

142436

2905

8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 1 80 37 15  
Instituut voor Zee- en Waterbouwkundig onderzoek  
Prinses Elisabethlaan 69  
Fiscale voor Marine Wetenschappelijk Research

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

EXTRAIT DES BULLETINS

DE LA

CLASSE DES SCIENCES

Séance du 6 août 1921, pp. 508-533.

Synchronisme des mouvements respiratoires  
 et des  
 pulsations cardiaques chez les Poissons  
 par  
 VICTOR WILLEM, membre de l'Académie

BRUXELLES

M. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1921

*Hommage de l'auteur  
au Prof. G. Gilson,  
Willems.*

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

Extrait des *Bulletins de la Classe des sciences*. Séance du 6 août 1921, n° 8,  
pp. 508-533.

---

SYNCHRONISME

DES

**Mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques**

**CHEZ LES POISSONS**

par

**Victor WILLEM**

Membre de l'Académie

**PHYSIOLOGIE. — Synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques chez les Poissons,**

par VICTOR WILLEM, membre de l'Académie.

**INTRODUCTION.**

En 1893, à Naples, K. SCHOENLEIN, alors directeur du laboratoire de physiologie de la Station zoologique, et moi nous avons étudié, sur des Torpilles surtout, les conditions si particulières de la circulation sanguine chez les Poissons : c'étaient les premiers essais méthodiques, effectués au moyen des ressources de la technique en usage pour les Mammifères, qui éclairaient les phénomènes généraux de cette circulation. Depuis lors, une question, entre autres, a particulièrement intéressé les quelques physiologistes qui ont continué nos recherches : l'influence des mouvements respiratoires sur la progression du sang et le synchronisme éventuel du rythme respiratoire et du rythme cardiaque. L'opinion des observateurs, sur ce dernier point surtout, a évolué d'une manière curieuse; je voudrais, à l'occasion d'expériences nouvelles que j'ai eu l'occasion de faire, faire ressortir ce que nous savons actuellement de l'influence des mouvements respiratoires sur la circulation sanguine chez les Poissons et quels sont les points qui attendent un examen plus précis.

SCHOENLEIN et moi nous avons, entre autres choses, attiré l'attention sur l'influence qu'ont les mouvements inspiratoires et expiratoires sur le tracé de la pression artérielle dans les

vaisseaux allant du cœur aux branchies. Dans ma relation <sup>(1)</sup> de nos expériences, je m'exprimais à peu près de la manière suivante <sup>(2)</sup> : Chez la Torpille, lors de l'expiration, l'eau jaillit des orifices branchiaux externes : il règne donc dans la cavité bucco-branchiale une pression positive (plus grande que la pression régnant dans le milieu extérieur) ; d'autre part, on peut constater facilement que les mouvements inspiratoires créent une pression négative dans la cavité respiratoire : les bords antérieurs minces des fentes branchiales sont, par aspiration, appliqués sur la paroi postérieure de l'orifice, qu'ils ferment ainsi au moment où les événements s'ouvrent. Comme on le comprend aisément, ces variations de pression se transmettent au sang qui circule dans le réseau branchial. Et si nous considérons un point déterminé du système afférent des branchies, tel que celui que nous avons relié à un manomètre inscripteur (le tronc commun des artères afférentes branchiales 1 et 2), nous constatons que la pression y est soumise, d'un côté à des oscillations dues aux systoles ventriculaires, et de l'autre côté à des oscillations cor-

(1) Un mot d'explication est ici nécessaire. La plupart de nos essais et expériences ont été faits en commun ; puis K. SCHOENLEIN quittant Naples à l'occasion d'un congé, j'ai continué seul des observations sur divers points, telle l'influence du vide péricardique. Plus tard, chacun de nous a rédigé, en se fondant sur l'ensemble des graphiques obtenus, une relation particulière des expériences ; il se fait ainsi que, malgré un échange des rédactions provisoires, les deux collaborateurs n'ont pas toujours raconté de même et interprété identiquement des observations faites pour la plupart en commun.

Les physiologistes qui nous ont suivis ont utilisé la relation de K. SCHOENLEIN, publiée dans une revue allemande de physiologie qu'ils avaient sous la main ; ma relation, parue dans un recueil zoologique français, est restée ignorée. Il m'est bien permis de dire que, si on l'avait lue, on n'aurait pas fait aux conclusions de nos expériences maintes objections qu'a suscitées la rédaction de K. SCHOENLEIN. Les quelques divergences de nos interprétations sont importantes au point de vue de la discussion qui va suivre.

C. SCHOENLEIN et V. WILLEM, *Observations sur la circulation du sang chez quelques Poissons*. (BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE, t. XXVI, 1894.) — K. SCHOENLEIN, *Beobachtungen über Blutkreislauf und Respiration bei einigen Fischen*. (ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE, Bd. 32, 1895.)

(2) *Loc. cit.*, chapitre IV : Influence de la respiration sur la circulation du sang.

respondant aux mouvements respiratoires. Plusieurs graphiques montraient des aspects divers de cette interférence des ondulations dues aux systoles ventriculaires avec celles que déterminent les mouvements respiratoires.

Nous n'avions prêté qu'une attention très restreinte aux périodicités relatives des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques que nous enregistrons. Je n'en parle point dans ma relation, que j'ai voulue aussi concise que possible. K. SCHOENLEIN, dans un passage qui a été reproduit à plusieurs reprises par d'autres, donne les renseignements assez vagues que voici (pp. 523-524) : « Nun liegen mit nur sehr seltenen Ausnahmen Puls- und Respirationszahlen zum nie wenigsten immer soweit in denselben Grenzen, dass die eine Zahl nie mehr als das doppelte <sup>(1)</sup> der anderen beträgt, und zumeist ist das Verhältniss dem  $\frac{1}{1}$  sehr viel näher. Veränderungen der Frequenz vollziehen sich auch, seien sie nun spontan oder bei einem der beiden Vorgänge hervorgerufen, immer in derselben Richtung... »

Mais l'année suivante parut, d'un médecin norvégien, J. THESEN, qui n'avait d'ailleurs pas connaissance de nos expériences, un mémoire <sup>(2)</sup> sur la contraction du cœur chez divers poissons osseux <sup>(3)</sup>. L'auteur y signale accessoirement (p. 108) qu'il a été frappé par le fait que, chez ses sujets en expérience (dont il arrosait les branchies d'eau fraîche et dont il avait mis le cœur à découvert), la pulsation cardiaque et la respiration étaient constamment de même fréquence. Chez un sujet qui s'agitait, ou sous l'influence d'une douleur forte, les mouve-

<sup>(1)</sup> Lapsus curieux, huit lignes au-dessous de cette affirmation se trouve imprimé un graphique (fig. 2) où les mouvements respiratoires sont *trois* fois plus fréquents que les pulsations cardiaques.

<sup>(2)</sup> J. THESEN, *Étude sur la biologie du cœur des Poissons osseux*. (ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE, 3<sup>e</sup> série, t. IV, 1896.)

<sup>(3)</sup> *Gadus morrhua*, *Crenilabrus rupestris*, *Zoarces viviparus*, *Cottus scorpius*, *Trigla gurnardus*, *Conger conger*, *Carassius vulgaris*.

ments de la respiration pouvaient devenir irréguliers ; mais cette irrégularité n'agissait pas sur le cœur. Dès que le Poisson redevenait tranquille, les anciens rapports recommençaient : un mouvement de respiration pour chaque battement du cœur (p. 109).

Nous allons voir comment cette notion de synchronisme, amorcée si sommairement, va progressivement s'imposer, malgré des constatations contradictoires.

Un mémoire intéressant de W. BRÜNINGS <sup>(1)</sup> vient, en 1889, apporter des faits nouveaux. L'auteur, opérant sans intervention sanglante, sur des Chevaines (*Leuciscus dobula*) ficelés dans un baquet, constate chez ses exemplaires une grande discordance entre le rythme respiratoire et le rythme cardiaque : ordinairement, 68 mouvements respiratoires et 18 pulsations cardiaques par minute. Mais il fait ressortir, chez le Téléostéen qu'il étudie, un fait qui m'avait paru accessoire chez la Torpille, où les dispositions anatomiques de la cavité péricardique sont sensiblement différentes : c'est que les mouvements, servant la respiration, du pharynx et de muscles branchiaux fixés à la ceinture scapulaire déterminent des variations de volume de la cavité péricardique, dont ils constituent partiellement les parois. Les mouvements inspiratoires, en aspirant du sang dans l'oreillette ; les mouvements expiratoires, en expulsant du liquide hors des organes contenus dans le péricarde, interviennent efficacement dans la progression du sang et renforcent considérablement l'action du ventricule cardiaque, relativement faible chez les Poissons <sup>(2)</sup>.

On inclinait dès lors à penser que ce mécanisme pût avoir son

(1) W. BRÜNINGS, *Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische*. (ARCHIV FÜR DIE GESAMMTE PHYSIOLOGIE, Bd 75, 1899.)

(2) Le poids du cœur chez les Poissons est le  $\frac{1}{900}$ ,  $\frac{1}{700}$ ,  $\frac{1}{400}$  du poids de l'animal, tandis que la proportion est chez les Mammifères d'environ  $\frac{1}{220}$ .

maximum d'efficacité si les mouvements respiratoires et les pulsations cardiaques interféraient convenablement; si, par exemple, le rythme cardiaque et le rythme respiratoire étaient identiques, comme l'avait vu THESEN.

Mais cette conception téléologique se trouva contrariée à nouveau par un mémoire de WILHELMINE KOLFF (1908) <sup>(1)</sup>, qui, entre autres résultats, confirmait les observations de BRÜNINGS sur le manque de concordance existant entre le rythme cardiaque et la périodicité des mouvements respiratoires. Chez les *Telestes* et *Barbus*, dont le péricarde ou le cœur était mis à nu, la périodicité respiratoire était presque toujours plus rapide que le rythme cardiaque; chez l'Anguille, le rapport des fréquences variait selon que le cœur était intact ou se trouvait blessé par l'accrochement à un levier inscripteur. Une indication nouvelle apparaissait cependant chez des *Telestes* dont les pulsations ventriculaires étaient inscrites par la méthode de suspension d'ENGELMANN <sup>(2)</sup>; ces pulsations et les mouvements respiratoires, après un certain délai, arrivaient à un synchronisme très approximatif :  $\frac{37}{38}$ , par exemple. Et l'auteur concluait que le rythme respiratoire et le rythme cardiaque sont indépendants l'un de l'autre, ce qui est, d'ailleurs, confirmé par d'autres faits : le cœur continue à battre après arrêt de la respiration; les mouvements respiratoires peuvent persister après extirpation du cœur; le rythme respiratoire et le rythme cardiaque varient différemment sous l'influence de divers facteurs, etc., mais, « Atmungs- und Herzfrequenz zeigen jedoch eine gewisse Korrelation », sur laquelle l'auteur ne s'explique point.

Mais entretemps, des observateurs avaient étudié laborieusement les mouvements respiratoires des Poissons, leur rythme et

(1) WILHELMINE KOLFF, *Untersuchungen über die Herztätigkeit bei Teleostiern.* (ARCHIV FÜR DIE GESAMMTE PHYSIOLOGIE, Bd 122, 1908.)

(2) Versuch 7, p. 58.

ses variations, et ils étaient arrivés, avec BAGLIONI (4), à la constatation que ce rythme est très instable et que les expérimentateurs, pour avoir manipulé et immobilisé artificiellement leurs sujets, n'avaient étudié que des Poissons en état de dyspnée plus ou moins accentuée. Cela permettait de postuler que, dans certaines conditions, il y a synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques.

Et BABAK (2), en 1912, après avoir constaté ce synchronisme chez des alevins de Truite nouvellement éclos et transparents, soumet ces Poissons à des températures croissantes, dans de l'eau aérée et dans de l'eau bouillie. Le synchronisme se maintient dans certaines limites de température entre les deux rythmes qui s'accélèrent; puis, vers 16°5 dans l'eau aérée et vers 22° dans l'eau bouillie, il y a dissociation, parce que, dit BABAK, le rythme cardiaque cesse d'être maintenu à l'allure du rythme respiratoire par une influence nerveuse inhibitrice émanant de l'appareil respiratoire.

#### NOUVELLES RECHERCHES ET DISCUSSION DES FAITS CONNUS.

J'ai trouvé, au printemps dernier, l'occasion, longtemps attendue, de faire quelques observations démonstratives sur le synchronisme des pulsations cardiaques et des mouvements respiratoires, grâce à l'examen de très jeunes *Ammodytes tobianus* et de deux Civelles (3) prises à mer basse dans le

(4) BAGLIONI, *Der Atmungsmechanismus der Fische*. (ZEITSCHRIFT FÜR ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE, Bd 7, 1907.)

(2) E. BABAK. *Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluss der Temperatur*. (FOLIA NEURO-BIOLOGICA, Bd. VI, 1912.)

(3) La présence d'une Civelle se trahissait par un léger sillon onduleux d'un demi-mètre environ de longueur, de forme nouvelle pour moi, qui se terminait brusquement, dans la direction de la mer, en un point où se trouvait, légèrement enfouie, la jeune Anguille. La longueur de mes deux exemplaires était de 64 et 69 millimètres, à la fin de mars.



sable de la plage de la Pointe aux Oies, près de Wimereux. La transparence de ces Poissons permettait un examen direct du cœur ou tout au moins le compte des pulsations ; les Civelles surtout se révélèrent, pour diverses raisons qu'on va voir, un matériel de choix.

1. — *Constatation du synchronisme chez la Civelle.* — Une Civelle étant amenée avec précaution sous le microscope bino-culaire, dans un cristalliseur très plat, on aperçoit très facilement le cœur et les branchies, et il est aisé de constater que les mouvements respiratoires, au nombre de 60 environ par minute, sont synchrones avec les pulsations cardiaques <sup>(1)</sup>.

La phase inspiratrice débute par l'abduction des arcs hyoïdiens et des arcs branchiaux. A cet écartement, qui élargit la région tout à fait antérieure des chambres branchiales et qui (concurrentement avec l'abaissement de la mâchoire, peu observable dans les conditions de l'examen) détermine une pression négative dans la cavité bucco-branchiale, correspond un resserrement transversal de la région postérieure des membranes branchiostèges. Puis l'élargissement de la chambre branchiale, qui s'observe surtout dans le sens transversal, se propage d'avant en arrière, avec une vitesse qui varie avec la quantité d'eau absorbée. — Dans la phase expiratrice, il y a d'abord adduction des hyoïdes et des arcs branchiaux, un resserrement de la région antérieure des opercules, dont la propagation d'avant en arrière est contrariée par une influence inverse et tout d'abord supérieure : une expansion de la paroi postérieure de la chambre branchiale, que distend momentanément l'eau expulsée par un orifice relativement étroit. — Le retard des phases oscillatoires des régions postérieures des opercules, qui est dû à la longueur de ceux-ci, ainsi qu'à la résistance de l'eau circulante, varie selon

(1) Ce synchronisme a été vérifié à nouveau, au commencement de mai, sur une petite Anguille d'eau douce, de 6,8 centimètres, prise dans un marais à Destelbergen, dont les chromatophores cutanés étaient déjà nombreux.

l'amplitude du mouvement initial des hyoïdes ; les balancements de ces régions postérieures sont plus compliqués et moins réguliers que les mouvements des hyoïdes. Ceux-ci règlent d'ailleurs la série des phénomènes et, tout en étant plus faciles à suivre, donnent le rythme des mouvements respiratoires.

Or, le début de l'inspiration se produit au moment où le bulbe aortique vient d'être distendu par la systole ventriculaire : la phase inspiratoire, qui décomprime le réseau capillaire des branchies, coïncide donc avec la période où le bulbe cardiaque, gonflé de sang, se vide dans l'aorte et les vaisseaux branchiaux.

Et la phase expiratoire s'accomplit pendant que le bulbe se trouve isolé du ventricule, en diastole, par la fermeture de ses valvules : la compression du réseau branchial ne peut donc faire progresser le sang que dans le sens distal.

2. — Ce synchronisme du rythme respiratoire et des pulsations cardiaques se caractérise par la simultanéité de deux phénomènes : le début du dégonflement bulbaire et le commencement du mouvement inspiratoire.

Or, les mouvements respiratoires qui se succèdent ne sont pas d'égale amplitude. Mais un mouvement dont la phase d'inspiration est plus ample et la phase d'expiration un peu plus prolongée que la moyenne est toujours suivi par un mouvement d'inspiration moins ample, qui comporte une phase d'expiration d'autant plus courte. Et les deux périodes successives se compensent, de telle manière que, chaque fois, quelles que soient l'amplitude du mouvement initial et la durée de l'expiration, le début des phases inspiratrices successives coïncide avec le commencement du dégonflement du bulbe aortique. Les mouvements respiratoires sont variables d'amplitude ; la durée complète de leur période (à partir du début de l'inspiration jusqu'à la fin de la phase expiratoire dans la région postérieure des opercules) est variable ; mais les intervalles qui séparent les débuts de ces périodes restent égaux aux périodes du rythme cardiaque.

3. — *Influence de la pulsation cardiaque sur le mouvement respiratoire.* — Par deux fois, pendant une période d'immobilité de la Civelle en observation, l'autre exemplaire vient frôler le museau du premier. Je constate alors que cette excitation s'accompagne d'une inhibition du mouvement d'inspiration qui allait se produire, et il y a suppression complète des phases consécutives et de tout un mouvement respiratoire <sup>(1)</sup>. Or, chaque fois, le mouvement respiratoire suivant a débuté au moment du dégonflement du bulbe aortique ; ceci confirme l'impression que donnait l'observation des faits décrits au § 2 : c'est que c'est le rythme cardiaque qui règle le rythme respiratoire.

J'ai réussi plusieurs fois à reproduire artificiellement, par un attouchement, les phénomènes d'inhibition ci-dessus décrits ; mais l'excitation détermine souvent un déplacement malencontreux de la Civelle, qui fait sortir du champ du microscope la région intéressante.

4. — Cette relation entre le début du mouvement respiratoire et le dégonflement du bulbe se manifeste dans d'autres cas où le rythme respiratoire se trouve altéré.

Je me suis évertué naturellement à chercher l'immobilisation de mes sujets, notamment en les laissant se loger dans une mince couche de sable, dont émergeait la région antérieure à observer. Dans une circonstance de ce genre, où le rythme respiratoire restait normal et identique à celui du cœur, j'ai observé à diverses reprises le phénomène suivant : le passage sur les branchies d'un petit filament de mucus, aspiré par la bouche, provoquait une expiration amplifiée et allongée, com-

---

(1) Ce qui indique que les phases successives d'une période respiratoire suivent automatiquement la contraction musculaire d'inspiration. SCHOENLEIN a d'ailleurs signalé que la réplétion des cavités branchiales entraîne le mouvement d'expiration (p. 540).

portant une phase de rapprochement des hyoïdes dépassant la durée d'une pulsation cardiaque. Le mouvement inspiratoire suivant reprenait au moment exact du dégonflement du bulbe, et le synchronisme se trouvait ainsi conservé, grâce à l'intercalation dans le rythme respiratoire d'une pause donnant à la période allongée la durée exacte de deux pulsations cardiaques.

Je conclus des faits décrits dans les §§ 2, 3 et 4 que le rythme cardiaque est capable de régler le rythme respiratoire ; qu'une excitation, partant de l'appareil circulatoire, déclenche le début de la manœuvre inspiratoire. Ceci est une conclusion nouvelle, car BABAK, qui a considéré le mécanisme du synchronisme, ne parle que d'une régulation des pulsations cardiaques par les centres respiratoires. Je ne songe pas à nier une régulation du rythme cardiaque par l'appareil respiratoire : j'en donnerai des preuves plus loin ; mais je constate ici, chez l'Anguille, une régulation de sens inverse, qui étonnera peu si l'on songe que les pulsations cardiaques sont bien antérieures, dans le cours du développement ontogénétique, aux mouvements respiratoires. Les faits se présentent comme si l'excitation initiale du réflexe coïncidait avec la distension du réseau circulatoire afférent des branchies : il y a là un fait à étudier de plus près.

5. — *Constataion du synchronisme chez l'Équille.* — Voici, d'autre part, des observations faites sur de jeunes *Ammodytes lanceolatus*, récoltés dans la même station <sup>(1)</sup>.

Chez des exemplaires enfouis dans le sable de leur aquarium, avec la tête émergeant du fond, j'observe 120 mouvements respiratoires par minute. Transportés dans un petit récipient plat, sur la platine du microscope binoculaire, ils montrent 120 pulsations cardiaques ; mais le nombre des mouvements respira-

---

(1) Ces jeunes Poissons ont de 5 à 6 centimètres de longueur ; leur transparence est moins avantageuse que celle des deux Civelles : le cœur n'est pas immédiatement observable, mais il est facile d'en apprécier les mouvements par les déformations de la paroi péricardique pigmentée.

toires est monté à 130. J'estime que cette accélération du rythme respiratoire est une conséquence de l'excitation du Poisson qui vient d'essayer d'échapper à la capture; car l'exemplaire, remis dans son aquarium ordinaire, où il s'enfuit, reprend, après quelque temps, le rythme respiratoire de 120. Mais il ne m'a pas été possible d'obtenir chez mes sujets, sous le microscope, une immobilité prolongée, dont j'attendais la réduction du rythme respiratoire à la valeur de 120 par minute. Et je conclus ainsi au synchronisme des deux rythmes, chez mes jeunes *Ammodytes*, à la suite d'observations géminées des mouvements respiratoires et des pulsations ventriculaires.

Et le cas d'*Ammodytes* est intéressant, parce qu'il révèle la similitude des deux rythmes, respiratoire et cardiaque, chez une forme à 120 mouvements par minute, après que nous l'avons constatée chez une autre, la jeune Anguille, où la rapidité de ce rythme est très différente et de moitié moindre (60 par minute).

6. — *Variation de la pulsation ventriculaire en cas de dyschronie des rythmes.* — Mais la discordance entre les deux rythmes, chez les jeunes *Ammodytes* que j'examine sous le microscope, permet de constater un fait intéressant : une irrégularité des pulsations ventriculaires, dépendant des mouvements respiratoires.

Les contractions du ventricule ont des amplitudes inégales; périodiquement, la contraction ventriculaire s'accomplit en deux phases. Malgré que la rapidité des deux rythmes rende l'analyse difficile, on arrive à constater que ce dernier phénomène s'observe lorsqu'un changement de phase dans les mouvements respiratoires (entraînant une variation brusque de la pression branchiale) tombe pendant une période systolique, c'est-à-dire pendant un intervalle où la pression régnant dans l'aorte peut s'exercer sur le contenu du ventricule.

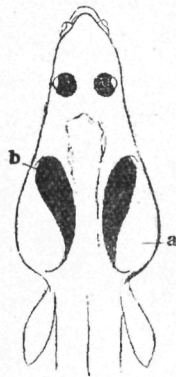
Des faits analogues furent constatés, plus facilement, chez une jeune Anguille d'eau douce de 68 millimètres, à un moment

où le rythme respiratoire était de 82 à la minute et le rythme cardiaque de 51 : j'ai noté, par exemple, que dans la série de systoles relativement lentes, il s'en produisait périodiquement une plus courte, plus brusque, chaque fois qu'elle coïncidait avec le commencement de l'inspiration (et une chute de la pression « branchiale »).

Mais je n'insiste pas sur ces quelques détails, montrant que l'amplitude de la contraction ventriculaire varie avec la pression régnant en aval, parce qu'ils n'impliquent que la constatation directe, chez l'individu normal, des faits beaucoup mieux notés par les graphiques de W. KOLFF correspondant aux déplacements de la pointe du ventricule. Les « fuseaux » des fig. 1 et 2 (pp. 60 et 61) ont la même origine que les périodes similaires notées par SCHOENLEIN et par moi dans nos tracés de la pression sanguine dans l'aorte ventrale; mais ils en sont les inverses.

7. — *Le rythme cardiaque chez la Civelle, en cas de respiration aérienne.* — Une Civelle étant déposée dans un cristallisoir

FIG. 4. — Civelle à respiration aérienne,  
avec la cavité bucco-branchiale gonflée d'air (a).  
b) Paquet des branchies gauches.



à fond de sable, j'en enlève progressivement l'eau, de manière que le Poisson n'arrive plus à trouver assez d'eau pour entretenir le courant respiratoire. La Civelle absorbe alors de l'air et, après quelques manœuvres inspiratoires, les chambres branchiales se trouvent remplies — et d'ailleurs fortement distendues — par

de l'air, tandis que les branchies, ramassées sur elles-mêmes par la flexion des arcs, sont refoulées en deux paquets à la partie supérieure des chambres. Puis, de temps en temps, à peu près toutes les minutes, l'animal aspire de l'air nouveau, par un mouvement très ample et prolongé, et une quantité équivalente de gaz est expulsée par les deux orifices branchiaux externes.

Cette respiration, en quelque sorte aérienne, peut se maintenir en chambre humide pendant des heures; ne voulant pas courir le risque de perdre mes deux sujets, je n'ai pas mesuré les limites de résistance des Civelles dans de semblables conditions <sup>(1)</sup>.

Après une dizaine de minutes de semblable respiration, le rythme des pulsations cardiaques tombe à environ 40 par minute. Ce ralentissement me paraît pouvoir s'expliquer par une cause purement mécanique : la compression exagérée du réseau vasculaire branchial, par le ramassement des branchies, d'une part, et par la pression de l'air, d'autre part, qui distend anormalement les parois des chambres respiratoires; ce ne serait

---

(1) J'ai voulu, fin avril et commencement mai, recommencer ces observations sur la jeune Anguille dont je disposais; mais j'ai été surpris de constater qu'elle ne se prêtait pas à une respiration aérienne. Mise dans un cristalliseur dont on enlevait l'eau par pipettage, elle arrivait à laisser sa bouche immergée dans le peu d'eau qui formait le ménisque entourant son corps appliqué sur le verre. Et les mouvements respiratoires continuaient, d'allure régulière, mais au rythme accéléré de 82 par minute; puis ils s'amplifiaient fortement et le rythme descendait à 72 (pendant ces phénomènes de dyspnée, le cœur allait irrégulièrement à 51, 64, 44, 46 par minute).

Si l'on desséchait davantage, il arrivait un moment, après que l'Anguille avait avalé et expulsé de grosses bulles d'air, qu'un régime s'établissait, où la cavité branchiale était pleine d'eau et la cavité buccale pleine d'air; les mouvements respiratoires faisaient osciller le ménisque de séparation dans le sens longitudinal, d'un mouvement régulier, au rythme de 58 par minute. Il y avait alors synchronisme avec les pulsations cardiaques.

Pour obtenir que la cavité branchiale se remplit d'air, il fallait enlever les dernières traces d'eau, au point que la peau allait se desséchant. Il y avait alors quelques grands mouvements respiratoires, de temps en temps (le cœur battait à 80-100) et menace d'asphyxie. Je n'ai pu obtenir, à ce stade, la respiration aérienne, régulière et d'allure normale, observée de la Civelle, plus jeune d'un mois.

pas un mécanisme réflexe qui agirait sur le cœur à la suite de la modification des mouvements respiratoires, mais simplement l'accroissement de la pression sanguine en aval du ventricule. Et de fait, on voit le rythme cardiaque changer aux moments où une nouvelle quantité d'air, aspirée par la bouche, est foulée dans les cavités branchiales : les 8 pulsations ventriculaires qui précédaient le mouvement respiratoire avaient duré 12 secondes ; les 8 pulsations qui suivent se font en 8 secondes ; et les suivantes ralentissent rapidement pour reprendre le rythme ordinaire de 40 à la minute. Les phénomènes se présentent comme si le mouvement d'expiration d'air avait déterminé, par un accroissement de la compression branchiale, un dégorgement momentané, vers l'aorte dorsale, du réseau vasculaire branchial, qui mettrait ensuite une dizaine de systoles à retrouver l'état de tension antérieur.

La Civelle, remise à l'eau, aspire immédiatement de l'eau par la bouche et reprend des mouvements respiratoires réguliers, un peu amples d'abord, qui chassent en quelques battements tout l'air antérieurement introduit dans les cavités respiratoires. Et en quelques instants, le rythme respiratoire redevient synchrone avec le rythme cardiaque.

Ce dernier fait confirme, ce me semble, ce que j'ai dit antérieurement de la régulation du rythme respiratoire par le rythme cardiaque. Et le fait que la circulation sanguine persiste, convenablement et longtemps, pendant l'arrêt à peu près complet des mouvements respiratoires, prouve que l'activité ventriculaire est capable d'assurer d'une manière suffisante la progression du sang. Il n'est pas superflu, je crois, de le faire remarquer, car on a eu tendance à diminuer l'importance du ventricule cardiaque, à propos du pouls postbranchial, sur l'histoire duquel je désire revenir un instant.

8. — *L'influence des mouvements respiratoires sur le pouls postbranchial.* — BRÜNINGS a mis le pouls postbranchial en



évidence par un procédé ingénieux, quoique détourné, chez le Chevaîne, dont il observait sous le microscope le courant circulatoire dans la nageoire caudale. Ce courant sanguin se montrait d'abord rapide et en apparence uniforme; mais, ralenti par une légère compression du pédoncule caudal, il révélait des variations périodiques correspondant au rythme des mouvements respiratoires; à la suite d'une compression plus accentuée du pédoncule caudal et d'un ralentissement plus grand du courant sanguin, l'observateur constatait des secousses périodiques de deux rythmes, l'un synchrone avec les mouvements respiratoires (68 par minute), l'autre égal à celui des pulsations cardiaques (18 par minute) (1).

C'étaient là des faits qui cadraient peu avec les théories de K. SCHOENLEIN; aussi BRÜNINGS consacre-t-il plusieurs pages (pp. 607 et suiv.) à la discussion des uns et des autres. BRÜNINGS ignorait que le collaborateur de SCHOENLEIN avait fourni, dans sa relation française, des données plus nombreuses sur le pouls postbranchial et une explication justifiée.

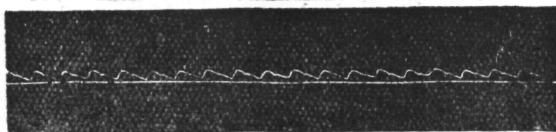


FIG. 2. — *Torpedo ocellata*. Graphique de la pression sanguine dans l'aorte intestinale ventrale : ondulations respiratoires et pulsations cardiaques (synchronisme des deux rythmes).

Il disait (p. 451) : « Chez *Torpedo*, ainsi que chez *Raja* (*asterias* et *punctata*), le graphique de la pression dans l'artère intestinale ventrale présente des ondulations bien marquées..., qui sont manifestement sous la dépendance des contractions cardiaques. » Et, page 461 : « L'influence des mouvements respi-

(1) Versuch 7, p. 607.

ratoires se fait sentir aussi de l'autre côté du système branchial. Dans des conditions favorables, on peut constater sur le graphique de la pression de l'artère intestinale de *Torpedo* des fuseaux analogues à ceux qui se présentent sur le tracé 5<sup>(1)</sup> de l'aorte ventrale; on peut aussi obtenir un aspect semblable à celui du tracé 6<sup>(2)</sup>, où l'action des mouvements d'expiration est marquée par un crochet accessoire sur la partie déclive de la courbe du pouls. »

Je considérais donc, en 1894, les hausses principales de la courbe reproduite ici comme d'origine systolique, et les ressauts secondaires comme le résultat des mouvements expiratoires. Je crois actuellement qu'il faut admettre le contraire. Ma conviction est déterminée par la forme brusque de la montée de la hausse principale, qui correspond mieux à une courbe de contrac-

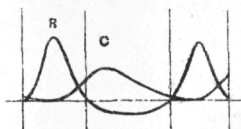


FIG. 3. — Dissociation hypothétique du tracé précédent en ses deux éléments : l'ondulation respiratoire R et la pulsation cardiaque C.

tion peu altérée encore, comme doit l'être celle de la compression d'origine expiratoire, plutôt qu'à la pulsation ventriculaire, étouffée par la résistance du réseau branchial. Et je comprends chaque segment du tracé de la figure 2 comme la combinaison des deux courbes élémentaires ci-dessus : l'une dérivant de la compression de la cavité branchiale pour le mouvement expiratoire (R), l'autre représentant la pulsation cardiaque étouffée et retardée (C) : dans le territoire postbranchial, le tracé résultant de l'interférence des deux oscillations (isochrones dans le

(1) La figure 3 du mémoire de K. SCHOENLEIN.

(2) Le tracé reproduit ici, fig. 2; non publié par K. SCHOENLEIN.

cas actuel) porte surtout la marque des oscillations respiratoires <sup>(1)</sup>.

S'il en est ainsi, le mouvement expiratoire normal, qui comprime le réseau sanguin branchial récemment distendu par l'onde arrivée pendant l'inspiration, a plus d'influence sur la progression du sang, au delà des branchies, que la pulsation cardiaque elle-même.

Je suis bien obligé maintenant de mentionner les idées de K. SCHOENLEIN sur le pouls postbranchial et d'en faire la critique. SCHOENLEIN rapporte d'abord (p. 527) que, dans un cas où nous sommes parvenus, chez une Roussette, après une opération irréprochable, à introduire une canule dans la 2<sup>e</sup> artère épi-branchiale, nous n'avons observé que momentanément de faibles traces de pulsations, dans cette première portion du territoire postbranchial. Le fait était simple à mes yeux, parce que l'opération, longue et pénible (p. 450 de mon rapport), pouvait avoir amené une forte irritation des muqueuses branchiales et une contraction des vaisseaux empêchant la transmission des pulsations ventriculaires; parce que, aussi, l'enlèvement de deux arcs branchiaux laissait largement ouverte la cavité branchiale et empêchait les mouvements respiratoires d'agir sur le contenu de

---

(1) Ceci serait en concordance avec l'observation de BRÜNINGS, où, par compression progressive du pédoncule caudal, on faisait apparaître tout d'abord les pulsations d'origine respiratoire. Il est vrai que BRÜNINGS se croit obligé (p. 163) d'admettre que ces pulsations constituaient un « pouls négatif », traduction de variations, sous l'influence des mouvements respiratoires, de la succion exercée par le vide péricardique sur le système veineux; conception qui l'amenait à une incompatibilité: la coïncidence de l'élévation du courant veineux avec la compression de la cavité péricardique (p. 677). Et cela, parce que ce pouls, dans l'expérience en question, apparaissait dans les veines de la nageoire caudale avant d'être visible dans les artères. Ce fait n'entraîne pas pareille conclusion: il provient probablement du fait que le courant sanguin se trouvait ralenti davantage dans les veines, en raison de leur calibre supérieur; je ne puis admettre, après ce que j'ai vu de la circulation veineuse chez les Poissons, que les variations du vide péricardique se transmettent jusque dans le réseau de la nageoire caudale, surtout en cas de compression du pédoncule caudal.

cette cavité et sur la pression sanguine, de façon à créer un « pouls branchial ».

Puis *SCHOENLEIN*, dominé par cette idée de la presque impossibilité de la transmission du pouls cardiaque au delà des branchies, et constatant chez une Raie des pulsations assez particulières dans une artère intestinale, affirme que le pouls de la circulation générale n'est certainement pas la continuation immédiate du pouls prébranchial, mais plus ou moins une nouvelle formation (p. 529), résultant des résistances en aval dans le réseau capillaire du système général (p. 530). L'exposé se ressent fort de l'embarras de l'auteur et manque de clarté.

Ce qui le frappait surtout, dans le graphique de sa figure 4 <sup>(1)</sup>, c'est que le maximum du pouls intestinal survenait à un moment où la pression prébranchiale était tombée à la moitié de sa valeur maximale, à peu près deux secondes après le maximum de la pulsation dans l'aorte ventrale. Je ne vois, actuellement, qu'une explication aux allures du graphique que nous avons obtenu chez une Raie, dont les mouvements respiratoires se montraient anormaux et dont les pulsations à très grande amplitude indiquent une faible réplétion du cœur : l'existence d'une résistance anormale entre les vaisseaux afférents et le réseau branchial. Cet obstacle empêchait, d'une part, la propagation du pouls cardiaque au delà des branchies, de telle sorte que les pulsations enregistrées dans l'artère intestinale sont d'origine respiratoire ; d'autre part, il empêchait que les oscillations de pression d'origine respiratoire se marquent de façon sensible sur le graphique pris dans une artère branchiale afférente <sup>(2)</sup>. Dans cette acception, le tracé considéré de la pression postbranchiale serait donc une forme anormale, acciden-

---

(1) Le tracé 2 de mon rapport.

(2) On peut apercevoir, cependant, en un point qui correspond au début du mouvement expiratoire, une légère déviation de la ligne de descente du pouls cardiaque.

tellement dépourvue de son élément cardiaque, du tracé de la figure 3, qu'on peut considérer comme normal. Il vaut mieux ne plus l'invoquer, en raison des incertitudes qui règnent sur les conditions dans lesquelles il a été obtenu.

En fin de compte, il se dégage une idée générale des documents que nous possédons <sup>(1)</sup> : l'interférence des pulsations cardiaques et des mouvements respiratoires donne naissance, dans le réseau postbranchial, en cas de synchronisme, à une pulsation double, où la composante respiratoire domine : le mouvement d'expiration peut avoir ainsi une influence propulsive plus grande que la systole ventriculaire. On comprend, d'autre part, que le synchronisme lui-même soit avantageux à la circulation sanguine.

9. — *Influence des mouvements respiratoires sur l'aspiration péricardique.* — Mais l'influence des mouvements respiratoires sur la progression du sang se fait peut-être sentir d'une autre manière encore, sur laquelle BRÜNINGS a eu le mérite d'attirer l'attention. SCHOENLEIN et moi avons mis en évidence l'existence, dans la cavité péricardique de *Torpedo*, d'une pression constamment négative <sup>(2)</sup>. BRÜNINGS reconnaît (pp. 617-619), chez

(1) On voit la valeur documentaire que prend le bout (fig. 2 ci-dessus) d'un graphique, que j'ai inscrit fort imparfaitement à la fin de juillet 1893, à un moment où je ne résistais plus guère au climat napolitain et à un surmenage excessif; il est resté unique de son espèce dans la littérature scientifique, comme d'ailleurs tous ceux que SCHOENLEIN et moi avons publiés.

(2) BRÜNINGS émet des doutes (p. 617) sur cette constance d'une pression négative, en se fondant sur les défauts de l'emploi, que nous avons fait, d'une canule à conduit « capillaire » pour relier la cavité péricardique au manomètre. Il eût été mieux édifié sur la valeur de notre conclusion, s'il avait lu ma relation d'expériences, où j'avais largement ouvert la cavité péricardique et fait varier artificiellement la pression dans cette cavité (p. 459). Plus loin (p. 617), le même auteur parle d'une communication de la cavité péricardique avec l'œsophage (!). Il objecte ensuite que l'existence du canal, signalé par SCHÖNLEIN, entre la cavité péricardique et la cavité abdominale est incompatible avec une pression négative dans la première; il ne remarque pas que nous avons insisté sur le fait que ce canal de Monro est, chez l'adulte, fermé en raison d'une disposition que nous décrivons (p. 455 de mon rapport).

*Leuciscus* aussi, que la rigidité relative des parois péricardiques permet de comprendre une succion de sang veineux par la systole ventriculaire; et il signale (p. 615) que le péricarde, mis à nu, s'affaisse à chaque mouvement d'inspiration et revient à sa position initiale lors de l'expiration, phénomènes qui trahissent des changements de volume et de pression dans la cavité péricardique; ceux-ci seraient déterminés par des mouvements du pharynx et des muscles respiratoires fixés à la ceinture scapulaire, qui, tous deux, constituent une portion déformable des parois (p. 626).

On pourrait, à la rigueur, contester la légitimité de cette explication et alléguer que les phénomènes observés s'expliquent par l'influence des mouvements respiratoires sur la pression dans le réseau branchial et sur l'amplitude des pulsations ventriculaires, comme je l'ai rappelé au § 6 (1). Mais ce reproche serait probablement excessif. Je crois provisoirement, avec BRÜNINGS, que des compressions et des décompressions périodiques, par les mouvements respiratoires, des organes situés dans le péricarde existent, qui sont capables de faire progresser le sang le long de la série des cavités du cœur, séparées par des valvules.

Mais BRÜNINGS, qui ne considère qu'isolément ces changements de la pression péricardique (p. 624), ne tire pas de sa découverte les conclusions qu'elle peut comporter: d'abord, parce qu'il ne tient pas un compte exact de l'influence des mouvements respiratoires sur la pression dans les vaisseaux afférents des branchies et, d'autre part, parce qu'il ignore le synchronisme ordinaire des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques.

Or, en tenant compte des données que nous possédons sur

---

(1) J'ai souvenance aussi de graphiques de pression péricardique, pris chez des Torpilles à parois péricardiques artificielles (un petit entonnoir en verre renversé sur une fenêtre pratiquée dans la paroi ventrale, p. 439); ils présentaient les mêmes fuseaux d'interférence, mais renversés, que les graphiques de la pression aortique. Mon collaborateur, qui n'avait pas assisté aux expériences, les a dédaignés et perdus.

les mouvements respiratoires et sur le rythme du cœur chez les Poissons téléostéens, on peut esquisser un schéma de concordance du genre de celui que je vais donner.

Soit en deuxième ligne, surtout d'après BAGLIONI <sup>(1)</sup>, un graphique approximatif des mouvements de l'opercule, que nous prendrons comme représentation des mouvements respiratoires qui peuvent agir directement sur la cavité péricardique. Soit en première ligne le graphique des pressions régnant dans la cavité bucco-branchiale et s'exerçant sur le réseau sanguin branchial, tel qu'il me paraît résulter du graphique précédent et de nos inscriptions : la pression augmente au début de la compression de la cavité respiratoire, pour diminuer, en raison de la sortie

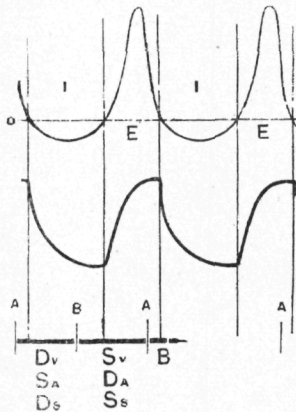


FIG. 4. — Schéma du synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques. Les lignes verticales séparent les phases inspiratoires (I) des phases expiratoires (E). En première ligne, graphique des pressions dans la cavité respiratoire; en deuxième ligne, graphique des mouvements latéraux d'un opercule (une ligne descendante correspond à un abduction de l'opercule, une ligne ascendante à une adduction); en troisième ligne, les phases de la pulsation cardiaque :  $D_v$ ,  $D_s$ ,  $S_v$ ,  $S_a$ ,  $S_s$  systole du ventricule, de l'oreillette, du sinus; B, dégonflement du bulbe.

de l'eau, quand le rapprochement des opercules diminue de vitesse, et descendre de plus en plus sous 0, pendant la phase rapide de l'inspiration.

Nous avons vu que, en cas de synchronisme, le début de l'inspiration survient un peu après la fin de la systole ventriculaire; cela permet de situer celle-ci, sur le schéma, en A. Puis, il convient de partager l'intervalle AA, correspondant à une période ventriculaire, en deux parties, figurant la systole ( $S_v$ )

(1) BAGLIONI, *Der Atmungsmechanismus der Fische*. (ZEITSCHRIFT FÜR ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE, Bd 7, 1897.)

et la diastole ( $D_v$ ), celle-là un peu plus longue que celle-ci; la diastole ( $D_a$ ) et la systole ( $S_a$ ) auriculaires se trouvent fixées du même coup.

On reconnaît alors plus nettement certains faits : tout d'abord que la compression directe éventuelle de la cavité péricardique par la contraction expiratoire, survenant au moment où le sang est poussé du ventricule dans le bulbe, lui aussi contenu dans la cavité péricardique, n'a pas d'influence sur ce déplacement sanguin, contrairement à ce qu'énonce BRÜNINGS (p. 626); le même mouvement expiratoire, ayant atteint sa limite, n'aide pas non plus le bulbe à vider son contenu dans un réseau extérieur au péricarde; c'est l'inspiration commençante qui favorise l'évacuation vers des cavités décomprimées (le réseau branchial). — D'autre part, la systole auriculaire, qui fait passer du sang dans le ventricule, n'est pas contrariée par la décompression inspiratoire éventuelle de la cavité péricardique — car le sang ne fait que changer de récipient — dans cette dernière cavité. — On pourrait s'attendre, à la suite de la suggestion de BRÜNINGS, à propos de la succion inspiratoire, à voir l'inspiration — ou plutôt sa première phase — coïncider avec le remplissage de l'oreillette. Il n'en est rien; mais l'attention se trouve par là même attirée sur le sinus venosus, qui est aussi soumis aux changements de la pression péricardique : si ses pulsations sont inverses de celles de l'oreillette et si sa diastole coïncide avec l'écartement des opercules, on conçoit la possibilité de son remplissage passif par la décompression inspiratoire.

On voit donc qu'en combinant rationnellement les données connues on arrive à rendre probables l'opinion de BRÜNINGS et l'existence de rapports avantageux entre les mouvements respiratoires et les pulsations cardiaques. Le schéma de ces rapports comporte une part d'hypothèse, mais il peut servir de thème à des recherches intéressantes; et celles-ci, tout en fournissant une vérification globale, conduiraient probablement à découvrir des aspects variables du synchronisme considéré,



susceptibles d'expliquer des particularités anatomiques de l'appareil branchial et du complexe cardiaque chez divers types de Poissons (1).

10. — *La régulation du synchronisme.* — Le synchronisme considéré ici suppose une régulation commune. Que le cœur possède un automatisme propre, distinct de celui des mouvements respiratoires, c'est un fait bien connu, qui ressort de la simple constatation que l'activité rythmique du cœur est bien antérieure au développement de l'appareil branchial. Que les mouvements respiratoires aient une rythmicité autonome, c'est ce qui se démontre notamment par leur persistance après la section de l'aorte ventrale (SCHOENLEIN, p. 540), par l'influence considérable de nombreuses excitations périphériques ou centrales sur cette rythmicité, et par le graphique 5, qui va nous servir à interpréter un autre phénomène.

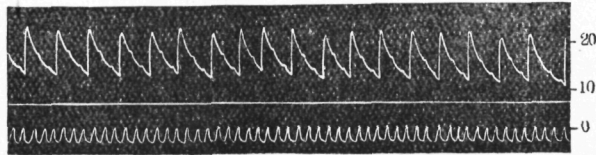


FIG. 5. — *Torpedo ocellata*. Ligne supérieure, graphique de la pression sanguine dans une artère afférente branchiale; ligne inférieure, pression dans la cavité respiratoire. Le tracé correspond à une durée d'inscription de deux minutes.

D'autre part, nous avons vu au paragraphe 6 que la distension du réseau afférent branchial par le sang semble constituer une excitation déclanchant un mouvement inspiratoire; je vais essayer de montrer, au moyen de nos graphiques, que, inversement, le mouvement respiratoire est capable de provoquer la systole du sinus venosus.

(1) Par exemple, la situation du cœur chez l'Anguille, plus en arrière que chez d'autres Téléostéens, entraîne des particularités physiologiques sur lesquelles je reviendrai plus tard.

Le tracé 5<sup>(1)</sup> montre, à côté d'un rythme respiratoire régulier, des systoles cardiaques irrégulièrement espacées, mais survenant toujours à la même phase du mouvement respiratoire<sup>(2)</sup>, de sorte que la durée de toute pulsation cardiaque correspond à peu près à un nombre entier de périodes respiratoires : 2, 3 ou 4<sup>(3)</sup>. Cela démontre que la pulsation cardiaque, ou plus particulièrement la systole du sinus venosus, qui en constitue la phase initiale, peut être sous la dépendance d'une excitation émanant des mouvements respiratoires.

On peut chercher à cette excitation de la systole du sinus une voie réflexe, partant d'une phase à déterminer de la période respiratoire. Le schéma des concordances construit plus haut indique que le commencement de cette systole coïnciderait à peu près avec la fin de l'aspiration respiratoire; et les documents dont je dispose ne permettent pas de pousser les recherches plus loin.

Mais on peut aussi considérer la systole du sinus comme le résultat d'une réplétion convenable, la subordonner à la diastole précédente et chercher les relations possibles de celle-ci avec les mouvements respiratoires. Et alors, on peut remarquer, à l'inspection du schéma (lignes I et III), que cette diastole coïncide avec la phase de décompression des branchies; cependant les dispositions anatomiques ne se montrent pas favorables à l'idée que, chez la Torpille, la pression branchiale se transmettrait directement à la cavité péricardique. Mais en outre, le schéma (lignes II et III) fait ressortir que la diastole du sinus marche de pair avec l'écartement des opercules et éventuellement d'autres manœuvres inspiratoires concomittantes capables d'agrandir la cavité péricardique et d'aspirer du sang veineux dans le sinus.

(1) C'est la reproduction du tracé 4 de mon rapport et de la figure 2 du rapport de K. SCHOENLEIN

(2) L'examen attentif de ce tracé montre que la chute de la pression dans la cavité respiratoire survient un peu avant la fin de la systole ventriculaire: c'est une confirmation de la concordance établie auparavant pour la première et la troisième ligne sur le schéma de la figure 4.

(3) Ce nombre est constamment de 2 pour le tracé 8 reproduit dans ma relation (p. 463). (Fig. 7 de SCHOENLEIN.)

Ce qui me fait chercher dans cette direction, c'est que, dans les deux graphiques étudiés<sup>(1)</sup>, l'amplitude anormale des systoles ventriculaires et leur espacement dénotent que le sang veineux revenait difficilement au cœur. Et les inscriptions se présentent comme si la réplétion suffisante du sinus — celle qui déclenche la systole — n'était atteinte qu'après des phases d'aspiration multiples, en nombre variable d'ailleurs : quand ce nombre est 2 (9<sup>e</sup> systole), les systoles du sinus et du ventricule ne se produisent plus tard dans la phase d'inspiration que lorsque ce nombre est de 3 (8<sup>e</sup> systole) ou 4 (dernière systole)<sup>(2)</sup>.

Je crois, en raison du mécanisme de la régulation, que l'on peut étendre la qualification de « synchronisme » à ces cas de concordance entre le rythme des mouvements respiratoires et le rythme des pulsations cardiaques, où les rapports sont, non plus l'égalité, mais  $\frac{2}{1}$ ,  $\frac{3}{1}$ ,  $\frac{4}{1}$ .

11. — *Résumé et généralisation.* — Nous avons rencontré chez les Poissons le synchronisme, à périodicité égale, des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques, dans des circonstances que nous avons provisoirement qualifiées de « conditions de tranquillité ».

Nous avons trouvé à ce synchronisme, comme minimum de régulation, une réaction du mécanisme inspireur vis-à-vis de l'afflux sanguin dans les branchies et nous avons suggéré, d'autre part, une action sur la contraction du sinus venosus de l'aspiration péricardique résultant de la manœuvre inspiratoire. Il y aurait ainsi influence réciproque d'un appareil sur l'autre.

Quelques expériences de BABAK sur de très jeunes alevins de Truite où, en élevant lentement la température, on a vu le rythme commun s'accélérer au double de la vitesse primitive,

(1) Tracés 4 (p. 460) et 8 (p. 463) de ma relation.

(2) Figure 5 ci-dessus. Les détails en question sont mieux visibles sur l'original, le tracé 4 (p. 460) du *Bulletin scientifique*.

de 6°5 à 16°5, avant qu'une dissociation ne survînt, semblent montrer que cette régulation a un champ assez étendu pourvu que, probablement, la variation d'un rythme particulier ne soit pas trop brusque.

Si l'excitation perturbatrice amène une variation trop rapide, il y a dissociation des rythmes. Je suis porté à croire qu'il peut se rétablir ensuite, sous les impulsions répétées qui émanent du mécanisme de régulation, un nouveau synchronisme avec un rythme autre, correspondant aux conditions nouvelles. Pour cela, il faut, me semble-t-il, que les stimulations d'interaction se répètent, avec une rythmicité régulière pendant un certain temps, c'est-à-dire que les conditions nouvelles persistent constantes. Ceci me paraît ressortir des synchronismes observés par THESEN dans des conditions de respiration certainement anormales et des synchronismes qui se rencontrent chez les Poissons « tranquilles » dans des circonstances certainement différentes. Il résulte de ces considérations une généralisation du phénomène et il conviendra de dire qu'il s'observe « dans des conditions constantes ».

D'autre part, il me paraît démontré que, si les excitations rythmiques de régulation tombent dans des périodes réfractaires convenables, la « tendance au synchronisme » peut aboutir à un équilibre comportant un autre rapport que l'égalité. Les tracés 4 et 8 de ma note précédente en donnent deux exemples frappants, et le deuxième est d'autant plus curieux que nous avons noté un retour ultérieur au synchronisme à égalité de périodicité <sup>(1)</sup>.

Tel est, en résumé, l'ensemble cohérent que je crois pouvoir déduire des données que nous possédons sur les interactions, chez les Poissons, des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques. Il comporte une part d'hypothèse et demande des expériences de contrôle, que j'espère entreprendre dans la suite.

---

(1) Tracé 8 (p. 463), *loc. cit.*



## PUBLICATIONS ACADÉMIQUES DEPUIS LA RÉORGANISATION, EN 1816

- Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.
- Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, t. I-LXXII (1817-1904) in-4°.
- Mémoires couronnés, t. I-LXXVI (1840-1904); in-8°.
- Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1814;
- Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à IV (6<sup>e</sup> fasc.).
- Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à VI (8<sup>e</sup> fasc.).
- Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à VII.
- Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des lettres, t. I à XIV (1<sup>re</sup> partie), t. XV (1<sup>er</sup> fasc.) et t. XVI (1<sup>er</sup> fasc.).
- Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I (2<sup>e</sup> fasc.).
- Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. I.
- Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
- Annuaire, 1<sup>re</sup> à 87<sup>e</sup> année, 1838-1921; in-18. — **Table des Notices biographiques**, 1919.
- Règlements et Documents concernant les trois Classes (éditions de 1896 et de 1905); in-18.
- Statuts et Règlements, in-18, 1921.
- Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
- Bulletins, 1<sup>re</sup> sér., t. I-XXIII, avec **annexes**; — 2<sup>e</sup> sér., t. I-L; — 3<sup>e</sup> sér., t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, années 1899-1920; Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, années 1899-1914 avec **annexes**. — Classe des lettres et des sciences morales et politiques, 1919-1920. — Classe des beaux-arts, années 1919-1920. — **Tables générales**, 1832-1914, 9 vol. in-8°.
- Bibliographie académique, 1<sup>re</sup> édit. (1854); — 2<sup>e</sup> édit. (1874); — 3<sup>e</sup> édit. (1886) — 4<sup>e</sup> édit. (1896); — 5<sup>e</sup> édit. (1907-1909); in-18.
- Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1<sup>re</sup> partie : Sociétés savantes et Recueils périodiques — 2<sup>e</sup> partie : sciences, lettres, arts (1884-1890); 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°.

### Monuments de la littérature flamande.

- Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. 1<sup>er</sup> publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. in-8°. — 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. — **Parthonoepus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Spegel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans, 1872; 1 vol.

### Œuvres des grands écrivains du pays.

- Œuvres de Chastelain, pu liées 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. — **Li Roumans de Cléomades**, 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 Watrignet de Couvin**, par A. Scheler, 1868, 1 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même, 1874, 1 vol. — **Bueves de Commarchis**, par Adenès li Rois, par le même, 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bertes aux grans piés**, par le même, 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XII<sup>e</sup> au XIV<sup>e</sup> siècle**, par le même, 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même, 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIV<sup>e</sup> 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 XXII. Bruxelles, 1866-1914.

### Commission royale d'histoire.

- Collection de **Chroniques belges inédites**, publiées par ordre du Gouvernement, 128 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
- Comptes rendus des séances**, 1<sup>re</sup> sér., avec table (1837-1849), 17 vol. in-8°; — 2<sup>me</sup> sér., avec table (1850-1859), 13 vol. in-8°; — 3<sup>me</sup> sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8°; — 4<sup>me</sup> sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5<sup>me</sup> sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. LXXI-LXXXIV.
- Annexes aux Bulletins**. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.