

RECHERCHES

SUR

LA PHYSIOLOGIE DU POULPE COMMUN

(OCTOPUS VULGARIS)

PAR

LE DOCTEUR LÉON FREDERICQ,
Préparateur à l'Université de Gand.

INTRODUCTION.

Grâce aux nombreux et sérieux travaux de plusieurs générations d'anatomistes, l'organisation des animaux invertébrés commence à nous être assez bien connue, au moins dans ses traits principaux. Mais si la disposition et la structure des organes ont été étudiées avec soin, le mécanisme de leur fonctionnement a été négligé presque complètement. La physiologie des Invertébrés est presque tout entière à l'état de desideratum. C'est une région inexplorée¹; aussi les premiers qui s'y engageront seront richement récompensés par une ample moisson de faits nouveaux. Il s'agit simplement d'appliquer aux Invertébrés les méthodes si variées et si ingénieuses qu'a créées la physiologie moderne des Vertébrés.

Les recherches que je publie sur la physiologie du Poulpe ont été exécutées à Roscoff, pendant les mois de juillet et d'août 1878. M. le professeur de Lacaze-Duthiers, qui avait bien voulu m'admettre pour la seconde fois dans son laboratoire de zoologie expérimentale, m'avait permis d'user encore de toutes les ressources dont il dispose : instruments de dissection, appareils de physiologie, aquariums, engins de pêche ; en un mot, tous les matériaux nécessaires à mes études ont été mis à ma disposition avec la plus grande libéralité. Logé dans l'établissement, ayant toujours mes sujets

¹ Cette expression n'est pas exacte pour les Céphalopodes, puisque nous possédons un travail de M. Paul Bert sur la physiologie de la Seiche.

d'expérience sous les yeux, pouvant consulter à toute heure la bibliothèque, j'étais placé dans des circonstances exceptionnellement favorables à mes études. J'ai vivement senti le prix de tous les avantages de l'organisation que présente la station de Roscoff, et je prie M. le professeur de Lacaze-Duthiers de recevoir ici l'expression de ma reconnaissance. Je tiens également à remercier tout le personnel du laboratoire dans lequel j'ai trouvé, comme les années précédentes, toujours le même dévouement à faire prospérer l'établissement fondé par M. de Lacaze-Duthiers.

Pendant toute la durée de mes études, les Poulpes ont été particulièrement communs, tant à la grève de Roscoff que sur tous les îlots avoisinants, malgré la chasse acharnée que leur font les pêcheurs, qui les recherchent comme appât. J'en ai pris jusque sous les fenêtres du laboratoire entre Roscoff et l'île Verte; mais nulle part, je ne les ai trouvés aussi abondants qu'à Beclen, où les rochers couverts de Moules servent de refuge à d'innombrables Poulpes.

Sauf pendant la morte-eau, je pouvais m'en procurer à toutes les marées. Il suffisait d'explorer attentivement les flaques d'eau de la grève à marée basse. Le Poulpe se tient caché pendant le jour (au moins à marée basse) sous de grosses pierres, dans une espèce de trou dont l'entrée est tapissée de débris plus petits de rochers. Une fois, j'en ai rencontré plusieurs nageant à découvert: c'était dans les ruisseaux d'eau de mer de la grève de Penpoul, par une grande marée de nouvelle lune.

Le Poulpe vit seul. L'habitude qu'il a de rejeter tout autour de sa retraite les résidus de ses repas, le trahit de loin. Quand on rencontre éparses çà et là des carapaces de Crabes, des coquilles vides (Tapes, Vénus, Tellina, Solen), à valves adhérentes, encore munies de leur ligament, on peut être à peu près certain qu'il y a un Poulpe dans le voisinage. Le réduit découvert, l'animal doit en être extrait de force. Les pêcheurs se servent, dans ce but, d'une tige de fer terminée par un crochet; je ne pouvais songer à ce procédé, qui déchire toujours l'animal, et parfois le ramène tout en lambeaux. Quand on ne peut retourner la pierre sous laquelle il se trouve, c'est à la main qu'il faut arracher le Poulpe de sa retraite. Comme il se cramponne énergiquement, il faut souvent déployer une assez grande force pour rompre l'adhérence de ses ventouses. Au moment où on le saisit, l'animal lance fréquemment un vigoureux jet d'eau mélangé d'encre. Le bec ne lui sert guère à se défendre dans ces circonstances.

J'en ai manié un grand nombre et n'ai été mordu qu'une seule fois, ce qui d'ailleurs ne produisit qu'une égratignure insignifiante.

Comme c'est un animal à respiration active, le Poulpe ne peut vivre que peu de temps hors de l'eau. J'étais donc obligé, à mesure qu'on les capturait, de les plonger dans des seaux et des baquets pleins d'eau de mer, au fond desquels ils allaient immédiatement se blottir. Pour les conserver en vie, je ne pouvais placer dans chacun de ces vaisseaux qu'un petit nombre d'individus. Soit que le retour au laboratoire s'effectuât à pied ou en bateau, j'avais toujours soin, pendant le trajet, de renouveler fréquemment l'eau de mes baquets. Dès mon arrivée à l'aquarium, les Poulpes étaient immédiatement jetés dans des réservoirs pourvus d'eau bien aérée. Celle-ci devait, en général, être changée au bout de quelques instants, la plupart des nouveaux pensionnaires commençant par y lancer leur noir, et transformant ainsi leur prison en un immense réservoir d'encre.

Lorsque l'aquarium est suffisamment spacieux, les Poulpes s'y maintiennent en bonne santé; ils supportent parfaitement la captivité et ne cherchent pas à s'échapper. On peut les nourrir avec des Crustacés, avec des Moules ou d'autres bivalves, qu'ils ouvrent fort proprement sans endommager le ligament.

§ I. SANG.

BIBLIOGRAPHIE.

- R. WAGNER, *Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Blutes*, p. 19 et 23, I, 1833, Leipzig.
- LEBERT et ROBIN, *Müller's Archiv*, 1846, p. 122.
- HARLESS (et BIBRA), *Ueber das Blut einiger wirbellosen Thiere und dessen Kupfergehalt*, in *Müller's Archiv*, 1847.
- WILLIAMS, *On the Blood-proper and Chylaqueous fluid of Invertebrate Animals*, in *Philos. Transactions* 1852, p. 595, pl. XXXIV, fig. 80.
- Hugh. MILLER, *My Schools and Schoolmasters*, 1854, p. 447, cité par Owen, *Anat. comp.*
- SCHLOSSBERGER, *Ueber das Blut der Cephalopoden*, in *Ann. der Chem. und Pharm.*, 102, 1837, p. 86-91.
- KEFERSTEIN, *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Malacozoa*.
- Paul BERT, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche*, p. 54.
- RABUTEAU et PAPILLON, *Observations sur quelques liquides de l'organisme des Poissons, des Crustacés et des Céphalopodes*, p. 137, in *Comptes rendus*, vol. 77. 14 juillet 1873.
- Fr. BOLL, *Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus*, Bonn, 1869, p. 13. Supplément aux *Arch. de Schultze*.

Les données que nous trouvons dans les auteurs sur le sang des

Céphalopodes sont fort incomplètes et souvent erronées. Ainsi, Wagner attribue aux globules de leur sang une teinte violette, et pour Williams ils sont bleu clair, alors qu'en réalité ils sont complètement incolores. Pour Hugh Miller, le sang du *Loligo* est jaune; d'après Harless, celui de l'*Elédone* serait incolore, mais bleuirait au contact de l'acide carbonique. Harless crut avoir isolé la matière colorante bleue et la considéra comme analogue *aux substances extractives du foie de beaucoup d'Invertébrés*.

Paul Bert reconnut que *le sang de la Seiche est un liquide blanc très légèrement bleuâtre. Exposé à l'air, il bleuit jusqu'à prendre une belle couleur outremer; l'action de l'air se manifeste même à travers les parois des vaisseaux sanguins, et lorsqu'une Seiche a été ouverte au contact de l'air, on voit au bout de quelques minutes les gros vaisseaux des branchies se colorer d'une manière manifeste. A l'état normal même, et dans l'eau, on aperçoit une légère différence de teinte entre le liquide des veines efférentes branchiales et celui des artères afférentes*¹... Il me paraît impossible de douter que le changement de couleur ci-dessus décrit ne soit dû à l'absorption de l'oxygène de l'air. Paul Bert soupçonne qu'il y a là probablement quelque principe immédiat analogue à l'hémato-cristalline des Vertébrés... La coloration bleue apparaît même dans le sang étendu d'eau et soumis à l'ébullition.

Enfin, Rabuteau et Papillon constatèrent que le sang du Poulpe bleuit légèrement à l'air, et perd sa teinte bleue lorsqu'on y fait passer un courant d'acide carbonique. Ils admettent que le sang du Poulpe et le sang du Crabe contiennent la même substance albuminoïde coagulable par l'acide nitrique, ce qui conduit également à cette conclusion, que la coloration bleue du sang de Poulpe n'est pas due à cette substance albuminoïde, puisque le sang de crabe n'est pas bleu.

Harless et Bibra, Schlossberger, puis Bert, publièrent pour le sang de l'*Elédone*, de la *Seiche* et du Poulpe, des analyses comprenant la quantité d'eau, de résidu solide, de sels, de substances organiques, etc. On trouvera plus loin ces chiffres sous forme de tableau.

Harless et Bibra, Schlossberger, indiquèrent la présence du cuivre dans le sang des Céphalopodes, sans spécifier dans quel état de combinaison ce métal s'y trouvait. Cette assertion a rencontré peu de crédit. (Voir Keferstein, *loc. cit.*, p. 1208.)

¹ Ces observations de P. Bert me semblent avoir été faites sur des animaux malades.

Voici comment je me suis procuré le sang qui a servi à mes recherches. Je fixe le Poulpe vivant sur une planchette de bois rectangulaire, à l'aide de clous enfoncés dans les bras, de telle sorte que leur face orale, garnie de ventouses, regarde la planchette et que le sac viscéral, recouvert du manteau, soit libre de ses mouvements. Cette façon d'immobiliser l'animal en le clouant, pourra paraître barbare et primitive, mais c'est la seule qui soit réellement pratique. On porte immédiatement la planchette avec le Poulpe dans un baquet rempli d'eau de mer bien aérée, où on l'immerge horizontalement à quelques centimètres au-dessous de la surface de l'eau.

Les dimensions de la planchette sont telles qu'elle correspond exactement à l'ouverture du baquet : elle y glisse à frottement ; on peut donc l'y assujettir à la profondeur voulue.

Au moment où on le cloue, l'animal fait de violents efforts pour s'échapper, ses bras armés de ventouses s'amarrent solidement aux objets environnants, et il exerce par leur moyen des tractions énergiques ; en même temps, tout son corps se raidit, ses papilles se hérissent et sa peau prend les teintes les plus foncées. Dès qu'il est fixé complètement et plongé dans l'eau, il semble reconnaître l'inutilité de ses efforts, il se tient tranquille et respire régulièrement.

L'animal, ainsi immobilisé, présente naturellement la face dorsale du manteau. A l'aide de ciseaux mousses, on fait sur la ligne médiane une incision longitudinale ne comprenant que la peau, commençant derrière la tête et s'étendant sur les deux tiers de la région dorsale du manteau. Les lèvres de la plaie s'écartent immédiatement et font apparaître le sac musculéux du manteau ; on y fait une incision parallèle à la première, ou mieux, on enlève un lambeau longitudinal en forme de lanière. On tombe ainsi dans l'espace, en forme de fente, qui sépare le sac viscéral du manteau et qui fait communiquer en arrière la cavité branchiale droite avec celle de gauche.

Déjà à ce moment on peut apercevoir, par transparence, à travers les parois du sac viscéral sur la ligne médiane, l'œsophage accompagné de la grosse artère, débordés de chaque côté par le tissu plus brun du foie. On fait une troisième incision parallèle aux deux premières, divisant la paroi du sac viscéral au niveau de l'œsophage. On pénètre ainsi dans le sinus veineux où flottent librement l'œsophage et l'artère. Cette dernière, du diamètre d'une carotide de Lapin, se reconnaît immédiatement à la couleur bleu foncé du sang qu'elle

renferme et à ses battements, qu'on perçoit surtout en la comprimant entre les doigts.

On isole l'artère sur une certaine étendue, on lie le bout périphérique, on place une pince à pression sur le bout central, enfin on introduit une canule de verre avec les précautions ordinaires comme s'il s'agissait d'une artère de Mammifère. Il faut éviter le contact de l'eau de mer avec la canule; à cet effet, il est bon d'opérer près de la surface de l'eau et de retirer hors de l'eau le bout de vaisseau au moment de l'inciser, pour y introduire le tube de verre dont l'extrémité recourbée plonge dans le gobelet où l'on recueille le sang. Lorsque tout est prêt et que la canule a été fixée à l'aide d'un fil, on lève la pince à pression et l'on obtient immédiatement un jet saccadé de sang. A mesure que l'hémorrhagie épuise l'animal, les battements du cœur s'affaiblissent et deviennent de plus en plus rares. Cependant, même après un quart d'heure d'attente, la canule donne encore de temps en temps quelques gouttes de liquide.

On obtient de cette façon un poids de sang représentant environ le trentième du poids de l'animal employé. Ainsi :

Un poulpe de 299 gr. fournit 10 gr. de sang soit	$\frac{1}{29.9}$
— 417 — 15 —	$\frac{1}{27.8}$
— 426 — 13 —	$\frac{1}{32.79}$
— 1 176 — 45 —	$\frac{1}{26}$

Ceci est loin de représenter la totalité du sang contenu dans le corps de l'animal; cependant, je crois que la somme ne doit pas dépasser $\frac{1}{20}$ du poids du corps. La méthode colorimétrique de Welcker ne fournirait ici que des résultats fort inexacts, car le sang de Poulpe offre un pouvoir colorant très faible, se prêtant mal à la comparaison quand il est dilué.

Les Invertébrés contiennent, en général, de beaucoup plus grandes quantités de liquides nourriciers que les Vertébrés; sous ce rapport, les Poulpes se rapprochent des Vertébrés. Voici quelques chiffres qui pourront servir de termes de comparaison :

Chez les Mammifères, le poids du sang varie du $\frac{1}{12}$ au $\frac{1}{20}$ du poids du corps¹. D'après Welcker², chez les Oiseaux, il représente $\frac{1}{10}$ à $\frac{1}{13}$

¹ GSCHIEDLEN, *Physiologische Methodik*, 1877, p. 337.

² WELCKER, *Bestimmungen der Menge des Körperblutes und der Blutfarbekraft*, in *Zeitschrift für ration. Medicin*, III, Reihe. Bd. IV, 1858, p. 147.

du poids du corps; chez les Grenouilles, $\frac{1}{15}$ à $\frac{1}{20}$; chez les Poissons, $\frac{1}{14}$ à $\frac{1}{19}$. Parmi les Invertébrés, l'*Helix pomatia* contient près du sixième de son poids de sang¹. Une chenille de *Sphinx Euphorbiæ*, pesant 4 grammes, donna 60 centigrammes de sang.

Le sang que l'on obtient ainsi est un liquide bleu, très légèrement alcalin, d'une saveur salée rappelant celle de l'eau de mer, mais moins amère. Examiné au microscope (300 à 400 diamètres), il montre un grand nombre de globules incolores, plus ou moins arrondis, granuleux, offrant un très gros noyau de forme irrégulière, visible surtout par addition d'acide acétique. La plupart des globules ont de 5 μ à 7 μ de diamètre, et rappellent les leucocytes du sang des Vertébrés. Il est probable qu'on y trouverait, comme dans les leucocytes, une ou plusieurs substances albuminoïdes, de la nucléine, lécithine, cérébrine, cholestérine, du glycogène, etc.

Ces globules ne tardent pas à s'agglutiner en un petit caillot blanchâtre, peu de temps après que le sang a été tiré par l'artère. Si l'on cherche à suivre ce phénomène au microscope, il semble que les globules émettent des prolongements linéaires et divergents, mais non amiboïdes, qui, en se rencontrant mutuellement, les font adhérer ensemble. Les solutions salines concentrées (NaCl, Mg SO₄), dont la présence empêche la coagulation de la fibrine dans le plasma du sang des Vertébrés², paraissent n'avoir aucune action prohibitive sur la coagulation des globules du sang de Poulpe³.

J'en crois pas qu'il y ait là une substance analogue à la fibrine. Le petit caillot qui se forme dans le sang de Poulpe va au fond du vase et ne représente qu'une bien minime partie du liquide. Sec, il n'équivaudrait certainement pas à la millièème partie du sang dans lequel il s'est formé.

La partie liquide du sang offre une importance beaucoup plus considérable. La densité d'un mélange de sang provenant de quatre Poulpes, prise à +21 degrés à l'aide du pycnomètre, fut trouvée de 1047 (17.991 centimètres cubes de sang, pesaient 18^g,846). Ce chiffre est bien supérieur à celui du poids spécifique du sérum du sang de

¹ ERMANN, *Wahrnehmungen über das Blut einiger Mollusken*, in *Abhandl. Akad. Berlin* 1816-1817.

² GSCHIEDLEN, *Physiolog. Methodik*, 1877, p. 322.

³ LÉON FREDERICQ, *Recherches sur la coagulation du sang*, in *Bulletin de l'Académie des sciences de Belgique*. Juillet 1877.

l'Homme, qui est de 1027 à 1029 d'après Berzelius¹, ou du sérum de chien, 1025 d'après Pflüger². Le sang en totalité, c'est-à-dire pourvu de ses globules rouges, a une densité de 1050 à 1060.

Je trouve, dans le mémoire de Paul Bert, la densité du sang de seiche évaluée à 1010, ce qui est sans doute une faute d'impression, puisque la densité de l'eau de mer est déjà de 1027.

La densité du sang de Poulpe s'explique par la proportion considérable de matériaux solides qu'il contient. Dans deux analyses, je trouvai respectivement 13.689 et 13.245 pour 100 de matériaux solides, et par conséquent 86.311 et 86.755 d'eau. D'après Carl Schmidt³, la partie liquide du sang des mammifères contient 90.151 d'eau et seulement 9.849 de matériaux solides. Le sang de Poulpe est donc un liquide beaucoup plus concentré que le sérum ou le plasma du sang des mammifères.

La première analyse du sang de Poulpe fut faite à Roscoff, la seconde à Gand, au laboratoire de physiologie de l'Université. Si je m'étends avec quelques détails sur les procédés d'analyse que j'ai suivis, c'est que j'estime que les chiffres, dans ces sortes de recherches, n'ont de signification que si l'on connaît en même temps les méthodes à l'aide desquelles ils ont été obtenus. J'ai en général suivi la marche indiquée dans Hoppe-Seyler : *Handbuch der physiologisch und pathologisch-chemischen Analyse*, à l'article : ANALYSE DES LIQUIDES SÉREUX.

PREMIÈRE ANALYSE. — 5^g,990 de sang de Poulpe furent pesés dans une petite capsule tarée, desséchés au bain-marie, puis pendant une dizaine d'heures dans une étuve chauffée à plus de 100 degrés. Les 5^g,99 de sang fournirent 0^g,820 de résidu solide, soit 13.689 pour 100. Les pesées furent chaque fois effectuées après refroidissement complet dans l'exsiccateur, et l'on n'admit comme vrai le chiffre du poids que lorsqu'il ne diminuait plus entre deux pesées successives.

Le résidu desséché de l'opération précédente servit à déterminer la proportion de substances organiques et de sels. On le pulvérisa et la substance ainsi divisée fut de nouveau séchée et pesée; il s'en était perdu 0,025 milligrammes, de sorte que les 0^g,820 se réduisirent

¹ BERZELIUS, *Lehrb. der Chemie*, trad. Wöhler. Bd IX, p. 96, 1840.

² PFLÜGER, *Ueber die Ursache der Athembewegungen*, in *Pflüger's Archiv*, Bd I, p. 75, 1868.

³ CARL SCHMIDT.

à 0.795. Ces 0^e,795 de matière furent incinérés dans un petit creuset de porcelaine taré, chauffé par une grande flamme de lampe à l'alcool. Dès que la substance fut entièrement réduite à l'état d'un charbon poreux, on la traita par l'eau distillée chaude, pour extraire les sels solubles; les liquides furent passés à travers un très petit filtre de papier de Suède, puis évaporés au bain-marie dans une petite capsule tarée, enfin soumis pendant quelques instants à la forte chaleur de la flamme de l'alcool. Le résidu ainsi obtenu était d'une blancheur parfaite et pesait 0^e,140, soit (tout calcul fait) 2.414 pour 100 de cendres solubles.

Le petit filtre et le résidu insoluble furent remis dans le creuset et chauffés jusqu'à incinération complète, ils laissèrent 0^e,035 de cendres insolubles, soit 0.602 pour 100.

Le sang de cette première analyse contenait donc en tout 3.016 pour 100 de cendres; et les 13.689 de matériaux solides se répartissent donc en 3.016 pour 100 de sels et 10.672 de substances organiques.

La plus grande partie de ces 10.671 pour 100 de matériaux organiques se compose de substances albuminoïdes, comme le montre le dosage suivant effectué sur un autre échantillon de sang.

17^e,085 de sang furent additionnés de trois à quatre fois leur volume d'alcool; on laissa reposer jusqu'au lendemain, puis on reçut le coagulum qui s'était formé sur un petit filtre taré au préalable entre deux verres de montre maintenus par un ressort. Le précipité fut lavé à l'eau, à l'alcool et à l'éther, enfin desséché à +110 degrés dans l'étuve; il pesait 1^e,525, soit 8.9 pour 100 de substances coagulées par l'alcool.

SECONDE ANALYSE. — Cette seconde analyse fut faite au laboratoire de physiologie de Gand, avec plus de soins et d'après une méthode plus parfaite, sur un échantillon de sang de Poulpe conservé dans l'alcool, que M. Yung, de Genève, avait eu l'obligeance de recueillir à mon intention. 49 grammes de sang de Poulpe avaient été précipités par un égal volume d'alcool absolu.

Le coagulum fut mélangé avec plusieurs volumes d'alcool; on laissa le tout jusqu'au lendemain. On filtra sur un filtre de papier de Suède (ne laissant pas de cendres) taré, on lava soigneusement à l'alcool, à l'alcool absolu bouillant, à l'alcool et l'éther, finalement à l'eau chaude. En opérant de cette façon, il ne doit rester sur le filtre que des substances albuminoïdes coagulées et des sels insolubles.

Le coagulum sur le filtre fut lavé avec un peu d'alcool pour éloigner l'eau, puis séché pendant longtemps au bain d'air, finalement chauffé à 120 degrés. On laissa refroidir dans l'exsiccateur et l'on pesa avec les précautions habituelles, on trouva 1^g,776. Le filtre et le précipité furent calcinés dans une petite capsule de porcelaine tarée et la cendre pesée avec les mêmes précautions. Les 19 grammes de sang de Poulpe fournirent 0^g,035 de cendre insoluble et 1^g,776—0^g,035=1^g,741 de substances albuminoïdes, soit pour 100 0.184 de sels insolubles et 9.163 de substances albuminoïdes.

Les extraits alcooliques, alcoolico-éthéré et aqueux obtenus précédemment servirent à déterminer les proportions de substances organiques et salines solubles respectivement dans l'alcool, l'éther, l'eau.

A cet effet, l'extrait alcoolique fut évaporé au bain-marie, le résidu fut additionné du second extrait alcoolico-éthéré; le tout fut passé à travers un petit filtre taré, lavé à l'alcool absolu, puis à l'éther; enfin l'extrait aqueux obtenu précédemment fut passé à travers le même filtre, mais reçu dans un autre gobelet; on lava encore plusieurs fois à l'eau distillée. Le résidu insoluble obtenu ici appartenait encore aux substances albuminoïdes et aux sels insolubles. Il fut séché et incinéré en même temps que la portion principale dont il a déjà été question et figuré dans le chiffre de 1.776 donné précédemment.

L'extrait aqueux contient toutes les substances solubles dans l'eau, mais insolubles dans l'alcool et l'éther. On l'évapora dans une petite capsule au bain-marie, puis on le dessécha à 110 degrés, on le laissa refroidir et le pesa, puis on l'incinéra à une température peu élevée et l'on pesa la cendre. L'extrait aqueux contenait 0^g.052 de substances organiques et 0.290 de sels solubles, soit pour 100 0^g.273 de substances organiques et 1.527 de sels.

L'extrait alcoolique et éthéré fut évaporé à sec au bain-marie, puis épuisé par l'éther. La solution éthérée filtrée fut évaporée à sec et pesée. On obtint 0^g,021 d'extrait éthéré, soit 0.110 pour 100.

La portion insoluble dans l'éther fut dissoute dans l'eau reçue dans une petite capsule, évaporée, desséchée, pesée, puis calcinée et repesée. L'extrait alcoolique renfermait 0^g,137 de substances organiques et 0.240 de sels, soit pour 100 0.726 de substances organiques et 1.263 de sels.

Les substances contenues dans ces différents extraits se répartissent donc de la façon suivante :

Extrait aqueux.	0.273	} 1.109 de subst. organiques solubles.
— alcoolique.	0.726	
— éthéré.	0.110	
Substance albuminoïdes.	9.163	} 2.973 de substances minérales.
Sels solubles.	2.789	
— insolubles.	0.184	
Total.	13.245	de matériaux solides.
	86.755	d'eau par différence.

ANALYSE QUALITATIVE. — Une autre portion de sang de Poulpe (40 grammes environ) fut traitée de la même façon, mais les différents extraits au lieu d'être pesés, servirent à faire quelques essais, dont voici les résultats :

Les *cendres solubles* furent dissoutes dans l'eau.

Le nitrate d'argent y produit un précipité blanc, caillebotté, insoluble dans l'acide nitrique, soluble dans l'ammoniaque, dénotant la présence de l'*acide chlorhydrique*. La présence de l'*acide sulfurique* y fut démontrée par le précipité de sulfate de baryum qui se produisit par l'addition de chlorure de baryum et d'acide chlorhydrique. Le liquide ne contenait pas d'acide phosphorique, il ne précipita ni par le molybdate d'ammoniaque, ni par l'addition de chlorhydrate d'ammoniaque et d'ammoniaque (le liquide contenait du magnésium), quoiqu'on attendit pendant vingt-quatre heures le dépôt du précipité.

Le liquide contenait du sodium, du potassium, du magnésium et du calcium, comme le prouvèrent les essais suivants :

Le liquide évaporé avait laissé déposer une abondante cristallisation de chlorure de sodium reconnaissable à sa forme cristalline, à sa saveur, etc., et à la coloration jaune qu'il communiqua à la flamme d'un brûleur de Bunsen; donc *présence du sodium*.

Une portion du liquide concentré par évaporation fut additionnée d'alcool, puis d'une goutte de HCl et de quelques gouttes de chlorure de platine. Au bout d'un certain temps il se forme un précipité peu abondant, dénotant la présence d'une petite quantité de *potassium*.

Enfin une portion fut additionnée de chlorhydrate d'ammoniaque, d'ammoniaque et de phosphate de soude. Au bout de peu de temps, il se forme un précipité de phosphate ammoniaco-magnésien indiquant la présence du *magnésium*. L'essai par l'oxalate d'ammoniaque indiqua une petite quantité de calcium.

Les sels solubles renfermaient donc des sulfates et des chlorures de sodium, de potassium, de magnésium et de calcium.

Les sels insolubles contenaient du *cuivre*, comme on le verra plus loin.

L'*extrait alcoolique* pouvait contenir de l'urée, de la glycose, etc. Une portion fut évaporée à sec, reprise par l'alcool absolu, la solution alcoolique filtrée et évaporée fut additionnée d'une goutte d'acide nitrique; il ne se forma pas de précipité cristallin de nitrate d'urée. Absence d'urée.

Une autre portion fut bouillie avec de l'eau additionnée de quelques gouttes de liqueur de Fehling. Il se produisit un précipité peu abondant d'oxyde cuivreux rouge. L'extrait alcoolique contient donc une petite quantité d'une substance réduisant la liqueur cupro-potassique. Cette substance peut être de la *glycose*.

La quantité d'extrait éthéré était si petite, qu'aucun essai ne fut tenté avec cette portion.

Le tableau suivant permettra de comparer les chiffres de mes analyses avec ceux de Harless, de Schlossberger et de Paul Bert. Tous les chiffres ont été rapportés à 100 de sang.

	HARLESS et BIBRA.	Paul BERT.	SCHLOSSBERGER.		LÉON FREDERICQ.	
	Eledone.	Sepia.	Sepia.	Octopus.	Octopus.	Octopus.
Matériaux solides.	7.23	10.9	18.20	12.6	13.689	13.245
Sels.	2.63		3.2	2.2	3.016	2.973
— solubles.	1.975		2.79	1.9	2.414	2.789
— insolubles.	0.655		0.41	0.28		0.184
Subst. albuminoïdes. . .		3.4			8.9	9.163
Subst. organiq. autres.						1.109

D'après Harless et Bibra, les cendres du sang de l'Eledone contiennent pour 100 : *chlorure de sodium*, 73.1; *sulfate de soude*, 2.0; *phosphate de soude*, traces; *phosphate de cuivre et de calcium*, 24.9.

L'inspection du tableau précédent nous montre que le sang des Céphalopodes contient environ 3 pour 100 de sels. C'est trois à quatre fois plus que n'en contient le sang des Mammifères. (D'après Carl Schmidt, 100 parties de globules rouges contiennent 0.728, et 100 parties de plasma, 0.851 de sels.)

C'est un exemple remarquable de l'influence que le milieu exerce sur la composition chimique du liquide nourricier. La proportion des sels contenus dans le sang de Poulpe se rapproche de celle de l'eau

de mer. Il en est de même de leur composition chimique : sous ce rapport la présence du calcium et du magnésium dans les cendres solubles du sang de Poulpe est des plus remarquables.

La coloration bleue du sang de Poulpe mérite toute notre attention ; elle est due, comme l'ont admis P. Bert, Rabuteau et Papillon, à l'action de l'oxygène de l'air.

Cette coloration disparaît, en effet, quand on enlève l'oxygène. Le moyen le plus simple de priver un liquide organique de son oxygène consiste à le conserver pendant une ou deux fois vingt-quatre heures à l'abri de l'air ; on sait que, dans ces conditions l'oxyhémoglobine se réduit complètement. Du sang de Poulpe fut renfermé dans des tubes de verre scellés à la lampe ; au bout d'un ou deux jours il était devenu à peu près incolore. Je cassai la pointe des tubes et fis sortir le sang ; exposé à l'air, ce liquide reprit sa teinte bleue. Renfermé de nouveau à l'abri de l'air, il se décolora.

J'avais rapporté à Gand plusieurs échantillons de sang de Poulpe saturé de chloruré de sodium (dans un but de conservation). Après quelques jours, la surface seule était bleue, les parties profondes du liquide s'étaient réduites. L'agitation à l'air rétablit l'oxydation et la couleur bleue. Enfin, une portion de ce liquide bleu fut renfermée dans un tube chauffé à l'eau chaude et soumis au vide de la pompe à mercure de Gréhant. La combinaison oxygénée se dissocia rapidement, il se produisit un dégagement gazeux et le liquide se décolora complètement. D'autres portions du même liquide bleu furent respectivement soumises à un courant de H_2S , de CO_2 , et se décolorèrent également. Le sang du Poulpe contient donc une substance incolore qui forme, avec l'oxygène, une combinaison bleue peu stable, que le vide suffit à dissocier.

La respiration se faisant chez les animaux supérieurs par l'intermédiaire d'une substance qui offre des propriétés analogues, l'hémoglobine, il était naturel de supposer ici quelque chose de pareil.

Il est facile de constater que, chez le Poulpe, la substance bleue sert également d'intermédiaire, de véhicule, entre l'oxygène de l'eau et les tissus qui en sont avides ; que le sang artériel du Poulpe est bleu et le sang veineux incolore. Fixons un Poulpe sur la planchette dont il a été question au début, et plaçons-le dans le baquet rempli d'eau de mer. Maintenons le sac viscéral et le manteau dans une position telle, que la face ventrale soit tournée vers nous, et pratiquons une fenêtre dans la moitié inférieure de cette face ventrale ;

enlevons à cet effet un lambeau rectangulaire, comprenant la peau et les parois du manteau et donnant, par conséquent, accès dans les deux cavités respiratoires. L'animal, après avoir exécuté quelques expirations forcées, reprend le rythme habituel de ses mouvements respiratoires.

On aperçoit, de chaque côté, la branchie et le vaisseau pulsatile efférent rempli d'un sang bleu foncé qui, à en juger par la teinte, doit être saturé d'oxygène. Il en est de même, comme on l'a vu, pour l'artère céphalique.

Tous les vaisseaux qui conduisent le sang à la branchie sont, au contraire, remplis d'un liquide incolore. Il suffit de soulever la branchie avec une pince pour apercevoir le vaisseau efférent pâle qui vient du cœur branchial. On peut constater le même fait pour la veine cave, les tubes péritonéaux de Milne-Edwards et les vaisseaux veineux garnis d'appendices glanduliformes. Il faut, pour les mettre à nu, diviser la mince paroi des cellules péritonéales.

C'est bien au fait de la respiration qu'est dû ce changement de coloration du sang veineux dans la branchie du Poulpe. Pour le prouver, on peut faire sur le Poulpe une expérience calquée sur celle qui servit à Bichat à démontrer que, chez les mammifères, les différences de colorations du sang artériel et veineux sont dues à la respiration. Il mit à nu la carotide et la trachée, et introduisit dans cette dernière une large canule munie d'un robinet. Chaque fois qu'il empêchait l'accès de l'air dans les poumons en fermant le robinet, la carotide ne fournissait que du sang veineux foncé; dès qu'il rouvrait le robinet, le sang dans la carotide reprenait sa belle couleur vermeille.

Sur un Poulpe fixé et plongé dans l'eau, je mets à nu la grosse artère, comme s'il s'agissait de lui faire une saignée. Tant que l'animal respire librement, l'artère est d'un bleu foncé; retirons-le de l'eau, de façon qu'il ne puisse respirer utilement, le sang pâlit immédiatement dans l'artère; au bout d'un petit nombre de secondes, il est devenu presque incolore. L'animal est remis dans l'eau où il respire vigoureusement; en peu d'instant, le sang est redevenu bleu dans l'artère. On peut reproduire à volonté ces alternatives de coloration et de décoloration. On obtient le même résultat sans sortir l'animal de l'eau, rien qu'en empêchant l'effet des mouvements respiratoires; il suffit d'introduire, de chaque côté, les doigts dans la cavité palléale, de façon à arrêter le renouvellement de l'eau, pour

voir l'artère ne charrier que du sang incolore tant que dure l'obstacle à la respiration. Naturellement, le Poulpe exécute de violents mouvements d'expiration. Enfin, si l'on coupe les nerfs palléaux, l'animal s'asphyxie par paralysie des muscles respiratoires, et le sang prend également dans l'artère une teinte asphyxique.

La substance bleue a donc bien, chez le Poulpe, la même signification, la même fonction respiratoire que la substance rouge du sang des Vertébrés.

Mais là ne s'arrête pas l'analogie. La substance bleue appartient, comme l'hémoglobine, au groupe des substances albuminoïdes ou plutôt des *Protéïdes*, « corps susceptibles de fournir par dédoublement une substance albuminoïde à côté d'autres produits de décomposition ». (Hoppe-Seyler, p. 251, *Handbuch der physiologisch und pathologisch chemischen Analyse*, 4^e Auflage.) Si l'hémoglobine contient du fer, la substance bleue contient du cuivre, et la façon dont elle se dédouble, sous l'influence des acides, est entièrement calquée sur la réaction analogue que présente l'hémoglobine. Enfin, on trouvera plus loin une méthode qui permet de préparer la substance bleue à l'état de pureté. C'est donc un corps nouveau, à propriétés et à compositions chimiques tout à fait caractéristiques; son importance est assez grande pour mériter une dénomination spéciale. Je propose de l'appeler HÉMOCYANINE (de *αἷμα*, sang, et *κύανος*, bleu, terme rappelant la parenté étroite avec l'hémoglobine du sang des Vertébrés. La combinaison avec l'oxygène serait naturellement l'OXYHÉMOCYANINE.

Reprenons ces divers points avec quelques détails. On peut s'assurer de la façon suivante que l'hémocyanine est une substance colloïde, coagulable par l'alcool et la chaleur, et qu'elle appartient par conséquent au groupe des albuminoïdes.

Si l'on verse goutte à goutte du sang artériel de Poulpe dans de l'eau en pleine ébullition, les matières albuminoïdes se coagulent par la chaleur, sous forme de grumeaux nageant dans le liquide. Ce liquide est parfaitement limpide et incolore, tandis que le coagulum est bleuâtre; cette teinte bleue s'accroît si l'on dessèche le coagulum.

Si l'on verse goutte à goutte du sang artériel de Poulpe dans de l'alcool, on obtient également un coagulum bleu et un liquide tout à fait incolore.

Environ 10 grammes de sang artériel de Poulpe furent enfermés

dans un dialyseur, formé d'un boyau de papier parchemin, que l'on suspendit dans l'eau distillée¹. L'eau fut changée plusieurs fois par jour. Au bout de quatre jours, le liquide intérieur fut examiné. L'hémocyanine s'y trouvait encore, tandis que les sels solubles avaient diffusé vers l'extérieur.

Le coagulum formé par l'ébullition et par l'alcool n'est-il pas un mélange de plusieurs substances albuminoïdes? En d'autres termes, l'hémocyanine est-elle la seule substance de ce groupe que contienne le sang de Poulpe? Pour résoudre cette question, nous disposons de la méthode des coagulations successives par la chaleur, qui est basée sur ce fait, que chaque substance albuminoïde offre un point de coagulation qui lui est spécial.

La façon la plus commode de chauffer graduellement un liquide consiste à le renfermer dans un tube à parois minces, bien bouché, et à plonger ce tube dans un gobelet de verre rempli d'eau distillée, à placer le tout sur un bain-marie rempli d'eau chaude. Un ou plusieurs thermomètres plongés dans le gobelet et dans le tube indiquent la marche de la température. Si l'on remplit le tube mince de sang de Poulpe et si l'on élève graduellement la température du bain-marie, on observe qu'au-delà de $+ 65$ degrés le liquide devient opalescent, sans perdre ni sa transparence ni sa fluidité. Cette opalescence va en augmentant, à mesure que la température monte. A 73 degrés, elle est à son maximum; cependant le liquide n'est pas encore coagulé. Ce n'est qu'à $+ 74$ degrés qu'il se prend en une masse compacte.

On ne peut guère songer, dans ces conditions, à en exprimer du liquide pour voir s'il contient encore une autre substance albuminoïde. Voici comment il convient d'opérer : 10 centimètres cubes de sang saturé de NaCl furent dilués avec 23 centimètres cubes d'eau distillée, de façon que le mélange renfermait à peu près 10 pour 100 de NaCl. Ce liquide chauffé au bain d'eau devint opalescent vers $+ 68$ degrés et se coagula vers $+ 69$ degrés. Le coagulum se présentait sous forme de grumeaux, de sorte que le liquide surnageant put être décanté et infiltré. Ce liquide, filtré parfaitement clair, fut remplacé dans le tube mince et l'on continua à élever la température du bain d'eau; privé de l'hémocyanine qui s'était coagulé à $+ 69$ de-

¹ Ces boyaux artificiels se trouvent dans le commerce; ils servent en Allemagne pour la fabrication des saucissons. C'est M. le professeur Kühne, de Heidelberg, qui m'a indiqué ce procédé.

grés, il ne fut plus susceptible d'offrir une seconde coagulation par la chaleur; on put le porter à l'ébullition sans y produire de trouble appréciable. La méthode des coagulations successives semble donc indiquer qu'il n'y a dans le sang de Poulpe qu'une seule substance albuminoïde, l'hémocyanine.

Pour plus de certitude, j'ai imaginé, pour le cas qui nous occupe, la méthode des précipitations fractionnées par l'alcool. Si, à du sang de Poulpe dilué au préalable, j'ajoute de l'alcool par petites portions, chaque goutte d'alcool y produit un précipité de substances albuminoïdes, mais ce caillot se redissout immédiatement à condition que l'on ait soin d'agiter le liquide. Si l'on continue à verser de nouvelles portions d'alcool, il arrive un moment où la limite d'insolubilité de la matière albuminoïde bleue, dans un mélange d'alcool et d'eau, se trouve dépassée; le précipité ne se redissout plus. Si je filtre à ce moment, et si au liquide filtré j'ajoute de nouvelles portions d'alcool, il ne se forme plus de précipité. Le liquide filtré ne contient donc plus de substance albuminoïde coagulable par l'alcool. Toute la matière albuminoïde du sang de Poulpe se précipite en une fois, ce qui n'aurait pas lieu si elle était formée par un mélange de plusieurs substances albuminoïdes.

Je m'étais déjà assuré que le sang de Poulpe ne contient aucune substance albuminoïde appartenant au groupe des *globulines*, et cela de la façon suivante : 5 centimètres cubes de sang de Poulpe furent dilués avec environ 15 fois leur volume d'eau distillée, puis additionnés goutte à goutte d'acide acétique dilué. Le liquide resta parfaitement clair. D'autres portions de sang furent respectivement saturées à froid de chlorure de sodium, de sulfate de sodium, de sulfate de magnésium, sans qu'il y eût formation d'un précipité de substances albuminoïdes.

À présent que nous connaissons quelques-unes des propriétés de la substance albuminoïde bleue et les conditions dans lesquelles elle se trouve dans le sang du Poulpe, il nous sera facile d'imaginer un procédé pour l'isoler, pour l'obtenir à l'état de pureté. Nous appliquerons au sang de Poulpe filtré la méthode de la dialyse, qui sert à extraire l'albumine du sérum sanguin chez les Mammifères. Comme l'hémocyanine est la seule substance non diffusible que renferme le sang de Poulpe, il suffit de placer ce liquide dans un dialyseur pendant trois à quatre jours, de renouveler fréquemment l'eau extérieure, jusqu'à ce que tous les sels, toutes les substances cris-

talloïdes aient diffusé vers l'extérieur, pour obtenir une solution aqueuse de la matière bleue.

On obtient ainsi un liquide légèrement jaunâtre avec un peu de fluorescence bleue, et qui prend au contact de l'air une couleur bleu foncé. C'est un bleu fort peu saturé, presque noirâtre, comme on peut s'en assurer par l'examen spectroscopique. Tout le spectre se trouve fortement absorbé, sans qu'il y ait de véritables bandes d'absorption. Il suffit d'évaporer ce liquide à une basse température pour obtenir une substance d'un beau bleu presque noir, offrant un éclat particulier et rappelant l'aspect de la gélatine. L'hémocyanine peut dans cet état se conserver indéfiniment, à condition qu'on la préserve de l'humidité, mais elle m'a semblé perdre en partie sa solubilité dans l'eau.

Si l'on essaye de conserver le sang de Poulpe dans des tubes de verre fermés, on réussira assez bien, à condition que les tubes soient petits et aient été récemment étirés dans la lampe. Je conserve de cette façon du sang de Poulpe depuis deux mois. Les échantillons que j'avais renfermés dans des tubes plus larges (1 centimètre de diamètre intérieur, 25 à 30 de long) se sont, au contraire, rapidement putréfiés, quoique les tubes eussent été remplis de liquide presque complètement, et qu'il ne restât qu'une minime bulle d'air à la partie supérieure.

L'hémocyanine n'est donc pas imputrescible comme l'hémoglobine conservée à l'abri de l'air.

L'hémocyanine donne les réactions caractéristiques des substances albuminoïdes avec le ferrocyanure de potassium et l'acide acétique, avec le réactif de Millon, avec l'acide nitrique et l'ammoniaque.

Elle est coagulée par la chaleur, par l'alcool, par l'éther, par les acides minéraux, par l'acide acétique glacial. Si à une solution d'hémocyanine on ajoute avec précaution et goutte à goutte de l'acide acétique glacial, on obtient une belle gelée hyaline insoluble dans l'eau. Le tannin et la plupart des sels des métaux pesants précipitent l'hémocyanine de ses dissolutions : le nitrate d'argent, le sublimé, l'acétate neutre et l'acétate basique de plomb, le sulfate de cuivre.

Il est facile de constater que l'hémocyanine renferme du cuivre en assez grande quantité¹.

¹ L'existence du cuivre avait été signalée depuis longtemps dans le sang de plusieurs Mollusques, mais on ignorait dans quel état ce métal s'y trouve.

Si l'on recueille les grumeaux bleuâtres obtenus en coagulant la substance bleue par l'alcool, ou par l'ébullition, si on les lave à l'eau chaude, puis à l'alcool, si on les dessèche et les calcine dans un petit creuset dans la flamme de la lampe à alcool, on obtient une petite quantité de cendre grise. Cette cendre contient du cuivre en quantité notable, comme on peut s'en assurer par un simple essai au chalumeau. On obtient, en prenant quelques parcelles de cette cendre avec le borax sur le fil de platine, une perle verte à chaud, bleue à froid, au feu d'oxydation. La solution chlorhydrique de cette cendre se colore en brun marron par le ferro-cyanure de potassium, en bleu très pâle par l'ammoniaque. Cette recherche a été conduite en entier en évitant soigneusement de se servir de vases ou d'ustensiles de cuivre¹.

L'hémocyanine semble avoir une constitution chimique calquée sur celle de l'hémoglobine. L'oxyhémoglobine se dédouble facilement, comme on sait (par les acides), en une substance albuminoïde qui ne contient pas de fer, et une substance ferrifère (l'hématine). De même si l'on traite une solution d'hémocyanine par quelques gouttes d'acide nitrique ou d'acide chlorhydrique, on obtient une substance albuminoïde coagulée, dont la cendre ne contient pas trace de cuivre, et un liquide, dont la cendre est de l'oxyde de cuivre. La substance cuprifère qui résulte ainsi du dédoublement de l'hémocyanine paraît former avec l'acide chlorhydrique une combinaison se présentant sous formes d'aiguilles cristallines incolores. Avec l'acide nitrique on obtient de petits cristaux prismatiques. Ces cristaux furent obtenus en évaporant presque à sec le liquide d'où l'acide nitrique et l'acide chlorhydrique avaient décomposé l'hémocyanine (purifiée par une longue dialyse). La solution d'hémocyanine pure, desséchée dans l'exsiccateur, ne laisse déposer aucun cristal par évaporation.

La combinaison de l'hémoglobine avec l'oxygène semble liée à la présence du fer dans cette substance ; en effet, les quantités respectives de fer qu'elle contient et celles d'oxygène auxquelles elle se combine, sont dans un rapport très simple avec les poids atomiques respectifs du fer et de l'oxygène. Il ne me paraît pas improbable que le cuivre n'ait ici la même signification, et que les quantités de cuivre et

¹ Dans beaucoup de recherches ayant abouti à la constatation de petites quantités de cuivre, il faut, d'après Niklès et Losson, faire la part au cuivre qui peut provenir de la lampe de Bunsen, du bain-marie ou d'autres ustensiles en cuivre. (*Journal de pharmacie*, 1866.)

d'oxygène combinés ne soient dans les mêmes proportions atomiques que dans l'hémoglobine.

Malheureusement, les faibles quantités de sang de Poulpe, dont je disposais à mon retour à Gand, ne me permirent pas de déterminer ces chiffres d'oxygène et de cuivre. J'en suis donc réduit à ce sujet à de pures conjectures. Si l'hémocyanine était réellement de l'hémoglobine, où 1 atome de fer est remplacé par 1 atome de cuivre, l'hémocyanine devrait contenir pour 100, $\frac{0.42 \times 63.5}{56} = 0.476$ de cuivre¹. Le poids moléculaire minimum de l'hémocyanine serait 13341.5, celui de l'hémoglobine étant 13333. En restant dans le même ordre d'idées, 1 gramme d'hémocyanine se combinerait à peu près à autant d'oxygène que 1 gramme d'hémoglobine, soit à environ 1^{cc},3 d'O. Je n'insiste pas sur la grande importance que présente, au point de vue de la physiologie générale de la respiration, la découverte de l'hémocyanine. Je me bornerai à la remarque suivante : le sang de Poulpe ne contenant qu'une seule espèce d'albuminoïde, il s'ensuit qu'ici les deux grandes fonctions du sang, la respiration et la nutrition des tissus, reposent sur une seule et même substance chimique, l'hémocyanine.

Dans le sang des Vertébrés, au contraire, il s'est établi sous ce rapport une véritable division du travail physiologue. La fonction respiratoire appartient exclusivement à l'hémoglobine des globules, la fonction nutritive aux substances albuminoïdes du plasma.

§ II. CIRCULATION.

Les mouvements des organes centraux de la circulation s'étudient parfaitement sur un Poulpe fixé sous l'eau, chez lequel on a pratiqué une fenêtre dans la paroi centrale du manteau et du sac viscéral. Chaque pulsation se compose d'une série assez complexe de phénomènes, dont Paul Bert a parfaitement indiqué le rythme chez la Seiche. Les tubes péritonéaux et la veine cave se contractent d'abord, puis la contraction vermiculaire gagne de proche en proche les deux branches de bifurcation de la veine cave garnie d'appendices glandulaires; immédiatement après vient la contraction simultanée des deux cœurs veineux situés à la base des branchies, puis celle des deux

¹ 63.5 = poids atomique du cuivre; 56 = poids atomique du fer; et 0.42 = quantité de fer contenue dans 100 d'hémoglobine.

vaisseaux efférents ou oreillettes ; enfin la contraction du ventricule artériel ou cœur proprement dit.

On compte chez le Poulpe environ 35 pulsations par minute ; et comme la durée totale des différentes phases successives d'une pulsation est de plus d'un trente-cinquième de minute, il s'ensuit que chaque pulsation empiète de plus en plus sur ses voisines. Le premier temps de chaque pulsation (contraction des tubes péritonéaux) s'exécute en général au moment où le mouvement ondulatoire de la pulsation précédente envahit le vaisseau efférent de la branchie, par conséquent avant qu'il ait atteint le cœur artériel. Le vaisseau efférent bat donc en même temps que les tubes péritonéaux. Le cours régulier du sang se trouve favorisé par un système de valvules déjà décrites (au moins en partie) par Cuvier.

La cause qui préside aux pulsations du cœur et des gros vaisseaux ne doit pas être cherchée dans une influence émanant des centres nerveux périœsophagiens. L'ablation de ces ganglions, la section des nerfs palléaux, l'extirpation des ganglions palléaux qui abolissent les mouvements de la respiration, n'arrêtent nullement les pulsations du cœur. Ceux-ci possèdent en eux-mêmes les éléments de leurs mouvements rythmiques. On peut extraire du corps les grosses veines garnies d'appendices glanduliformes ; elles continuent à battre, comme le ferait un cœur de Grenouille placé dans les mêmes conditions. De même sur l'animal vivant, on peut, à l'aide de deux ligatures, fortement serrées, isoler un bout de ces veines ; elle n'en continuera pas moins à battre, mais ses pulsations ne seront plus isochrones avec celles des autres parties des centres circulatoires. Enfin les pulsations du cœur peuvent persister pendant longtemps chez un Poulpe extrait de l'eau alors que les centres nerveux principaux sont déjà morts et que l'animal n'exécute plus aucun mouvement.

Ces battements rythmiques et spontanés peuvent être accélérés par l'emploi de différents genres d'excitants. Le contact de l'air, l'excitation mécanique par froissement, mais surtout l'excitation électrique, ont pour effet d'augmenter notablement le nombre des pulsations cardiaques.

Je me suis servi dans mes expériences de la pince électrique et du chariot de du Bois-Reymond (petit modèle de Gaiffe), qui donne, comme on sait, des séries de chocs d'induction dont on peut graduer l'intensité. Avec un courant faible ou d'intensité moyenne, l'application de la pince électrique à la surface des appendices glan-

dulaires des veines a pour effet d'accélérer notablement leurs pulsations. Un courant très fort ne produit pas un vrai tétanos, mais plutôt une série de pulsations convulsives encore distinctes à la vue. Le nombre de ces pulsations est toujours de beaucoup inférieur à celui des interruptions du courant électrique. Enfin on peut à l'aide du courant électrique ranimer les pulsations alors qu'elles ont cessé spontanément.

Si les centres nerveux qui constituent le collier œsophagien ne président pas aux mouvements de l'appareil circulatoire, les nerfs qui en partent n'en ont pas moins une influence considérable sur ce phénomène. J'ai été conduit à y distinguer des nerfs accélérateurs et des nerfs modérateurs des mouvements du cœur.

Le ou les nerfs accélérateurs suivent le trajet de la grande veine cave : il suffit de porter l'excitation électrique à sa surface pour augmenter immédiatement le chiffre des pulsations¹. L'effet produit est en rapport avec l'intensité du courant employé.

Les fibres nerveuses modératrices sont contenues dans le tronc des nerfs viscéraux. Leur action, analogue à celle que le pneumogastrique exerce sur le cœur chez les Vertébrés, a été découverte par Paul Bert chez la Seiche.

Chez le Poulpe, le nerf viscéral naît à droite et à gauche de la partie postérieure de la masse nerveuse sous-œsophagienne. Dans la région du cœur et des gros vaisseaux, on le cherchera de chaque côté de la veine cave, chez la femelle à droite, entre l'intestin et l'oviducte, à gauche entre la veine cave et l'oviducte; chez le mâle, à droite en dehors de l'intestin terminal, à gauche entre le canal déférent et la veine cave. Il quitte de chaque côté à ce niveau le foie, à la surface duquel il était appliqué, pour courir dans l'épaisseur de la paroi antérieure de la cellule péritonéale; il se dirige vers l'extérieur à la base de la branchie en décrivant une large courbe à concavité supérieure, passe dans le voisinage (au-dessus) du pore péritonéal, et va gagner le cœur veineux et la base de la branchie, où il offre une série de ganglions.

Comme pour le pneumogastrique des Vertébrés, la section d'un seul nerf viscéral a pour effet d'augmenter le nombre des pulsations du cœur et des gros vaisseaux; son excitation faible diminue ce nom-

¹ Peut-être, dans cette expérience, l'accélération des pulsations doit-elle être rapportée plutôt à l'excitation directe de la veine cave qu'à une action sur des fibres nerveuses accélérateurs.

bre ; l'excitation forte produit un arrêt complet en diastole. L'action de chaque nerf viscéral s'exerce sur la totalité des centres circulatoires sans que l'on remarque de différence entre les contractions de vaisseaux situés dans la moitié du corps où l'on opère et ceux de l'autre côté. La section ou l'excitation simultanée des nerfs viscéraux a naturellement une action plus énergique que lorsqu'il s'agit d'un seul.

Voici les détails d'une expérience destinée à mettre en lumière l'action des nerfs accélérateurs et modérateurs des centres circulatoires du Poulpe : Poulpe de taille moyenne fixé sur la planchette et plongé dans l'eau à une très petite profondeur. Le sac viscéral et le manteau sont placés de façon que la face pâle du manteau (face ventrale) regarde en haut. On introduit les doigts de la main gauche dans les deux cavités respiratoires, de façon à comprendre la cloison interrespiratoire entre l'indicateur et le médius. On divise cette cloison à l'aide de ciseaux mousses. On divise également largement la paroi du sac respiratoire par une incision médiane et longitudinale, partant de son bord libre et se prolongeant jusqu'à l'endroit où le sac respiratoire adhère au sac viscéral, c'est-à-dire au fond du sac respiratoire. Les deux lambeaux, droit et gauche, ainsi formés se rabattent naturellement latéralement, ce qui n'empêche pas l'animal de continuer à respirer. A ce moment le nombre des pulsations est de 33 par minute. Quelques instants se perdent à mettre en état la pile et les accessoires. Entre ce temps le nombre des pulsations tombe à 24-26 par minute. Les appendices glandulaires des veines battent donc six fois à six fois et demie par quart de minute. Ce chiffre se maintenant pendant quelques minutes, est annoté. On porte l'excitation électrique sur le nerf viscéral gauche : à cet effet on saisit avec les mors d'une pince une partie de la paroi de la cellule préritonéale voisine du nerf, et l'on exerce une traction suffisante pour attirer hors de l'eau la portion du nerf que l'on veut soumettre à l'excitation. Le nombre des pulsations baisse immédiatement de moitié (3 et demie au quart). On attend un instant, les pulsations reprennent bientôt leur rythme primitif. On porte les mors de la pince électrique sur la veine cave assez haut, de façon à exciter les fibres nerveuses accélérateurs. On obtient jusqu'à 15 pulsations au quart de minute. On attend de nouveau que le chiffre primitif de 6 au quart soit rétabli, et l'on pratique la section du nerf viscéral de droite. Le nombre des pulsations monte à 8 au quart. On pratique la section du nerf viscéral gauche, pulsations : 9 au quart.

Les gros vaisseaux et le cœur ne sont pas les seules parties de l'appareil circulatoire qui présentent chez le Poulpe des pulsations rythmiques. Le même phénomène s'observe sur toutes les veines, jusque dans leurs plus petites ramifications. On peut déjà s'assurer de ce fait en examinant à la loupe la branchie d'un Poulpe vivant, ouvert dans l'eau, mais les veines des bras se prêtent mieux encore à cette étude. Comme le sang veineux qui les remplit est incolore, il est bon d'injecter au préalable un liquide coloré peu irritant (eau de mer dans laquelle on a délayé le noir de la poche à encre, ou simplement eau de mer avec bleu de Prusse). Cette injection se fait très facilement par la grande veine cave.

Si l'on écorche avec soin un bras de Poulpe ainsi injecté, on aperçoit sous la peau deux grandes veines, une de chaque côté, qui règnent sur toute la longueur du bras ; ces veines, qui s'anastomosent fréquemment, sont en rapport avec tout un système de veinules sous-cutanées, aux ramifications les plus déliées. Tous ces vaisseaux subissent des mouvements alternatifs d'expansion, puis de resserrement. Des ondes de contraction les parcourent suivant la longueur. Le phénomène, pris dans son ensemble, n'a rien de bien régulier et rappelle les mouvements vermiculaires de l'intestin. Cependant, sur chaque portion de vaisseau considérée isolément, les contractions se succèdent d'une façon assez régulière et rythmée.

Ces battements paraissent entièrement indépendants du système nerveux central, puisqu'ils continuent pendant des heures entières sur des bras de Poulpe coupés. Plus d'une fois, j'ai pu observer au microscope ces contractions rythmiques sur de petits lambeaux de peau étalés à la surface d'un porte-objet, complètement séparés du corps de l'animal. Les contractions des veinules y sont extrêmement énergiques, la lumière du vaisseau semble chaque fois s'effacer complètement. La systole est brusque et très courte, la diastole beaucoup plus longue.

Il n'est pas nécessaire d'injecter les vaisseaux, ni même de léser la peau, pour observer chez le Poulpe les contractions vermiculaires des deux grosses veines du bras. Il suffit de regarder attentivement la surface humide et lisse du bras, en ayant soin de se placer de façon qu'elle réfléchisse un objet vivement éclairé. Les changements de position du reflet lumineux, à chaque contraction du vaisseau sous-jacent, s'observent alors facilement.

Jé me suis demandé si le système nerveux central n'exerce aucune

action sur ces phénomènes; j'avais, sur un bras de Poulpe isolé dont les vaisseaux avaient été injectés à l'eau de mer et au bleu de Prusse, mis à nu le gros cordon nerveux central pour le soumettre à une excitation électrique. L'expérience donna un résultat douteux. Le réseau des veinules est recouvert par un mince plan musculeux. Ces muscles se contractent à chaque excitation du cordon nerveux et empêchent complètement de se rendre compte de l'effet produit sur les vaisseaux.

L'appareil circulatoire entier du Poulpe est donc animé de pulsations rythmiques, mais le travail mécanique ainsi produit est fort dissemblable dans les différents départements vasculaires. La résistance que les grosses veines rencontrent dans la propulsion du sang, de la part de leurs propres parois et de la part du réseau capillaire de la branchie, est bien faible; aussi, la pression y est-elle peu élevée.

Chez un Poulpe fraîchement capturé, fixé dans le baquet d'opération, je pratiquai une fenêtre au côté gauche du sac respiratoire, de façon à tomber immédiatement sur la branchie et sur le cœur veineux; j'incisai le vaisseau branchial afférent et, par la boutonnière ainsi produite, j'introduisis jusque dans le cœur veineux l'extrémité horizontale, effilée, en forme de canule d'un tube en L coudé à angle droit. Une ligature servit à assujettir cette courte branche. La longue branche verticale devait faire fonction de manomètre et indiquer la pression à l'intérieur du cœur veineux, par la hauteur à laquelle le sang s'élèverait. La colonne de sang n'y monta qu'à une hauteur de 7 à 8 centimètres (liquide de 1047 de densité); elle offrit des oscillations de 1 centimètre de hauteur environ, dont les points les plus élevés coïncidaient naturellement avec la systole des cœurs veineux et alternaient, par conséquent, avec les contractions du cœur artériel.

La pression dans le système artériel est au contraire énorme; et le cœur artériel du Poulpe doit être considéré comme un moteur puissant. La pression fut prise chez quatre Poulpes dans l'artère céphalique à l'aide d'un tube en L, dont la courte branche était pareillement étirée en forme de canule et dont la branche verticale mesurait plus de 1 mètre. On obtint respectivement comme maximum de pression: 78, 78, 62, et 65 c. de sang (densité 1047 environ). Le sang monta par saccades et se maintint ensuite à un certain niveau en exécutant des oscillations très faibles ne dépassant guère 1 centimètre et cor-

resondant aux pulsations cardiaques. Tout effort avait pour effet de faire monter la colonne bleue. Les mouvements respiratoires paraurent avoir une action analogue.

Dans ces conditions la circulation est profondément troublée, puisque l'introduction dans le bout coupé de l'artère a pour effet d'oblitérer la voie par laquelle doit passer la presque totalité du sang artériel destiné aux organes. J'ai remédié à cet inconvénient en employant une canulè en T et en reliant le manomètre à la branche droite du T, tandis que les deux extrémités de la branche couchée du T étaient liées dans les deux bouts de l'artère coupée en travers. Je pus prendre ainsi la pression latérale sans troubler notablement la circulation.

Chez un gros Poulpe bien vigoureux, la colonne de sang atteignit la hauteur énorme de 105 centimètres. En admettant le chiffre de 1047 comme représentant la densité de ce liquide, on trouve que la pression dans la grande artère de ce Poulpe était d'environ 8 centimètres de mercure. Cette pression est donc supérieure à celle que Légerot et Jolyet (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 1872, p. 131 et p. 234) ont trouvée pour les Vertébrés à sang froid (30 à 50 millimètres de mercure chez *Testudo græca* ; 70 millimètres chez *Columba natrix* ; 30 millimètres chez une Tortue d'eau douce ; 65 à 70 millimètres chez les anguilles).

La quantité de sang que le cœur artériel verse à chaque systole dans le système artériel a été trouvée dans deux expériences, respectivement de 52 et de 33 centigrammes. Le premier chiffre se rapporte à un Poulpe de taille moyenne qui fournit par une canule introduite dans l'artère 3^g,69 de sang en 7 pulsations. Le second Poulpe, plus petit, fournit 3^g,33 en 10 pulsations.

Les recherches de Milne-Edwards et de Langer¹ ont montré que chez le Poulpe le passage des artéριοles aux veinules se fait partout par l'intermédiaire de réseaux capillaires. Le système de lacunes, si développé chez les autres groupes de Mollusques, fait entièrement défaut ici. Un vaste sinus veineux se trouve cependant intercalé dans

¹ H. MILNE-EDWARDS et VALENCIENNES, *Ann. des sc. naturelles*, 1845, p. 307-315. — H. MILNE-EDWARDS, *Ann. des sc. nat.*, appareil circulatoire du Poulpe, 1845, p. 341-353, pl. XIII-XVI (3^e série). — *Mém. de l'Acad. des sc.*, XX, Paris, 1849, p. 443-483. — C. LANGER, *Ueber das capillare Blutgefäßsystem der Cephalopoden*. Taf. XI, p. 488-492. *Sitzungsber. der mat. naturw. Cl. der K. Akad. d. Wiss. zu Wien*, 1850, V.

les voies que le sang veineux parcourt pour se rendre aux branchies. Ce sinus veineux contient, comme on sait, chez le Poulpe, toute la partie du tube digestif comprise entre le pharynx et l'intestin terminal, puis la grosse artère céphalique, les deux canaux excréteurs du foie, les glandes salivaires, etc. C'est ici le lieu de nous occuper d'une question qui a été résolue dans différents sens par les anatomistes ¹. Existe-t-il chez les Céphalopodes comme chez d'autres Mollusques, des communications directes entre l'eau extérieure et l'appareil circulatoire ? Y a-t-il mélange entre le sang et l'eau ?

L'étude attentive que j'ai faite de cette question me permet d'y répondre négativement.

La densité élevée du sang de Poulpe, la proportion énorme de matériaux solides qu'il contient nous indiquent déjà que nous n'avons pas affaire à un liquide physiologique dilué par l'eau de mer. La pression énorme dans les artères, mais avant tout l'étude anatomique du système circulatoire du Poulpe, prouvent que ce système est complètement clos et que le sinus veineux dont il a été question plus haut ne communique pas avec les cellules péritonéales, comme l'admettait Krohn. J'ai poussé différentes masses à injection dans le système artériel et dans le système veineux, tantôt par les vaisseaux afférents ou efférents des branchies, tantôt par la périphérie, notamment en introduisant directement la canule dans le sinus viscéral dorsal. Jamais dans ces conditions la matière à injection ne pénètre dans les cellules péritonéales, jamais elle ne se montre à l'extérieur. Enfin j'ai plus d'une fois injecté la cavité des cellules péritonéales en introduisant la canule de la seringue dans le pore péritonéal. On s'aperçoit alors que les cellules péritonéales s'étendent jusque sur la face dorsale de l'animal, beaucoup plus loin qu'on ne l'aurait cru de prime abord ; mais jamais la masse à injection ne pénètre dans le sinus veineux, jamais elle n'entre dans les vaisseaux. On pourra s'assurer également que la cellule droite ne communique pas avec la gauche ; il suffit de les injecter avec des liquides différemment colorés.

Mais la disposition et les rapports des cellules péritonéales avec le sinus veineux s'étudieront surtout avec fruit sur des Poulpes dont les organes ont macéré pendant quelques jours dans l'acide nitrique

¹ KROHN, *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1839, p. 336. — P.-J. VAN BENEDEN, *Sur la circulation dans les animaux inférieurs. Comptes rendus*, XX, 1845, p. 516. — MILNE-EDWARDS, *Ann. des sc. nat.*, 1845, III.

dilué (au dixième ou au quinzième). Comme je l'ai montré dans un travail précédent¹, l'action de l'acide nitrique est ici comparable à celle de l'acide chronique²; elle est éminemment favorable à l'étude des organes creux, qui se trouvent ainsi fixés dans leurs rapports, et dont les cavités restent béantes, même après qu'on a pénétré dans leur intérieur avec les instruments de dissection.

Sur un Poulpe traité par l'acide nitrique on verra clairement que la cloison transversale, qui sépare le sinus veineux postérieur des cellules péritonéales, est complète et n'offre aucune fente communiquant avec la cavité des cellules péritonéales. Cette cloison est seulement perforée de deux ouvertures livrant passage, l'une à l'intestin au moment où il se rend du compartiment ou sinus postérieur dans la cellule péritonéale antérieure droite, l'autre à l'artère aorte qui suit une marche inverse. En outre cette cavité veineuse postérieure se continue à droite et à gauche en un tube veineux (tubes péritonéaux de Milne-Edwards) qui se jette de chaque côté dans une des deux branches de division de la veine cave.

- La cellule péritonéale gauche contient chez le Poulpe la moitié gauche du cœur aortique, de la veine cave et des autres gros vaisseaux; les appendices glanduliformes y flottent librement. La cellule péritonéale droite contient la moitié droite des mêmes parties, plus une portion de l'artère aorte, et toute l'étendue de l'intestin comprise entre le cæcum et l'anus. La branchie étant située à l'extérieur des cellules péritonéales, librement étalée à droite et à gauche dans la cavité palléale, il s'ensuit que les vaisseaux branchiaux afférents et efférents sont en partie situés à l'intérieur et en partie à l'extérieur de la cellule péritonéale dont ils doivent traverser la paroi. Les cœurs veineux sont situés en dehors des cellules péritonéales. De chaque cœur veineux part un organe d'usage énigmatique. C'est un tube membraneux et musculéux situé dans la cellule péritonéale, à la paroi antérieure de laquelle il se trouve appliqué; il part du cœur veineux auquel il adhère pour se diriger transversalement jusqu'auprès du pore péritonéal où il se termine, en s'atténuant, par un orifice béant ouvert dans la cavité de la cellule péritonéale. Son autre extrémité élargie semble se continuer avec l'enveloppe du cœur veineux, comme le montrent les résultats d'injections co-

¹ LÉON FREDERICQ, *Contributions à l'étude des Echinides*, in *Arch. de zoologie expérimentale*.

² His, *Ueber Präparate zum Situs viscerum*.

lorées poussées par l'orifice libre du tube en question. Cet organe énigmatique ne semble guère avoir attiré l'attention des nombreux anatomistes qui ont disséqué le Poulpe.

Le procédé de la macération dans l'acide nitrique offre dans le cas présent un avantage spécial : il permet d'étudier complètement le mode de distribution du sang dans les divers organes au moment de la mort de l'animal ; le sang se trouve coagulé sur place par l'acide nitrique. On peut s'assurer de cette façon que le sinus veineux dorsal contient une grande quantité de sang, mais seulement dans sa partie inférieure. On trouve de volumineux caillots moulés sur le cæcum et sur l'estomac. La portion de ce sinus qui est appliquée à la face postérieure du foie et qui contient l'œsophage, le jabot et l'artère aorte, renferme à peine des traces de sang. On retrouve quelques petits caillots dans sa portion supérieure entre les glandes salivaires. Contrairement à ce qui a lieu pour les Vertébrés, le cœur et les artères sont remplis de sang.

§ III. URINE.

Les cæcums péritonéaux dont il a été question au chapitre précédent sont ordinairement remplis d'un liquide clair, parfois filant, tenant en suspension un grand nombre de corpuscules solides de nature variable : granulations brunes, globules de carbonate de calcium à structure cristalline radiée, cellules épithéliales, parasites (*Dicyæma*), etc. On les a fréquemment considérés comme représentant un système aquifère, et le liquide dont ils sont remplis, comme de l'eau de mer, destinée à se mélanger au sang ou seulement à baigner les vaisseaux. C'est une erreur ; l'eau de mer ne pénètre jamais à l'intérieur des cellules péritonéales dont les orifices sont ordinairement fermés ; le liquide qui les remplit est un produit de sécrétion des appendices glanduliformes des veines et est destiné à être rejeté à l'extérieur, comme l'urine des Vertébrés. Quiconque ouvrira un certain nombre de Poulpes vivants aura l'occasion de vérifier ce fait : les pores péritonéaux, qui d'ordinaire sont fermés, se relâchent parfois et le liquide contenu dans les cellules péritonéales est expulsé au dehors ; il y a ici une véritable miction intermittente.

Dès 1835, le liquide des cæcums péritonéaux fut considéré par

Mayer¹ comme de l'urine et les appendices glanduliformes des veines comme jouant le rôle de reins; von Siebold² y trouva des groupes de cristaux rhomboédriques de couleur cramoisie. Krohn³ les rencontra constamment chez la Seiche, mais les chercha vainement chez le Poulpe et le Calmar. E. Harless⁴ y démontra l'existence de l'acide urique par la réaction de la murexide. P. Bert confirma le fait en ce qui regarde la Seiche; tandis que chez le Nautille l'acide urique fut à diverses reprises recherché sans résultat.

Huxley⁵ déclare que les concrétions terreuses de l'urine des Céphalopodes sont principalement composées de phosphate de calcium, mais qu'elles ne contiennent pas de traces d'acide urique.

D'après Paul Bert, l'urine de la Seiche ne contient pas d'urée, mais le procédé qu'il a suivi était plutôt de nature à détruire l'urée, s'il s'en était trouvé, qu'à déceler sa présence. (*Le liquide urinaire filtré, additionné d'un peu d'acide nitrique et évaporé avec soin, ne donne aucun cristal que l'on puisse rapporter au nitrate d'urée.* Paul Bert, p. 59, *loc. cit.*)

La composition chimique de l'urine n'est donc pas la même chez les différentes espèces de Céphalopodes. Chez le Poulpe je n'ai trouvé ni acide urique ni urée, mais de la guanine. Voici comment j'ai opéré: environ 18 grammes d'urine recueillie dans les cæcums péritonéaux de plusieurs Poulpes (liquide d'une densité de 1.035) furent mélangés avec plusieurs volumes d'alcool fort. Il se forma un précipité composé en majeure partie de substances albuminoïdes. Le liquide filtré fut évaporé d'abord à feu nu, puis au bain-marie. Le résidu qu'il laissa avait une saveur franchement salée, il fut repris par une petite quantité d'alcool absolu. Cette solution alcoolique filtrée fut évaporée au bain-marie à un très petit volume: elle laissa déposer des gouttelettes réfringentes. Elle fut additionnée de quelques gouttes d'acide nitrique. Il se produisit une très légère effervescence, puis, au bout de quelque temps, le liquide laissa déposer

¹ MAYER, *Analekten f. vergl. Anatomie*. Bonn, 1836. *Zur Anatomie der Sepien*, p. 2-63.

² VON SIEBOLD, *Anatomie comparée*, trad. Spring et Lacordaire.

³ KROHN, *Ueber das Vorkommen von Entozoen und Kystallablagerungen in den schwammigen Venenanhangen der Cephalopoden*. *Forsteips N. Notizen*, Bd XI, 1839, n° 234, p. 213-216.

⁴ E. HARLESS, *Ueber die Niere der Sepia*. *Arch. f. Naturgeschichte*, 1847, I, p. 1. 8. Taf. I.

⁵ HUXLEY, *The Anatomy of Invertebrate Animals*, 1877, p.

quelques aiguilles cristallines réunies en houppes, et un petit nombre de prismes droits à quatre pans, terminés par des faces horizontales; aucune de ces formes cristallines ne put être rapportée au nitrate d'urée. Ces cristaux chauffés sur la lame de platine laissèrent un résidu blanc qui parut être un composé de magnésium. Le liquide urinaire du Poulpe ne contient donc pas d'urée.

Le précipité obtenu par l'alcool dans l'opération précédente fut réuni au résidu insoluble dans l'alcool absolu, puis bouilli avec plusieurs portions d'eau distillée.

La solution aqueuse filtrée fut évaporée à un très petit volume, versée dans un verre de montre et additionnée d'acide azotique; il se produisit un précipité floconneux dans lequel l'examen microscopique ne fit découvrir aucune trace de cristallisation même après vingt-quatre heures d'attente. On évapora à sec et l'on soumit le résidu à l'épreuve de la murexide. Le résultat fut négatif: l'ébullition, en présence de l'acide nitrique, donna un résidu brun grisâtre, qui par l'ammoniaque ou la soude ne changea pas notablement de couleur. L'urine du Poulpe ne contient donc pas d'acide urique.

Les concrétions pierreuses qui se trouvent à la surface des appendices glanduliformes des veines furent également soumises à l'épreuve de la murexide: elles se dissolvèrent dans l'acide nitrique chaud avec une légère effervescence. La solution nitrique fut soumise à l'ébullition et l'acide nitrique chassé. On obtint de cette façon non pas un résidu rouge, mais un enduit brillant d'un beau jaune-citron. L'addition d'ammoniaque n'y produisit pas la belle couleur de la murexide, mais l'addition d'une goutte de lessive de potasse colora la masse en rouge. La coloration rouge devint d'un beau violet par la chaleur. Les concrétions ne donnent donc pas la réaction de l'acide urique, mais celle de la guanine (ou de la xanthine). On s'assura qu'il ne s'agissait pas d'une coloration produite par des substances albuminoïdes, en répétant l'essai avec un fragment du tissu de la veine: le résultat fut négatif. On essaya de la même façon un échantillon de guanine pure, puis un échantillon de xanthine pure et l'on obtint la même succession de teintes identiques: jaune, rouge, violet. Le peu de matière dont je disposais ne me permit pas de faire d'autres essais.

§ IV. RESPIRATION.

Les mouvements respiratoires des Céphalopodes consistent, comme l'on sait, dans l'expansion et le resserrement alternatif et rythmé du manteau musculéux qui entoure la cavité respiratoire. L'entonnoir et ses valvules latérales jouent également un rôle actif dans les mouvements respiratoires.

Les nerfs de toutes ces parties émanent du bord et des angles postérieurs de la masse sous-œsophagienne. C'est dans la partie postérieure de cette masse nerveuse que Paul Bert place le centre physiologique des mouvements respiratoires chez la Seiche.

Les expériences que j'ai faites sur le Poulpe s'accordent pleinement avec cette manière de voir. Ainsi, la section de la tête abolit sur-le-champ tout mouvement respiratoire, tandis que l'ablation de la masse sus-œsophagienne seule ne les arrête pas. C'est donc dans la masse sous-œsophagienne qu'il faut chercher leur centre.

Les nerfs des muscles respiratoires sont mixtes; le nerf palléal qui forme le ganglion palléal anime tous les muscles du manteau, et c'est à lui qu'est due la sensibilité de la peau qui recouvre le manteau à l'extérieur et de la muqueuse qui tapisse sa surface interne respiratoire. Ainsi, la section d'un seul nerf palléal abolit complètement la sensibilité et la motilité dans la moitié correspondante du manteau. Cependant, les mouvements de l'autre moitié peuvent suppléer plus ou moins à cette paralysie unilatérale, et l'animal continuera à vivre. La section des deux nerfs palléaux abolit complètement les mouvements respiratoires du manteau et est nécessairement mortelle, car les ganglions palléaux ne sont pas des centres de mouvements respiratoires.

Cette section est une opération des plus simples, il n'est même pas indispensable de fixer le Poulpe. Le nerf palléal, pour se rendre du sac viscéral au manteau, suit un petit pont de substance musculaire qui relie, de chaque côté, la partie supérieure du manteau au corps de l'animal. Il faut introduire le doigt indicateur dans la cavité respiratoire, accrocher ce pont musculéux et l'amener au dehors; on aperçoit immédiatement, sous la muqueuse, le nerf viscéral, le ganglion viscéral ou étoilé et les filets nerveux divergents qui en partent. Une plaie insignifiante suffit pour couper le nerf.

Si l'on excite le bout périphérique du nerf palléal (mécanique-

ment ou par l'électricité) ou, ce qui revient au même, si l'on porte directement l'excitation sur le ganglion palléal, on obtient une contraction énergique, un mouvement d'inspiration de la moitié correspondante du manteau. L'excitation du bout central provoque de la douleur; l'animal change de couleur, se hérisse, fait des efforts convulsifs pour s'échapper et exécute des mouvements énergiques d'expiration (de l'autre côté du manteau naturellement). La section des deux nerfs palléaux paralyse le sac respiratoire, mais n'abolit pas les autres mouvements de la respiration. L'entonnoir et les valvules continuent, pendant un certain temps, à exécuter leurs mouvements rythmiques. S'il faut considérer les mouvements respiratoires du Poulpe comme des mouvements réflexes, les nerfs palléaux ne présentent dans l'arc nerveux réflexe de Marshall-Hall que le cordon moteur, centrifuge. Le cordon sensitif, celui qui transmet les impressions que le centre respiratoire transforme en incitations motrices, ce cordon sensitif doit être cherché ailleurs.

Je fus un jour fort étonné, en ouvrant un Poulpe (fixé sous l'eau), de trouver ses pulsations cardiaques exactement isochromes avec les mouvements de la respiration. La contraction du cœur artériel correspondait chaque fois au sommet de l'inspiration, la contraction du vaisseau efférent de la branchie, au milieu de l'expiration. Le Poulpe s'étant affaibli, ses pulsations devinrent intermittentes; mais chaque fois que le cœur s'arrêtait, la respiration s'arrêtait également; chaque fois que les pulsations reprenaient, les mouvements respiratoires reprenaient également. Il y avait là plus qu'une simple coïncidence. La voie par laquelle les mouvements de la circulation retentissaient sur ceux de la respiration, me sembla devoir être cherchée dans les nerfs viscéraux; je les coupai tous deux, la respiration s'arrêta brusquement, quoique les pulsations cardiaques eussent repris de plus belle. L'excitation du bout central d'un nerf viscéral coupé parut causer une violente douleur; l'animal donna tous les signes d'une vive agitation, mais cette excitation du nerf viscéral provoqua également, par voie réflexe, des mouvements respiratoires énergiques.

Ce synchronisme des mouvements respiratoires et des battements du cœur n'existe pas d'ordinaire chez le Poulpe. Les effets de la section ou de l'excitation des nerfs viscéraux m'ont, au contraire, paru constants.

J'ai coupé les nerfs viscéraux chez plusieurs Poulpes et j'ai, en

général, obtenu un arrêt immédiat des mouvements respiratoires. L'excitation passagère du bout central du nerf viscéral faisait réapparaître les mouvements respiratoires, parfois pendant plusieurs minutes.

Si l'excitation est faible, on n'obtient rien, mais en augmentant graduellement l'excitation on arrive à un moment où elle est suffisante pour provoquer l'acte réflexe. Un fait digne d'être noté, c'est qu'il est impossible, en graduant l'excitation, d'en trouver une qui ne donne naissance qu'à un seul mouvement respiratoire. L'excitation du nerf viscéral est toujours suivie par voie réflexe d'une série de mouvements respiratoires rythmiques.

L'arc nerveux réflexe qui préside à la respiration, chez le Poulpe, se trouve ainsi complété. Le nerf viscéral y représente la portion centripète, la masse nerveuse sous-œsophagienne est le centre réflexe, et le nerf palléal la portion centrifuge¹.

Les nerfs viscéraux donnent la sensibilité à une grande partie de la muqueuse qui revêt la face viscérale de la cavité respiratoire; ils animent la tunique musculaire qui revêt la masse viscérale; enfin, ils fournissent des nerfs aux gros vaisseaux, au cœur, aux pores péritonéaux et aux branchies.

Quelles sont, dans le nerf viscéral, les fibres qui provoquent le réflexe respiratoire? Sont-ce celles qui proviennent du cœur, ou celles qui donnent la sensibilité à la branchie? Il est assez difficile de répondre à cette question, parce que l'ablation des branchies ne peut se faire sans altérer profondément la circulation.

L'ablation des deux branchies, pratiquée en liant les vaisseaux, fut, dans un cas, suivie d'un arrêt de la respiration. Dans un second cas, les mouvements respiratoires se ralentirent seulement, ils tombèrent de 32 à 19 par minute. Je coupai les nerfs viscéraux, la respiration s'arrêta.

Cette action du nerf viscéral sur le réflexe respiratoire est un second point de ressemblance que ce nerf offre avec le pneumogastrique des Vertébrés.

L'expérience suivante prouve que les nerfs viscéraux ne sont pas les seuls cordons nerveux périphériques qui, par les impressions

¹ Le mécanisme de l'innervation respiratoire serait donc ici sensiblement différent de celui des vertébrés supérieurs. Chez l'Homme et les Mammifères, les mouvements respiratoires sont sous la dépendance d'un centre nerveux automatique, le *nœud vital*, qui semble capable de fonctionner en l'absence de toute excitation centripète.

qu'ils transmettent aux centres nerveux, peuvent provoquer le réflexe respiratoire.

On coupe chez un Poulpe les deux nerfs viscéraux, aussitôt la respiration s'arrête. Il suffit alors, pour provoquer une série de mouvements respiratoires, d'exciter fortement un nerf périphérique quelconque, de pincer ou d'électriser la peau des bras, de la tête, de blesser les paupières, etc. Mais ces mouvements respiratoires provoqués s'arrêtent bientôt; le Poulpe oublie de respirer quand les impressions sensibles ne viennent pas exciter son centre respiratoire sous-œsophagien.

Quoi qu'il en soit, l'intégrité des nerfs viscéraux, des masses sous-œsophagiennes et des nerfs palléaux, paraît seule indispensable à la production normale des mouvements respiratoires. J'ai pu couper tous les bras à leur base, enlever le ganglion sus-œsophagien, sans arrêter les mouvements de la respiration.

Chez les Mammifères, la composition chimique du sang qui baigne le nœud vital paraît avoir une influence considérable sur le rythme des mouvements respiratoires. En est-il de même chez le Poulpe? Les quelques expériences que j'ai instituées, dans le but de résoudre cette question, m'ont conduit à des résultats assez inattendus.

Ainsi, l'interruption de la circulation céphalique, loin d'accélérer les mouvements respiratoires, les ralentit. La compression temporaire (entre les doigts) de l'artère céphalique ou sa ligature a constamment pour effet de diminuer le nombre des mouvements respiratoires.

Expérience. — Poulpe de taille moyenne respirant 28 à 29 fois par minute dans l'aquarium. On le fixe sur la planche et le plonge dans le baquet d'opération. On met à nu l'artère céphalique. L'animal offre à présent 34 à 35 mouvements respiratoires à la minute. Ce chiffre se maintient pendant plusieurs minutes. On comprime l'artère entre les doigts, de façon à intercepter complètement l'arrivée du sang veineux aux centres nerveux. La respiration tombe à 26 et 27 par minute. On supprime la compression pendant une minute : 33 R. pendant cette minute. On comprime de nouveau l'artère : première minute de compression, 30 R.; deuxième minute, 27 R.; troisième minute, 24 R.

Chez un autre Poulpe, l'artère fut liée. Le nombre des mouvements respiratoires tomba successivement de 31 à 25, 18, 20, 18, 10 1/2 enfin 8 à 9 R. par minute dans l'espace de vingt-cinq minutes.

De même, le séjour dans une eau peu aérée (eau de mer bouillie) fait en général baisser le nombre des respirations. Enfin, si l'on retire un Poulpe de l'eau et si, après l'avoir laissé à l'air pendant plusieurs minutes, on le replace ensuite dans son élément, il n'accélère pas ses mouvements respiratoires pour réparer le déficit d'oxygène. Ses mouvements respiratoires seront au contraire plus lents.

Un Poulpe que l'on retire de l'eau restera souvent pendant plusieurs secondes sans bouger, puis il exécutera de petits mouvements respiratoires lents. A mesure que le séjour hors de l'eau se prolonge, la respiration devient de moins en moins fréquente.

Il est fort singulier que le nombre des respirations baisse quand l'hématose est en souffrance, quand l'animal est exposé à l'air par exemple. Il éprouve cependant, dans ce cas, un sentiment de malaise évident, comme le montre l'observation suivante : les Poulpes, dans mes aquariums, se tenaient ordinairement assez paisiblement, ne cherchaient jamais à fuir en quittant leur prison, comme il leur eût été facile de le faire. Chaque aquarium offrait, au milieu de son fond, un orifice ordinairement fermé. Si l'on retirait le bouchon, l'eau s'écoulait rapidement et les Poulpes se trouvaient bientôt à sec. Aussitôt, ils entraient dans une grande agitation, parcouraient en rampant le fond de l'aquarium, puis se mettaient en mesure d'escalader les parois verticales de leur prison, grâce à leurs bras garnis de ventouses. Ils y parvenaient en quelques instants et franchissaient le rebord, pour aller tomber à terre, où ils seraient morts asphyxiés, si l'on n'était venu à leur secours.

A côté de ces influences qui diminuent le nombre des mouvements respiratoires, on peut en placer une autre dont l'effet est diamétralement opposé. Quand on excite fortement un Poulpe, qu'on cherche à le tourmenter, à le saisir, on voit ordinairement ses mouvements respiratoires s'accélérer pendant quelque temps.

On a vu, au chapitre du sang, en quoi consistent les phénomènes chimiques de la respiration. D'après Jolyet et Regnard¹, l'activité respiratoire du Poulpe est notablement supérieure à celle des Mollusques lamelibranches, mais en général inférieure à celle des Crustacés et des Poissons, comme le montre le tableau suivant. Les chiffres indiquent, en centimètres cubes, le volume d'oxygène absorbé par heure et par kilogramme d'animal :

¹ Félix JOLYET et Paul REGNARD, *Recherches sur la respiration des animaux aquatiques*. Paris, 1877.

Poissons	54,0	à	171,0
Crustacés.....	44,2	à	125,0
Poulpes.....	44,2	et	43,5
Huîtres, Moules.....	13,4	et	12,2
Astéries.....	32,0		

Il serait intéressant de faire des analyses de gaz de sang veineux et artériel de Poulpe; l'opération n'est pas entourée de bien grandes difficultés anatomiques. Il est malheureusement difficile d'avoir, au bord de la mer, une pompe à mercure, et l'installation compliquée inhérente aux méthodes gazométriques.

§ V. FONCTION CHROMATIQUE.

BIBLIOGRAPHIE.

- SAN GIOVANI, Des divers ordres de couleur des globules chromatophores chez plusieurs Mollusques céphalopodes. *Ann. des sc. nat.*, 1829, 1^{re} série, t. XVI, p. 308 et 315.
- DELLE CHIAJE, *Memorie*, t. IV, p. 63. — *Descriz.* t. I, p. 14. Napoli, 1829.
- CARUS, *Icones sepiarum*. *Nov. act. Acad. Cæs. Leop.* 1824, XII, 1, p. 319.
- RUD. WAGNER, Ueber das Farbenspiel, den Bau der Chromatophoren und das Athmen der Cephalopoden. *Oken's Isis*, 1833, p. 159. — Ueber die merkwürdige Bewegung der Farbenzellen der Cephalopoden. *Archiv f. Naturgeschichte*, 1841, VII, 1, p. 35. — *Icones Zootomicæ*, 1841, Taf. XXIX, fig. 8-13.
- KÖLLIKER, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, 1844, p. 71.
- E. HARLESS, *Untersuchungen über die Chromatophoren bei Loligo*. *Arch. f. Naturgeschichte*, 1846, p. 34-44, pl.
- BRÜCKE, *Vergleichende Bemerkungen über Farben und Farbenwechsel bei den Cephalopoden*. *Sitzungsberichte d. Wiener Akad. math. naturwiss. Kl.*, 1852, VIII, p. 196-200.
- FR. LEYDIG, Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel. *Sitzungsber. der Nat. Ver. d. preuss. Rhein. Westf.*, 33 Jahrg., p. 122.
- H. MÜLLER, *Zeitschrift. wiss. Zool.*, 1853, IV, p. 337.
- FR. BOLL, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Bonn, 1869, p. 62-72, fig. 36-43. Supplément aux Archives de Max Schultze.
- KEFERSTEIN, *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, Bd III, 2, p. 1324.
- HARTING, Les chromatophores des embryons de Loligo vulgaris. *Niederländisches Archiv für Zoologie*, Bd II, Heft 3, avec planche, 1874, p. 8-23.
- Voir également: P. BERT, *Physiologie de la Seiche*. Verany, Ferussac et d'Orbigny, Aristote, etc.
- Pour la couche des paillettes (*Flitternschicht*), outre les mémoires cités plus haut de M. Müller, Brücke et Boll, consulter:
- HENSEN, Ueber das Auge der Cephalopoden. *Zeitsch. f. wiss. Zoologie*, 1865, XV, p. 164.

Les Céphalopodes jouissent, comme on sait, du pouvoir de modifier à chaque instant la couleur de leur peau. Cette remarquable propriété était connue d'Aristote : *Pour attraper les poissons, il (le*

Polype) *change de couleur et prend celle des pierres entre lesquelles il s'approche. La peur opère en lui un pareil changement de couleur*¹.

On ignora longtemps le mécanisme de cet étrange phénomène; ce n'est que depuis une cinquantaine d'années que la lumière a commencé à se faire. R. Wagner montra que ces changements de couleur sont dus à l'expansion et au retrait successif d'une infinité de cellules à pigment (chromatophores), dont la peau des Céphalopodes est parsemée. Kölliker découvrit les fibres musculaires radiées qui s'attachent à la membrane du chromatophore, et dont la contraction produit l'expansion de la cellule à pigment par une espèce d'étirement de la membrane. La phase de retrait de la cellule est passive; elle est due au relâchement des fibres musculaires radiées et à l'élasticité de l'enveloppe du chromatophore qui revient sur lui-même. Harless, Brücke, H. Müller, Fr. Boll, Keferstein, confirment entièrement cette manière de voir, qui est devenue classique.

Brücke découvrit, en outre, que sous la couche des chromatophores s'en trouve une parsemée de lamelles miroitantes (*Fl. iternschicht*). C'est cette couche de paillettes qui donne à la peau de certains Céphalopodes ces admirables reflets irisés, dont la peinture ne pourra jamais donner qu'une image affaiblie.

Il y a peu de faits, en physiologie, dont l'explication soit plus claire et plus rationnelle que celle de ces changements de coloration. Harting a cependant cherché à renverser les idées régnantes sur la matière, et à y substituer une hypothèse tout inverse. Se basant sur quelques observations faites chez des embryons de *Loligo*, il suppose que les fibres radiaires des chromatophores ne sont pas des fibres musculaires, mais peut-être un appareil nerveux terminal. Le chromatophore ne serait aucunement un corps passif, mais serait au contraire le siège actif des divers mouvements qui lui font adopter tantôt la figure d'un globule, tantôt celle d'une lamelle très mince. L'état de contraction du chromatophore serait, dans cet ordre d'idées, sa phase active; l'état d'expansion correspondrait au repos. Les fibres radiaires sont, dans cette hypothèse, destituées de leur rôle, et sont considérées non comme des fibres musculaires, mais peut-être comme un appareil nerveux terminal.

Comme on le verra plus loin, les résultats de mes expériences de section et d'excitation des nerfs, qui se rendent aux muscles des

¹ *Histoire des animaux*, d'Aristote. Trad. Camus, Paris, 1783, liv. IV, ch. xxxvii, p. 595.

chromatophores, ne peuvent s'expliquer qu'en admettant les idées de Kölliker, de Harless et de Boll, et sont en contradiction flagrante avec l'hypothèse de Harting. La phase de retrait du chromatophore (teinte claire de l'animal) représente bien l'état passif; la phase d'expansion (coloration foncée de l'animal) correspond à la contraction active des muscles radiés.

Les Céphalopodes ne sont pas les seuls êtres dont la peau change ainsi de coloration. Le Caméléon, beaucoup de Batraciens, de Poissons et de Crustacés, présentent des phénomènes analogues. En général, chez les Poissons, les changements de coloration ont pour résultat d'harmoniser le ton de l'animal avec celui du fond sur lequel il vit. C'est un cas de mimétisme¹.

Il n'y a aucun doute que les changements de coloration que présentent les Céphalopodes n'aient fréquemment cette signification. Sous ce rapport, je n'ai guère eu l'occasion de faire des expériences sur les Poulpes, n'ayant pas eu à ma disposition de bassins suffisamment vastes. Il m'a semblé cependant qu'un Poulpe que l'on place sur un fond de sable clair, prend assez souvent lui-même une teinte claire, surtout lorsqu'il est exposé au soleil. Ordinairement, il ne se sent pas en sûreté à découvert; il rampe sur le fond à l'aide de ses longs bras ou bien il nage par saccades à reculons, jusqu'à ce qu'il ait trouvé quelque réduit obscur, touffe de varechs ou anfractuosités sous une pierre, où il puisse se cacher; il reprend alors sa teinte foncée habituelle.

Les Sépioles présentent un fait de mimétisme plus remarquable. On peut les observer en assez grand nombre à marée basse sur les grèves sablonneuses de la pointe E. de l'île de Batz; j'en ai trouvé également à Roléa. Ces gracieux petits animaux nagent de préférence sur les fonds de sable vivement éclairés du soleil, là où l'eau est peu profonde et chaude. Ils fuient à reculons et par saccades. Leur corps offre exactement la teinte du fond de sable, de sorte qu'on les distinguerait souvent avec peine si leur ombre, projetée sur le fond, ne les trahissait. Quand on les poursuit, ils lancent fréquemment leur encre sous forme d'un petit nuage noir, qui reste suspendu dans l'eau sans se délayer. Avant de lancer leur encre, ils changent brusquement de couleur, deviennent presque noirs, puis reprennent immédiatement leur teinte grise, après avoir aban-

¹ G. POUCHET, *Des changements de colorations sous l'influence des nerfs*, 1876, in *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1876, p. 1-9 et 115-165.

donné derrière eux un nuage noir ayant à peu près les dimensions de leur corps. Celui qui les voit pour la première fois, pourra se laisser prendre à ce stratagème, lâchera la proie pour l'ombre et saisira vivement le nuage d'encre alors que la Sépiole est déjà loin. D'autres fois, les Sépioles, après avoir lancé leur encre, vont vivement s'enterrer dans le sable. Les yeux et la petite portion du corps qui reste à découvert se confondent alors, à s'y méprendre, avec le fond. Malgré ces petites ruses, les Sépioles se prennent assez facilement, même à la main.

Chez le Poulpe, les variations de coloration me paraissent avoir, en général, une autre signification que je comparerai volontiers à celle des changements produits par les vaso-moteurs du visage humain. Comme Aristote le remarquait déjà, ils expriment les diverses émotions, surtout la colère, l'irritation ou la peur.

Un Poulpe qui respire paisiblement dans l'aquarium a souvent une couleur assez claire et la peau du manteau presque lisse. Il suffit d'approcher à travers la glace le poing fermé dans la direction de l'animal, pour voir immédiatement les chromatophores de la peau qui entoure l'œil entrer en action, principalement ceux qui sont situés dans la direction de la longueur de la pupille : une tache foncée, presque noire, apparaît instantanément aux deux extrémités de la pupille qui se dilate.

Le phénomène disparaît presque aussi vite qu'il est apparu. L'expérience peut être répétée un certain nombre de fois avec le même résultat jusqu'au moment où l'animal, fatigué d'être inquiété, quitte la place pour aller chercher le repos à l'autre extrémité de l'aquarium. Si on le poursuit à l'aide d'une baguette, si on l'excite plus fort, si par exemple on tente d'introduire la baguette dans la cavité respiratoire, il entre dans une grande fureur, ses bras battent l'eau, cherchent à saisir ou à repousser le corps vulnérant ; tout son corps prend une teinte très foncée et les papilles qui couvrent son dos se hérissent. Dans cet état, il doit faire sur ses ennemis une impression particulière. Souvent il fuit à reculons en lançant un vigoureux jet d'eau par un brusque mouvement d'expiration. Souvent aussi il lance son encre.

Ces changements de coloration sont sous la dépendance du système nerveux central. Il suffit de la section du nerf qui se rend aux muscles des chromatophores pour paralyser ces derniers, pour amener la phase passive, de retrait des chromatophores. Toute la

partie de la peau innervée par le nerf pâlit immédiatement et présente alors le minimum de coloration. L'excitation du bout périphérique du nerf coupé a précisément l'effet contraire. Dans ce cas, tous les chromatophores qui se trouvent sous sa dépendance sont amenés à l'état d'expansion par suite de la contraction des muscles radiés, et la partie correspondante de la peau présente le maximum de coloration¹.

Grâce à leur situation superficielle et à leur distribution étendue, les nerfs palléaux se prêtent étonnamment bien à la démonstration de ces faits. Chacun de ces nerfs, après avoir formé le ganglion étoilé, s'épanouit en un grand nombre de rameaux qui président à la sensibilité et à la motilité dans la moitié correspondante du manteau ou sac respiratoire, et tiennent également sous leur dépendance les changements des chromatophores de cette moitié du manteau.

Il suffit de couper un nerf palléal pour paralyser les muscles de la respiration de ce côté et pour abolir complètement le jeu des chromatophores de ce côté. La moitié du manteau pâlit immédiatement, et il n'est plus au pouvoir de l'animal de changer la teinte claire et uniforme qui se produit alors et qui tranche vivement avec le ton foncé de l'autre côté du manteau. Si, au contraire, l'on excite, à l'aide de la pince électrique, le bout périphérique du nerf palléal coupé ou le ganglion étoilé, ou, ce qui revient au même, si on les froisse entre les mors d'une pince, toute la région correspondante du manteau reprend sa teinte foncée, par suite de l'expansion des chromatophores. Il n'y a pas d'expérience physiologique dont les résultats soient plus clairs et plus constants.

Cette innervation spéciale pour chaque moitié du manteau se traduit souvent chez l'animal vivant parfaitement intact. Si l'on examine attentivement un certain nombre de Poulpes nageant dans l'aquarium, on ne tardera pas à en trouver quelques-uns chez lesquels le manteau sera, au point de vue de la coloration, nettement divisé en deux moitiés : droite et gauche, dont l'une sera plus foncée que l'autre, la ligne de séparation suivant exactement la ligne médiane dorsale du corps. Cette différence de teinte est tout à fait passagère.

¹ J'apprends par M. Bert que Pelvet (*Soc. de biologie*, année 1867, p. 61) était arrivé à des résultats identiques. Je n'ai malheureusement pas eu le travail de Pelvet à ma disposition.

Les nerfs de l'entonnoir, les gros cordons nerveux des bras se comportent de la même façon vis-à-vis des organes auxquels ils se rendent.

A l'état normal, les Poulpes présentent généralement une teinte d'intensité moyenne ; les muscles dilatateurs de leurs chromatophores sont dans un état de *tonus*, de demi-tension perpétuelle (ou bien une partie de leurs chromatophores sont dans un état de dilatation permanente). Cet état de tonus fait place à la paralysie des muscles ; dès que l'on sectionne les nerfs, ceux-ci transmettent donc continuellement à la périphérie une certaine somme d'influx nerveux émanant des centres nerveux. Le centre anatomique et physiologique de ces mouvements des muscles des chromatophores réside dans la masse nerveuse sous-œsophagienne, car l'ablation de la masse sus-œsophagienne ne produit pas la décoloration de l'animal.

La débilité causée par le manque de nourriture ou par l'aération insuffisante de l'eau se traduisent généralement, chez le Poulpe, par un relâchement des muscles des chromatophores ; la pâleur de la peau indique souvent un état maladif de l'animal.

Mais la contractilité des muscles dilatateurs des chromatophores peut aussi être mise en jeu, autrement que par l'intermédiaire du système nerveux ; ces muscles sont directement excitables. On peut, dans ce cas, pour être certain d'exclure l'influence du système nerveux, supprimer les connexions avec les centres nerveux, sectionner au préalable les nerfs qui se rendent à la région sur laquelle on opère. Il est encore plus simple d'employer des animaux morts depuis quelque temps, dont le système nerveux a perdu son excitabilité.

Il suffit de porter l'excitation électrique sur un endroit quelconque de la peau du manteau (que les nerfs aient été coupés ou non, que l'animal soit mort depuis peu de temps, ou qu'il ait été extrait vivant de l'eau) pour voir immédiatement cette partie prendre une teinte foncée et la garder quelque temps. On peut, en se plaçant dans des circonstances favorables, tracer des lignes ou des lettres à l'aide de la pince électrique à la surface de la peau, et produire des dessins noirs qui persistent pendant plusieurs minutes. Si l'on prend un Poulpe mort, ayant séjourné dans l'eau pendant quelque temps, on verra que l'animal est en général tout décoloré, les muscles des chromatophores étant relâchés. Que l'on emploie un courant élec-

les spectacles les plus attachants qu'il soit donné d'observer au microscope.

L'action d'une lumière très vive paraît avoir la propriété curieuse de paralyser momentanément les muscles dilatateurs des chromatophores et d'amener le retrait de ceux-ci. Si, à l'aide d'une lentille, on concentre les rayons du soleil sous forme d'un cercle fortement lumineux que l'on projette sur la peau de la face supérieure de la tête d'un Poulpe, et si l'on prolonge cette action pendant quelques instants, on voit apparaître, en retirant la lentille, une tache circulaire claire à l'endroit où les rayons lumineux ont agi. Cette tache persiste pendant quelque temps. Cette expérience a été répétée plusieurs fois avec un égal succès.

§ VI. DIGESTION.

Chez les Vertébrés, on se procure ordinairement les sucs digestifs naturels par l'établissement de fistules permanentes ou temporaires, ou bien on sacrifie un animal en digestion et l'on recueille les liquides qui se trouvent dans ses cavités digestives. Le premier de ces procédés serait assez difficile à appliquer chez le Poulpe; le second est excellent. On trouve dans le jabot, l'estomac et le cæcum une assez grande quantité d'un liquide acide, brunâtre, qui peut servir à faire des digestions artificielles.

Le contenu de l'intestin a, d'ailleurs, partout une réaction franchement acide. Il en est de même du produit de sécrétion des deux paires de glandes salivaires et de la glande volumineuse à laquelle on donne le nom de *foie*. Le tissu de ces glandes est lui-même fortement acide, comme l'avait déjà observé Bert.

Il est, en général, commode, pour ces expériences, de faire ce que l'on appelle un sac artificiel, c'est-à-dire un extrait aqueux (alcalinisé ou acidulé, suivant les cas) des glandes digestives. Il vaut encore mieux chercher à extraire les ferments digestifs, en employant les méthodes usitées pour la préparation de la *pepsine*, de la *trypsine*, etc. La glande digestive est pilée ou hachée, et la masse ainsi obtenue est traitée par une grande quantité d'alcool; les sels solubles, un grand nombre de substances organiques cristallisables et de matières colorantes passent dans la solution alcoolique et peuvent y être recherchées ultérieurement. Le résidu insoluble dans l'alcool contient les matières albuminoïdes coagulées et les ferments digestifs.

Je laisse sécher ce résidu à l'air, pour en chasser l'alcool, et j'en extrais ensuite les ferments en traitant la masse pulvérisée, soit par l'eau pure, soit par l'eau contenant un peu d'acide chlorhydrique (de 4 à 12 centimètres cubes d'acide fumant pour 1 litre d'eau), soit par l'eau alcalinisée par le carbonate de sodium (25 centimètres cubes d'une solution saturée de carbonate de sodium pour 1 litre d'eau).

La présence de la pepsine se reconnaîtra dans ces extraits à ce que la fibrine s'y dissoudra, mais seulement dans la solution acide; un flocon de fibrine porté dans le liquide s'y gonflera, deviendra transparent, puis fondra peu à peu par les bords. La solution obtenue donnera, au bout d'un certain temps, la réaction des peptones (coloration rose à froid par la potasse et le sulfate de cuivre).

Si les extraits contiennent de la trypsine (ferment du pancréas), ils digéreront rapidement la fibrine en solution alcaline, un peu moins bien en solution neutre, mal ou pas du tout en solution acide. La fibrine n'y gonflera pas, mais se résoudra en fragments, puis en un détritux finement granuleux. La solution donnera également la réaction des peptones.

Pour rechercher le ferment diastatique, il suffira d'ajouter au liquide un peu d'empois d'amidon et de constater sa transformation en glycose. Le liquide ne bleuira plus par l'iode, il réduira à l'ébullition le sulfate de cuivre en présence de la potasse avec précipitation d'oxyde cuivreux rouge, il réduira de la même façon le nitrate de bismuth avec précipité noir, etc.

Ces essais sur la force digestive des extraits obtenus s'effectuent fort bien dans des tubes à réaction; on peut suivre à la vue les changements qu'offre le flocon de fibrine¹ qu'on y place, surtout quand on opère sur des liquides peu colorés et filtrés au préalable.

La digestion s'effectue normalement chez tous les Invertébrés à une température voisine de celle de l'air. Cependant, une température plus élevée favorise en général l'action des ferments digestifs². On obtient, par conséquent, des résultats beaucoup plus nets en effectuant les digestions artificielles dans une étuve chauffée par une petite flamme vers + 40 degrés.

¹ La fibrine employée dans ces expériences provient du sang de porc. Elle est conservée dans la glycérine : on la lave au moment de s'en servir et on l'emploie crue ou bouillie au préalable.

² La température exerce une influence considérable sur la rapidité d'action de la pepsine. Cette action est beaucoup moins marquée pour la trypsine.

Cette méthode que je viens de décrire n'oblige pas à opérer sur des animaux frais, elle permet d'utiliser des échantillons conservés dans l'alcool depuis longtemps.

Les glandes salivaires, traitées comme il a été dit précédemment, ne fournirent aucune trace de ferments digestifs. Leur infusion aqueuse (acidifiée ou alcalinisée) est sans action sur la fibrine, sans action sur l'amidon.

Au contraire, l'infusion du tissu hépatique digère la fibrine en solution acide et en solution alcaline et transforme l'amidon en glycose. Il y a donc là un ferment s'adressant aux albuminoïdes, et qui n'est ni la pepsine ni la trypsine¹, et un ferment diastatique.

Je répéterai ici ce que j'ai dit du foie de la Limace² : Le prétendu foie du Poulpe est une glande digestive que l'on ne pourrait mieux comparer qu'au pancréas des Vertébrés. D'ailleurs, le foie du Poulpe ne contient pas de traces d'acides biliaires, ni de pigments biliaires. Cette recherche, je l'ai faite avec toutes les précautions usuelles, en opérant sur de grandes quantités d'extrait alcoolique de foie; elle donna un résultat absolument négatif. L'extrait alcoolique laissa un abondant dépôt qui parut formé surtout de lécithine.

Faudra-t-il enlever, à la glande digestive des Mollusques, la dénomination de *foie* et la remplacer par une autre, celle de *pancréas*, par exemple? Je crois qu'une telle tentative serait prématurée, tant que le problème des fonctions du foie des Vertébrés et celui des usages de la bile n'aura pas été élucidé. Nous n'avons pas la moindre notion de la signification physiologique des acides biliaires de la bile des Vertébrés; ces acides, il est vrai, ne se rencontrent pas dans le liquide sécrété par le foie des Mollusques. Mais rien ne nous dit que ces acides n'y sont pas remplacés par d'autres substances de même signification. N'avons-nous pas dans l'urine du Poulpe l'exemple d'un liquide qui ne contient ni urée, ni acide urique, et que cependant personne n'hésitera à considérer comme l'analogue physiologique de l'urine des Vertébrés?

Il n'est donc pas impossible que le foie des Mollusques ne cumule

¹ KRUENBERG, *Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Unters. aus dem physiol. Institute der Univ. Heidelberg*, 1878, Bd. I, Heft 4, p. 327.

² LÉON FREDERICQ, *Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques Invertébrés. Bulletin de l'Académie des sciences de Belgique*. Juillet 1878. *Archives de Zoologie expérimentale*. VII, p. 392. 1878.

les fonctions du pancréas et du foie des Vertébrés, comme le veut Krukenberg, et l'on fera sagement de s'abstenir provisoirement de changer à la légère une dénomination consacrée par un long usage.

§ VII. SYSTÈME NERVEUX ET MUSCLES.

Je n'ai rien à ajouter à ce qui a été dit sur les fonctions des nerfs et des ganglions palléaux, des nerfs viscéraux, etc., aux chapitres de la respiration et de la circulation.

En ce qui concerne le système nerveux central, l'anneau œsophagien, je rappellerai que les masses sous-œsophagiennes contiennent les centres des mouvements respiratoires, et ceux des mouvements des muscles des chromatophores, enfin des centres réflexes pour les mouvements des différents muscles du corps, tandis que les masses sus-œsophagiennes sont le siège des processus psychiques et doivent être comparées aux hémisphères cérébraux des Vertébrés. Le Poulpe, privé de son ganglion sus-œsophagien, se comporte à peu près comme un Pigeon à qui l'on a extirpé les hémisphères cérébraux. Il n'est nullement paralysé : la respiration, la circulation et la plupart des fonctions continuent à s'exercer normalement. Il réagit encore aux impressions venues du dehors, mais ses mouvements sont tous ou bien automatiques ou réflexes. C'est devenu un être complètement passif, incapable de mouvements spontanés ou volontaires, restant immobile tant qu'une impression, venue du dehors, ne vient l'arracher à sa torpeur. Paul Bert a signalé le même fait chez la Seiche.

Colasanti¹ a publié récemment quelques expériences sur la physiologie et l'anatomie des bras de l'*Eledone moschata*, Céphalopode très voisin de l'Octopus, dont il se distingue surtout parce que ses bras n'offrent qu'une seule rangée de ventouses.

Sans avoir eu connaissance du travail de Colasanti, j'ai fait sur les bras du Poulpe un certain nombre d'expériences dont les résultats concordent pleinement avec ceux du physiologiste italien et en sont une confirmation éclatante.

J'ai constaté que le cordon nerveux qui suit l'axe de chacun des bras du Poulpe a, dans toute sa longueur, la signification de cen-

¹ COLASANTI, *Archiv. fur Anatomie und Physiologie*, 1877.

tres nerveux réflexes, absolument comme la moelle épinière chez les Vertébrés. Sous ce rapport, je ne puis mieux comparer un bras coupé de Céphalopode qu'à une Anguille ou à un Serpent décapité. Les mouvements spontanés, réellement volontaires, font défaut, mais les mouvements réflexes s'en manifestent d'autant plus énergiquement. Au moment où on le sépare du corps, le bras du Poulpe présente une agitation convulsive : il prend la teinte foncée de la colère, il se tord, il exécute des mouvements de reptation parfaitement coordonnés au moyen de ses ventouses. Mais bientôt tout revient au repos ; seul, le jeu des chromatophores persiste pendant des heures, parfois des journées entières (à condition que les bras restent exposés à l'air).

Il suffit alors d'irriter la peau, d'en approcher un corps chaud, d'y déposer une goutte d'acide, d'y faire passer un courant électrique ou de la froisser entre les mors d'une pince à dissection, pour provoquer immédiatement d'énergiques mouvements réflexes de toute la musculature des bras. Ces mouvements (comme chez la Grenouille décapitée) ont le caractère de mouvements de protection ou de défense ; les ventouses cherchent à saisir la pince, l'agent vulnérant, le bras entier exécute des contorsions pour fuir ; enfin, tous les chromatophores se dilatent.

L'excitation directe du tronc nerveux central, mis à nu, provoque également des mouvements des ventouses, des mouvements dans les muscles des bras et la dilatation des chromatophores.

Je n'avais pas songé à expérimenter sur des ventouses isolées, comme l'a fait Colasanti.

Pour ce qui est des muscles, je serai fort bref, mon travail ayant été interrompu au moment où j'entamai ce chapitre. La composition chimique des muscles du Poulpe m'a semblé se rapprocher de celle des muscles des Vertébrés ; une ou plusieurs substances albuminoïdes insolubles dans l'eau et dans les solutions salines, une ou plusieurs albumines solubles dans l'eau, une globuline insoluble dans l'eau, soluble dans les solutions diluées de chlorure de sodium, précipitable par un excès de NaCl, peut-être analogue à la myosine.

L'extrait aqueux du muscle ne paraît guère contenir de glycogène, il est surtout remarquable par les quantités réellement colossales de taurine qu'il contient. Il m'a suffi de faire bouillir, avec de l'eau, des muscles de Poulpes hachés, de passer à travers un linge, de filtrer et d'évaporer à un petit volume, puis d'abandonner le liquide

jaunâtre ainsi obtenu pour voir, au bout de peu de temps, se former un abondant dépôt de gros prismes, offrant les caractères cristallo-graphiques, physiques et chimiques de la taurine¹. L'expérience de la contraction, dite *idio-musculaire*, réussit fort bien sur les muscles du manteau du Poulpe.

¹ J'ignorais à ce moment que la taurine eût déjà été indiquée dans les muscles des Mollusques. Voir *Recherches sur la composition des œufs et des muscles* dans la série des animaux, par A. Valenciennes et Fremy. *Annales de chimie et de physique*, 3^e série, t. L, p. 129.