

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

142427

*Mon collègue J. Giltson,
Willems*

2902

Bruxelles

78

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

EXTRAIT DES BULLETINS

DE LA

CLASSE DES SCIENCES

Séance du 7 août 1926, pp. 573-607

L'influence des mouvements respiratoires
sur la pulsation cardiaque
chez les Poissons Téléostéens

PAR

VICTOR WILLEM, membre de la Classe
et LAURE WILLEM, assistante de zoologie

BRUXELLES

MARCEL HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1926

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.

Extrait des *Bulletins de la Classe des Sciences*. Séance du 7 août 1926, nos 8-9,
pp. 573-607.

BIOLOGIE. — L'influence des mouvements respiratoires sur la pulsation cardiaque chez les Poissons Téléostéens,

par

VICTOR WILLEM, membre de la Classe,
et LAURE WILLEM, assistante de zoologie.

I. — INTRODUCTION.

Dans une note antérieure ⁽¹⁾, l'un de nous a résumé ce que nous savons de l'influence des mouvements respiratoires sur la circulation sanguine et de l'influence de la pulsation cardiaque sur le rythme respiratoire. Entre autres faits, il ressort d'observations de J. THESEN sur divers Poissons, de BABAK sur l'alevin de Truite, et de V. WILLEM sur la Civelle et l'alevin de Truite, que fréquemment les pulsations cardiaques et les mouvements respiratoires présentent le même rythme, l'intervalle qui sépare deux inspirations se trouvant exactement égal à la durée d'une pulsation ventriculaire complète.

V. WILLEM a constaté chez la Civelle et l'alevin de Truite que le début de l'inspiration correspond de manière constante, dans les cas de périodicité égale, à l'afflux du liquide sanguin dans le réseau branchial : cet afflux constitue probablement l'excitant, d'ordre mécanique, qui détermine le réflexe d'inspiration, phénomène initial dans la série des mouvements respiratoires ⁽²⁾.

⁽¹⁾ V. WILLEM, *Synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques chez les Poissons*. (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, 1921.)

⁽²⁾ K. SCHOENLEIN a signalé, à la suite d'expériences faites par lui et V. WILLEM sur *Torpedo*, que les contractions expiratoires sont normalement déterminées par la réplétion de la cavité bucco-branchiale. (*Zeitschrift für Biologie*, Bd. 32, 1893.)

D'autre part, BRÜNINGS ⁽¹⁾ avait soutenu que le jeu de certains muscles respiratoires, en comprimant et en dé comprimant alternativement la cavité péricardique, favorise la progression du sang. Cet auteur disait avoir vu, chez le Chevaîne, que le péricarde mis à nu bombait vers l'extérieur au moment de l'expiration, pour s'affaisser ensuite avec l'inspiration. Cette affirmation paraissait concorder avec les données de certains graphiques de la pression sanguine aortique, pris antérieurement par SCHOENLEIN et V. WILLEM chez la Torpille ⁽²⁾; ces auteurs avaient vu, dans des cas particuliers, les pulsations ventriculaires, de rythme beaucoup moins rapide que les mouvements respiratoires, pré-

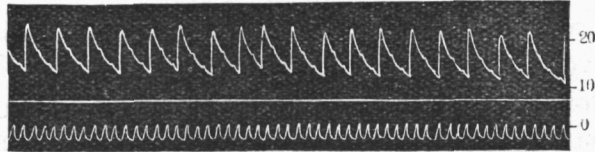


FIG. 1. — *Torpedo ocellata*. Ligne supérieure : graphique de la pression sanguine dans une artère afférente branchiale; les grandes oscillations du tracé correspondent aux pulsations ventriculaires, les crochets des diastoles aux mouvements respiratoires. Ligne inférieure, pression dans la cavité respiratoire. Le tracé correspond à une durée d'inscription de deux minutes.

senter une périodicité exactement égale à la durée de deux, trois ou quatre mouvements respiratoires. On pouvait conclure du tracé reproduit ci-dessus, par exemple, que, dans le cas considéré, le retour du sang au cœur se produisant de manière ralentie et insuffisante pour alimenter un rythme normal, un afflux nouveau de sang, survenant après un certain nombre d'autres, amenait une réplétion suffisante du sinus venosus et constituait l'excitation déclanchant la systole de ce sinus et,

⁽¹⁾ W. BRÜNINGS, *Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische*. (ARCHIV FÜR DIE GESAMMTE PHYSIOLOGIE, Bd. 73, 1899, p. 615.)

⁽²⁾ *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1894, pp. 460 et 463.

partant, la série des mouvements d'une pulsation cardiaque. V. WILLEM avait donc admis, provisoirement, qu'à côté de la régulation des mouvements respiratoires par la systole ventriculaire, il existerait ainsi une régulation du rythme cardiaque par les mouvements respiratoires ⁽¹⁾ : une conséquence secondaire du premier facteur, assurant de manière plus précise encore le synchronisme en question, avantageux pour la circulation du sang.

Nous avons entrepris, depuis longtemps déjà, de vérifier cette hypothèse provisoire, et le mémoire actuel expose le résultat de nos recherches, qui ont été longues, et la confirmation de l'opinion avancée.

Les études de ce genre présentent des difficultés expérimentales considérables. La contention des poissons ordinaires, dans les conditions requises, est loin d'être aisée; et si les mouvements respiratoires sont relativement faciles à inscrire, il n'en est pas de même des pulsations cardiaques, dont la simple observation est déjà difficile; les manœuvres expérimentales nécessaires ont, en fin de compte, le désavantage de détruire le plus souvent le synchronisme qu'on veut étudier. De sorte que,

(1) Pendant la réaction de la présente, nous prenons connaissance d'un mémoire récent : E.-P. LYON, *A study of the circulation, blood pressure and respiration of sharks* (JOURN. OF GEN. PHYSIOLOGY, Bd. 8, 1926), où l'auteur étend, sur des *Charcharias*, les recherches de SCHOENLEIN et WILLEM (1894) et où, sans connaître les observations récentes rappelées par V. WILLEM, signale que le rythme cardiaque est en relation précise avec le rythme respiratoire. Il y a souvent synchronisme; sinon, les pulsations cardiaques sont plus lentes et en nombre correspondant avec $\frac{5}{4}$, $\frac{4}{5}$, $\frac{5}{6}$ des mouvements respiratoires (tracé 5). Pour l'auteur, le rythme cardiaque est réglé, dans les circonstances ordinaires, par les mouvements respiratoires. Mais E.-P. LYON ne signale ces faits qu'assez accessoirement et ne se préoccupe pas d'en chercher une explication.

Le tracé 6 montre que les rapports simples observés résultent de pauses du cœur, intercalées régulièrement dans les séries de pulsations normales; par ailleurs, les graphiques publiés sont trop petits pour qu'on puisse y chercher une analyse du synchronisme enregistré.

en raison aussi des ressources disponibles dans les laboratoires que nous avons fréquentés (Wimereux et Roscoff), nous avons cru préférable de nous servir encore une fois de poissons permettant d'étudier par transparence, dans des conditions aussi normales que possible, les mouvements du cœur : il faut pour cela s'adresser à des exemplaires très jeunes, où la peau, les muscles, sinon le péricarde, sont encore transparents. On peut alors, tout en observant directement le mouvement des organes, juger des pressions qui règnent dans les diverses cavités sanguines par l'examen des déformations, actives ou passives, de leurs parois. Cette méthode, employée dans maintes de nos recherches, a ses avantages et ses défauts : elle ne donne pas les valeurs absolues des pressions ; mais elle supprime l'emploi d'appareils susceptibles d'altérer l'activité normale des organes et, en fin de compte, permet seule de pousser l'analyse des phénomènes jusqu'au degré voulu.

Deux formes, après bien des tâtonnements, se sont prêtées à nos observations, sans l'usage d'appareil particulier de contention : *Gobius minutus* et de jeunes Pleuronectides.

Gobius minutus, dont on récolte facilement des exemplaires de tailles variées, supporte un séjour prolongé dans de petites quantités d'eau, habitué qu'il est de rester prisonnier, sur les plages sablonneuses, dans des flaques qui peuvent se dessécher progressivement, et même à s'enterrer dans le sable mouillé ; il se distingue ainsi de maintes autres formes communes, comme les larves d'Esprot ou les jeunes Équilles, qui ne résistent pas aux manipulations. De plus, il présente l'avantage très grand de rester immobile, fixé sur l'entonnoir de ses nageoires ventrales.

Nous introduisons nos exemplaires, de petite taille, dans un grand porte-objet creux, où se trouvait taillée une cavité cylindrique de 3 millimètres de profondeur, avec une longueur de $8\frac{1}{2}$ cm. et une largeur de $3\frac{1}{2}$ cm. ; nous recouvrons ce

porte-objet d'une plaque de verre plane ou d'un second porte-objet analogue, selon la hauteur du sujet observé. L'espace était rempli d'eau complètement, ou bien on y laissait de grandes bulles d'air, qui restreignaient encore l'espace où le poisson pouvait évoluer. Le *Gobius*, coincé ainsi entre deux plaques de verre, restait généralement assez immobile et supportait d'être *renversé le ventre en l'air*, par le retournement de son récipient. Les sujets les plus maniables étaient ceux que nous avons habitués antérieurement à vivre, sans les nourrir copieusement, dans des récipients plats, comme des boîtes de Petri, sous une mince couche d'eau. Il faut aussi arriver à opérer le transvasement du poisson sans l'exciter par une poursuite prolongée. Sinon, comme au début de nos tentatives, le sujet continue, dans le récipient à observation, à se débattre en mouvements désordonnés, s'accompagnant d'irrégularités dans le rythme respiratoire et dans les mouvements du cœur. Au début de nos observations, nous avons passé des heures à suivre les aspects multiples et décevants des pulsations cardiaques résultant des interférences entre des contractions ventriculaires variables et des mouvements respiratoires à rythmes irréguliers.

Les exemplaires qui se sont prêtés le mieux à l'observation du cœur, en raison de la transparence de leurs muscles, avaient comme longueur totale 13 à 27 millimètres. Chez les plus petits, le péricarde, encore imparfaitement pigmenté, laissait apercevoir une partie des poches cardiaques; chez les autres, où le péricarde argenté était opaque, on pouvait apprécier les mouvements du cœur par les déformations locales de ce péricarde moulé sur le cœur.

Les Pleuronectides, par contre, en raison de leur forme aplatie, se prêtent spécialement à un examen de profil; et de très petits exemplaires de Turbots et de Plies, récoltés sur les plages de sable du Boulonnais en août-septembre 1921 et en avril 1925, nous ont permis, grâce à la transparence de leurs tissus, d'observer des détails intéressants de la circulation sanguine.

Renversés de façon à présenter en haut leur face aveugle, ils restaient immobiles dans le récipient, les bords des nageoires dorsale et anale bien appliqués à la surface de la glace, c'est-à-dire dans une position normale au point de vue des mouvements respiratoires.

II. — ANALYSE DU SYNCHRONISME CARDIAQUE-RESPIRATOIRE.

Quand l'introduction du jeune *Gobius* dans le récipient d'observation s'est effectuée de manière convenable, on observe, même chez le poisson renversé, une périodicité égale des deux rythmes, respiratoire et cardiaque. On compte couramment 120 mouvements à la minute, un rythme rapide qui n'est pas favorable à l'analyse des mouvements élémentaires. Ce nombre est d'ailleurs sujet à variations, qui dépendent et de la taille du sujet et surtout des circonstances antérieures. Il nous est arrivé de constater, dans les conditions décrites, chez un même individu, un ralentissement des rythmes, de 160 à 140, avec conservation de l'égalité de périodicités. D'autre part, les mêmes exemplaires de 13 à 17 millimètres de longueur totale, laissés en repos pendant plusieurs heures, présentaient des rythmes de 80 et même 70 mouvements par minute, avec synchronisme des deux rythmes, circulatoire et cardiaque.

De ces observations faites sur une même espèce, il se confirme que le synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques peut, comme cela a été annoncé par nous, se maintenir dans des limites très grandes de variation des rythmes, pourvu que les conditions soient telles que ces variations soient régulières et lentes ⁽¹⁾.

Chez les Pleuronectides tout jeunes, Turbot et Plie, on

(1) Voir aussi : V. WILLEM, P. BERT et M. PAYNJON, *Mouvements respiratoires et circulation sanguine chez le jeune Alevin de Truite*. (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE (sciences), mars 1925.)

observe un rythme plus lent, 44 à 50 mouvements par minute, et le synchronisme se constate plus aisément que chez le *Gobius*.

Mais l'observation de tout jeunes *Gobius* renversés sur le dos, ou de petits Pleuronectides translucides, permet une analyse de ce synchronisme : pour en faciliter la description et l'emploi, nous allons en porter conventionnellement les éléments sur un

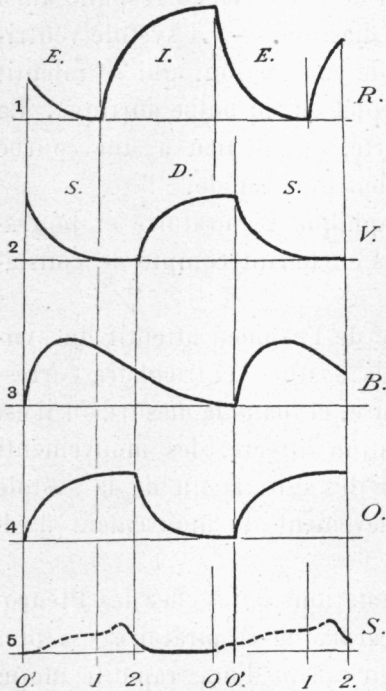


FIG. 2. — Diagramme du synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques. En première ligne (R), graphique simplifié des mouvements latéraux d'un opercule : les lignes descendantes traduisent une adduction de l'opercule (phase expiratoire, E). La ligne 2 traduit les pulsations du ventricule. La ligne 3 figure le mouvement d'un point du bulbe aortique. La ligne 4 correspond à l'oreillette et la ligne 5 au sinus veineux, d'après les mêmes conventions.

schéma linéaire, rappelant les graphiques qu'on obtient au moyen d'appareils enregistreurs, dans les cas de puissances motrices suffisantes (fig. 2) (1).

Soit en première ligne un graphique approximatif des mouvements latéraux de la base de l'opercule, que nous prendrons

(1) Ce schéma doit remplacer celui de la figure 4, p. 528 (V. WILLEM, 1921), qui est moins précis et moins exact.

comme représentation des mouvements respiratoires. La phase inspiratoire est notablement plus longue que l'expiration, dans une mesure qui est sujette à variations, de sorte que notre schéma ne correspond qu'à un cas moyen.

La deuxième ligne représente conventionnellement les pulsations du ventricule, en figurant, comme sur le tracé précédent, les variations de la distance d'un point latéral de l'organe au plan médian : le premier élément de la courbe correspond ainsi à une systole, le deuxième à une diastole. — La systole ventriculaire débute par une secousse de contraction, qui se ralentit graduellement en raison de la réplétion du bulbe aortique. La diastole du ventricule, plus courte, donne lieu à une courbe inverse, de forme similaire, à début plus rapide.

Les concordances entre le graphique respiratoire et le graphique ventriculaire sont établies en tenant compte de constatations multiples :

1. Le premier fait qui résulte de l'examen attentif du synchronisme chez *Gobius* est que la systole ventriculaire correspond en gros à la phase expiratoire, et, dans la mesure où il est possible de noter, par l'observation directe, des mouvements assez rapides, comme ceux dont il s'agit, la fin de la systole coïncide sensiblement avec l'achèvement du mouvement d'adduction des opercules.

Ceci est confirmé par les constatations faites chez les Pleuronectides, où le synchronisme cardiaque-respiratoire est plus facile à observer et à analyser, en raison d'une rapidité moins grande du rythme, environ 45 à la minute, chez des Turbots ou des Plies de 20 à 34 millimètres. Chez ces Pleuronectides, l'expiration et la systole ventriculaire marchent à peu près de pair ; mais il s'observe des chevauchements de ces deux périodes, provenant du fait que la phase inspiratrice peut comporter des durées variables. Généralement, néanmoins, il y a synchronisme de la fin de la systole ventriculaire et du commencement de l'inspiration : ce synchronisme se conserve, malgré la variation

de la phase inspiratrice, par un raccourcissement éventuel de la dernière partie de la phase d'expiration, l'adduction des opercules restant incomplète. Ce synchronisme obligé s'accuse encore dans d'autres circonstances. Quelquefois, à l'occasion d'un déplacement du Pleuronectide dans son petit récipient, un mouvement respiratoire (inspiration + expiration) s'allonge démesurément; toujours le suivant reparait, par une inspiration, au moment obligé de la fin de la systole ventriculaire : c'est qu'un allongement considérable de la pause postexpiratoire a fait correspondre la durée du mouvement respiratoire allongé à la somme de deux périodes cardiaques.

Ce sont d'ailleurs là des phénomènes analogues à ceux qui ont été décrits chez la Civelle et qui témoignent, encore une fois, du conditionnement du mouvement inspiratoire par la systole ventriculaire.

Nous sommes amenés à établir, comme sur le schéma 2, un premier élément du synchronisme étudié et à faire coïncider, sur l'ordonnée 1, avec le début de l'inspiration du tracé de la première ligne, la fin de la contraction du ventricule (et le début de la pause 1-2). Cette manière de voir se trouve appuyée par une autre constatation, provenant de l'observation des déformations du bulbe aortique.

2. La systole ventriculaire s'accompagne d'un gonflement considérable du bulbe aortique, qui s'allonge notablement vers l'arrière et qui se renfle transversalement, en raison de la projection du contenu ventriculaire. Ce bulbe joue le rôle d'une ampoule élastique placée sur le trajet du conduit de décharge du ventricule : il amortit la secousse de la systole et régularise l'afflux du sang vers les branchies. Le maximum du gonflement de ce bulbe correspond à un moment de la systole, où celle-ci cesse de chasser dans le bulbe une masse de sang égale à celle qui passe dans l'aorte. — Ces considérations conduisent à une représentation conventionnelle des déformations du bulbe aortique, analogue au graphique de la ligne 3, qui note approxi-

mativement la concordance des phases de ces déformations avec les pulsations du ventricule.

3. Or, on constate encore, non sans peine chez *Gobius*, mieux chez le Turbot, que le commencement du dégonflement du bulbe aortique concorde avec le début de la phase inspiratoire. C'est un fait qui a été d'ailleurs reconnu antérieurement chez la Civelle ⁽¹⁾, où le rythme cardiaco-respiratoire était aussi relativement lent (60 par minute). Et l'examen à la loupe du tracé obtenu autrefois pour la Torpille ⁽²⁾ confirme encore cette observation : on remarque, notamment sur les systoles 1, 4, 11, 16 du graphique, que le début de l'inspiration survient en même temps que la fin de la hausse de pression dans l'artère branchiale afférente.

Ces faits permettent de situer, comme nous l'avons fait sur le schéma de la figure 2, les débuts des inspirations par rapport au graphique ventriculaire. L'autre élément du synchronisme ventriculo-respiratoire, la concordance plus ou moins accentuée entre le commencement de l'expiration et celui de la systole ventriculaire, a été adopté à la suite d'une estimation approchée des durées relatives moyennes des deux phases des deux manœuvres. Ces durées relatives sont sujettes à variations : l'écart figuré entre les ordonnées O et O' nous paraît être un maximum et pouvoir se réduire à rien. Disons immédiatement que ce point particulier n'interviendra guère dans la suite de nos discussions : on verra que le nœud de la question se trouve dans les environs de l'ordonnée 1, et là, nous nous appuyons sur des concordances nettes.

Les graphiques correspondant à l'oreillette et au sinus veineux peuvent se déduire du graphique ventriculaire. Le tracé

⁽¹⁾ V. WILLEM, 1921, p. 515.

⁽²⁾ C. SCHOENLEIN et V. WILLEM, 1895, fig. 4, p. 461.

conventionnel de l'oreillette est l'inverse de celui du ventricule : la systole auriculaire remplit le ventricule en diastole, et c'est la systole ventriculaire qui est, dans une mesure que nous allons apprécier dans la suite, le principal facteur de la diastole auriculaire.

Il convient de remarquer cependant que le début de la diastole de l'oreillette et du sinus venosus n'a pas la brusquerie de la systole ventriculaire; car le début de celle-ci n'a guère comme résultat que le gonflement du bulbe, c'est-à-dire un déplacement de sang à l'intérieur du péricarde, ce qui n'accroît pas le vide intrapéricardique. Le graphique de l'oreillette est donc moins ascensionnel que celui du ventricule.

Le sinus veineux se comporte dans sa systole comme une portion de l'oreillette, qui se contracte un peu avant la paroi de celle-ci et d'une quantité peu considérable. Cela nous conduit à la forme notée sur le schéma du segment systole. Nous discuterons plus tard la forme à donner à la diastole.

III. — LES VARIATIONS DE LA PRESSION PÉRICARDIQUE CHEZ *Gobius*.

Ces préliminaires établis, nous allons nous enquérir des influences que peuvent avoir les mouvements respiratoires sur la circulation centrale. Dans notre pensée, pour qu'ils agissent sur le rythme cardiaque dans le sens du synchronisme cardiaque-respiratoire, il suffit qu'ils déterminent, à un instant propice, un afflux convenable de sang dans le sinus venosus. Nous admettons, en effet, que la systole de celui-ci, qui est le « primum movens » de la série des contractions cardiaques, puisse être obtenue ainsi, comme une réaction immédiate à une distension, suffisante en intensité et en brusquerie, de sa paroi. Or, semblable afflux pourrait être le résultat, ou d'une diminution de la pression régnant dans la cavité péricardique, où loge le sinus, ou bien d'une injection dans celui-ci de sang ramassé en amont.

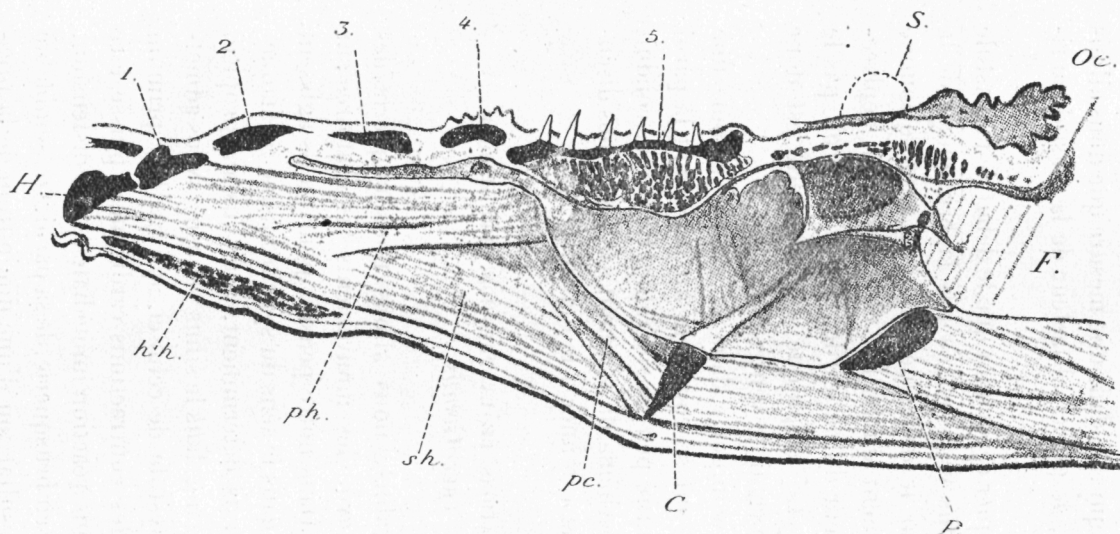


FIG. 3. — *Gobius minutus*. Coupe sagittale du plancher buccal. Du cœur, on n'a laissé en place, avec un lambeau de l'oreillette, que le sinus venosus : on y voit la lèvre droite de la fente conduisant dans l'oreillette, la veine hépatique et l'orifice d'une veine venant de la région de la ceinture pelvienne. On suppose le péricarde translucide, de façon à montrer les organes auxquels il s'applique : entre autres la clavicle, le m. pharyngo-clavicularis externus, et la ceinture pelvienne.

C, symphyse des clavicules;

F, foie;

H, hyoïde;

Oe, œsophage coupé obliquement;

P, ceinture pelvienne;

S, extrémité supérieure du sinus de Cuvier droit, vu à l'arrière-plan;

hh, m. hyoïdeo-hyoïdeus;

pc, m. pharyngo-clavicularis internus;

ph, m. pharyngo-hyoïdeus;

sh, m. sterno-hyoïdeus;

1, 2, 3, 4, 5, arcs branchiaux.

Nous avons donc été amenés à étudier en premier lieu les variations de la pression péricardique; et comme celle-ci se trouve fortement influencée par les pulsations ventriculaires, il faut faire le départ entre les actions d'origine cardiaque et les influences respiratoires. C'est partiellement pour cela qu'il convenait préalablement d'établir les synchronismes définis dans le chapitre II.

Nous avons dit dans l'introduction que, n'étant pas en mesure d'étudier les variations considérées par les méthodes manométriques des physiologistes, nous avons essayé d'en juger par les déformations rythmiques que subit le péricarde. C'est *Gobius* qui nous a permis de réaliser des observations convenables. Pour les exposer, nous devons donner tout d'abord une esquisse de la cavité péricardique chez ce Téléostéen.

On peut juger de sa forme par la coupe sagittale de la figure 3 et par la projection horizontale de la figure 5. Ses parois, dans le sens large de l'expression, comprennent : dorsalement, les hypobranchiaux V avec leurs muscles et l'œsophage; ventralement, la symphyse claviculaire, la symphyse pubienne, ainsi que les masses musculaires qui les réunissent entre elles ou qui les relie respectivement à l'hyoïde et aux arcs branchiaux ou à la paroi abdominale; postérieurement le péricarde s'appuie à la masse du foie; latéralement, la paroi comprend la clavicule, la ceinture pelvienne et des muscles y afférents. Tous ces organes donnent à la paroi péricardique une certaine rigidité; mais il y a cependant une région de la paroi, l'angle latéral situé en avant de la clavicule, correspondant surtout à la portion bulbair de la cavité, qui est moins soutenue que le reste. D'ailleurs, la paroi conjonctive, même quand elle s'appuie à des muscles, comprend quelquefois des sinus lymphatiques, constituant nécessairement une masse fuyante (fig. 4).

Il en résulte que la cloison séparant la cavité péricardique de la cavité branchiale paraît susceptible de se déformer sous l'influence des variations des pressions agissant sur ses deux faces.

Vide péricardique et pression branchiale ont, pour autant qu'on les ait mesurés, des valeurs comparables. Le vide péricardique, dans le seul cas où il a été mesuré, chez la Torpille, est de 3-5 centimètres d'eau; les variations de la pression dans

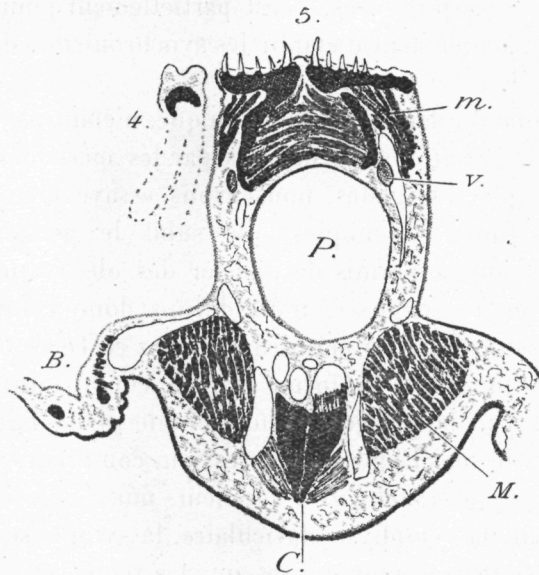


FIG. 4. — *Gobius minutus*. Section transversale du plancher buccal au niveau de la symphyse des clavicules.

- | | |
|---|--|
| B, membrane branchiostège; | V, veine jugulaire inférieure et lacune lymphatique; |
| C, extrémités ventrales des clavicules; | P, cavité péricardique; |
| M, muscle allant à la ceinture pelvienne; | 4, arc branchial; |
| m, m. pharyngo-claviculaires; | 5, hypobranchiaux avec dents hypopharyngiennes. |

la cavité branchiale, si l'on en juge par l'intensité du jet d'expiration, qui, chez des poissons comme les *Cottus*, sort par une sorte de siphon dorsal, doivent être de l'ordre de deux à trois centimètres d'eau.

A l'occasion des manœuvres expiratoires, lorsqu'elles sont amples et comportent un sérieux déplacement de la mandibule

et du plancher buccal, la région antérieure, bulbaire, du péricarde se trouve tirée en avant et vers le haut par le mouvement des plaques hypopharyngiennes. La région bulbaire de la cavité péricardique se trouve ainsi étirée longitudinalement, au moment où le sang y est projeté par la systole ventriculaire. Ce qui est plus important, c'est que cet étirement augmente la dimension antéro-postérieure de la cavité péricardique et tend

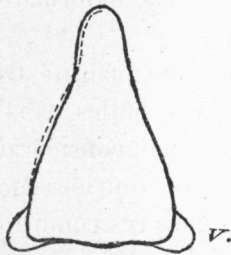


FIG. 5. — Contours du péricarde du *Gobius*, vu ventralement.

Le trait plein correspond à la phase expiration-systole ventriculaire; v., veine de Cuvier.

ainsi à en accroître la capacité; il y a là une déformation, d'origine respiratoire, susceptible de se traduire par une aspiration du sang veineux au cours de l'expiration.

Mais, dans les circonstances ordinaires, où précisément le synchronisme est général, cette influence doit être minime; car un *Gobius* tranquille respire sans mouvoir sensiblement la mâchoire inférieure, qui ne vient pas rejoindre la mâchoire supérieure pour fermer la bouche (la fermeture de l'orifice buccal est dévolue aux deux valvules labiales, qui s'appliquent l'une contre l'autre, lors du mouvement expiratoire des opercules et des membranes branchiostèges). Chez nombre de poissons que nous avons observés : Plie, Blennie, Labres, etc., la mâchoire inférieure peut rester, pendant de longs intervalles, tout à fait immobile.

Avec la systole ventriculaire et l'adduction des opercules, tandis que la région bulbaire du péricarde s'élargit par la dilatation du bulbe, s'observe un enfoncement, dans le sens médial, de la paroi séparant la cavité péricardique de chaque cavité

branchiale : au premier abord, il semble que le paquet des branchies, comprimé par l'opercule, refoulerait la cloison péricardique.

Mais il faut considérer que la systole ventriculaire, qui expulse une certaine quantité de sang de la cavité péricardique, est capable, elle aussi, de déterminer un phénomène analogue, et, en cas de synchronisme cardiaque-respiratoire, il n'est pas possible de fixer immédiatement la cause de la déformation observée.

Or, il arrive que le poisson, logé dans une quantité trop faible d'eau, aspire de l'air et en introduise des bulles dans sa cavité buccale, fait qui détermine un ralentissement considérable et brusque du rythme respiratoire, avec amplification des mouvements correspondants. On constate alors, dans ces conditions nouvelles où le synchronisme est rompu, des déformations, moins considérables néanmoins, des parois latérales de la cavité péricardique, correspondant aux expirations. Ceci — et des faits du même genre qui se présentent quand, pour d'autres causes, comme des mouvements violents ou un commencement d'asphyxie, le synchronisme cardiaque-respiratoire ne persiste pas — indiquent que non seulement la systole ventriculaire, mais encore l'adduction expiratoire des opercules, sont capables, la première par éjection de sang, la seconde par compression, de diminuer la dimension transversale de la cavité péricardique.

Le premier facteur tend à diminuer la pression intrapéricardique, le second à l'accroître. Nous ne voyons pas qu'il soit possible, même en reliant chez un poisson de taille sérieuse la cavité péricardique à un manomètre, comme l'ont fait *SCHOENLEIN* et *V. WILLEM* pour la Torpille, de déterminer directement les valeurs respectives de ces deux facteurs. Car la suppression momentanée des mouvements respiratoires inhibe les pulsations cardiaques; et, d'autre part, pour observer isolément les effets des déformations du péricarde d'origine respiratoire, il faudrait supprimer et l'onde sanguine résultant de la systole ventricu-

laire et l'afflux du sang dans le sinus veineux. On ne peut donc qu'observer la résultante de toutes ces actions. Pour la Torpille, l'inscription que nous possédons de la pression péricardique montre que celle-ci reste, dans les circonstances ordinaires, constamment négative ⁽¹⁾. Chez le *Gobius*, la considération d'une nouvelle déformation du péricarde va nous donner une indication analogue sur ce point.

En même temps que se produit la systole ventriculaire, on voit le péricarde reposant sur le foie sauter en avant, d'un mouvement brusque qui s'atténue avec la fin de la phase expiration-systole ventriculaire : c'est là un signe de chute de la pression péricardique et il apparaît donc que l'influence de la systole ventriculaire prédomine sur la compression expiratoire.

Ainsi, quand les manœuvres de la respiration ne déterminent pas de déformation sensible de la région bulbaire du péricarde, l'expiration n'arrive qu'à contrarier, probablement de manière peu considérable, l'action aspiratrice de la systole ventriculaire; et il est loisible d'admettre que la déformation longitudinale bulbaire et la déformation transversale de la région latérale se compensent plus ou moins. — Lorsque, en cas de respiration plus active, l'étirement de la région bulbaire est plus grand, il se pourrait que la manœuvre d'expiration ajoutât un supplément sérieux à l'action ventriculaire. Tout ceci reste nécessairement vague, mais nous ne voyons pas d'utilité actuelle à préciser ces points par des mesures, difficiles sinon impossibles. Ce n'est certainement pas en cela que réside l'action régulatrice des

(1) BRÜNINGS (p. 617) fait à l'inscription de la pression intrapéricardique, telle qu'elle est relatée par K. SCHOENLEIN, une objection assez fondée et ne la croit pas suffisante pour démontrer que cette pression reste constamment négative. Semblable doute n'aurait pas été émis, pensons-nous, si l'on avait pris connaissance de la relation publiée par V. WILLEM de la même expérience, complétée par d'autres qui sont rapportées page 459 du *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXVI.

mouvements respiratoires, qui, si elle existe, doit, comme l'indique le schéma du synchronisme, se faire sentir à un autre moment de la pulsation.

Il nous reste à signaler, à propos de *Gobius*, une remarque d'une autre signification : dans certaines circonstances, et quand l'orientation de l'éclairage est convenable, on peut percevoir, dans la même portion caudale de la région péricardique, une déformation de la paroi externe de la veine de Cuvier, traduisant un gonflement de ce conduit pendant environ la seconde moitié de la phase expiratoire. Et, fait important, quand se produit une disjonction du rythme cardiaque-respiratoire par le ralentissement des mouvements respiratoires, on voit la veine gonfler fortement à chaque adduction des opercules, beaucoup plus que pendant la période du synchronisme. Pendant les longues phases de pause des mouvements respiratoires, il ne s'observe que de petites oscillations de la paroi, synchrones avec les pulsations cardiaques, et traduisant sans aucun doute les variations de la pression péricardique qui se transmettent en amont du cœur. Nous trouvons dans cet ensemble d'observations la première indication d'une propulsion, vers le cœur, de liquide sanguin par les mouvements respiratoires : un phénomène sur lequel nous nous étendrons plus loin, à l'occasion de nos observations sur les Pleuronectides.

IV. — OBSERVATIONS SUR DES PLEURONECTIDES. MOUVEMENTS DE LA CEINTURE SCAPULAIRE.

Nous avons dit précédemment déjà que des Turbots et des Plies se laissent, mieux encore que *Gobius*, immobiliser entre deux lames creuses, tournant vers l'observateur le côté aveugle, plus plan et moins pigmenté que l'autre face. Ces petits Pleuronectides, quand le péricarde n'est pas encore argenté et que la peau du côté aveugle est encore translucide, se prêtent admi-

rablement à l'observation des pulsations du cœur et de la circulation sanguine. Nous avons représenté sur la figure 6 les formes

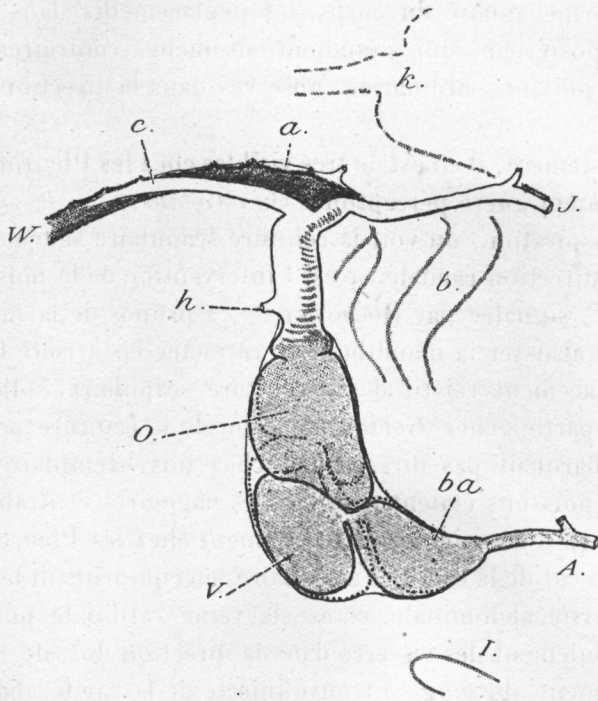


FIG. 6. — Région du cœur, chez un turbot de 3 centimètres de long, vue du côté droit; le contour du cœur y est indiqué en trait plein, au stade de la systole ventriculaire; la silhouette en pointillé correspond à la phase diastolique du ventricule.

- | | |
|---|---|
| <p>A, aorte ventrale et origine de l'artère branchiale 3-4;</p> <p>I, échancrure de l'interclaviculaire;</p> <p>J, veine jugulaire;</p> <p>O, oreillette;</p> <p>V, ventricule;</p> <p>W, corps de Wolff;</p> | <p>a, aorte dorsale;</p> <p>b, les 4 vaisseaux efférents (pigmentés) des branchies;</p> <p>ba, bulbe aortique;</p> <p>c, veine cardinale postérieure droite;</p> <p>h, veine hépatique;</p> <p>k, limites de la cavité crânienne.</p> |
|---|---|

générales des poches cardiaques chez un Turbot, à la fin de la systole et à la fin de la diastole ventriculaires. Nous allons insister maintenant sur les phénomènes circulatoires qui subis-

sent particulièrement l'influence des mouvements respiratoires. Et parmi les mouvements respiratoires, ce sont ici, en raison de la forme aplatie du corps, les déplacements dans le sens antéro-postérieur qui s'étudient aisément, contrairement au cas des poissons ordinaires, observés dans la direction ventro-dorsale.

Et justement, il en est de très visibles chez les Pleuronectides, qui n'étaient guère perceptibles chez *Gobius*.

A l'inspiration, on voit la ceinture scapulaire se trouver tirée dans la direction caudale : c'est l'intervention de la musculature du tronc, signalée par HOLMQVIST (1), à propos de la manœuvre qui doit abaisser la mandibule et rétracter en arrière l'hyoïde. Ce déplacement relatif de la ceinture scapulaire, solidaire en grande partie, chez *Gobius*, de celui de la ceinture pelvienne, ne se marquait pas directement chez nos exemplaires, parce que ces poissons étaient fixés sur les nageoires ventrales.

Quoi qu'il en soit, on voit nettement chez les Pleuronectides que ce recul de la ceinture scapulaire, en comprimant le contenu de la cavité abdominale, écrase la veine cardinale postérieure par refoulement des viscères dans la direction dorsale, et, conséquemment, du sang se trouve injecté de la cavité abdominale dans la veine de Cuvier.

Il se vérifie que ce phénomène, coïncidant donc avec la phase inspiratoire, cesse lorsqu'on obtient la suppression des mouvements respiratoires au moyen d'une paralysie modérée par le chlorétoxe. Alors s'observent, sinon un aplatissement de la veine cardinale postérieure, comme dans le cas précédent, au moins une accélération du mouvement du sang de cette veine vers le sinus de Cuvier, au moment de la systole ventriculaire (par suite de l'accroissement de la succion péricardique), ainsi qu'un flux rapide dans les veines hépatiques; ce courant centri-

(1) O. HOLMQVIST, *Der Musculus protractor hyoideus*. (ACTA UNIVERSITATIS LUNDINENSIS, VI, 1918.)

pète est d'ailleurs interrompu, lors de la systole du sinus venosus, par un léger reflux vers l'arrière.

Ces diverses observations permettent de faire nettement le départ entre l'influence, sur le retour du sang abdominal au cœur, et de l'aspiration ventriculaire (en temps ordinaire synchrone de l'expiration) et de la compression abdominale, allant de pair avec l'inspiration. En cas de dyschronisme, lorsque, par exemple, l'action lente du chlorétone ne se traduit encore que par un ralentissement du rythme respiratoire (75, dans un cas, pour 100 pulsations cardiaques en moyenne par minute), on assiste à l'interférence des deux influences; et à l'instant où l'inspiration coïncide avec la systole ventriculaire, les deux actions s'ajoutent et la paroi de la veine cardinale postérieure marque une secousse plus brusque et sèche.

V. — INFLUENCE DES MOUVEMENTS RESPIRATOIRES SUR LE DÉVERSEMENT DE L'LYMPHE DANS LES VEINES JUGULAIRES SUPÉRIEURES.

Lors de l'étude de la circulation centrale chez de petits Pleuronectides, lorsque nous étions à l'affût des moindres déformations de vaisseaux qui pouvaient fournir des indices sur les variations de la pression sanguine, notre attention s'était arrêtée sur un phénomène, d'origine respiratoire, qui est resté longtemps énigmatique pour nous : une sorte de pulsation rythmique de la paroi de la veine jugulaire, un peu au-dessous de la portion moyenne du bord ventral de la capsule auditive.

Cette pulsation rythmique s'affirmait liée aux mouvements respiratoires plutôt qu'aux pulsations cardiaques : la connexion restait perceptible quand le synchronisme cardiaque-respiratoire était rompu et, ce qui était plus démonstratif encore, la déformation considérée disparaissait dès que l'action du chlorétone avait supprimé les mouvements respiratoires.

La pulsation en question comporte une dépression, rapide, du bord ventral de la veine jugulaire, tout au début de la phase

d'expiration ; puis un retour, brusque, à la forme primitive, dès le début de la phase inspiratoire.

Mais il nous apparut bientôt que ce phénomène, qui avait longtemps retenu notre attention, est d'importance insignifiante pour la propulsion du sang : il s'agit là d'une déformation relativement faible, portant sur un segment veineux restreint, et la compression ne peut produire qu'un déplacement minime de son contenu. La cause n'en fut trouvée que très tard : c'est une compression de la veine par le contenu du sinus lymphatique qui la baigne, lors de l'adduction de l'hyomandibulaire et de l'opercule ⁽¹⁾. Or, entretemps, l'examen attentif de la circulation dans la veine jugulaire nous avait fourni des indices plus intéressants.

Après la suppression des mouvements respiratoires par le chloréthane, on constate dans la veine jugulaire un fort courant centripète pendant la phase systolique de la pulsation ventriculaire, puis un arrêt de ce courant au cours de la diastole, précédé même d'un léger reflux du sang au moment de la contraction du sinus veineux. Il s'affirme ainsi, en premier lieu, que l'influence de l'aspiration péricardique se fait sentir, dans le domaine de la veine jugulaire, au moins jusqu'au niveau de l'orbite. Mais, d'autre part, nous nous sommes demandé pourquoi, dans les circonstances normales, quand interviennent les mouvements respiratoires, il n'y a plus de reflux dans la veine ; pourquoi le courant y est-il constamment plus régulier, plus fourni, comme si un afflux de liquide arrivait, en amont du point considéré, dans cette veine jugulaire. Et le menu fait observé tout d'abord nous fit songer à l'action possible des contractions des muscles des opercules sur la progression du sang dans le système veineux, cas particulier de l'influence des muscles sur le retour général du sang au cœur ; puis il attira notre

(1) Le lecteur trouvera l'explication de ceci plus loin, à l'occasion de l'étude du sinus lymphatique hyomandibulaire.

attention sur le débouché des sinus lymphatiques dans la jugulaire, signalé en 1843 par HYRTL et revu par quelques anatomistes qui, depuis lors, se sont occupés des lymphatiques de la tête chez les Téléostéens (1).

HYRTL (2) avait décrit très sommairement, chez divers poissons d'eau douce, un « Kopf-sinus », *probablement contractile*, se jetant dans la jugulaire de chaque côté. JOSSIFOV (3) parle chez le Congre, se déversant dans la veine jugulaire, d'un très grand « sinus céphalique », alternativement comprimé et décomprimé par les mouvements respiratoires du poisson. Et enfin W.-F. ALLEN, pour ne citer que la description la plus récente d'un système lymphatique de Téléostéen, décrit très soigneusement un « cephalic sinus », aboutissant dans la veine jugulaire, chez un Cottidé (4).

Les auteurs ne s'entendent pas toujours sur l'extension du sinus lymphatique qui se jette dans le système veineux : ainsi JOSSIFOV situe ses « sinus céphaliques » à « la base du crâne dans une dépression entre l'os temporal et la mâchoire supérieure » (p. 415) ; tandis qu'ALLEN, dont la description est plus précise, décrit le « cephalic sinus » de son sujet comme un réservoir situé entre l'os hyomandibulaire et le premier muscle « levator branchialis internus » (p. 70). Nous n'avons pas cherché, jusqu'à présent, à éclaircir, par l'étude de formes multiples, les variations possibles des troncs et sinus lymphatiques

(1) Ce n'est pas ici le lieu de faire un historique des travaux si contradictoires que comporte la bibliographie du système lymphatique des Poissons : nous nous contentons de rappeler quelques faits intéressants directement notre sujet.

(2) J. HYRTL, *Ueber die Caudal und Kopf-Sinuse der Fische*. (ARCHIV FÜR ANAT. UND PHYSIOLOGIE, 1843.)

(3) JOSSIFOV, *Sur les voies principales et les organes de propulsion de la lymphe chez certains poissons*. (ARCH. D'ANAT. MICROSC., t. VIII, 1906.)

(4) W.-F. ALLEN, *Distribution of the lymphatics in the head, and in the dorsal, pectoral and ventral fins of Scorpaenichthys marmoratus*. (PROCEEDINGS OF THE WASHINGTON ACADEMY OF SCIENCES, vol. VIII, 1906.)

de la tête des poissons. Ce que nous avons vu chez *Gobius*, *Onos* et *Gadus* concorde avec les données d'ALLEN pour son Cottidé; nous voyons notamment, comme lui, qu'un réservoir (correspondant à son « cephalic sinus ») peut recevoir la lymphe des principaux sinus de la tête et du corps, pour la déverser dans la veine jugulaire. Et ce que nous avons, assez péniblement d'ailleurs, constaté à ce sujet avant de connaître le mémoire d'ALLEN, suffit amplement pour se faire une idée de l'action des mouvements respiratoires sur le retour de la lymphe au système veineux.

Notre première orientation dans la répartition des sinus lymphatiques de la tête s'est faite sur des coupes en séries de *Gobius*, d'*Onos* et de *Trigla* : la communication avec la veine jugulaire, difficile à repérer sur des coupes microscopiques, s'y est souvent révélée par un bouchon compact de sang, reflué *post mortem* de la veine dans le sinus terminal. Puis nous avons étudié plus commodément la forme et les communications respectives de divers sinus particulièrement importants, non sur des pièces injectées, comme l'ont fait les auteurs précédents, mais au moyen de têtes durcies, et quelquefois décalcifiées, de grandes Morues.

La figure 7 ci-jointe, correspondant à une coupe horizontale de la tête d'*Onos mustela*, montre, entre la paroi latérale crânienne (C) et l'hyomandibulaire (H), un segment relativement long de la veine jugulaire (J), et des sinus lymphatiques, dont l'un (S), communiquant avec la veine par un orifice à deux lèvres, est le « cephalic sinus » (ALLEN); nous croyons avantageux de le distinguer des autres sinus de la tête — qui mériteraient aussi la domination de céphaliques — par une désignation particulière tirée de sa position, et nous l'appellerons dans la suite : *sinus hyomandibulaire*.

Du côté médial de celui-ci, et séparé de lui par une mince cloison musculaire, on voit une grande cavité lymphatique. Sa région antérieure, adjacente au sinus hyomandibulaire, corres-

pond aux « dorsal branchial sinuses » d'ALLEN : des expansions du grand sinus abdominal, d'après les injections de cet auteur, ce qui se confirme sur nos coupes.

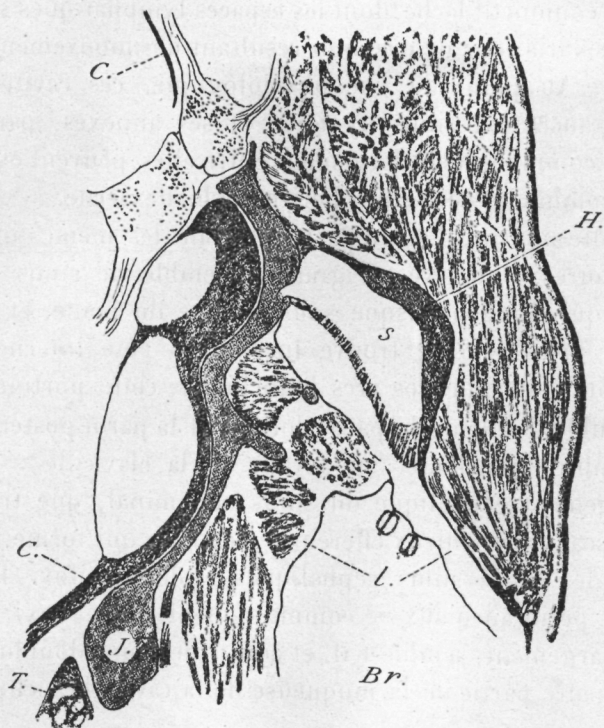


FIG. 7. — *Onos mustela* L. Portion d'une coupe horizontale de la tête montrant le débouché du sinus hyomandibulaire dans la veine jugulaire.

- | | |
|---------------------------------|---------------------------------------|
| C, paroi du crâne; | J, veine jugulaire; |
| H, hyomandibulaire; | l, lacune lymphatique péribranchiale; |
| T, pointe antérieure du thymus; | s, sinus hyomandibulaire. |
| Br., cavité branchiale; | |

La portion postérieure (*l*, à droite) est le « hyoïdean sinus » d'ALLEN. Il se trouve séparé de la cavité branchiale (*Br*) par une cloison relativement mince, de telle sorte que son contenu est soumis aux mêmes changements de pression que l'eau baignant les lames branchiales. Ce sinus hyoïdien occupe, sur la face

interne du repli operculaire, une région qui correspond à peu près à l'extension de l'hyoïde; mais nous trouvons sur la base des rayons branchiostèges et sur l'interoperculaire une couche de tissu conjonctif lâche, dont les espaces lymphatiques subissent aussi les variations de pression résultant des mouvements respiratoires. Au point de vue physiologique, ces cavités, sinus dorso-branchiaux, sinus hyoïdien et ses annexes, par le fait qu'elles communiquent largement entre elles, peuvent être considérées comme un seul sinus péri-branchial externe.

Du côté interne, d'autre part, subissant les mêmes influences respiratoires, s'observe un grand ensemble de sinus lymphatiques, qui plongent jusque sous la base du crâne, et dont la portion principale se trouve limitée du côté interne par la musculature dorsale des arcs branchiaux; cette portion principale double d'ailleurs la paroi dorsale et la paroi postérieure de la chambre branchiale, au devant de la clavicule : c'est un prolongement céphalique du sinus abdominal, que traversent les vaisseaux branchiaux efférents; c'est elle qui forme la masse principale des « sinus céphaliques » de Jossifov. Tous ces « sinus péribranchiaux » communiquent entre eux, plus ou moins largement, semble-t-il, et constituent une doublure fluide à la majeure partie de la muqueuse de la cavité branchiale.

La dissection de la tête de la Morue va nous permettre de pousser plus loin la compréhension du rôle de ces organes lymphatiques, et particulièrement du sinus hyomandibulaire.

Sous la grande apophyse horizontale de l'hyomandibulaire qui va s'articuler à l'os operculaire, on trouve, directement appliqué au périoste de cette apophyse, un sinus allongé, de forme générale cylindrique, mais qui s'effile vers l'arrière et qui, à son extrémité antérieure, s'enfonce vers le plan médian, pour former simplement une sorte de cul-de-sac de section ovale (fig. 8).

La figure 9 donne à plus grande échelle une esquisse de ce

cul-de-sac, chez une Morue un peu plus petite que l'échantillon de la figure 8. La paroi présente là quelques alvéoles peu marqués, séparés par des trabécules peu saillants; et c'est

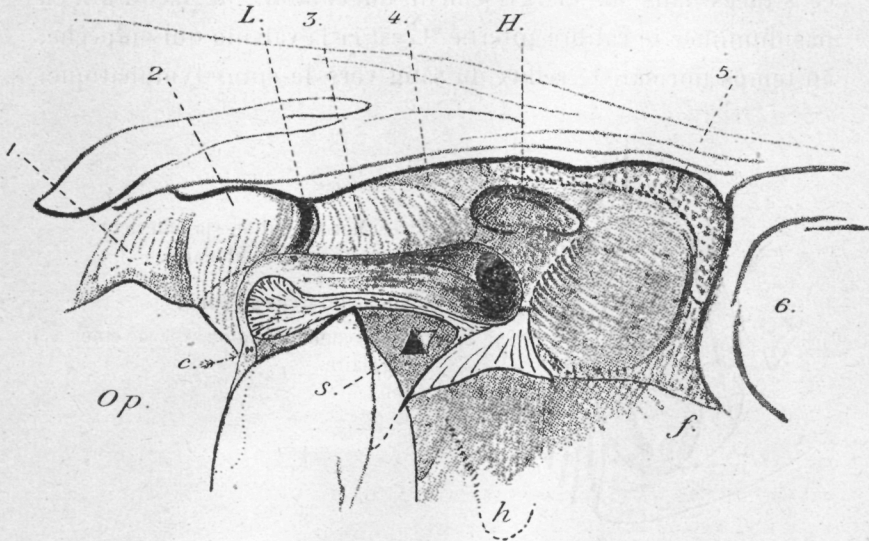


FIG. 8. — Morue. Vue latérale de la région hyomandibulaire gauche, après enlèvement de divers muscles et de la majeure partie de l'hyomandibulaire (dont la plupart des contours sont figurés par des traits interrompus) ($\times \frac{1}{2}$).

H, articulation de l'hyomandibulaire avec le crâne;
L, espace lymphatique;
Op, Operculaire;
c, portion effilée du sinus hyomandibulaire et les deux communications avec le sinus operculaire;
f, fascia séparant le m. adductor mandibulae du m. adductor arcus palatini;
h, limite inférieure de l'hyomandibulaire;

s, fenêtre pratiquée dans la fascia médiale du m. adductor mandibulae et montrant le sinus operculaire interne;
 1, m. levator operculi;
 2, muscle releveur de l'apophyse hyomandibulaire;
 3, m. levator arc. branch.;
 4, insertion du m. dilatator operculi;
 5, insertion du m. levator arcus palatini;
 6., m. adductor arcus palatini.

dans l'alvéole le plus antérieur que se découvre la fente à peu près verticale, qui conduit dans la veine jugulaire. La paroi qui sépare le cul-de-sac de la veine est d'ailleurs très mince. Les

deux lèvres de la fente se continuent dans la cavité de la veine jugulaire par deux lames d'une extrême ténuité, appliquées l'une contre l'autre, à peu près verticales, dirigées vers l'arrière, et situées dans un élargissement du conduit, de façon à n'en pas diminuer le calibre interne. C'est là la valvule qui empêche, en temps normal, le reflux du sang vers le sinus lymphatique.

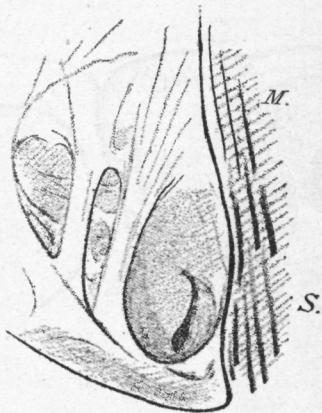


FIG. 9. — Morue. Cul-de-sac antérieur du sinus hyomandibulaire.

M., m. adductor arcus palatini ;
S., orifice de communication avec la veine jugulaire.

Le sinus hyomandibulaire se distingue par diverses particularités encore : tout d'abord, par une forme régulière, toute d'une venue, bien distincte de la structure celluleuse de la plupart des sinus lymphatiques, qui sont coupés de nombreuses travées conjonctives ; et ensuite, par la petitesse des orifices que l'on découvre dans ses parois lisses.

A la partie postérieure, une ouverture ovale, relativement très petite, d'un millimètre de longueur, chez une très grande Morue, est percée dans le plafond très mince qui sépare le sinus hyomandibulaire d'un espace lymphatique (*L*) logé entre le muscle releveur de l'apophyse hyomandibulaire (2) et le *m. levator arcuum branchialium* (3) recouvert par le *m. dilatator operculi*. Or, cet espace, plus ou moins ovale, d'allure transversale, conduit directement dans une grande cavité celluleuse, logée près de l'insertion supérieure de la branchie externe (IV)

et qui n'est autre chose que la partie postérieure de la région dorsale de la grande lacune péribranchiale (sinus branchial dorsal d'ALLEN).

Ventralement, juste au-dessous de cet orifice dorsal, dans le creux inférieur du sac, se découvrent quelquefois ⁽¹⁾ deux petits orifices ovalaires, l'un de 1 millimètre, l'autre de 2 millimètres environ de longueur.

D'autre part, le sinus hyomandibulaire, en arrière des communications précédentes, s'effile en un tube courbe, étroit, qui contourne l'os hyomandibulaire, de façon à passer sur sa face externe et à s'insinuer ensuite, en un cul-de-sac assez long, entre l'opercule et le préopercule. En c, deux tout petits orifices font communiquer la partie médiane de ce cœcum avec la portion immédiatement sous-jacente du sinus péribranchial.

La structure de la valvule antérieure du sinus hyomandibulaire indique qu'il déverse de la lymphe dans la veine jugulaire. Et la situation même du sinus montre que l'agent principal de cette projection est la compression résultant de l'adduction de l'hyomandibulaire au cours de la manœuvre expiratoire. D'autre part, les voies d'alimentation du sinus considéré sont remarquablement étroites et de plus organisées, semble-t-il, de façon à s'opposer au reflux du liquide comprimé vers les cavités d'amont, lesquelles subissent d'ailleurs une compression analogue. L'examen des pièces disséquées donne l'impression que l'orifice dorsal postérieur, en forme de boutonnière longitudinale, se trouve rétréci et fermé par la contraction des muscles releveurs de l'opercule et de l'hyomandibulaire, au moment de l'expiration. Les deux orifices ventraux postérieurs, situés, juste au point où le sinus va enjamber l'apophyse de l'hyomandibulaire,

(1) Nous n'avons trouvé ces communications qu'une fois sur les quatre Morues disséquées. Il y a d'ailleurs une certaine variabilité dans les orifices d'accès au sinus; c'est ainsi, encore, que le canal effilé postérieur est quelquefois si délicat, qu'il passerait inaperçu.

dans un sillon étroit, ont, avec cette situation, une forme longitudinale qui se prête à leur occlusion lors de l'adduction de l'hyomandibulaire. Et, d'autre part, l'effilement du canal postérieur permet aussi de lui attribuer vraisemblablement un jeu valvulaire. On doit donc se représenter que les compressions rythmiques des cavités lymphatiques péribranchiales, dues aux mouvements respiratoires, font cheminer la lymphe par étapes, pour la déverser du sinus hyomandibulaire dans le système veineux.

Mais il n'a pas été tenu compte encore d'un autre caractère anatomique du sinus hyomandibulaire. Sa paroi médiale, avons-nous indiqué, le sépare d'une cavité lymphatique spacieuse, à structure celluleuse chez la Morue, portion de la grande lacune péribranchiale qui se trouve à cheval sur la crête que forme le toit du recoin de la cavité branchiale qui surplombe les segments supérieurs des arcs branchiaux. Or, cette paroi médiale comporte une lame musculaire, de près d'un demi-millimètre d'épaisseur, chez une grande Morue, dont les fibres, longitudinales, s'insèrent en arrière sur l'apophyse postérieure de l'hyomandibulaire et en avant sur le crâne. Et cette lame musculaire est fortement arquée, à convexité tournée vers le sinus hyomandibulaire, de sorte que sa contraction tendrait à agrandir la capacité de ce sinus. L'idée surgit invinciblement que le remplissage périodique du sinus hyomandibulaire se ferait par un mécanisme compliqué, où interviendraient à la fois la compression expiratoire et l'action d'un muscle « diastolique ». Mais nous devons réserver le contrôle expérimental de cette hypothèse, qui s'affirme laborieux, pour une autre communication, parce qu'elle n'a qu'un rapport éloigné avec le sujet du présent mémoire : l'afflux de lymphe dans la veine jugulaire, quel qu'en soit le mécanisme, ne se produit pas, comme nous allons le voir immédiatement, au moment qui nous intéresse du synchronisme cardiaque-respiratoire.

VII. — DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS.

Rappelons qu'il était établi, par les expériences de SCHOENLEIN et WILLEM sur la Torpille (1894), confirmées récemment par les inscriptions d'E.-P. LYON sur *Carcharias* (1926), que, dans certains cas où le rythme du cœur est plus lent que celui des mouvements respiratoires, il se conserve un synchronisme cardiaque-respiratoire particulier, caractérisé par le fait que le cœur ne se contracte qu'à l'occasion de certains des mouvements respiratoires d'une série régulière. Nous ne voyons à cette concordance qu'une explication rationnelle : au cours d'un régime où le retour du sang veineux au cœur se trouve insuffisant pour alimenter un rythme normal, un afflux renforcé déclanche la systole du sinus veineux; et cet afflux supplémentaire est, comme le synchronisme en témoigne, d'origine respiratoire. Comme l'asystolie cardiaque peut correspondre, dans la même expérience, à la durée de 1, 2, 3 ou 4 mouvements respiratoires, on doit en conclure que toutes les manœuvres respiratoires, qui se succèdent régulièrement, sont susceptibles de produire le même effet, et qu'un afflux sanguin, synchrone d'une phrase respiratoire, peut, tout au moins en cas de ralentissement du courant sanguin centripète, déclancher la systole du sinus veineux.

Nous venons d'étudier successivement une série de facteurs, liés aux mouvements respiratoires, qui pourraient favoriser un afflux sanguin vers les sinus veineux.

A. — Pendant la phase expiratoire :

1° Des déformations de la cavité péricardique, diverses : étirement de la région bulbaire; enfoncement des parois latérales, qui semblent bien n'avoir, dans leur ensemble, qu'une valeur négligeable en comparaison de l'action de la systole ventriculaire qui survient à peu près en même temps (p. 586).

Cette systole ventriculaire, dans la mesure où elle chasse du sang dans l'aorte, fait diminuer la pression péricardique et produit un appel de sang veineux vers le sinus. Nous avons fait remarquer que cette diastole du sinus devait se trouver retardée et atténuée par la forte dilatation du bulbe aortique, qui régularise la sortie du sang de la cavité péricardique : c'est pour cette raison que, sur la ligne 3 du diagramme 2, nous avons cru devoir donner à la courbe diastolique du sinus veineux l'allure figurée.

2° Un afflux, dans les veines jugulaires, de sang veineux et de lymphe provenant de la région branchiale, afflux que nous avons vu se marquer manométriquement, chez *Gobius* (p. 589), par un gonflement de la paroi de la veine de Cuvier, superposé au fléchissement dû à l'aspiration de la systole ventriculaire. Nous avons risqué d'en marquer la trace sur la seconde partie du tracé diastolique du sinus (vers OO'), comme un renforcement local de l'ascension de la courbe.

B. — Pendant la phase inspiratoire :

Au début de la manœuvre d'inspiration, un retrait de la ceinture scapulaire et une contraction des muscles abdominaux compriment le contenu de la cavité abdominale et poussent dans le sinus veineux une quantité sérieuse de sang venant surtout des cardinales postérieures et du système hépatique.

Cet afflux, coïncidant avec le début de l'inspiration, se produit immédiatement avant la systole du sinus veineux. Cette concordance importante, visible sur le diagramme 2, repose, rappelons-le ici, sur des observations précises. D'une part, la contraction du sinus, précédant quelque peu la systole générale de l'oreillette, doit se placer à gauche de l'ordonnée 2. D'autre part, en cas de synchronisme cardiaque-respiratoire, cette systole, liée aux autres éléments de la pulsation cardiaque de la manière que nous avons dite, doit nécessairement, pour des raisons qui ont été exposées et qui s'appuient sur des observa-

tions précises, se placer un peu après le début de l'inspiration. Que, vu la variabilité des rythmes et un peu d'incertitude qui reste dans l'appréciation des durées relatives, estimées par l'observation directe, on ne doit pas considérer la valeur de l'intervalle 1-2 comme rigide et établie, il n'en n'est pas moins vrai que cet intervalle comprend certainement le début de la systole du sinus veineux; en d'autres termes, que cette systole suit rapidement le début des mouvements *inspiratoires*. Il est donc permis de considérer l'afflux sanguin lié à cette phase respiratoire comme l'excitant que nous cherchions, de la systole du sinus veineux.

Mais il reste à s'expliquer pourquoi les deux autres afflux sanguins, survenant au cours de l'expiration, ne produisent pas des effets analogues. Provisoirement, nous voyons à ce fait constaté des raisons possibles : que l'injection expiratoire et l'afflux résultant de la succion ventriculaire se fondent, parce qu'ils ne sont pas simultanés, en une dilatation lente, qui ne suffit pas comme excitant; que la masse sanguine affluente va dilater surtout l'oreillette, qui s'étend alors dans l'espace péricardique abandonné par le ventricule en systole; que les excitations d'origine expiratoire tombent dans la période réfractaire, relativement longue, du muscle, d'ailleurs encore embryonnaire, du sinus veineux. Et ce serait quand ces actions auraient lentement rempli le sinus veineux, qu'un afflux supplémentaire, relativement brusque (parce qu'il correspond au début d'une contraction musculaire) déterminerait la systole du sinus.

Nous pouvons maintenant résumer brièvement et situer les faits exposés dans le présent mémoire.

1. Il se confirme, par des observations sur *Gobius*, sur la Plie et le Turbot, que chez les Poissons, dans les circonstances ordinaires, le rythme des pulsations cardiaques est identique à celui des mouvements respiratoires. Ce synchronisme de deux appareils, qui sont cependant capables de jouer sur deux

rythmes particuliers, résulte surtout du fait que l'afflux, vers les branchies, du sang poussé par la systole ventriculaire déclenche, par voie réflexe, la manœuvre inspiratoire. Mais, d'autre part, tout au moins quand le retour du sang au cœur est médiocre, cette manœuvre inspiratoire, à son tour, peut déclencher une systole du sinus veineux. Et ainsi le synchronisme cardiaque respiratoire est assuré par deux actions réciproques, qui portent simultanément sur les phases initiales des deux groupes de mouvements.

C'est surtout le second mécanisme qui a fait l'objet des recherches actuellement publiées. Entretemps, nous avons pu constater divers faits relativement nouveaux.

2. Les manœuvres respiratoires déforment la cavité péricardique. Les contractions expiratoires peuvent étirer la région bulbaire du péricarde; le déplacement vers l'avant de la ceinture scapulaire diminue légèrement l'axe antéro-postérieur de la cavité; de plus, l'accroissement de la pression dans la cavité branchiale produit un enfoncement des parois latérales de la cavité péricardique. Ces influences, qui n'agissent d'ailleurs pas dans le même sens, sont négligeables par rapport à celle de la systole ventriculaire.

3. L'aspiration péricardique résistant des systoles ventriculaires se fait sentir nettement dans les veines hépatiques, dans les veines cardinales postérieures et, dans les jugulaires, jusqu'à l'orbite.

4. Les manœuvres respiratoires déterminent un cheminement par étapes de la lymphe des sinus céphaliques. La compression de la cavité branchiale, au cours de la phase expiratoire, se transmet, en raison de la minceur des cloisons, au contenu de divers sinus péribranchiaux et le pousse vers un sinus terminal, que nous avons dénommé sinus hyomandibulaire (= céphalic sinus d'ALLEN). Il est vraisemblable que celui-ci subit aussi, indirectement, la pression de la cavité branchiale; c'est surtout l'adduction de l'hyomandibulaire qui en foule le contenu dans

la veine jugulaire. — La paroi médiane de ce dernier sinus, partiellement musculaire, est fortement arquée, à convexité vers l'extérieur; il semble ainsi qu'elle joue le rôle de muscle « diastolique ».

PUBLICATIONS ACADÉMIQUES DEPUIS LA RÉORGANISATION, EN 1816

- Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in 4°.
- Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers, t. I-LXII (1817-1904); in-4°
- Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.
- Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8° — Supplément, 1898-1914.
- Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à VIII (3^e fasc.).
- Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à VIII.
- Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à IX.
- Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des lettres, t. I à XX (2^e fasc.), t. XXII (1^{re} partie), t. XXIII (1^{er} fasc.).
- Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I.
- Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. II.
- Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
- Annuaire, 1^{re} à 92^e année. 1835-1926; in-18. — Table des Notices biographiques, 1919.
- Règlements et Documents concernant les trois Classes (éd. de 1896 et de 1905); in-18
- Statuts et Règlements, in-18, 1921.
- Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
- Bulletins, 1^{re} sér., t. I-XXIII, avec annexes — 2^e sér., t. I-L; — 3^e sér., t. I-XXXVI, in-8°. — Classe des sciences, 4^e sér., 1899-1910; 5^e sér., gr. in-8°, 1911-1925, t. I-IX, avec annexes. — Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, 4^e sér., 1899-1910; 5^e sér., gr. in-8°, 1911-1925, t. I-XI, avec annexes. — Classe des beaux-arts, t. I-VI, 1919-1925. — Tables générales, 1812-1914, 9 vol. in-8°.
- Bibliographie académique, 1^{re} édit. (1854); — 2^e édit. (1874); — 3^e édit. (1886) — 4^e édit. (1896); — 5^e édit. (1907-1909); in-18.
- Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1^{re} partie : Sociétés savantes et périodiques; 2^e partie : sciences, lettres, arts (1881-1890); 4 vol. in-8°.
- Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°
- Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.
- Centième anniversaire de fondation (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.
- L'Académie royale de Belgique depuis sa fondation (1772-1922); 1 vol. in-8°

Monuments de la littérature flamande (in-8°).

- Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. I^{er}, publié par J. Bormans, 1857, 1 vol. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — *Nederlandsche gedichten*, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — *Parthoupeus van Bloys*, publié par J. Bormans, 1874; 1 vol. — *Spiegel der Wysheit*, van Jan Praet, publié par J. Bormans, 1872; 1 vol.

Œuvres des grands écrivains du pays (in-8°).

- Œuvres de Chastelain, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove, 1863-1865, 8 vol. in-8°. — *Le premier livre des Chroniques de Froissart*, par le même, 1863, 2 vol. — *Chroniques de Jehan le Bel*, par L. Polain, 1863, 2 vol. — *I li Roumans de Cléomadès*, par André Van Hasselt, 1866, 2 vol. — *Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé*, par Auguste Scheler, 1866, 3 vol. — *Li ars d'amour*, etc., par J. Petit, 1866-1872, 2 vol. — *Œuvres de Froissart: Chroniques*, par le baron Kervyn de Lettenhove, 1867-1877, 26 vol. — *Poésies*, par Aug. Scheler, 1870-1872, 3 vol. — *Glossaire*, par le même, 1874, 1 vol. — *Lettres de Commines*, par Kervyn de Lettenhove, 1867, 3 vol. — *Dits de Watricket de Couvin*, par A. Scheier, 1868, 1 vol. — *Les Enfances Ogier*, par le même, 1874, 1 vol. — *Bueves de Commarçhis*, par Adenès li Rois, par le même, 1874, 1 vol. — *I li Roumans de Bertès aux grans piés*, par le même, 1874, 1 vol. — *Trouvères belges du XII^e au XIV^e siècle*, par le même, 1876, 1 vol. — *Nouvelle série*, 1879, 1 vol. — *I li Bastars de Bullion*, par le même, 1877, 1 vol. — *Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIV^e siècle)*, par le baron Kervyn de Lettenhove, 1877, 1 vol. — *Œuvres de Ghillebert de Lannoy*, par Ch. Potvin, 1878, 1 vol. — *Poésies de Gilles li Muisis*, par Kervyn de Lettenhove, 1882, 2 vol. — *Œuvres de Jean Lemaire de Belges*, par J. Stecher, 1882-1891, 4 vol. avec notice. — *Li Regret Guillaume*, par A. Scheler, 1882, 1 volume.

Biographie nationale

- Biographie nationale, t. I à XXI; XXIII, fasc. I. Bruxe les, 1866-1922.

Commission royale d'histoire.

- Collection de Chroniques belges inédites, publiées par ordre du Gouvernement, 130 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
- Bulletins, 1^{re} sér., avec table (1837-1844), 17 vol. in-8°; — 2^{me} sér., avec table (1850-1859), 13 vol. in-8°; — 3^{me} sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8°; — 4^{me} sér., avec table (1873-1894), 18 vol. in-8°; — 5^{me} sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. LXXI-LXXXIX;
- Annexes aux Bulletins. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Bulletins.