncule de la nageoire pectorale, à direction plus transversale ; les extrémités distales des rayons ventraux trouvent ainsi un appui plus résistant et leur extension soulève la membrane et l'opercule d'un mouvement plus rapide. — Mais ce n'est là encore qu'un adjuvant et non encore la cause primaire du diphasisme : car, si l'on excise des deux côtés les moitiés distales des trois rayons branchiostèges ventraux, de façon à supprimer ce facteur, on voit persister dans l'inspiration, qui s'allonge, le diphasisme étudié.

(1) Il va de soi que, dans ces conditions, battant operculaire et face sont devenus un ensemble unique, jouant d'une pièce.

Et l'observateur acquiert la conviction que le diphasisme général trouve son origine première dans la forme de la contraction du système musculaire hyoïdeo-claviculaire. Nous n'avons pas vu l'intérêt actuel qu'il y aurait à pousser plus loin l'analyse de ce phénomène.

Rappelons que ce diphasisme particulier s'observe fréquemment chez *Cottus* et n'apparaît nettement, chez d'autres formes, que lorsque le mouvement inspiratoire acquiert une certaine amplitude. Son étude nous a donné une idée de la solidarité qui existe entre les diverses pièces de l'appareil respiratoire, de la coopération de certains muscles et de leur suppléance réciproque. Nous allons en voir un autre exemple dans le mécanisme de l'abaissement de la mâchoire inférieure.

III. — SYNCHRONISME DU JEU DE LA MACHOIRE INFÉRIEURE AVEC LE DÉBUT DE L'INSPIRATION OU DE L'EXPIRATION.

Chez divers poissons de fond, les mouvements respiratoires peuvent devenir assez lents pour qu'un observateur exercé puisse comparer, au point de vue chronologique, les mouvements de la mâchoire inférieure et ceux des parois de la cavité bucco-pharyngienne, sans avoir recours à des méthodes d'inscription qui, précisément parce qu'elles ont rendu aux physiologistes d'inappréciables services dans l'étude des mouvements, ont quelquefois compliqué le travail de chercheurs qui s'étaient trop spécialisés dans une technique particulière. Et l'observation directe de ces poissons, tels *Cottus* et d'autres, montre que la mâchoire inférieure s'abaisse au moment où commencent l'abduction de la face et l'abaissement du plancher buccal, et qu'elle est relevée dès le début de la phase expiratoire. Pour l'observateur non averti cependant, le fait que les deux mouvements de la mâchoire sont relativement rapides et prennent fin beaucoup avant que les mouvements correspondants des parois de la cavité bucco-pharyngienne soient achevés, peut donner l'impression que le jeu de la mâchoire, dans un sens et dans l'autre, précède

d'un instant très court celui des autres pièces. Or, il y a des circonstances où le synchronisme est surtout apparent; c'est quand les manœuvres respiratoires, d'amplitude réduite, s'exécutent sans que la mâchoire ferme la fente buccale: l'ouverture et la fermeture de l'orifice d'entrée se font alors par le jeu passif de la valvule buccale, et l'on voit que le balancement réduit de la mandibule accompagne nettement les déplacements de la valvule, que marque chacune des deux phases respiratoires.

D'autre part, l'existence des connexions anatomiques, découvertes par HOLMQVIST ⁽¹⁾, démontre péremptoirement que le jeu de la mandibule est commandé par celui des autres éléments de l'appareil respiratoire, et nécessairement synchrone avec celui-ci.

HOLMQVIST, en effet, a reconnu que l'abaissement de la mandibule n'est pas dû, comme on l'admettait immédiatement pour des raisons morphologiques plausibles, à la contraction des muscles génio-hyoïdes: ceux-ci fonctionnent seulement, et lors de l'expiration, comme protracteurs de l'arc hyoïdien. L'abaissement de la mâchoire inférieure est dû, en grande partie, à l'action des muscles sterno-hyoïdiens, dont la contraction se transmet à la mandibule par les parties molles interposées (y compris les m. génio-hyoïdiens non contractés, qui jouent alors le rôle, passif, de ligaments). Et une grande rétraction de la mandibule s'accompagne de l'intervention de la musculature troncale s'insérant en arrière de la ceinture scapulaire ⁽²⁾. — Mais d'autres facteurs interviennent, qui suffisent pour abaisser la mandibule en l'absence des actions précédentes, et qui produisent le début de cet abaissement avant que les contractions ci-dessus la renforcent. En effet, dit HOLMQVIST, tous les muscles

(1) O. HOLMQVIST, *Der Musculus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen*. (LUNDS UNIVERSITETS ARSSKRIFT. N. F., Afd. 2, 1910, Bd VI.)

(2) Nous avons fait remarquer, dans un travail antérieur, que ce jeu des muscles troncaux intervient dans la manœuvre inspiratoire ordinaire. (V. et L. WILEM, *L'influence des mouvements respiratoires sur la pulsation cardiaque chez les Poissons Téléostéens*. [BULLETINS DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE (Classe des Sciences), 1926, p. 592].)

inspirateurs, éleveurs et abducteurs de l'opercule, doivent être considérés, accessoirement, comme des abaisseurs de la mandibule : l'angle postérieur de celle-ci est relié par un ligament à

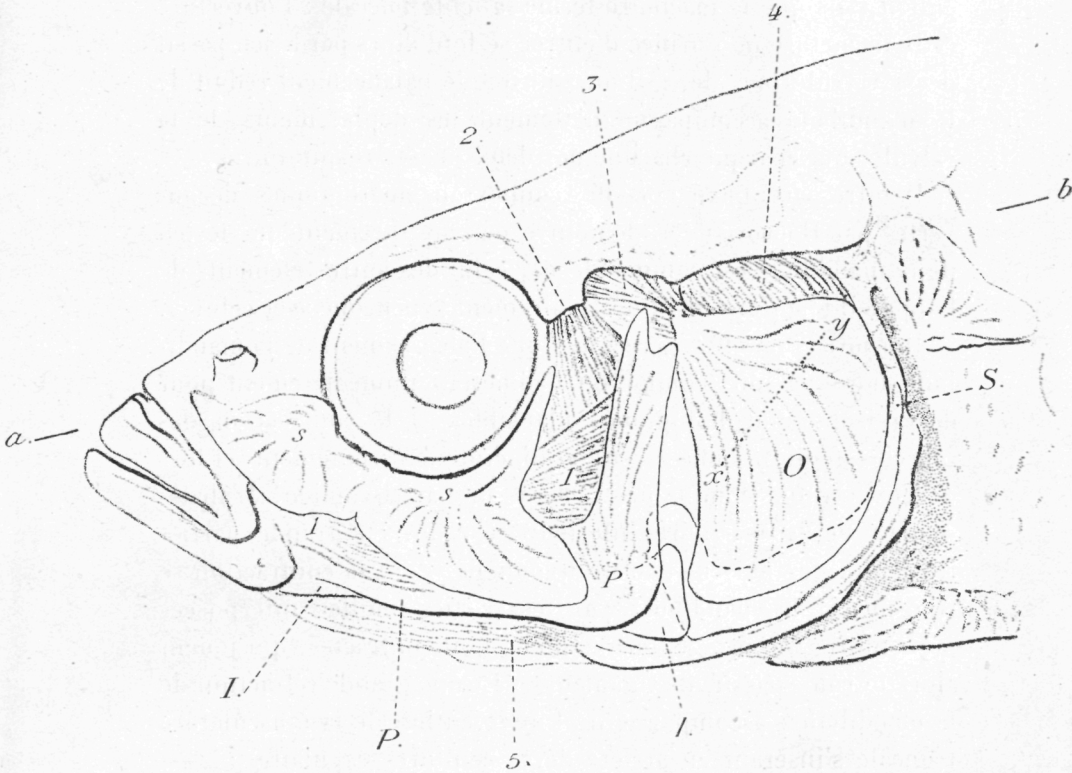


FIG. 4. — *Gasterosteus aculeatus*.

I., interoperculaire;
O., operculaire;
P., préoperculaire;
S., suboperculaire;
s., pièces suborbitaires;

1., portions du m. adductor mandibulae;
2., m. levator arcus palatini;
3., m. dilatator operculi;
4., m. adductor operculi;
5., m. genio-hyoideus.

l'interoperculaire, de sorte que tout relèvement de l'opercule ou abduction de celui-ci entraîne passivement, par un jeu compliqué d'articulations, l'ouverture de la bouche.

Or, à une époque où nous n'avions pas encore connaissance

du mémoire de HOLMQVIST, nous avons fait sur l'Épinoche, à Roscoff, des constatations qui concordent entièrement avec les conclusions du naturaliste scandinave.

A l'inspiration, la face pivote autour de l'axe *ab*, en sorte que l'abduction est maximale pour l'angle postéro-ventral du préoperculaire. Le volet operculaire, entraîné par le mouvement de la pièce précédente, exécute, en outre, un mouvement propre d'abduction, autour de son articulation dorsale avec l'hyomandibulaire, une rotation autour d'un axe parallèle à la ligne pointillée *xy*. Mais en même temps, on voit que ce volet subit un déplacement dans la direction rostrale, qui se traduit par un glissement de sa région antérieure sous le bord postérieur, vertical, du préoperculaire. On voit aussi l'interoperculaire glisser également dans la direction rostrale; et l'on soupçonne que ce jeu est lié à l'abaissement de la mandibule.

Et en fait, chez un sujet fraîchement tué, une traction de l'interoperculaire dans la direction caudale détermine l'abaissement de la mâchoire inférieure. Bien mieux, rien que le mouvement d'abduction du volet donne le même résultat, avec glissement dans la direction rostrale de l'interoperculaire et du bord de l'operculaire (1). Cette manœuvre inspiratoire serait donc capable, chez le vivant, d'ouvrir la bouche, dès le début de la phase d'inspiration : or, le mouvement de glissement antéro-postérieur de l'interoperculaire, que nous avons remarqué,

(1) Cette traction sur l'angle de la mandibule s'explique et par l'allongement du contour ventral de la face et aussi par le fait que l'articulation mentonnière est

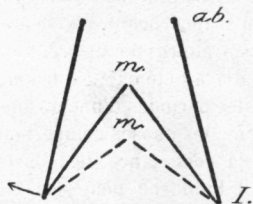


FIG. 5. — Projection sur un plan transversal de la paroi latérale de la cavité bucco-pharyngienne (*I.*, articulation de l'interoperculaire et de l'angle de la mandibule), de l'axe de rotation *ab*, et de la mandibule, *m*.

située sensiblement plus bas que le niveau de l'axe de rotation *AB*; partant, la mandibule est sollicitée par une tension transversale, qui, pour une même élasticité de l'articulation, est plus grande quand celle-ci est plus bas.

indique qu'il y a réellement, à l'inspiration normale, traction de cette pièce reliant la mandibule à l'operculaire.

Cette constatation, qui mettait en doute pour nous l'efficacité des muscles génio-hyoïdiens, appelait une expérience cruciale : ces muscles furent sectionnés, entièrement, chez une Épinoche de bonne taille ⁽¹⁾. Le jeu rythmique de la mâchoire inférieure continua, solidaire de celui des joues et des volets. D'autre part, la section des ligaments réunissant les interoperculaires à la mandibule supprima et le glissement rythmique des interoperculaires et le mouvement corrélatif des operculaires et, à peu près complètement, l'abaissement de la mâchoire inférieure ⁽²⁾.

Plus tard, après lecture du mémoire de HOLMQVIST, à Wimeureux (1925), nous reprîmes des expériences analogues sur *Syngnathus acus*, où l'allongement du museau rend plus aisées les sections de muscles intéressants. Et nous constatâmes les faits suivants :

a) Les muscles génio-hyoïdiens se terminent en arrière, sur l'arc hyoïdien, par des tendons bien marqués ; mais en avant, ils se perdent dans le tissu conjonctif du plancher buccal, par des fibres épanouies en éventail, bien avant d'atteindre la mandibule. Une structure qui paraît peu compatible avec une action de ces muscles sur l'abaissement de la mâchoire inférieure.

b) La section de l'insertion antérieure, si apparente, des

(1) L'entaille transversale complète du plancher buccal donna naissance, en raison d'un retrait permanent de l'hyoïde (par suite de la rétraction des tissus), qui abaissa en même temps les rayons branchiostèges, à un orifice béant, par lequel entra et sortait l'eau respiratoire. — Les mouvements respiratoires persistèrent, de moyenne amplitude, sur un rythme continu quand l'animal avait été excité à nager ; discontinu, quand le poisson restait posé sur le fond : à des périodes d'une dizaine de manœuvres normales succédaient alors régulièrement des pauses comportant cinq temps, marqués par le repos des volets, mais par la persistance de mouvements, saccadés et courts, des rayons branchiostèges. L'Épinoche peut survivre longtemps à cette mutilation.

(2) Le très faible jeu persistant de la mandibule résulte de ses connexions avec les pièces de la mâchoire supérieure, dont l'angle médian est alternativement ouvert et fermé par les mouvements d'abduction et d'adduction des joues.

muscles claviculo-hyoïdiens ne supprime pas le jeu normal de l'hyoïde et du plancher buccal : la rétraction de l'arc hyoïdien, à l'inspiration, est assurée par des muscles extenseurs de l'appareil branchiostège qui s'insèrent sur l'hyoïde; le retour dans la direction rostrale, à l'expiration, ne peut guère s'attribuer qu'à l'intervention des m. génio-hyoïdiens, et cela à un moment où la mâchoire inférieure se trouve relevée.

c) Une forte incision du plancher buccal, vers le quart antérieur de la longueur du bec, trouble momentanément le jeu de la mandibule. Mais après quelque temps, les mouvements respiratoires, dont le rythme a été accéléré en raison de la dyspnée résultant du trouble du courant respiratoire, s'accompagnent du jeu normal de la mandibule. C'est-à-dire que, malgré la double mutilation *b* et *c*, les manœuvres respiratoires, au rythme de 170 à la minute, se trouvent à la vérité réduites en raison de leur accélération, mais d'allure normale : le jeu de l'hyoïde, des rayons branchiostèges, du plancher buccal (en arrière de l'incision), de la mandibule est régulier.

d) Le maintien forcé, en adduction, des volets operculaires, arrête tous ces mouvements.

Ces expériences, jointes à la constatation, faite déjà par HOLMQVIST, que la contraction des m. génio-hyoïdiens ne se produit pas à l'inspiration, nous obligent à admettre que l'abaissement de la mandibule est intimement lié à l'abduction de la joue et à la rétraction de l'hyoïde ⁽¹⁾, deux éléments de la manœuvre inspiratoire qui sont manifestement synchrones.

(1) L'abaissement de la mâchoire accompagnant le retrait de l'hyoïde (*Cottus*, *Gobius*) se produit, sans contraction des m. génio-hyoïdiens, par transmission passive.

Il convient de signaler ici que certaines expériences sur les solidarités fonctionnelles examinées ci-dessus ne réussissent pas sur des sujets morts et flasques. Ainsi, une abduction de la face n'entraîne pas toujours l'abaissement de la mandibule : il faut un relèvement de l'operculaire, manœuvre qui, chez le vivant, est assurée par le m. *elevator operculi*; il se fait donc que la contraction de ce muscle éloigné peut, chez le vivant, abaisser la mâchoire inférieure et que son tonus assure le même résultat lors de l'abduction des parois latérales de la cavité respiratoire.

Il s'ensuit que l'instant de l'ouverture de la bouche, sur lequel on a tant discuté, ne précède pas le début de l'inspiration, quand ce début est défini, non par l'écartement du volet operculaire, mais, comme il convient, par la première manifestation de la manœuvre dilatant la cavité respiratoire.

D'autre part, au début de la phase expiratoire, le relèvement passif, complet ou incomplet, de la mandibule accompagne le relâchement des tensions qui avaient déterminé son abaissement; et entretemps, une occlusion immédiate de la fente buccale est obtenue par le jeu de la valvule buccale. La fermeture complète, rapide, de la bouche est vraisemblablement assurée par la contraction des muscles élévateurs de la mâchoire.

C. — *Formule des mouvements respiratoires.*

Les rapports chronologiques des mouvements qu'exécutent les différentes pièces de l'appareil respiratoire ayant été précisés comme il vient d'être dit, nous pouvons donner une formule mieux coordonnée et plus exacte des manœuvres de la respiration branchiale des Téléostéens; nous considérons le cas où la membrane branchiostège a un développement notable.

L'agrandissement inspiratoire de la cavité bucco-branchiale s'effectue par l'abduction de la région faciale, par l'abaissement du plancher bucco-pharyngien et par l'épanouissement de la membrane branchiostège. — Des liaisons anatomiques multiples et compliquées rendent solidaires les mouvements de beaucoup de pièces de l'appareil respiratoire et assurent le synchronisme de leur jeu : c'est ainsi que l'abaissement de la mâchoire inférieure, déterminé par l'abduction de la face et le retrait de l'hyoïde, se fait, brusquement, tout au début de la phase inspiratoire. — Le bord postérieur libre de la membrane branchiostège et de l'opercule, jouant le rôle de valvule, reste appliqué sur la peau de la région claviculaire, et par le resserrement de sa bande distale, et souvent par l'effet de la diminution de pression naissant dans la chambre branchiale qu'elle

recouvre. — Comme le volet operculaire, paroi latérale de la cavité branchiale, est mobile sur la grande pièce faciale qui limite latéralement la cavité bucco-pharyngienne et qui est mue par des muscles plus puissants, son abduction retarde sur celle de la face : en d'autres termes, la chambre branchiale ne se

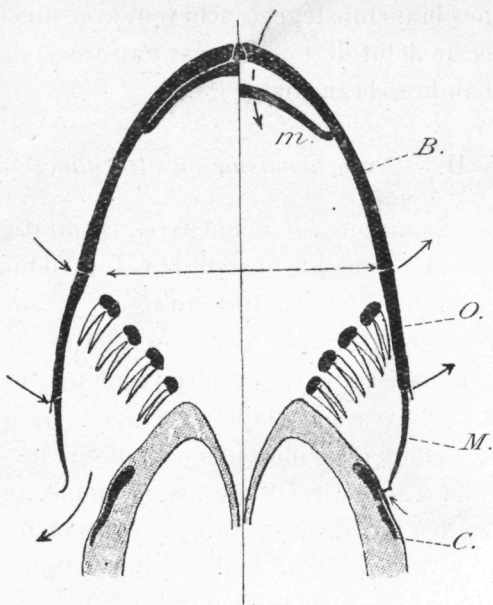


FIG. 6. — Schéma de la projection horizontale des parois de la cavité bucco-pharyngienne : à gauche, au début de l'expiration; à droite, au début de l'inspiration.

B., paroi latérale de la cavité bucco-pharyngienne;

C., clavicule;

M., membrane branchiostège;

O., opercule, paroi de la cavité branchiale;

m., mâchoire inférieure abaissée.

trouve remplie complètement qu'avec un certain retard sur la cavité bucco-pharyngienne.

Dans la phase expiratoire, qui est généralement beaucoup plus courte que la phase inspiratoire, ces différentes pièces reviennent à leur position initiale, d'un mouvement d'ensemble. Dès le début, la mandibule s'élève et la fermeture de la bouche se fait d'ailleurs, immédiate, par le reflux de la valvule buccale. —

L'eau devant s'évacuer par l'arrière de la chambre branchiale (le long d'une région plus ou moins étendue du bord de l'opercule et de la membrane branchiostège), les chambres branchiales reçoivent le trop-plein de la cavité bucco-pharyngienne, de sorte que l'adduction des volets branchiaux et surtout le retour des membranes branchiostèges s'achèvent avec un certain retard, qui varie avec le débit de l'orifice expiratoire et la rigidité des parois des chambres branchiales (1).

D. — *Synchronisme ou alternance?*

Et si nous examinons les manœuvres respiratoires au point de vue qui, comme nous l'avons vu dans l'introduction, a divisé les observateurs, nous constatons qu'il n'y a ni simultanéité complète, ni alternance vraie dans les phases, inspiratoire et expiratoire, de la cavité bucco-pharyngienne et des cavités branchiales (2). Il y a simultanéité, en ce sens qu'inspiration et expiration débutent simultanément pour les deux cavités successives; il y a non une alternance véritable, mais un retard des chambres branchiales, et dans l'achèvement de la phase d'inspiration, en raison de la mobilité des battants operculaires sur le reste de la face, et dans la fin de la phase expiratoire, en raison de la rigidité moindre des parois des chambres branchiales. Il peut même apparaître, verrons-nous plus tard, quand le retard s'allonge sérieusement par le développement de chambres branchiales à parois simples, une esquisse de péristaltisme.

Signalons ici qu'une autre sorte de péristaltisme, plus accusé, s'observe chez les Sélaciens, où une série de chambres

(1) Nous verrons que chez l'Anguille, en raison de la longueur et de la flexibilité des rayons branchiostèges, ce retard peut devenir une fraction notable de la durée de la période respiratoire.

(2) La formule de KUIPER et de FRANÇOIS-FRANCK, qui s'appuie sur des notations exactes, devient juste, si l'on y remplace « mouvements de la mâchoire inférieure » par « expansion et contraction de la cavité bucco-pharyngienne ».

branchiales se succèdent le long de la cavité bucco-pharyngienne.

Sur *Scyllium canicula*, examiné de profil, on constate aisément que la phase inspiratoire débute par l'abaissement de la mâchoire inférieure : la ligne unissant le menton à la pointe de l'hyoïde, et correspondant au muscle génio-hyoïdien, pivote ainsi autour de son insertion postérieure.

Avec un léger retard sur le mouvement précédent commence l'abaissement de la région pharyngienne, qui se traduit, de profil, par une rotation de la ligne médiane ventrale correspondante autour de la ceinture scapulaire : l'abaissement est ainsi plus considérable en avant qu'en arrière. — Ce mouvement, lorsqu'il est prolongé, prend quelquefois des allures polyphasiques. D'ailleurs, la superposition de cet abaissement avec le retrait de la mâchoire inférieure rend diphasique le mouvement d'abaissement du menton, phénomène qui révèle de façon démonstrative la succession des deux manœuvres.

En même temps que cette dilatation bucco-pharyngienne, se produit une abduction des arcs branchiaux, plus forte aussi en avant qu'en arrière : la dilatation des chambres branchiales paraît donc inégale et diminuer de la première vers la cinquième.

La phase d'expiration débute par la fermeture de la bouche et des événements : il n'y a de reflux, faible d'ailleurs, d'eau buccale, que lors de certains mouvements exagérés, qui paraissent anormaux. — Puis se produisent et le relèvement du plancher buccal et pharyngien, la ligne médiane se relevant manifestement d'avant en arrière, et l'adduction des arcs branchiaux, progressant aussi d'avant en arrière. Et chaque chambre branchiale qui en précède une autre, bien qu'elle ait été plus dilatée que cette suivante, achève son expiration plus tôt que celle-ci : il est à remarquer que les fentes branchiales externes décroissent d'importance d'avant en arrière.

CHAPITRE II.

Variations de la forme des mouvements respiratoires
chez une même espèce.

Les mouvements respiratoires peuvent varier considérablement d'amplitude, de rythme et même de forme, chez un même poisson : il convient donc, avant de vouloir comparer les multiples variations du mode respiratoire chez diverses formes, de se rendre compte de la grandeur des variations qui se peuvent observer chez une espèce déterminée.

Nous avons pris comme exemple *Cottus (bubalis et scorpius)*, qui nous a paru se prêter avantagement à de semblables observations.

I. — Et comme point de départ de notre description, nous choisissons un aspect déterminé, que nous considérons comme moyen, parce que tout le courant expiratoire sort par la valvule dorsale, donc sans décoller le bord de la membrane branchio-stège de la surface claviculaire, et parce que la rapidité des mouvements respiratoires, associée à une amplitude moyenne, y est la plus considérable qui paraisse compatible avec ce fait normal. De plus, la forme des mouvements est la plus simple que nous ayons observée (voir fig. 7, I).

La fréquence était de trente-cinq par minute, chez un *Cottus bubalis* de 11 centimètres de longueur. L'excursion des parois latérales de la cavité bucco-branchiale était telle que le déplacement horizontal de la pointe de la grande épine préoperculaire mesurait environ $\frac{3}{4}$ de millimètre. Ce mouvement est figuré sur la ligne 1 du diagramme I; le grossissement est d'environ vingt fois pour les écarts latéraux, et sur la ligne des abscisses, une seconde de temps correspond à 2 centimètres environ.

On voit que l'abduction inspiratoire est régulière, simple. L'adduction expiratoire la suit presque immédiatement, beaucoup

plus rapide, de sorte que la phase expiratoire (E) dure environ un septième de l'inspiration (I). Le volet branchial suit, d'un mouvement un peu attardé.

L'épanouissement de la membrane branchiostège se traduit et par une abduction solidaire de celle du préopercule et par une déformation verticale (3), qui comporte, pour la convexité du rayon le plus ventral, une excursion d'environ 1 millimètre.

Le mouvement de la mandibule (ligne 2) accompagne celui du préopercule; l'excursion du menton est petite, de moins de $\frac{1}{2}$ millimètre.

Ce type simple peut se modifier, dans le sens de l'amplification des mouvements respiratoires, soit que le rythme s'en accélère ou se ralentisse.

II. — Considérons, comme deuxième exemple (diagramme II), un cas où, en même temps que l'amplitude des excursions de la face augmente, le rythme s'accélère : le nombre monte, dans l'observation notée sur le même individu que dans l'exemple précédent, à soixante par minute. La phase inspiratoire est fortement diminuée et ne comporte plus qu'une durée triple de l'expiration.

Mais l'amplitude du jeu de l'épine du préopercule atteint, cette fois, à peu près $1 \frac{1}{2}$ millimètre, soit environ le double du cas précédent. Le volet suit avec un peu de retard et son mouvement d'abduction se continue manifestement après le début du mouvement expiratoire de la joue.

Le mouvement descendant de la membrane branchiostège se poursuit un certain temps après le début de l'expiration, vraisemblablement parce que la compression de l'eau expirée déprime la membrane, jusqu'au moment où elle quitte la surface claviculaire pour fournir à l'eau un exutoire supplémentaire. La manœuvre expiratoire doit donc être considérée comme correspondant à un état de dyspnée.

L'excursion verticale du rayon branchiostège inférieur a sensiblement la même valeur que dans le cas précédent.

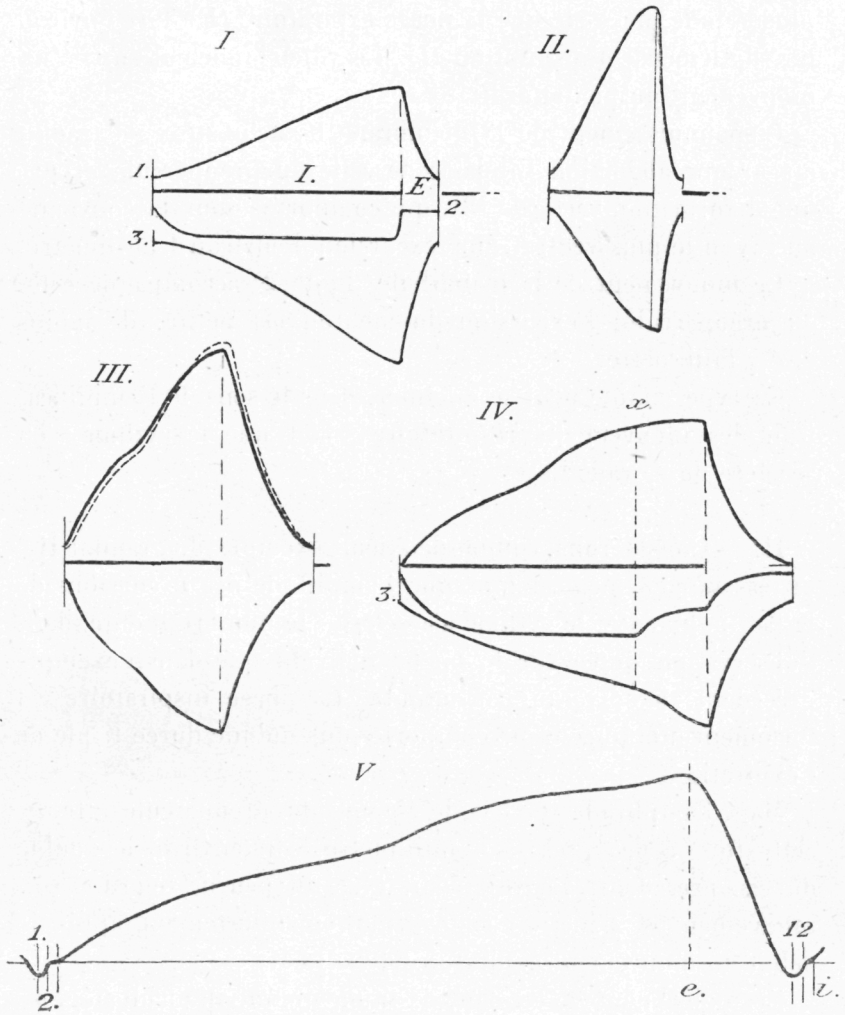


Fig. 7. — *Cottus*. Diagrammes de divers modes de mouvements respiratoires.

I., phase inspiratoire;
E., phase expiratoire;
ligne 1., mouvement latéral de la
pointe du préopercule;

ligne 2., mouvement vertical de la
mandibule;
ligne 3., mouvement vertical du rayon
branchiostège le plus ventral.

L'explication des autres lettres dans le texte.

III. — Mais à côté de ce type dyspnéique, il y a des modes variés, où la fente branchiostège ne s'ouvre pas à l'expiration, malgré que l'amplitude des mouvements respiratoire augmente : le rythme respiratoire ralentit, contrairement au cas II. En voici un premier exemple (diagramme III), observé chez un *Cottus bubalis* de 17 centimètres de longueur, qui n'a cessé pendant les huit jours d'observation de respirer sur le même mode, au rythme de 38-28 mouvements par minute : c'est donc là un mode typique, que nous allons figurer plus amplement que les précédents.

Les excursions latérales du préopercule étaient d'environ 2 $\frac{1}{2}$ millimètres, les déplacements du bord ventral de la membrane branchiostège sur le pédoncule de la nageoire pectorale, d'environ 2 millimètres. La phase inspiratoire durait à peu près une fois et demie autant que la phase d'expiration ; mais la durée relative de la première pouvait s'allonger.

L'abduction inspiratoire de la face comprenait au moins deux périodes successives, de grandeur et de durée relatives assez variables, comme si deux contractions musculaires se succédaient, plus ou moins fondues, pour opérer la manœuvre. De plus, comme d'ordinaire, le volet reste un peu en arrière sur la joue, ce qui se traduit notamment par un léger écartement, momentané, de l'épine préoperculaire et de l'épine de l'opercule. A l'adduction expiratoire aussi, il y a retard du volet sur la joue. Le tracé en traits interrompus tend à représenter les mouvements du volet branchial.

Les excursions du plancher buccal et du rayon branchiostège inférieur sont superposables à celles du volet : à l'inspiration, notamment, la ligne médiane de la gorge et la limite ventrale de la membrane branchiostège accusent, sur une vue de profil, le même mouvement diphasique, solidaire de celui de l'appareil operculaire : nous avons donné précédemment l'explication de ce phénomène.

La mandibule, en cette occurrence, effectue des excursions d'environ 1 millimètre, mesure prise pour le menton. On voit

celui-ci se relever au moment où la valvule buccale se ferme. L'opercule étant, alors, pour un court instant, immobile à son maximum d'écart, il paraît que c'est le relèvement de la mandibule et du plancher buccal qui produit le premier reflux de liquide fermant la valvule et qui est le signal de la phase expiratoire : pour autant qu'on puisse en juger par l'examen direct, à la loupe, de l'orifice buccal et par la comparaison d'un mouvement brusque, celui de la mandibule, et avec un mouvement plus lent, celui de l'opercule, il existe un intervalle, très court, entre le début du relèvement de la mandibule et le commencement de l'adduction des opercules. L'occlusion de la fente buccale cesse, un très court instant avant le commencement de l'abduction de l'opercule, et cela par l'abaissement, relativement lent, de la mâchoire, marchant de pair avec l'affaissement du plancher buccal. Dans cet exemple, il y avait donc un très léger décalage dans les manœuvres élémentaires du mécanisme respiratoire.

Il y a de nombreuses variantes de ce mode respiratoire lent. Dans le cas précédent, nous avons vu la mandibule s'abaisser et se relever, d'un mouvement simple. Dans d'autres cas, la mandibule peut rester à peu près immobile, fixée de façon à laisser la bouche entr'ouverte. Dans d'autres cas encore, nous avons vu la mâchoire exécuter des mouvements plus compliqués, en raison d'une rétraction exagérée de l'arc hyoïdien : tel le mode suivant, observé chez un *Cottus scorpius*.

IV. — L'abduction inspiratoire de l'opercule se fait, au rythme de 35 à la minute, en deux phases, de durée et de valeur à peu près égales. Et à l'achèvement de cette abduction (en x), l'épanouissement de la membrane branchiostège (3), qui a commencé en même temps que la manœuvre inspiratoire de l'opercule, et n'est arrivée qu'aux deux tiers de sa valeur, continue pendant un intervalle de temps assez long.

Cette phase finale de l'étalement de la membrane branchiostège marche de pair avec un relèvement du menton : le

graphique des excursions de celui-ci se complique donc d'une phase nouvelle.

V. — Le cas extrême de l'exagération des mouvements operculaires nous a été fourni par un petit *Cottus bubalis* de 7 centimètres de long, séjournant dans une eau un peu vieillie. Le bord postérieur des opercules effectuait des excursions d'environ 1 millimètre, et le rythme respiratoire correspondait à 10-11 mouvements par minute. La phase inspiratoire était environ six fois plus longue que la phase d'expiration.

La mâchoire inférieure n'effectue pas de mouvement perceptible, mais les mouvements d'abduction et d'adduction de l'appareil latéral présentent une exagération qui se manifeste par des faits particuliers.

L'expiration comporte une adduction rapide de l'opercule, régulière ($e - 1$), que suit immédiatement un ressaut en sens inverse ($1 - 2$). Ce ressaut se présente comme le retour élastique d'un organe qui reprend passivement une position d'équilibre dépassée par le mouvement inverse précédent : c'est ici l'indice d'une contraction expiratoire exagérée, que nous n'avions pas encore rencontrée ⁽¹⁾.

Puis, après un léger intervalle ($2 - 3$), commence une manœuvre inspiratoire très lente, qui comporte deux ou même trois phases, c'est-à-dire deux ou trois contractions musculaires superposées.

VI. — Une excitation visuelle peut inhiber plus ou moins complètement, pendant des temps variables, les mouvements

(1) Le ressaut élastique ($1-2$) fait suite à la contraction des muscles expiratoires et pourrait lui être annexé, de telle sorte que la limite entre la manœuvre expiratoire et la manœuvre inspiratoire se placerait en 2. Mais cette manière de faire serait inexacte au point de vue physiologique : la valvule expiratoire se ferme dès l'instant 1, ce qui montre que la succion d'eau se fait déjà par le ressaut élastique des parois de la cavité bucco-branchiale. L'intervalle $1-2$ doit logiquement, au point de vue mécanique, être considéré comme faisant partie de la pause qui sépare la contraction des muscles expirateurs de celle des muscles inspireurs.

respiratoires, au point qu'ils peuvent se trouver réduits, pendant une longue période, à des séries de 4 à 10 mouvements rapides (de moins d'une seconde), entrecoupées de pauses prolongées. C'est le cas, par exemple, quand, le soir, nous éclairons vivement certains de nos sujets au moyen de la lumière d'une lampe.

Les mouvements en petites séries sont, individuellement, d'un mode très réduit : les opercules se meuvent à peine, quelquefois de façon imperceptible ; les membranes branchio-stèges, les organes qui fonctionnent pour ainsi dire seuls, de façon perceptible, partent, à l'expiration, d'une position d'équilibre ; elles exécutent un mouvement rapide et court, pour revenir plus doucement, en une inspiration qui dure deux ou trois fois plus longtemps que l'expiration, à la position occupée pendant les pauses.

Pendant les pauses, la valvule reste fermée, fait qui témoigne que la position occupée par les opercules ne correspond pas au maximum de leur adduction.

En somme, sous l'influence de facteurs extérieurs, la plupart des modes esquissés ci-dessus, variables par le rythme, l'amplitude et même la forme des mouvements, peuvent se succéder, alterner chez un même individu, au cours d'une observation un peu prolongée.

