

# LA THÉORIE DE LA DIFFUSION SUFFIT A EXPLIQUER LES ÉCHANGES GAZEUX DE LA RESPIRATION

PAR

LÉON FREDERICQ.

(Institut de Physiologie de Liège, Station biologique de Roscoff,  
Stazione zoologica de Naples).

(5 figures).

## § I. — HISTORIQUE.

PFLÜGER <sup>(1)</sup> et ses élèves STRASSBURG <sup>(2)</sup>, WOLFFBERG <sup>(3)</sup>, NUSSBAUM <sup>(4)</sup> ont montré que les échanges respiratoires gazeux qui se déroulent entre l'air des alvéoles et le sang des vaisseaux pulmonaires, s'expliquent par les lois physiques de la diffusion des gaz et qu'il est superflu d'admettre ici, une *action spécifique* du tissu pulmonaire pour expliquer l'exhalation de CO<sup>2</sup> à la surface du poumon, comme l'avaient fait C. LUDWIG, ROBIN et VERDEIL.

La théorie de la diffusion de PFLÜGER est basée principalement sur la détermination de la tension de CO<sup>2</sup> et accessoirement d'O<sup>2</sup> dans l'air des alvéoles pulmonaires, dans le sang artériel et veineux et dans les autres milieux de l'économie : lymphes, liquides de sécrétion, cavités séreuses, intestin.

Le principe de l'*Aérotomètre* de PFLÜGER (Voir : *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1872, VI, 69, Tab. II) qui sert à ces déterminations, est le suivant : lorsqu'un liquide se trouve en contact avec une atmosphère gazeuse limitée, il tend à s'établir pour chaque gaz un équilibre de tension entre ce gaz dans l'atmosphère considérée et le même gaz absorbé par le liquide. Les changements de composition de l'atmosphère gazeuse limitée, nous donneront des indications sur la tension des gaz du liquide étudié.

(1) E. PFLÜGER. Ueber die Diffusion des Sauerstoffes, den Ort und die Gesetze der Oxydationsprocesse im thierischen Organismus, *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1872, VI, 43-64. Nachtrag. *Ibid.* 190

(2) GUSTAV STRASSBURG. Die Topographie der Gasspannungen im thierischen Organismus, *Ibid.* 65-96. (p. 69 Taf. II).

(3) SIEGFRIED WOLFFBERG. Ueber die Athmung der Lunge. *Ibid.* 23-42.

(4) MORITZ NUSSBAUM. Fortgesetze Untersuchngen übe rdie Athmung der Lunge. *Ibid.* 1873, VII, 296-300.

Soient deux tubes de verre verticaux A et B (de 60 millim. de long, de 12 millim. de diamètre intérieur) effilés à leurs deux extrémités et placés dans un bain d'eau à la température du corps. On remplit à l'avance chaque tube avec un mélange gazeux (azote et  $\text{CO}^2$  par exemple) de composition connue (A contient par ex. 7.17 %  $\text{CO}^2$  et B 2.36 %  $\text{CO}^2$ , dans l'exp. III de STRASSBURG, p. 73. *Pflüger's Arch.* VI) ; puis on fait arriver simultanément par leur extrémité supérieure, du sang sortant directement d'une artère de l'animal. Le sang suinte le long des parois du tube et tend par diffusion à se mettre en équilibre de tension avec les gaz contenus dans les tubes. On laisse passer dans chaque tube environ 150 c. c. de sang pendant deux à trois minutes. Puis on procède à l'analyse des mélanges gazeux.

Après ce passage du sang, A contient 2.91 %  $\text{CO}^2$  et 3.03 %  $\text{O}^2$ .

” ” ” B ” 2.68 %  $\text{CO}^2$  et 2.56 %  $\text{O}^2$ .

La tension de  $\text{CO}^2$  du sang artériel était donc comprise entre 2.68 et 2.91 % d'une atmosphère ; elle était donc probablement de 2.80 % environ d'une atmosphère. La tension de l'oxygène est indéterminée, mais certainement supérieure à 3 %.

STRASSBURG a trouvé comme moyenne de dix expériences, une tension de 5.4 % d'une atmosphère de  $\text{CO}^2$  dans le sang veineux et de 2.9 % dans le sang artériel. La tension de l'oxygène n'avait pas été déterminée : tout ce qu'on pouvait affirmer c'est qu'elle était supérieure à 2.8 % d'une atmosphère pour le sang veineux et supérieure à 4 % d'une atmosphère pour le sang artériel.

La tension de  $\text{CO}^2$  dans les produits de sécrétion provenant de l'activité cellulaire (bile, urine) ou dans les cavités tapissées de cellules vivantes, fut trouvée comprise entre 5 et 9 % d'une atmosphère.

Deux autres élèves de PFLÜGER, WOLFFBERG et NUSSBAUM ont fait par le procédé de l'aérotonomètre ou par des procédés analogues, de nombreuses déterminations de tension de  $\text{CO}^2$  dans le sang veineux du cœur droit, c'est-à-dire dans le sang qui arrive au poumon et dans le sang artériel, c'est-à-dire dans le sang qui revient du poumon ; et ils ont comparé les valeurs trouvées avec celles de la tension de  $\text{CO}^2$  dans l'air qui a servi à la respiration. Ils ont constaté que chez le chien, l'air qui revient du poumon (dernières portions d'air expiré) présente sensiblement la même tension de  $\text{CO}^2$  (2.8 % de  $\text{CO}^2$ ) que le sang artériel qui revient du poumon (2.8 % d'atmosphère). Il s'établit donc, en vertu des lois de la diffusion, un équilibre

parfait entre la tension de  $\text{CO}_2$  du sang et de l'air au niveau des alvéoles pulmonaires.

De même au niveau des capillaires de la circulation générale,  $\text{CO}_2$  chemine des endroits à forte tension, les tissus (5 à 9 % d'une atmosphère de  $\text{CO}_2$ ), vers les endroits à tension plus faible (3.8 %  $\text{CO}_2$  sang artériel, 5.4 % sang veineux).

Les déterminations de tension d' $\text{O}_2$  dans le sang artériel et dans le sang veineux avaient été négligées par PFLÜGER et ses collaborateurs. Cette lacune était d'autant plus regrettable que peu d'années après, la doctrine de la diffusion était attaquée par CHRISTIAN BOHR (1), principalement en ce qui concerne l'absorption pulmonaire de l'oxygène.

BOHR avait fait de nombreuses déterminations de tension d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  au moyen d'un aérotomètre à écoulement continu de sang. Le sang était rendu incoagulable par injection intraveineuse de peptone ou d'extrait de sangsue. BOHR avait trouvé que la tension d' $\text{O}_2$  était souvent plus élevée (plus de 20 % d'une atmosphère) et la tension de  $\text{CO}_2$  plus basse (parfois nulle ou presque nulle) dans le sang artériel que dans l'air des alvéoles. Ici donc, les échanges gazeux avaient dû se faire de l'endroit à faible tension vers l'endroit à forte tension ; la théorie de la diffusion se trouvait en défaut et BOHR proposa de lui substituer la théorie de la sécrétion.

Le poumon est une glande au point de vue embryologique, dit BOHR. Rien ne s'oppose à ce que nous le considérons comme une glande au point de vue physiologique. L'excrétion de  $\text{CO}_2$  et l'absorption d' $\text{O}_2$  sont des phénomènes de sécrétion, dus à une activité spécifique de l'épithélium glandulaire

(1) CHRISTIAN BOHR. Sur la respiration pulmonaire, *Bull. acad. r. dan. des Sc.* 2 nov. 1888, 139.

Ueber die Gasspannungen im lebenden arteriellen Blute, *Centralbl. f. Physiol.* 1887, I, 193.

Ueber den Gaswechsel durch die Lunge, *Ibid.* 1888, II, 437.

Ueber die Lungenathmung, *Skandin. Arch. f. Physiol.*, 1891, II, 236, Zur Theorie der Blutgastonometer, *Ibid.* 1905, XVII, 205.

Ueber die spezifische Tätigkeit der Lungen bei der respiratorischen Gasaufnahme und ihr Verhalten zu der durch die Alveolarwand stattfindenden Diffusion, *Ibid.* 1909, XXII, 221.

Experimentelle Bestimmungen der Gasdiffusion durch die Lunge, *Zentralblatt f. Physiol.* 1909, XXIII, 243.

Ueber die Bestimmung der Gasdiffusion durch die Lunge und ihre Grösse bei Ruhe und Arbeit, *Ibid.* 1909, XXIII, 374.

Voir aussi NAGEL, *Handbuch der Physiol.*, I, p. 156.

des alvéoles pulmonaires. N'avons-nous pas l'exemple d'une sécrétion d'oxygène dans la vessie natatoire de certains poissons, organe que l'on peut considérer comme l'équivalent morphologique du poumon ?

La critique des expériences de BOHR a été faite par moi-même, puis par KROGH.

J'ai montré que l'équilibre de tension était loin d'être réalisé à la fin des expériences d'aérotomètre de BOHR. La diffusion s'effectue péniblement dans son appareil : il arrive que deux échantillons successifs de gaz, prélevés à 5 minutes d'intervalle, ne montrent pas de changement notable de composition. BOHR en conclut que la diffusion est terminée, alors qu'elle est à peine commencée. J'ai réuni en un Tableau graphique les chiffres d'oxygène présents dans l'atmosphère de l'aérotomètre de BOHR au début et à la fin de chacune de ses expériences. Il en ressort que BOHR trouve, à la fin de l'expérience, une valeur d'oxygène très voisine de celle qu'il y avait introduite au début.

A. RODET et NICOLAS (1) ont constaté que si on injecte de l'anhydride carbonique dans le tissu cellulaire sous-cutané du chien et que l'on retire après un temps plus ou moins long, le gaz injecté, le gaz retiré n'est plus de l'anhydride carbonique pur, mais un mélange d'anhydride carbonique, d'oxygène et d'azote. Dans deux expériences, les auteurs constatèrent pour l'oxygène, des tensions supérieures à celles que ce gaz possède dans l'air atmosphérique et atteignant 23.7 et 25 % d'une atmosphère.

Comme cet oxygène provient du sang, les auteurs se demandent si l'on ne doit pas admettre la théorie de BOHR, qui explique l'existence dans le sang artériel les tensions d'oxygène supérieures à celle que ce gaz possède dans l'air atmosphérique.

LÉON PLUMIER (2) a repris, dans mon laboratoire, les expériences de RODET et NICOLAS et en a donné une explication très satisfaisante. Il a montré qu'un mélange de  $\text{CO}_2$  et  $\text{O}_2$ , injecté dans le tissu cellulaire du chien, peut, en effet, présenter passagèrement une tension d'oxygène supérieure à celle de la tension de ce gaz dans l'air atmosphérique. Mais cette tension ne correspond nullement à la tension d'oxygène du sang : elle est due à ce que

(1) A. RODET et J. NICOLAS. Recherches expérimentales sur les modifications subies sur une masse gazeuse injectée dans les tissus, *Arch. de Physiol.*, 1898, 28.

(2) LÉON PLUMIER. Changements dans la composition d'une masse gazeuse, injectée dans le tissu cellulaire sous-cutané, *Bull. Acad. roy. de Belg., Cl. des Sc.*, 1899 384.

l'anhydride carbonique injecté dans les tissus se résorbe plus rapidement que l'oxygène.

HALDANE et SMITH (1) arrivèrent à des résultats analogues à ceux de BOHR au sujet de la haute tension que présenterait O<sup>2</sup> dans le sang artériel. Ils établirent que la proportion de CO absorbée par le sang chez l'animal qui respire de l'air contenant une minime fraction de CO, varie avec la valeur de tension de l'oxygène dans ce sang : donc la proportion de CO trouvée dans le sang permet d'y calculer la tension de l'oxygène. L'application de cette méthode les a conduit à affirmer l'existence dans le sang artériel de tensions d'oxygène encore plus élevées que celles admises par BOHR. On peut objecter à la méthode de HALDANE et SMITH, l'incertitude qui plane sur la valeur de toutes les constantes qui se rapportent aux combinaisons de l'hémoglobine avec les gaz.

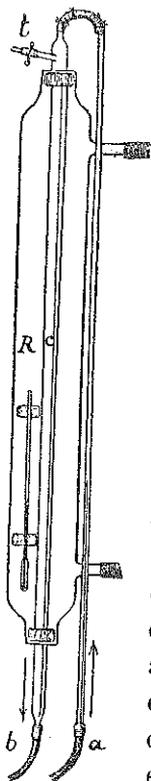
HALDANE (2) est d'ailleurs arrivé récemment, par la même méthode, à des résultats diamétralement opposés et s'est rallié à la théorie de la diffusion, au moins en ce qui concerne l'absorption de l'oxygène dans la respiration pulmonaire normale.

Je rappellerai que j'ai fait moi-même ou fait faire dans mon laboratoire, plusieurs séries de recherches sur la tension des gaz du sang artériel et du sang veineux du chien, tant dans la respiration normale d'air ordinaire que dans la respiration d'une atmosphère riche en oxygène ou riche en CO<sup>2</sup>. Ces expériences, faites au moyen d'un aérotomètre (3) analogue à celui de PFLÜGER, et dont je donne ici le croquis, ont démontré la lenteur extrême avec laquelle se font les échanges gazeux entre le sang et l'atmosphère limitée de l'aérotomètre. Il faut au moins une heure, parfois une heure et demie de passage d'un sang incessamment renouvelé à travers le tube de l'aérotomo-

(1) HALDANE a. L. SMITH. The absorption of oxygen by the lungs. *Journ. of Physiol.* 1897, XXII, 231, 307; 1896, XVIII, 455; XX, 499; 1909, XXII, 221.

(2) C. G. DOUGLAS a. J. S. HALDANE. Investigations by the carbon monoxide method on the oxygen tension of the blood. *Skandin. Arch. f. Physiol.* 1911, XXV, 169.

(3) L'aérotomètre de l'auteur est reproduit dans :  
E. A. SCHÄFER. Text-book of Physiology, 1898, I, fig. 74, p. 777. — N. ZUNTZ u. A. LOEWY. Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 1909, fig. 214<sup>b</sup>, p. 433. — LUIGI LUCIANI. Fisiologia dell' uomo, 1908, 3<sup>e</sup> ed., I, fig. 172, p. 408. — BEDDARD, EDKINS, LEONARD HILL, MACLEOD a. PEMBREY. Practical Physiology, 1902, fig. 259, p. 399. — RICHET. Dictionnaire de Physiologie. Tome I, fig. 27, p. 156.



mètre pour que l'équilibre soit réellement atteint en ce qui concerne l'oxygène. Pour  $\text{CO}_2$ , un quart d'heure suffit.

Si l'on opère sur du sang artériel de chien, on trouve environ 14 % d'oxygène (tension  $\text{O}_2$  dans le sang artériel de 14 % Atm.) dans l'aérotonomètre à la fin de l'expérience, quelle que soit la composition du mélange gazeux (azote pur, air, etc.) que l'appareil contenait au début.

FIG. 1 — Aérotonomètre de l'auteur. Le sang artériel arrive par le tube *a*, suinte à la surface du tube *c*, où il tend, par diffusion, à se mettre en équilibre de tension avec le mélange gazeux contenu en *c*. Le tube *b* ramène ce sang à une veine de l'animal.

Le tableau p. 397 résume les résultats des expériences faites dans mon laboratoire. Les chiffres indiquent la tension en centièmes d'atmosphère.

La conclusion générale qui se dégage de mes expériences et de celles de mes élèves, c'est que la diffusion suffit à expliquer les phénomènes de la respiration pulmonaire. PFLÜGER a montré qu'il s'établit dans le poumon un équilibre complet en ce qui concerne la tension de  $\text{CO}_2$  dans l'air des alvéoles et dans le sang des capillaires pulmonaires. La tension de  $\text{CO}_2$  est la même dans l'air qui revient du poumon et dans le sang qui en revient (sang artériel). L'absorption de l'oxygène dans le poumon est due également à la différence de tension que présente ce gaz dans l'air des alvéoles et dans le sang des capillaires. J'ai montré qu'ici les échanges gazeux ne vont pas jusqu'à égalisation de la tension. La tension de l'oxygène du sang artériel (12 à 14 % d'une atmosphère) reste notablement en dessous de la tension que ce gaz présente dans l'air des alvéoles pulmonaires. Cela tient aux propriétés spécifiques de l'oxygène qui est bien moins soluble dans les liquides aqueux que  $\text{CO}_2$ .

Tout récemment, КРОГГ <sup>(1)</sup> a repris dans le laboratoire de BOHR la question de la tension des gaz du sang artériel, au moyen de son *microtonomètre*. Les valeurs de tension d'oxygène déterminées par КРОГГ "agree very well with those obtained by Fredericq" (p. 250).

(1) AUGUST KROGG. On the mechanism of the gas-exchange in the lungs. *Scandin. Arch. f. Physiol.* 1910, XXIII, 248.

KROGH répudie complètement la théorie vitale de la respiration pulmonaire et se rallie à la théorie de la diffusion.

*Sang artériel.*

		OXYGÈNE	ANHYDRIDE CARBONIQUE
Respiration normale	Chien (Léon Fredericq) (1)	12 à 14	3 (moyenne)
	Chien (P. Firket) (2)	14.05 (moyenne)	4.37 (moyenne)
	Lapin (P. Firket) (2)	11.4 à 14.16	3.20 à 3.8
Apnée	Chien (Léon Fredericq) (3)		0.71 à 1.39
Respiration d'une atmosphère suroxygénée 88 % O <sup>2</sup>	Chien (Léon Fredericq) (4)	81 67	
Respiration d'une atmosphère riche en CO <sup>2</sup>	Chien (Weisgerber) (5)		6 à 8 suivant la richesse en CO <sup>2</sup> de l'atmosphère respirée

*Sang veineux.*

		OXYGÈNE	ANHYDRIDE CARBONIQUE
Respiration normale	Chien (Falloise) (6)	3.6	6
Sang agonique	Chien (Falloise)	1.2	9

(1) LÉON FREDERICQ. Ueber die Tension des Sauerstoffes und der Kohlensäure im arteriellen Peptonblut. *Centralbl. f. Physiol.*, 1893, VII, 35.

(2) PIERRE FIRKET. Sur la tension des gaz du sang artériel et la théorie de la respiration pulmonaire. *Arch. intern. Physiol.* 1910, IX, 288.

(3) LÉON FREDERICQ. Sur la cause de l'apnée. *Arch. de Biol.* 1900, XVII, 561. *Trav. labor. Liège* 1901, VI, 108.

(4) LÉON FREDERICQ. Ueber die Tension des Sauerstoffes im arteriellen Peptonblut bei Erhöhung derselben in der eingeathmeten Luft. *Centralbl. f. Physiol.* 1894, VIII, 34. — L'augmentation de la tension de l'oxygène du sang peut-elle produire l'apnée? *Arch. de Biol.* 1895, XIV, 120 et *Trav. lab. Liège* 1896, V, 62. — Sur la tension des gaz du sang artériel et la théorie des échanges gazeux de la respiration pulmonaire. *Arch. de Biol.* 1895, XIV.

(5) G. WEISGERBER. Influence de la respiration d'un air riche en CO<sup>2</sup> sur la tension des gaz du sang artériel. *Arch. de Biol.* 1895, XIV, aussi *Trav. labor. Liège* 1896, V.

(6) A. FALLOISE. Sur la tension des gaz du sang veineux. *Bull. Acad. roy. Belg.* n° 8, Août 1902.

En présence de l'adhésion donnée à la théorie de la diffusion par HALDANE (pour la respiration normale) et par KROGH (élève de BOHR), il me paraît inutile de multiplier encore les déterminations comparatives de tension de gaz dans le sang des poumons et dans l'air des alvéoles pulmonaires. L'accord est fait sur les valeurs qu'il faut attribuer à la tension de  $\text{CO}_2$  et d' $\text{O}_2$ , tant dans le sang artériel que dans le sang veineux.

Le présent travail est destiné à combler deux lacunes de nos connaissances. Nous ne possédons qu'un très petit nombre de déterminations de tension de  $\text{CO}_2$  dans les liquides de sécrétion et ces déterminations n'ont fourni que des valeurs limites. Enfin le problème de la respiration aquatique n'a même pas été abordé au point de vue de la question de la tension des gaz de la respiration. Il était intéressant de voir si la branchie se comporte comme le poumon au point de vue du mécanisme physique des échanges gazeux entre l'eau et le sang.

§ II. — TENSION DE  $\text{CO}_2$  ET D' $\text{O}_2$  DANS LES LIQUIDES DE SÉCRÉTION : SALIVE, SUC PANCRÉATIQUE, BILE, URINE DES MAMMIFÈRES ET DES OISEAUX.

PFLÜGER a établi que les échanges gazeux qui se passent au niveau des capillaires de la circulation générale entre les éléments histologiques des tissus et le sang, sont, eux aussi, dus à des différences de tension gazeuse.

Chaque gaz chemine de l'endroit à forte tension vers l'endroit à faible tension. STRASSBURG <sup>(1)</sup> a montré, dans le laboratoire de PFLÜGER, que la bile et l'urine du chien présentent une tension de  $\text{CO}_2$  qui dépasse celle de  $\text{CO}_2$  dans le sang. Trois échantillons d'urine de chien (respectivement de 164, 162 et 110 c. c.) furent agités à l'abri de l'air et à la température de 39°, avec des mélanges gazeux contenant respectivement 5.63, 2.30, et 5.69 %  $\text{CO}_2$ . Après agitation, les mélanges contenaient 8.44, 7.70 et 11.33 %  $\text{CO}_2$ . La tension moyenne de  $\text{CO}_2$  dépassait donc 9.15 % d'une atmosphère. STRASSBURG fit également un essai avec un échantillon de bile de chien. Le mélange gazeux agité avec la bile contenait 5.82 %  $\text{CO}_2$  au début de l'expérience, et 6.69 %  $\text{CO}_2$  à la fin. La tension de  $\text{CO}_2$  était donc au moins de 6.69 % d'une atmosphère.

Il était désirable de multiplier les expériences et de les étendre à d'autres liquides organiques. Je me suis servi dans toutes mes expériences d'un

(1) GUSTAV STRASSBURG. Die Topographie der Gasspannungen im thierischen Organismus, *Arch. d. f. ges. Physiol.*, 1872, VI, p. 94.

*microtonomètre* presque identique à celui de KROGH, qui permet l'analyse d'une bulle gazeuse de quelques millimètres cubes. La bulle gazeuse est agitée modérément pendant un temps suffisant avec une quantité assez grande de liquide, jusqu'à établissement de l'équilibre gazeux. Le liquide recueilli à l'abri de l'air est contenu dans une pipette fermée hermétiquement. On peut admettre que l'équilibre est atteint entre le gaz de la bulle et le liquide de la pipette, lorsque la composition de la bulle ne varie plus, ou, ce qui revient au même, dans les conditions pour lesquelles la composition finale de la bulle est indépendante de sa composition initiale (azote, air, etc.). La bulle est alors transvasée de la pipette au microtonomètre et analysée.

*Introduction du liquide dans la pipette.* — Le liquide est recueilli à l'abri de l'air dans une pipette de 5, 10, 25, 40 c. c., effilée aux deux extrémités et remplie au préalable de mercure.

L'une des extrémités effilées de la pipette est raccordée à la canule destinée à introduire le liquide, l'autre est mise en rapport avec un réservoir à mercure par l'intermédiaire d'un tube de caoutchouc épais. La pipette est fermée au moyen de deux robinets ou de deux pinces à pression (pinces de Péan). Le liquide s'écoulant par une fistule (salive, suc pancréatique) ou puisé dans la vésicule biliaire ou la vessie (sur le cadavre d'un animal fraîchement sacrifié), pénètre dans la pipette dont les robinets sont ouverts, en déplaçant une quantité équivalente de mercure. Quand la pipette est entièrement remplie de liquide, on ferme les robinets, on détache la canule et le réservoir à mercure et l'on procède à l'introduction de la bulle gazeuse qui peut être de l'air ou de l'azote (air dépourvu de son oxygène par une solution de pyrogallate de potassium).

Dans quelques expériences, la vésicule biliaire était recueillie à l'abattoir et transportée rapidement au laboratoire où la bile était immédiatement introduite dans la pipette. Les parois de la vésicule biliaire du bœuf sont si épaisses, qu'elles ne permettent qu'une diffusion insignifiante avec l'air extérieur pendant la courte durée du transport.

Pour recueillir l'urine humaine, j'ai opéré de deux façons différentes. Un entonnoir à robinet de forme cylindro-conique est renversé sur la cuve à mercure et rempli de mercure. Il n'est pas difficile en plongeant le gland sous le mercure, d'uriner de manière à faire pénétrer l'urine sous le bord de l'orifice inférieur de l'entonnoir et de recueillir ainsi ce liquide à l'abri de l'air. De l'entonnoir, on la fait passer ultérieurement sans difficulté dans une ou plusieurs pipettes, par déplacement de mercure.

Un autre procédé consiste à uriner directement dans une pipette de 40 c.c. contenant de l'eau ou de l'urine (provenant d'une expérience précédente). La pipette fermée et remplie de liquide est tenue presque verticalement. Elle est rattachée supérieurement au moyen d'un tube de caoutchouc de quelques centimètres de long, avec un petit entonnoir ordinaire en verre de 6 centimètres de diamètre (Voir fig. 2). Inférieurement elle se continue également

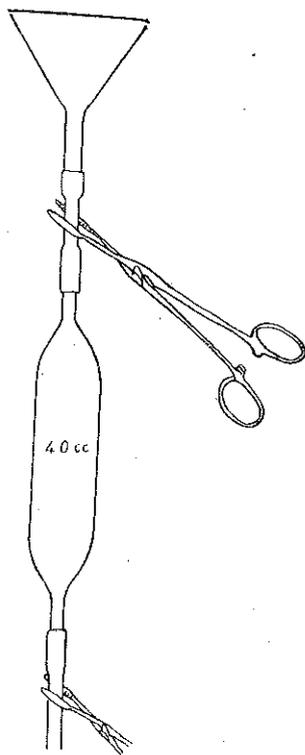


FIG. 2. — Pipette à entonnoir pour recueillir l'urine humaine en évitant le contact de l'air.

avec un tube en caoutchouc. Les deux tubes sont fermés temporairement par des pincettes à pression. On urine dans le petit entonnoir de manière à le purger d'air ainsi que le raccord en caoutchouc, puis on plonge le gland dans l'urine et on l'applique hermétiquement contre les parois de l'entonnoir. On ouvre les pincettes et on urine de manière à faire passer au moins 200 c. c. d'urine à travers la pipette, en évitant soigneusement toute rentrée d'air.

On peut admettre que, dans ces conditions, tout le liquide primitif a été remplacé par de l'urine neuve. On ferme les pinces, on détache l'entonnoir et l'on procède à l'introduction de la bulle gazeuse.

*Introduction de la bulle gazeuse.* — On place la pipette remplie de liquide et fermée à ses deux extrémités, sur un plan horizontal. On ouvre un des robinets (ou on lève une des pinces). On pousse le tube capillaire légèrement évasé à son extrémité, d'une petite pipette à air, à travers le robinet, jusque dans la cavité remplie de liquide. On chasse une ou plusieurs bulles d'air dans le liquide en pressant avec les doigts le tube de caoutchouc de la pipette à air. On retire celle-ci avec précaution et on referme le robinet ou la pince (Voir fig. 3).



FIG. 3. — Introduction de la bulle d'air dans la pipette remplie d'urine ou de bile.

*Agitation de la bulle gazeuse.* — La pipette fermée, munie de sa bulle gazeuse, est déposée dans une gouttière horizontale à l'extrémité de laquelle une tige presque verticale, mise en mouvement par un petit moteur à eau, imprime un mouvement alternatif d'abaissement ou d'élévation (Voir fig. 4). La bulle gazeuse est ainsi mise en mouvement alternativement d'une extrémité de la pipette à l'autre. Le mouvement est incessant, mais modéré, ce qui évite la formation d'écume. Les gouttières qui contiennent les pipettes se meuvent dans un bain d'eau chauffé à 39°, quand il s'agit de liquides empruntés au chien, au bœuf, etc. La température est maintenue à 37° pour les expériences sur l'urine humaine (Voir fig. 4).

*Transfert de la bulle gazeuse dans le microtonomètre.* — L'une des extrémités de la pipette (extrémité supérieure) est munie d'un bout de tube de caoutchouc de 3 ou 4 centim. de long, qui sert de raccord avec le microtonomètre. On le remplit de mercure ou, ce qui revient au même, d'une certaine quantité du même liquide que celui que contient la pipette. A cet effet, la portion du liquide qui n'a pas été utilisée pour le remplissage de la pipette est conservée dans un cylindre étroit afin de réduire au minimum l'action de l'air extérieur. On a toujours soin de puiser les portions inférieures du liquide, celles qui n'ont pas subi le contact de l'air. On sait d'ailleurs combien

est lente et difficile la diffusion gazeuse entre l'air et les liquides aqueux. On remplit pareillement la partie évasée du microtonomètre du même liquide ou d'un liquide analogue et l'on rattache ensemble l'extrémité supérieure de la pipette avec l'extrémité inférieure du microtonomètre. On place le tout verti-

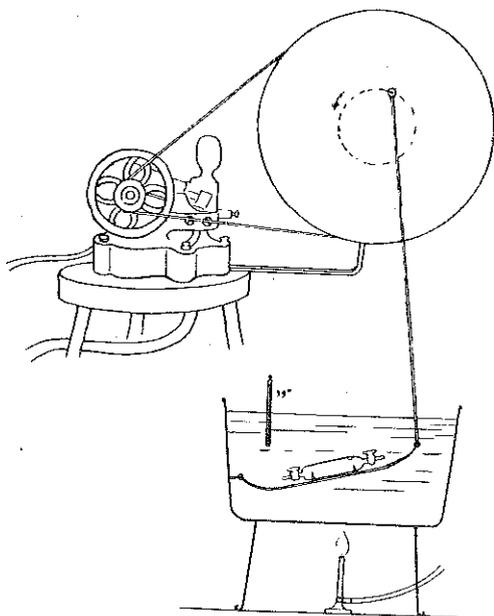


FIG. 4. — Petit moteur à eau actionnant une tige qui élève et abaisse alternativement l'extrémité de la gouttière qui contient la pipette remplie de liquide. La bulle gazeuse est toujours en mouvement.

calement, le microtonomètre au-dessus de la pipette. On lève la pince supérieure de la pipette : la bulle passe dans ce cas sans difficulté de la pipette dans le microtonomètre.

S'il s'agit d'une pipette à robinet, la bulle ne franchit pas facilement d'elle-même le rétrécissement du robinet. Il est nécessaire de l'y pousser en annexant à l'autre extrémité (inférieure) de la pipette un petit réservoir formé d'un bout de tube de caoutchouc fermé inférieurement et rempli du même liquide. Une fois que ce petit réservoir est en place, on ouvre les deux robinets, et l'on peut imprimer à la bulle de petits mouvements de va et vient en exerçant de petits mouvements de pression avec les doigts sur le tube de caoutchouc inférieur. On fait ainsi passer sans peine la bulle dans l'extrémité

évasée du microtonomètre. On l'aspire dans le microtonomètre par le jeu du piston. Il s'agit ensuite de détacher le microtonomètre de la pipette sans changer la position de la colonne gazeuse de l'aéronomètre. A cet effet, on place le microtonomètre et ses annexes sur un plan horizontal. On ferme d'abord l'un des robinets de la pipette, puis on détache le tube de caoutchouc inférieur; on ouvre ensuite le robinet de la pipette et l'on peut alors détacher la pipette de l'aéronomètre.

Le *microtonomètre* de KROGH <sup>(1)</sup> représente un perfectionnement sérieux du *micro-eudiomètre* de TIMIRIAZEFF <sup>(2)</sup>. Le micro-eudiomètre de TIMIRIAZEFF est formé d'un tube thermométrique vertical gradué et calibré. Le tube est évasé inférieurement en petit entonnoir. Cet entonnoir, rempli d'un liquide indifférent (comme tout le tube d'ailleurs), est destiné à recevoir la bulle gazeuse qu'il s'agit d'analyser. Le tube est surmonté latéralement d'une espèce de piston dont la manœuvre permet d'aspirer la bulle à l'intérieur du tube gradué afin de l'y mesurer, puis de la faire ressortir par le bas. On mesure le volume (la longueur) de la bulle gazeuse dans le tube gradué, puis on la chasse dans l'entonnoir inférieur où on absorbe successivement  $\text{CO}_2$  par  $\text{KOH}$  et  $\text{O}_2$  par le pyrogallate de K. La bulle est réintroduite dans le tube et mesurée, après chaque absorption.

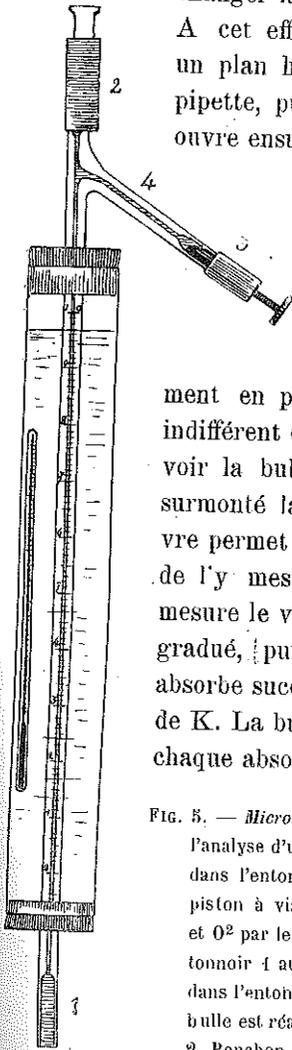


FIG. 5. — *Microtonomètre* de Krogh légèrement modifié par l'auteur, destiné à faire l'analyse d'une minime bulle gazeuse (mélange de  $\text{O}$ ,  $\text{Az}$ ,  $\text{CO}_2$ ). La bulle située dans l'entonnoir 1 est aspirée dans l'intérieur du tube gradué par le jeu du piston à vis 3. Elle y est mesurée. On absorbe successivement  $\text{CO}_2$  par  $\text{KOH}$  et  $\text{O}_2$  par le pyrogallate de potassium. Les réactifs sont introduits dans l'entonnoir 1 au moyen de petites pipettes, puis on pousse le gaz hors du tube, dans l'entonnoir, au contact des réactifs. Après absorption de chaque gaz, la bulle est réaspirée dans le tube gradué par le moyen du piston 3 et mesurée. 2. Bouchon permettant de rincer l'appareil par le haut. Demi-grandeur.

<sup>(1)</sup> AUGUST KROGH. On micro-analysis of gases. *Skand. Arch. f. Physiol.* 1908, XX, 278. Fig. 1, p. 281. Voir aussi p. 258 et suiv.

<sup>(2)</sup> C. TIMIRIAZEFF. Etat actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne. *Ann. des sc. nat.*, 7<sup>e</sup> sér. *Botanique* 1885, II, 99-125. La fig. 4 représente le micro-eudiomètre.

Le *microtonomètre* que j'ai employé ne diffère de celui de KROGH que par des détails insignifiants de construction. Le diamètre intérieur du tube calibré est beaucoup plus large (diamètre 0<sup>mm</sup>5 au lieu de 0<sup>mm</sup>25) dans le modèle que j'emploie que dans celui de KROGH, ce qui permet au besoin un nettoyage du tube au moyen d'un mandrin métallique. En opérant à Roscoff, en août 1910, sur du sang de poulpe, j'avais vu se former une gelée solide à l'intérieur du tube capillaire, par l'action de la potasse sur l'hémocyanine.

Je trouve aussi préférable de faire porter l'analyse sur une bulle gazeuse beaucoup plus volumineuse que dans l'appareil original de KROGH. Il faut nécessairement que le calibre du tube soit augmenté en proportion. C'est d'ailleurs le constructeur de Copenhague (JACOB, *Hauserplads*) qui a confectionné les *microtonomètres* dont je me suis servi. L'entonnoir inférieur du *microtonomètre* de KROGH a été allongé un peu dans mon modèle afin de faciliter l'opération consistant à rattacher le tonomètre et la pipette.

Pour les détails de l'analyse et les précautions à prendre, je renvoie au mémoire original de KROGH. Je me borne à recommander d'employer des réactifs (solutions de potasse et de pyrogallate) et des liquides de lavage (eau distillée) que l'on a récemment soumis à une courte ébullition, afin d'en chasser les gaz dissous. Si l'on ne prend cette précaution, on s'expose à voir se dégager de petites quantités d'azote par le mélange des réactifs et du liquide de lavage ou de remplissage.

KROGH insiste sur le fait que la somme des tensions des gaz contenus dans les liquides organiques est en général inférieure à celle d'une atmosphère et qu'il faut abaisser en proportion la pression totale sous laquelle se fait l'échange gazeux entre la bulle et le liquide, sous peine de voir la bulle diminuer peu à peu de volume et enfin disparaître complètement. Si l'on opère à la pression ordinaire, l'analyse centésimale de la bulle donnera donc des valeurs trop fortes (exprimées en centièmes d'atmosphère), puisque la bulle est à une pression totale supérieure à la pression totale du liquide.

KROGH a décrit une disposition ingénieuse qui permet de diminuer la pression et de la graduer de manière à conserver constant le volume de la bulle. La remarque est parfaitement exacte. Je n'en ai cependant pas tenu compte et j'ai fait toutes mes expériences à la pression complète de l'atmosphère. Cela simplifie considérablement les manipulations et l'erreur que l'on commet ainsi ne représente certainement qu'une fraction minime du cinquième des valeurs que l'on a à mesurer. On peut admettre, en effet, qu'au point de vue de l'azote, les liquides organiques sont en équilibre de tension

Le *microtonomètre* que j'ai employé ne diffère de celui de KROGH que par des détails insignifiants de construction. Le diamètre intérieur du tube calibré est beaucoup plus large (diamètre 0<sup>mm</sup>5 au lieu de 0<sup>mm</sup>25) dans le modèle que j'emploie que dans celui de KROGH, ce qui permet au besoin un nettoyage du tube au moyen d'un mandrin métallique. En opérant à Roscoff, en août 1910, sur du sang de poulpe, j'avais vu se former une gelée solide à l'intérieur du tube capillaire, par l'action de la potasse sur l'hémocyanine.

Je trouve aussi préférable de faire porter l'analyse sur une bulle gazeuse beaucoup plus volumineuse que dans l'appareil original de KROGH. Il faut nécessairement que le calibre du tube soit augmenté en proportion. C'est d'ailleurs le constructeur de Copenhague (JACOB, *Hauserplads*) qui a confectionné les microtonomètres dont je me suis servi. L'entonnoir inférieur du microtonomètre de KROGH a été allongé un peu dans mon modèle afin de faciliter l'opération consistant à rattacher le tonomètre et la pipette.

Pour les détails de l'analyse et les précautions à prendre, je renvoie au mémoire original de KROGH. Je me borne à recommander d'employer des réactifs (solutions de potasse et de pyrogallate) et des liquides de lavage (eau distillée) que l'on a récemment soumis à une courte ébullition, afin d'en chasser les gaz dissous. Si l'on ne prend cette précaution, on s'expose à voir se dégager de petites quantités d'azote par le mélange des réactifs et du liquide de lavage ou de remplissage.

KROGH insiste sur le fait que la somme des tensions des gaz contenus dans les liquides organiques est en général inférieure à celle d'une atmosphère et qu'il faut abaisser en proportion la pression totale sous laquelle se fait l'échange gazeux entre la bulle et le liquide, sous peine de voir la bulle diminuer peu à peu de volume et enfin disparaître complètement. Si l'on opère à la pression ordinaire, l'analyse centésimale de la bulle donnera donc des valeurs trop fortes (exprimées en centièmes d'atmosphère), puisque la bulle est à une pression totale supérieure à la pression totale du liquide. KROGH a décrit une disposition ingénieuse qui permet de diminuer la pression et de la graduer de manière à conserver constant le volume de la bulle.

La remarque est parfaitement exacte. Je n'en ai cependant pas tenu compte et j'ai fait toutes mes expériences à la pression complète de l'atmosphère. Cela simplifie considérablement les manipulations et l'erreur que l'on commet ainsi ne représente certainement qu'une fraction minime du cinquième des valeurs que l'on a à mesurer. On peut admettre, en effet, qu'au point de vue de l'azote, les liquides organiques sont en équilibre de tension

avec l'air, c'est-à-dire que la tension de l'azote y est d'environ  $\frac{4}{5}$  d'une atmosphère. La somme des tensions d'O<sup>2</sup> et de CO<sup>2</sup> y est généralement inférieure au  $\frac{1}{5}$  restant d'atmosphère nécessaire pour parfaire le total d'une atmosphère. Mais la différence n'est généralement pas très grande, comme on peut s'en assurer par les faibles variations de volume des bulles. On pourrait d'ailleurs tenir compte jusqu'à un certain point de la pression, en faisant la somme des pressions partielles trouvées et en corrigeant en conséquence les valeurs trouvées.

Je n'ai pas fait ces corrections dans mes expériences d'aérotométrie du sang : l'erreur doit être négligeable, puisque les valeurs trouvées par moi pour le sang artériel du chien et du lapin correspondent sensiblement à celles de KROGH, pour lesquelles la pression a été corrigée.

RÉSULTATS : *Tension de l'oxygène.* — On peut admettre a priori que la tension de l'oxygène est très faible dans le protoplasme vivant et qu'il en est de même pour les liquides qui prennent naissance au sein de ce protoplasme, c'est-à-dire pour la salive, la bile et les autres produits de sécrétion. Cependant, PFLÜGER avait trouvé dans les gaz de la salive sous-maxillaire du chien, 0.4 % d'oxygène en volumes, ce qui correspond à une tension élevée de ce gaz (1).

J'ai trouvé généralement des tensions très faibles d'oxygène (ordinairement inférieures à 1 % d'une atmosphère), parfois des tensions nulles, dans les différents liquides de sécrétion des animaux à sang chaud que j'ai examinés. Je ne donnerai ici aucun chiffre, attendu que la méthode microtonométrique n'est pas à même de doser exactement l'oxygène dans des mélanges gazeux qui en contiennent à peine 1 %.

Il aurait fallu d'ailleurs, pour les déterminations de tension d'oxygène, employer de préférence les bulles d'azote et non d'air. Or, j'ai employé presque constamment des bulles d'air : l'avantage, c'est que la faible teneur en oxygène de la bulle à la fin de l'expérience, est une garantie de la bonne marche de celle-ci. On peut admettre qu'au moins en ce qui concerne CO<sup>2</sup>, l'équilibre de tension a été atteint dans ce cas. A différentes reprises, le moteur chargé de brasser la bulle s'était arrêté en mon absence. J'ignorais la durée de l'arrêt. Si la bulle ne contenait qu'une quantité insignifiante d'oxygène, je pouvais avoir confiance dans la valeur du chiffre de CO<sup>2</sup> trouvé. Dans le cas contraire, il y avait doute, et l'analyse était à rejeter.

(1) E. PFLÜGER. Die Gase des Speichels. *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1868, I, 686.

*Tension de CO<sup>2</sup>.* — Les nombreux chiffres de tension de CO<sup>2</sup> contenus dans les tableaux suivants confirment pleinement la théorie de la diffusion de PFLÜGER. Leur moyenne est très supérieure à la valeur moyenne de la tension de CO<sup>2</sup> dans le sang, même dans le sang veineux, à plus forte raison dans le sang des capillaires. Ce n'est qu'exceptionnellement que j'ai trouvé des valeurs de tension de CO<sup>2</sup> se rapprochant de celles du sang veineux.

*Urine humaine.*

*Sujet masculin.* — A : poids vif, 82 kilogs ; taille, 1<sup>m</sup>76 ; âge, 59 ans. Urine recueillie à l'abri de l'air, soit sous l'entonnoir, soit dans la pipette à entonnoir. 39 déterminations de tension à la température de 37°, après un séjour de l'urine de 30 à 60 minutes dans la pipette, avec agitation mécanique. La bulle était tantôt de l'air, tantôt de l'azote (air traité par le pyrogallate de potassium).

L'analyse de la bulle gazeuse a fourni une très petite quantité d'oxygène, le plus souvent moins de 1 %, et la proportion centésimale suivante de CO<sup>2</sup> (le reste étant compté comme azote) :

7.0	8.9	11.2	9.9	10.1	8.4	12.5	8.8	9.5
10.9	13.3	10.4	10.0	11.0	10.0	11.7	10.0	7.9
6.3	10.0	8.2	7.0	11.2	8.0	14.0	9.1	10.4
10.2	12.5	17.7	14.0	12.6	8.0	9.0	7.7	8.6
18.0	8.0	7.6						

La tension de CO<sup>2</sup> de l'urine a donc varié de 6.3 % à 18 % d'une atmosphère, avec une moyenne d'un peu plus de 10 %. Comme la somme des tensions des différents gaz de l'urine ne dépassait probablement pas 90 % d'une atmosphère, tous ces chiffres sont trop forts d'un dixième environ. La tension moyenne réelle de CO<sup>2</sup> dans ces 39 échantillons d'urine était probablement voisine de 9 % d'une atmosphère.

*Sujet masculin.* — B : poids vif, 70 kilogs ; taille, 1<sup>m</sup>76 ; âge, 23 ans.

Urine recueillie dans un cylindre au contact de l'air, puis introduite immédiatement dans les pipettes. L'urine a subi le contact de l'air pendant un petit nombre de minutes. Quatre déterminations de CO<sup>2</sup> :

12.3	12.0	6.7	13.1
------	------	-----	------

Moyenne : 11 %.

La tension de CO<sup>2</sup> varie donc plus que du simple au double (presque du simple au triple) dans l'urine du sujet A. J'avais cru découvrir une périodicité diurne dans les fluctuations de la valeur de la tension de CO<sup>2</sup>. Les

premières valeurs élevées correspondaient à l'urine de la nuit, émise le matin, tandis qu'il m'avait semblé que la tension de  $\text{CO}_2$  diminuait au cours de la journée. Mais je n'ai pas tardé à rencontrer parfois des valeurs faibles ou très faibles pour l'urine de la nuit et des valeurs élevées ou très élevées pour l'urine du jour. J'avoue n'avoir pu découvrir jusqu'à présent, une relation entre la tension plus ou moins élevée de  $\text{CO}_2$  dans l'urine et l'une ou l'autre des circonstances physiologiques auxquelles on aurait pu songer : état de veille ou de sommeil, de repos ou d'activité, de jeûne ou de digestion du sujet, durée de séjour de l'urine dans la vessie, etc. Le degré d'acidité de l'urine joue probablement un rôle important.

#### *Urine de Chien.*

Chiens ayant servi à des expériences de vivisection. Urine recueillie dans la vessie à l'abri de l'air, immédiatement après la mort.

Six échantillons d'urine ont fourni les valeurs suivantes, pour la tension de  $\text{CO}_2$  en centièmes d'atmosphère :

13.1    7.0    8.4    6.5    11.9    12.0.

Moyenne : un peu plus de 11 %.

#### *Bile de Chien.*

Chiens ayant servi à des expériences de vivisection. Bile recueillie immédiatement après la mort, dans la vésicule biliaire à l'abri de l'air.

Huit échantillons de bile :

7.3    13.6    9.0    8.4    8.0    7.3    15.9    5.6.

Moyenne : un peu plus de 9 %.

#### *Salive de Chien.*

Trois échantillons de salive de la glande sous-maxillaire, recueillie à l'abri de l'air dans la pipette à déplacement (pipettes de 10 et de 20 c. c.). Salive sécrétée sous l'influence de l'excitation de la corde du tympan. La salive est si visqueuse que pour assurer un léger déplacement de la bulle gazeuse à chaque mouvement du moteur, on a laissé dans la pipette 2 à 3 c. c. de mercure, dont les mouvements brusques assurent un certain brassage du liquide et du gaz.

Trois déterminations :    10.0    6.9    13.1.

Moyenne : 10 %.

*Suc pancréatique de Chien.*

5 c. c. de suc pancréatique sécrété sous l'influence de l'action de la sécrétine (injection dans la veine saphène, d'une infusion acide neutralisée de muqueuse duodénale et jéjunale de chien), sont recueillis à l'abri de l'air dans la pipette à déplacement, par une fistule du conduit de Wirsung.

Trois déterminations : 15 11.8 17.

Moyenne : un peu moins de 14 ‰.

*Bile d'Oie.*

Bile recueillie à l'abri de l'air dans la vésicule biliaire immédiatement après la mort. Oie ayant servi à une vivisection.

9.6.

*Bile de Bœuf, de Veau, de Porc.*

Vésicules biliaires recueillies à l'abattoir immédiatement après la mort et transportées au laboratoire. La bile y est introduite à l'abri de l'air dans les pipettes.

Bile de Bœuf : 9.6.

„ Veau : 9.3.

„ Porc : 9.5.

En résumé, les valeurs de tension de  $\text{CO}_2$  trouvées pour l'urine humaine (10 ‰ atm.), celle de chien (11 ‰), la bile de chien, de bœuf, de porc, d'oie (9 ‰) ; la salive de chien (10 ‰) et le suc pancréatique de chien (14 ‰) sont en accord complet avec la théorie de la diffusion. Ces valeurs dépassent notablement celles de la tension de  $\text{CO}_2$  dans le sang des capillaires de la grande circulation.

Les valeurs d'oxygène sont nulles ou très faibles dans ces différents liquides.

§ III. — COMPARAISON DE LA TENSION DE  $\text{CO}_2$  ET D' $\text{O}_2$  DANS L'EAU ET DANS LE SANG ARTÉRIEL DES ANIMAUX A RESPIRATION BRANCHIALE.

J'ai choisi le groupe des Mollusques céphalopodes pour l'étude de la respiration branchiale. Mes expériences ont porté sur plusieurs beaux exemplaires d'*Octopus vulgaris*, d'*Octopus macropus*, d'*Eledone moschata* et de *Sepia officinalis*. Le sujet à opérer était rapidement cloué par les bras sur une

planche en bois, suivant le procédé primitif, mais pratique, que j'ai décrit en 1878. Planche et bras à ventouses sont enveloppés dans un ou plusieurs essuie-mains de manière à empêcher les bras de venir gêner l'opérateur.

Le tout est plongé dans un grand récipient dans lequel on entretient une circulation d'eau de mer aérée.

Si le corps de l'animal est libre, et si la tête n'est pas comprimée par le mode de fixation, la respiration se fait normalement.

On incise successivement la peau, la paroi musculaire dorsale et, enfin, la paroi du sinus dans lequel se trouve logée l'aorte remplie de sang bleu, à droite du tube digestif <sup>(1)</sup>. On lie le bout céphalique du vaisseau, on place une pince à pression sur le bout central et l'on fixe une canule dans l'artère. La canule est rattachée par un tube de caoutchouc court avec une pipette à deux robinets ou avec une série de plusieurs pipettes. Les robinets sont ouverts. Dès qu'on constate une respiration normale et une aération convenable des branchies (branchies bleues, sang artériel d'un bleu foncé) on lève la pince à pression. Le sang bien bleu monte dans la pipette. Il est bon de ralentir l'arrivée du sang, en fermant temporairement, de temps en temps, le robinet inférieur de la pipette, afin de maintenir le cœur sous pression et surtout, afin d'assurer une bonne oxygénation du sang dans la branchie. On ralentit ainsi la vitesse avec laquelle le sang traverse la branchie.

Dès que les pipettes sont remplies, on ferme les robinets et l'on détache la canule. Il est facile d'introduire au besoin à l'intérieur de la pipette, le sang resté dans la canule et dans le tube de raccord. Il suffit de plonger l'extrémité ouverte de la canule dans un vase contenant du mercure et d'aspirer : le mercure monte et pousse devant lui la colonne de liquide bleu à l'intérieur de la pipette. On referme immédiatement le robinet.

On place la pipette remplie de sang horizontalement, on ouvre un des robinets, on introduit la bulle d'air, on referme le robinet.

La pipette est fixée pendant une heure sur la gouttière de l'agitateur mécanique, de manière à maintenir constamment la bulle en mouvement. L'agitateur dont je me suis servi à Naples était mis en mouvement par un petit moteur électrique. On opérerait de même pour la détermination de la tension des gaz de l'eau de mer.

<sup>(1)</sup> S'il s'agit d'une seiche, il faut, en outre, enlever l'os, après l'avoir fendu sur la ligne médiane. Eviter les morsures de l'animal.

## RÉSULTATS OBTENUS.

*Eau de mer.* — Tension de CO<sup>2</sup> nulle ou trop faible pour être constatée à l'aérotonomètre.

Tension de O<sup>2</sup>, 18 à 19 % d'une atmosphère. L'aération de l'eau de mer de la *Stazione zoologica* de Naples était donc excellente, puisque cette eau était presque saturée d'oxygène.

*Sang artériel d'Octopus vulgaris, Octopus macropus, Eledone moschata, Sepia officinalis.* — Le sang artériel a, en général, une tension d'oxygène voisine de 5 % d'une atmosphère et une tension de CO<sup>2</sup> nulle ou très faible, lorsque la respiration n'est pas très active et que le sang n'a pas le maximum de coloration bleue dont il est susceptible. Sur des poulpes de grande taille, à respiration puissante, le sang artériel d'un bleu foncé peut présenter une tension de 8 à 11 % d'une atmosphère. Ce sang a son maximum de coloration. Il ne devient pas plus bleu par agitation à l'air.

ESPÈCE	COLORATION DU SANG	TENSION D'O <sup>2</sup> EN CENTIÈMES D'ATMOSPHÈRE			
Octopus vulgaris	très bleu	11.3	11	10	
	d'un beau bleu	10	8.1	8	7.5
		6	5.9	5	
Octopus macropus	bleu	5.3	5	4.5	
	bleu		3.4		
	bleu pâle	3.8	3	3	
	peu coloré	2	1.9		
Eledone moschata	à peine bleu		1.4		
	bleu		5		
Sepia officinalis	assez bleu	2.3	3.4	3.1	
	bleuâtre		3.7		
	bleuâtre		3.7		

Il y a donc, en ce qui concerne CO<sup>2</sup>, équilibre complet de tension entre l'eau et le sang — comme c'est le cas pour le sang et l'air dans la respiration aérienne. En ce qui concerne l'oxygène, l'équilibre est loin d'être atteint, puisque la tension de ce gaz (5 à 11 % Atm.) dans le sang est inférieure à la valeur qu'il possède dans l'eau extérieure (18 à 19 % Atm.). C'est un nouveau point de ressemblance entre la respiration aquatique et la respiration aérienne.

Ces résultats sont conformes aux lois de la diffusion. Il est donc superflu d'admettre une action spécifique du tissu de la branchie dans les échanges gazeux de la respiration aquatique.

*Courbe de dissociation de l'oxyhémocyanine.* — On peut juger approximativement de la richesse du sang en oxyhémocyanine d'après son degré de coloration bleue. Si l'on compare cette teneur avec la valeur de la tension de l'oxygène, on est conduit à admettre que la courbe de dissociation de l'oxyhémocyanine est très analogue à celle de l'oxyhémoglobine (en fonction de la tension de l'oxygène).

J'espère pouvoir donner à cet égard des données précises, grâce aux échantillons d'hémocyanine recueillis à Naples et conservés au moyen de sulfate ammonique.

#### § IV. — TENSION DES GAZ DANS LES LIQUIDES NOURRICIERS DES ANIMAUX INVERTÉBRÉS.

*Crabes* (*Maja Squinado*). On perce la carapace dorsale de l'animal que l'on retourne dans une capsule. Le flot de sang qui s'écoule est rapidement aspiré dans une ou plusieurs pipettes. On introduit quelques gouttes de mercure dans les pipettes et l'on ferme les robinets. Le mercure permet d'agiter le liquide et de détacher au besoin les petits caillots qui se forment.

Le sang de *Langouste* (*Palinurus*) ne peut servir à ces déterminations, à cause de la coagulation en masse qui l'envahit en peu de temps.

Les *Holothurics* étaient pareillement ouvertes aux ciseaux au-dessus d'une capsule. Le liquide cavitaire recueilli dans la capsule était rapidement aspiré dans les pipettes.

Pour recueillir le liquide cavitaire des *Oursins*, il suffit d'enlever une partie du test au pôle supérieur de l'animal. On plonge l'extrémité de la pipette par l'ouverture et l'on peut directement aspirer le liquide.

Dans toutes ces expériences, le contact de l'air est de courte durée et ne peut sensiblement modifier la tension des gaz des liquides étudiés.

Pour les *Siponcles* et les *Aphodrites*, il était possible de ponctionner le corps de l'animal au moyen d'une canule de verre piquante reliée à la pipette et d'aspirer directement le liquide dans la pipette de 3 à 5 cc.

Le tableau suivant contient les résultats des analyses. On sera frappé de la faible teneur en  $\text{CO}_2$  des liquides cavitaires des invertébrés. La teneur en  $\text{O}_2$  est très variable, mais toujours élevée.

SANG OU LIQUIDE CAVITAIRE DE	TENSION DE CO <sup>2</sup> EN CENTIÈMES D'ATM.	TENSION D'O <sup>2</sup> EN CENTIÈMES D'ATM.
Maja squinado	moins de 1	3.5 3.2 1.2 0.8
Aphrodite aculeata	»	12 8.14 10.5
»	1.8	4.2
Holothuria Poli	moins de 1	13.5
»	»	12.8
»	»	11
Holothuria tabulosa	»	1
»	»	5.4
Sipunculus nudus	»	4
»	»	5
»	»	4.1
»	»	2.5
Strongylocentrotus lividus	»	1.9
Spherechinus granularis	0.7	2.6
	0.8	2.8
	moins de 1	4
	»	5.9
	»	5.6
	0.4	5.9

Chez un *Sipunculus* ayant vécu 40 min. dans une eau traversée par un courant d'O<sup>2</sup> (expérience de respiration de M. COHNHEIM), l'eau avait une tension d'O<sup>2</sup> de 53 % Atm., le sang une tension d'O<sup>2</sup> de 38 % Atm.

§ V. — TENSION DES GAZ DANS LES LIQUIDES DE SÉCRÉTION DES INVERTÉBRÉS.

Mes expériences ont porté sur l'urine du poulpe recueillie en introduisant directement une canule en verre mousse par le pore urinaire dans la cavité urinaire et en aspirant le liquide dans une pipette de 3 ou de 5 cc.

Grand poulpe de 3 kil.	0.8 % Atm. CO <sup>2</sup>	3.1 % Atm. O <sup>2</sup>
Id.	0.9 % Atm. CO <sup>2</sup>	7.8 % Atm. O <sup>2</sup>
Grand poulpe de 2 kil.	1 % Atm. CO <sup>2</sup>	3.5 % Atm. O <sup>2</sup>
Poulpe de 1500 gr.	Peu de CO <sup>2</sup>	5 % Atm. O <sup>2</sup>
	1.5 % Atm. CO <sup>2</sup>	8 % Atm. O <sup>2</sup>

Un échantillon de bile de *Torpedo marmorata* (3 c. c.) donna une tension à peu près nulle de  $\text{CO}_2$  et pas d'oxygène. La bulle gazeuse était à la fin de l'agitation, formée d'azote presque pur.

---

Je tiens à exprimer ici à M. le Professeur DELAGE toute ma gratitude pour la libéralité avec laquelle il a mis à ma disposition les ressources de la *Station biologique* de Roscoff.

J'ai également à remercier M. REINHARD DOHRN, ainsi que les Docteurs BURIAN et CERRUTI pour les faveurs dont mes études ont été entourées à la *Stazione zoologica* de Naples.

---