

7 1982

LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES

*Collection de Monographies
publiées sous le patronage du Comité technique des Sciences Naturelles
des Presses Universitaires de France*

XIX

L'ÉTAT ACTUEL
DE NOS CONNAISSANCES
SUR
LA PHYSIOLOGIE
du
MUSCLE CARDIAQUE
DES INVERTÉBRÉS

PAR

M. DUBUISSON

Chargé de cours à la Faculté des Sciences de Liège

LES PRESSÉS UNIVERSITAIRES DE FRANCE

LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES

*Collection de Monographies
publiée sous le patronage du Comité technique des Sciences Naturelles
des Presses Universitaires de France,
grâce à la libéralité de Georgine et d'Antoine Claraž.*

Entre le périodique d'analyse, qui rend compte au jour le jour des travaux scientifiques, et le grand traité didactique, qui ne peut suivre rapidement l'évolution des Sciences, il y a place pour un instrument de travail différent : La Collection des MONOGRAPHIES, pour laquelle des spécialistes connaissant à fond une question déterminée, la traitent avec tous les développements nécessaires et en présentent la bibliographie complète.

L'utilité de tels ouvrages est aussi grande pour le chercheur que pour l'étudiant et le praticien.

C'est une Collection de Monographies de ce genre consacrée à la Biologie et à la Physiologie générale que publient les PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE, sous le titre :

LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES.

Liste des volumes parus :

- | | |
|--|---------|
| I. TERROINE et ZUNZ. — Le Métabolisme de base..... | 40 fr. |
| II. FAURÉ-FREMIET. — La Cinétique du développement..... | 50 fr. |
| III. R. LEGENDRE. — La Concentration en ions hydrogènes de l'eau de mer..... | 45 fr. |
| IV. L. LAPICQUE. — L'Excitabilité en fonction du temps (La Chronaxie, sa mesure, etc.)..... | 60 fr. |
| V. J. DUESBERG. — L'Œuf et ses localisations germinales..... | 20 fr. |
| VI. J. ROSKAM. — Physiologie normale et pathologique du Globulin..... | 25 fr. |
| VII. H. FRÉDÉRICQ. — Aspects actuels de la physiologie du myocarde..... | 50 fr. |
| VIII. et IX. — L. RANDOIN et H. SIMONNET. — Les Données et les inconnues du problème alimentaire : | |
| I. Le Problème de l'alimentation..... | 55 fr. |
| II. La Question des vitamines..... | 80 fr. |
| X. R. FOSSE. — L'Urée (recherches de chimie analytique, biologique et agricole). Les Fonctions dinaphtopyranol, xanthydrol et sel de pyrrole (chimie organique)..... | 55 fr. |
| XI. DALCQ (Albert). — Les Bases physiologiques de la fécondation et de la parthénogénèse..... | 50 fr. |
| XII. PENAU, BLANCHARD et SIMONNET. — Le problème des glandes à sécrétion interne. L'Hypophyse..... | 45 fr. |
| XIII. ROSE (Maurice). — La Question des Tropismes..... | 80 fr. |
| XIV. L. DAUTREBANDE. — Les Echanges respiratoires au niveau des poumons et des tissus. Physiologie. Physiopathologie..... | 90 fr. |
| XV. WURMSER. — Oxydation et Réduction..... | 95 fr. |
| XVI. HENDERSON (L. J.). — Le Sang. Système physico-chimique..... | 80 fr. |
| XVII. BLANCHARD, PENAU et SIMONNET. — Le problème des glandes à sécrétion interne. La Thyroïde..... | 75 fr. |
| XVIII. TERROINE (Emile F.). — Le Métabolisme de l'Azote (dépendances, besoins, couverture)..... | 125 fr. |
| XIX. DUBUISSON (M.). — L'Etat actuel de nos connaissances sur la physiologie du muscle cardiaque des invertébrés..... | 35 fr. |

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

49, BOULEVARD SAINT-MICHEL, PARIS (V°)

Au Dr F. Vaunderwaal, qui s'est donné la peine de
corriger toutes les épreuves de ce livre.
Hommage très cordial

7.198

Masduzouk

21 / VII / 33



L'ÉTAT ACTUEL
DE NOS CONNAISSANCES
sur
LA PHYSIOLOGIE
du
MUSCLE CARDIAQUE
DES INVERTÉBRÉS

7.198

LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES

Collection de Monographies
publiées sous le patronage du Comité technique des Sciences Naturelles
des Presses Universitaires de France



L'ÉTAT ACTUEL
DE NOS CONNAISSANCES
sur
LA PHYSIOLOGIE
du
MUSCLE CARDIAQUE
DES INVERTÉBRÉS

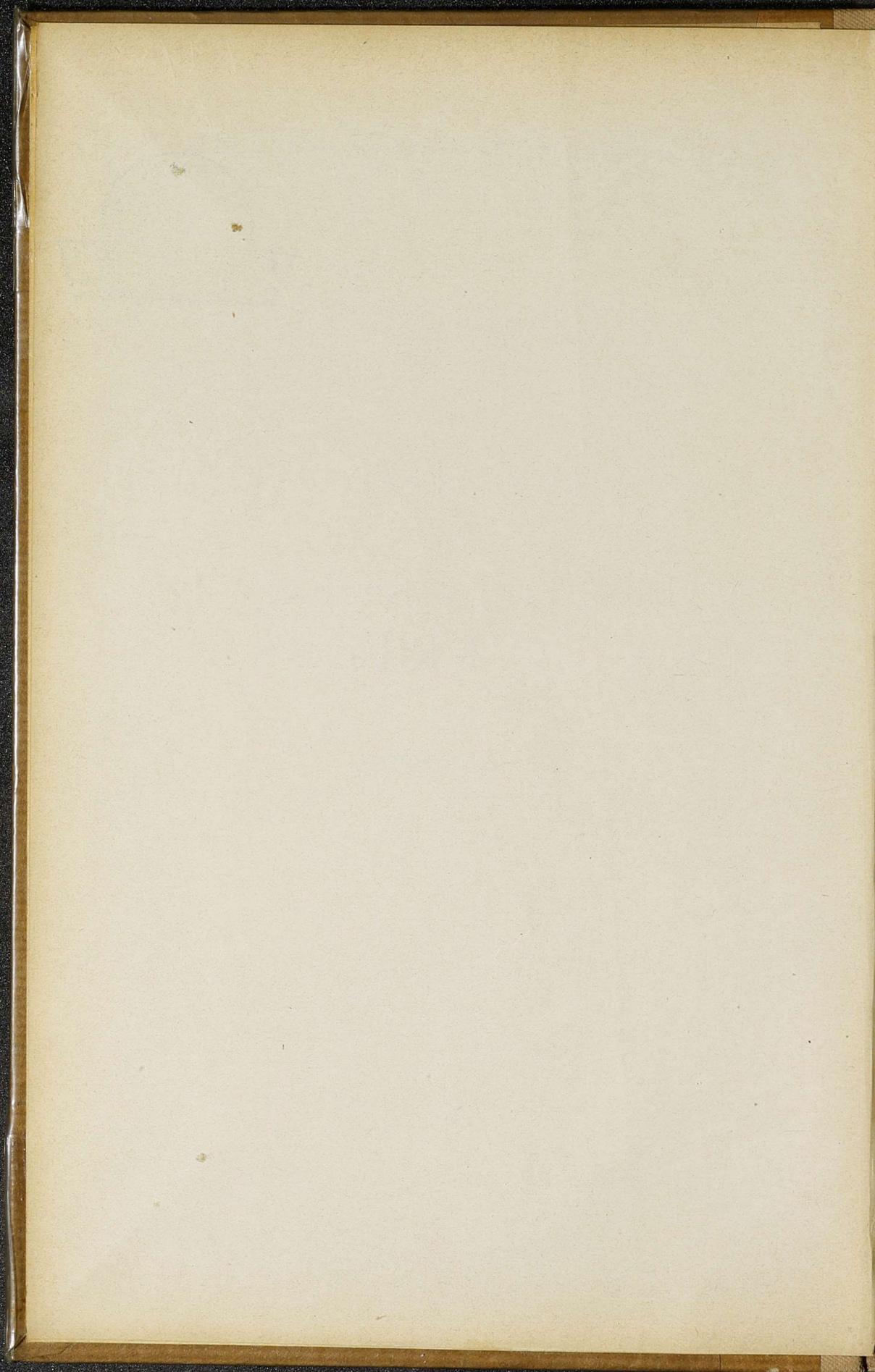
PAR

M. DUBUISSON

Chargé de cours à la Faculté des Sciences de Liège

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
49, BOULEVARD SAINT-MICHEL, PARIS

1933



INTRODUCTION

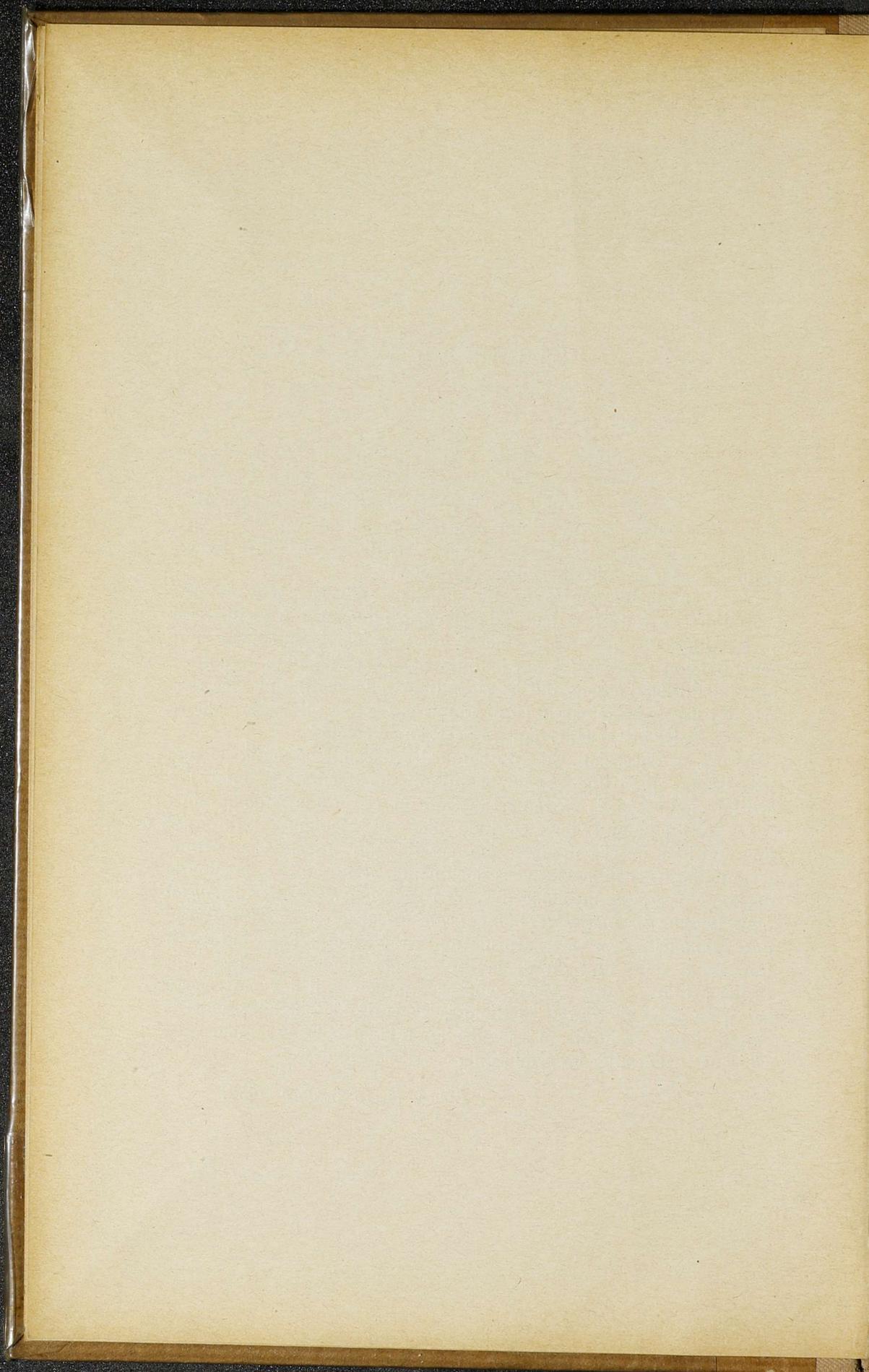
S'il existe des ouvrages récents et bien documentés sur la Physiologie du myocarde des Vertébrés, il n'en est pas de même en ce qui concerne les animaux inférieurs. Tout au plus trouve-t-on quelques indications générales sur le muscle cardiaque des Invertébrés dans les traités classiques de Physiologie ou dans l'une ou l'autre monographie consacrée à la physiologie du cœur.

Les volumineux traités de physiologie comparée, souvent peu accessibles en raison de leur prix élevé, commencent à vieillir. En outre, différentes questions touchant à la physiologie du cœur y sont généralement rassemblées par embranchements zoologiques et il est souvent difficile, à ceux qui les consultent, de se faire une idée précise des liens physiologiques qui réunissent entre elles ces diverses espèces, et les rattachent, d'autre part, aux Vertébrés.

Ayant eu l'occasion, dans le cours des dernières années, de rassembler une quantité assez importante de documents à ce sujet, j'ai cru faire œuvre utile en réunissant mes notes en une monographie.

Le but poursuivi dans ce livre n'est pas seulement d'essayer une synthèse aussi complète que possible du sujet, mais surtout d'examiner, à la lumière de ces documents, *si oui ou non*, comme le déclarent certains physiologistes, *les conclusions tirées de la physiologie du cœur des Invertébrés n'ont aucune valeur lorsque le débat s'étend aux Mammifères*. Si cette affirmation est inexacte, il me paraissait important, dans l'intérêt de la Physiologie, de le démontrer sans tarder ; si, au contraire, cette sentence est exacte, il devenait nécessaire, au point de vue de la Biologie générale, de chercher, dans la série animale, l'endroit ou les endroits où il est indiqué de placer les cloisons et d'étudier les origines de ces discontinuités.

Liége, le 15 octobre 1932.



ventral (fig. 1). Les vaisseaux et les régions qui sont dilatées en « cœurs » n'ont pas, en général, de paroi propre : c'est un reste de blastocœle limité par la basale de l'épithélium cœlomique.

Les vaisseaux sanguins de *Nereis*, *Arenicola* et *Lumbricus* possèdent, d'après CARLSON, A. J. [95], dans leur paroi, un plexus nerveux constitué d'un réseau de nerfs et de ganglions. Ceux-ci sont

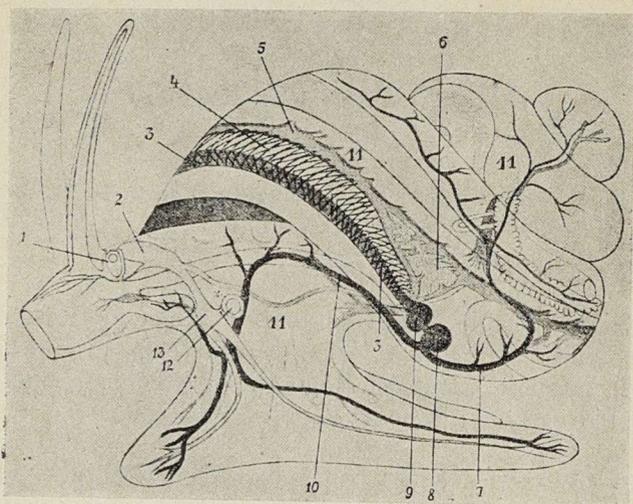


FIG. 2. — *Paludina viviparia* vue du côté gauche. 8, ventricule; 9, oreillette; 10, aorte céphalique; 11, sinus veineux (d'après HESCHELER, K., 228).

composés de cellules nerveuses bi- ou multipolaires. Ces observations n'ont jamais été contrôlées.

Mollusques et Céphalopodes. — Le cœur est un organe musculaire bien développé, logé dans la cavité cœlomique. Il comprend, le plus souvent, un ventricule et deux oreillettes — ces dernières recevant le sang des branchies — (Amphineures, Gastéropodes Prosobranches diotocardes, Lamellibranches, Céphalopodes dibranchiaux); quelquefois un ventricule et une seule oreillette (fig. 2) (Gastéropodes Prosobranches monotocardes, Gastéropodes Opisthobranches, Gastéropodes Pulmonés); rarement un ventricule et quatre oreillettes (Céphalopodes tétrabranchiaux). Chez les Céphalopodes dibranchiaux, il existe, en outre, deux cœurs supplémentaires (cœurs branchiaux), situés à la base des vaisseaux efférents des branchies (fig. 3).

Structure des fibres cardiaques. — De nombreuses recherches ont été entreprises en vue de mettre en évidence la structure des fibres contractiles du cœur des Mollusques. Les voici, dans l'ordre chronologique de leur apparition.

LEBERT [273], étudiant la texture du cœur des Mollusques, y reconnaît des faisceaux affectant une disposition réticulaire comme chez les

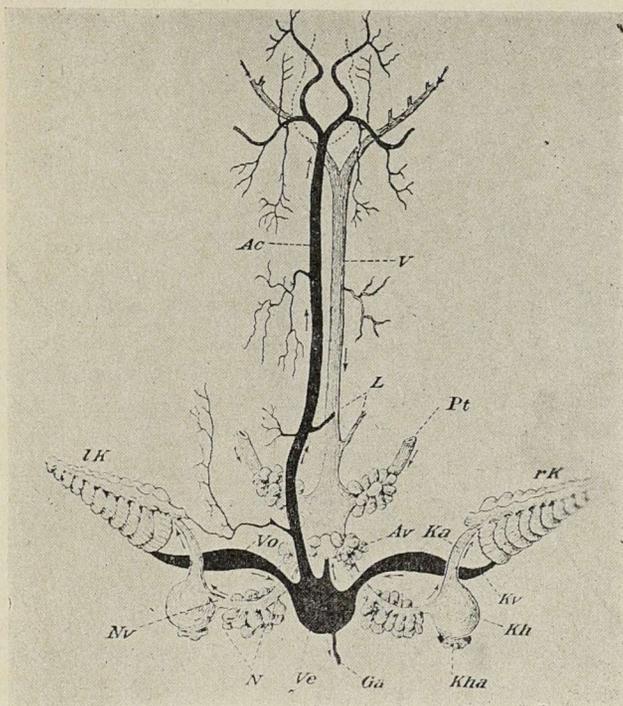


FIG. 3. — *Eledone moschata*. Ac, aorte céphalique; Av, aorte ventrale; Ka, artère branchiale; Kh, cœur branchial; Kv, veine branchiale; V, veine cave; Ve, ventricule; Vo, oreillette (d'après JAMMES, dans BAUER, V., 23).

animaux supérieurs. Ces faisceaux prennent un aspect de plus en plus « fibro-cartilagineux » au fur et à mesure qu'on s'élève des Acéphales aux Gastéropodes et aux Céphalopodes.

LEYDIG, F. [278] décrit, chez la Paludine, des fibres cardiaques munies de prolongements.

Pour MÜLLER, H. [316], il y aurait des fibres musculaires striées chez les Céphalopodes, ce que confirme BOLL, Fr. [37].

Le cœur d'*Anodonta* est légèrement strié pour MARGO, T. [299]. WEISMANN [411] ne reconnaît pas de véritable striation dans le cœur des Mollusques.

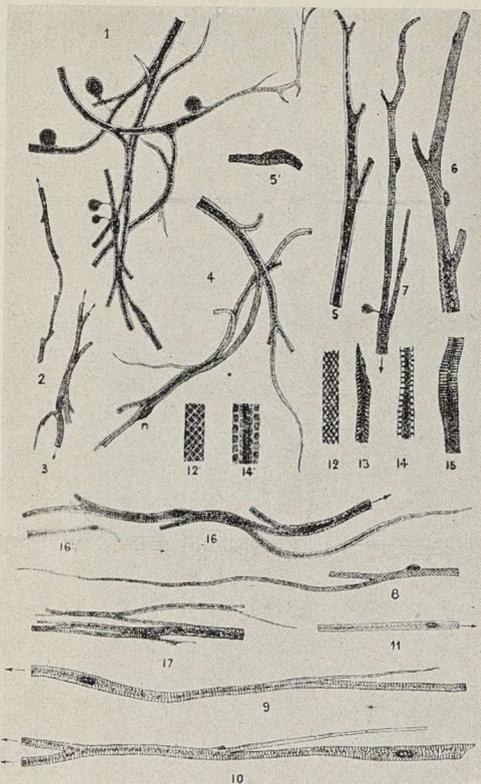


FIG. 4. — Fragments de fibres musculaires cardiaques, isolées après macération dans HNO_3 à 20 %. 1, *Anodonta cygnea*; 2 et 3, *Ostrea edulis*; 4, *Pholas dactylus*; 5, *Dosina exoleta*; 6, *Cardium norvegicum*; 7, *Pecten maximus*; 8, *Ensis siliqua*; 9, *Buccinum undatum*; 10, Escargot des vignes; 11, *Scaphander lignarius*; 12 à 15, *Helix pomatia*; 16, *Octopus vulgaris*; 17, *Loligo vulgaris* (d'après MARCEAU, F., 297).

mosées en réseaux chez *Fissurella costaria*, *Haliotis*, *Trochus*, *Turbo rugosus*. Il confirme cette disposition chez *Cypraea testudinaria*.

Par l'emploi de chlorure d'or MARSHALL, C.-F. [300], met en évi-

DARWIN, F. [114], dans le cœur de l'Escargot, décrit des cellules allongées fusiformes. Dans certaines, il reconnaît des fibres qui possèdent une striation transversale très légère; mais l'examen à la lumière polarisée ne lui a pas permis de distinguer, dans ces éléments, une alternance de disques isotropes et anisotropes. Dans d'autres, il reconnaît des cellules simplement granuleuses.

DOGIEL, J. [129], a étudié les fibres cardiaques de plusieurs espèces de Mollusques (*Pecten*, *Anodonta*, *Helix*, *Aplysia*) et y reconnaît également des fibres de plusieurs types: certaines, légèrement striées dans le sens transversal, doivent être interprétées comme des fibres striées peu différenciées.

CHATIN, J. [97], voit des faisceaux striés dans le cœur de *Pecten*.

HALLER, B. [221], trouve des fibres musculaires striées et anasto-

dence des fibres striées chez *Patella* et des fibres à striation très légère chez *Anodonta*.

Pour LANG, A. [266], il n'y a que des fibres lisses dans le cœur des Mollusques.

SCHNEIDER, K.-C. [372], ne trouve pas de striation dans les fibres cardiaques de l'*Anodonta*.

MARCEAU, F. [295], chez le Poulpe, trouve des fibres anastomosées dont l'écorce contractile est striée.

Pour VIGIER, P. [400], il n'y a pas d'uniformité de structure dans le cœur des différents Mollusques : il y a tantôt une striation apparente, tantôt une striation véritable (*Anodonta anatina*, *Mytilus edulis*).

Les fibres cardiaques de la Nasse ont une striation apparente transversale ou oblique (MADER [288]).

MARCEAU, F. [296, 297], qui a longuement étudié la question chez un grand nombre d'espèces (fig. 4), conclut de ses recherches que les travées musculaires cardiaques des Mollusques sont constituées, comme celles des Vertébrés inférieurs, de fibres musculaires de faible diamètre, anastomosées en un réseau compliqué à mailles plus ou moins allongées, hérissé de branches aveugles en nombre variable, de forme et de longueur variées. Parfois, les fibres sont nettement striées (*Chiton*, *Limes*, *Pecten*, *Ostraea*, *Solen*, *Haliotis*, *Hyale* et Céphalopodes) ; par ailleurs, les fibres comprennent une colonne axiale, granuleuse, entourée d'une mince couche, sans striation visible (Mollusques Acéphales).

MORIN, G. et JULLIEN, A. [313, 314], ont décrit la structure histologique du cœur de *Murex trunculus*. Les travées myocardiques sont constituées de fibres striées du type hétérogène simple ; en certains points des oreillettes et à la jonction auriculo-ventriculaire, il existe un tissu moins différencié.

Enfin, DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. [151], n'ont pas trouvé de fibres musculaires striées dans le cœur de *Fulgur carica*.

Cellules nerveuses cardiaques. — Les efforts de FOSTER, M. et DEW-SMITH, A.-G. [169] pour trouver des éléments nerveux intracardiaques chez *Helix*, *Aplysia* et *Anodonta* sont restés négatifs.

DARWIN, F. [114] n'a pas trouvé non plus d'éléments nerveux dans le ventricule de *Helix*.

Par contre, DOGIEL, J. [129] a pu localiser, dans le tissu formant limite entre l'oreillette et le ventricule de *Pecten*, des éléments cellulaires, ovales ou sphériques, d'aspect analogue aux cellules du ganglion branchial du même Lamellibranche, avec cette différence seulement que les premiers sont apolaires. Ces localisations ont été effectuées

par des colorations au picro-carmin ammoniacal. L'auteur interprète ces cellules comme des éléments nerveux intracardiaques. Il retrouve ces mêmes formations chez *Aplysia* et *Anodonta*.

HALLER, B. [219, 220] décrit, dans le cœur des Rhipidoglosses marins, des fibres nerveuses issues du ganglion viscéral et qui sont en rapport avec deux sortes de cellules ganglionnaires : les unes, multipolaires et de petite taille ; les autres, bipolaires, pyriformes et plus volumineuses. Ces dernières cellules ressemblent à celles que MARCEAU, F. [297] a observées chez *Anodonta* et chez *Pecten*. Toutefois, chez ces formes, MARCEAU n'a pu mettre ces éléments cellulaires en relation avec des fibres nerveuses.

SPILLMANN, J. [384], qui a essayé toutes sortes de méthodes histologiques et longuement recherché les cellules de HALLER, conclut que celles-ci ne sont pas de nature nerveuse, mais conjonctive.

NALEPA, A. [317] voit de petites cellules nerveuses dans le muscle cardiaque des Stylomatophores.

RANSOM, W.-B. [350] utilise diverses méthodes pour mettre en évidence la présence éventuelle de cellules nerveuses dans le tissu cardiaque des Mollusques : chlorure d'or, picro-carmin, carmin boracique, acide osmique. Mais toutes ces recherches lui ont donné des résultats négatifs. Il est bien apparu, dans les oreillettes de *Helix aspersa*, de *Helix pomatia*, d'*Aplysia limacina* et de divers Ptérotachéens, des cellules, rondes ou ovales, à noyau peu apparent, excentrique, contenant souvent un nucléole, possédant une affinité très grande pour le picro-carmin et l'acide osmique ; mais les prolongements protoplasmiques de ces cellules présentent de telles variations que l'auteur ne croit pas possible de les assimiler à des cellules nerveuses. D'ailleurs, jamais RANSOM n'a pu les voir en relation anatomique avec des fibres nerveuses. Ces cellules paraissent détachées et disséminées librement dans tout le tissu cardiaque. Dans quelques préparations, ces cellules étaient en voie de division. On les retrouve d'ailleurs disséminées dans les téguments de la plupart des Mollusques (surtout des Ptérotachéens). Pour RANSOM on doit les considérer comme des cellules appartenant au *tissu conjonctif* ; il les croit identiques aux « cellules plasmatiques » que BROCK a caractérisées chez *Aplysia* et chez les Pulmonés. Les figures que donnent RANSOM et BROCK de ces éléments sont en effet analogues à celles de DOGIEL, J. [129]. RANSOM déclare que DOGIEL a considéré des cellules plasmatiques comme des éléments nerveux.

RANSOM, W.-B. [350] n'a pas pu, par l'utilisation de diverses méthodes histologiques (chlorure d'or-acide formique ; picro-carmin ; carmin boracique), mettre en évidence des éléments nerveux dans la masse musculaire cardiaque de *Sepiolo* et de *Octopus*.

YUNG, E. [426], n'a pas trouvé de cellules ganglionnaires chez *Helix*; BEYNE, J. [29], non plus.

Pour POMPILIAN [399] au contraire, il existerait, chez l'Escargot, quatre sortes d'éléments nerveux, que l'on peut différencier après dissociation du tissu cardiaque et coloration au bleu polychrome de Unna : des cellules apolaires, des cellules à noyau plus foncé que les premières (?), des éléments très foncés (??) et des éléments semblables aux précédents, mais munis de très fins prolongements.

MARCEAU, F. [297] a observé, chez *Anodonta* et chez *Pecten*, des cellules nerveuses isolées, atte-

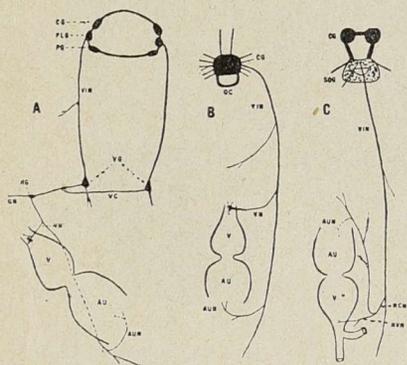


FIG. 5. — Innervation du cœur des Gastéropodes. A, *Bulla globosa*; B, *Archidoris (Monterinea) nobilis*; C, *Ariolimax columbianus*. AUN, nerf auriculaire; AU, oreillette; CG, ganglion cérébral; GN, nerf génital; OC, commissure œsophagienne; PG, ganglion pédieux; P.L.G., ganglion pleural; R.C.N, nerf réno-cardiaque; R.G, ganglion réno-génital; R.U.N, nerf réno-ventriculaire; S.O.G., ganglion sub-œsophagien; V, ventricule; V.N, nerf ventriculaire; V.I.N, nerf viscéral (d'après CARLSON, A. J., 67).

lettes, une dernière à la jonction ventriculo-aortique (CARLSON, A.-J. [96]).

MORRIN, G. et JULLIEN, A. [314 b] ont trouvé des cellules nerveuses dans le cœur de *Murex*.

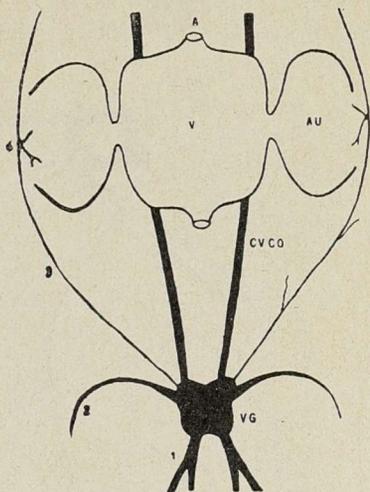


FIG. 6. — *Platydon cancellatus*. Innervation cardiaque. Pour la signification des lettres, voir figure 5 (d'après CARLSON, A. J., 96).

nantes, ci et là, latéralement aux fibres musculaires du cœur.

CARLSON, A.-J. [73] décrit, chez les Pleurobranchés et chez un Nudibranche (*Monterinea*), un petit ganglion situé entre l'aorte et le ventricule. Chez *Triopha grandis*, ce même auteur trouve un grand nombre de petits ganglions à la base des oreillettes. Chez la plupart des Céphalopodes, il existe, dans le complexe cœur-branchies, trois paires de ganglions disposés symétriquement : une paire aux cœurs branchiaux, une autre aux oreil-

Nerfs cardiaques. — Des fibres nerveuses cardiaques, issues des ganglions viscéraux, existent chez tous les Mollusques. HALLER, B. [219] et CARLSON, A.-J. [72, 73], les ont décrites chez les Amphineures ; QUATREFAGES, M.-A. [346], CARLSON, A.-J. [72, 73] et SPLITTSÖSSER, P. [385] chez les Lamellibranches ; DOGIEL, J.

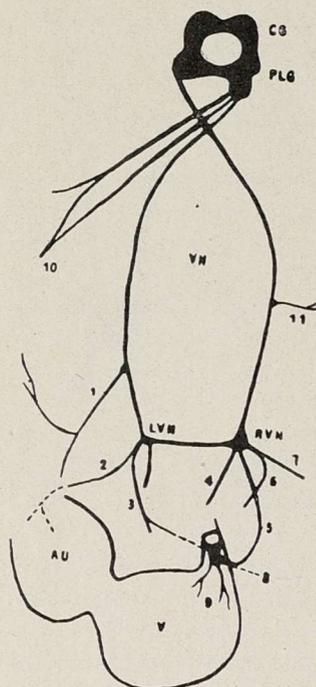


FIG. 7. — *Sycotypus canaliculatus*. Innervation cardiaque. Pour la signification des lettres, voir figure 5 (d'après CARLSON, A.-J., 96).

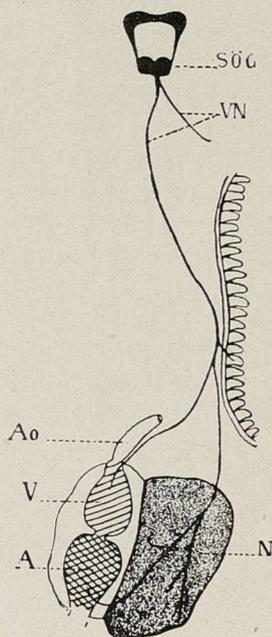


FIG. 8. — *Helix*. Innervation du cœur. SOG, ganglion sous-œsophagien ; VN, nerfs viscéraux ; Ao, aorte ; V, ventricule ; A, oreillette (d'après RANSOM, W. B., 350).

[129], RANSOM, W.-B. [350], SCHÖNLEIN, K. [373], BOTTAZZI, F. et ENRIQUES, P. [341] et CARLSON, A.-J. [72, 73, 96] chez les Gastéropodes Opisthobranches ; LACAZE-DUTHIERS, H. [263], HALLER, B. [221], BOUVIER, E.-L. [43] et CARLSON, A.-J. [72, 73, 96] chez les Gastéropodes Prosobranches ; CHÉRON, BERT, P. [30], FRÉDÉRICQ, L. [178], RANSOM, W.-B. [350], FUCHS, S. [188], BOTTAZZI, F. et ENRIQUES, P. [341] et CARLSON, A.-J. [72, 73, 96] chez les Céphalopodes.

Les figures reproduites ici indiquent quelques-unes de ces dispo-

sitions et, avec l'aide des légendes, se passent de commentaires (fig. 5, 6, 7, 8 et 9).

Myriapodes, Insectes, Arachnides. — Chez ces formes, un vaisseau dorsal plus ou moins développé s'étend, immédiatement sous les

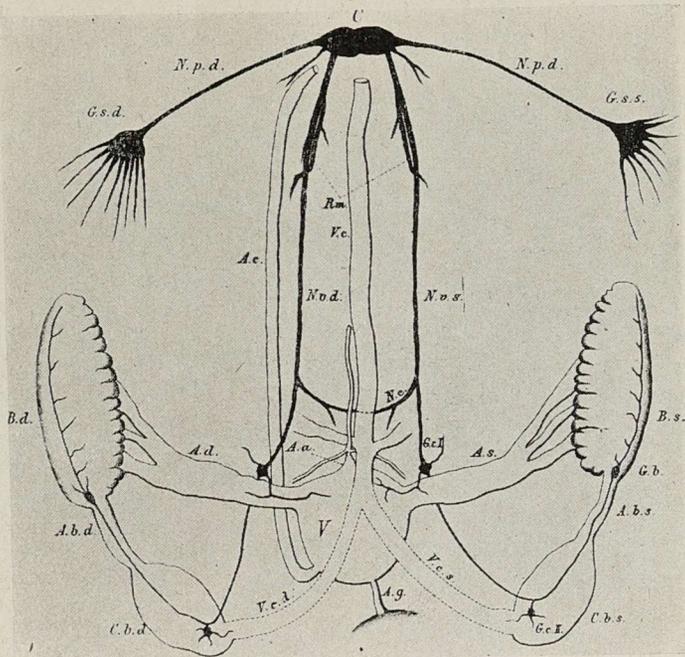


FIG. 9. — Schéma de l'appareil circulatoire d'*Octopus vulgaris*. V, ventricule; A.g., artère génitale; A.d., A.s., oreillettes droite et gauche; B.d., B.s., branchies droite et gauche; A.b.d., A.b.s., artères branchiales droite et gauche; C.b.d., C.b.s., cœurs branchiaux droit et gauche; V.c.d., V.c.s., veines caves droite et gauche; V.c., veine céphalique; C., ganglion suscéphalique; N.p.d., N.p.s., nerfs du manteau droit et gauche; G.s.d., G.s.s., ganglions stellaires droit et gauche; N.v.d., N.v.s., nerfs viscéraux droit et gauche; N.c., anse anastomotique entre les 2 nerfs viscéraux; G.c. I., G.c. II, ganglions cardiaques; G.b., ganglion branchial (d'après FUCHS, S., 188).

téguments, d'un bout à l'autre du corps. Ce vaisseau est contractile dans une partie plus ou moins grande de son étendue. Chez les Myriapodes et la plupart des larves d'Insectes, il est contractile sur la presque totalité de son parcours. Chez les Insectes adultes et chez les Arachnides, les portions contractiles sont généralement localisées

dans l'abdomen (fig. 10). Chez les Myriapodes, Insectes et Arachnides, le cœur est percé d'un certain nombre d'orifices (ostioles cardiaques), ordinairement élevé chez les Insectes inférieurs (9 paires chez les Thysanoures), plus petit chez les autres (1 paire chez les Acariens et les Pseudoscorpions).

Le cœur des Myriapodes, Insectes et Arachnides est maintenu en place par une série de tractus qui le rattachent, dorsalement et latéralement aux téguments, ventralement au tube digestif. Chez les

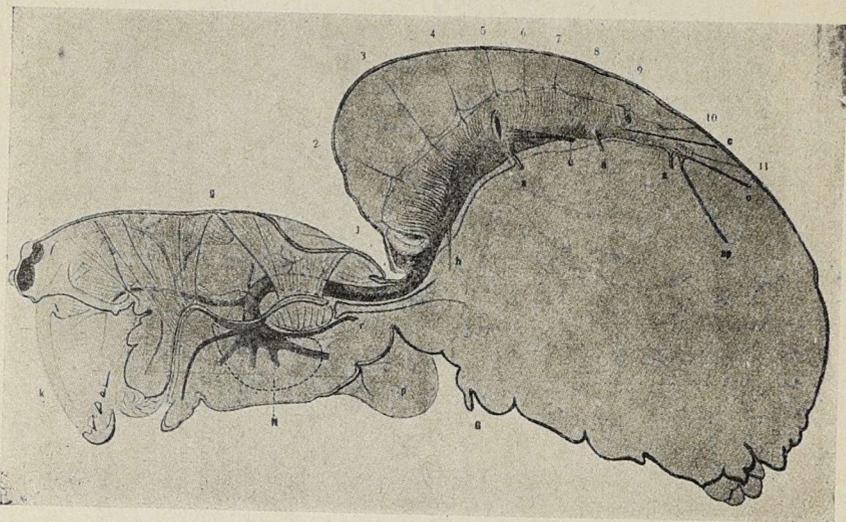


FIG. 10. — *Epeira diadema*. Vue sagittale montrant le cœur, le péricarde, les ramifications principales de l'aorte antérieure (d'après WILLEM, V., 414).

Trachéates, les tractus latéraux sont, de loin, les plus importants. Ils affectent, en principe, une disposition métamérique (fig. 11). On les appelle « *muscles aliformes* » ou « *muscles alaires* ». Ces noms sont impropres, car s'il est vrai que, chez certaines formes larvaires, ces tractus sont de véritables muscles fonctionnels, ils paraissent avoir perdu structure et fonction contractiles chez les formes adultes. Ces tractus aliformes maintiennent, soit par leurs contractions, soit par leur élasticité, les parois cardiaques à un certain degré de distension.

Structure des fibres cardiaques. — D'après ZAWARZIN, A. [427], le cœur des larves d'*Aechna*, de *Periplaneta americana* et de *Gryllus domesticus* est constitué de fibres striées ; de même chez *Dytiscus marginalis* (OBERLÉ, E. [326], fig. 13).

MEEK, J.-W. [305] a étudié la structure histologique du cœur de *Limulus polyphemus*. L'organe est constitué d'un syncytium de fibres striées, réunies par du tissu conjonctif non différencié (fig. 14).

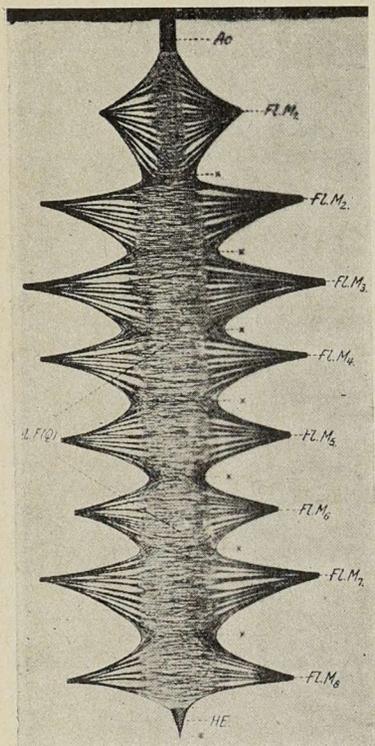


FIG. 11. — *Dytiscus marginalis*.
[Cœur, disposition des muscles
aliformes (Fl. M₁ à Fl. M₈)
(d'après KUHLE, W., 262).

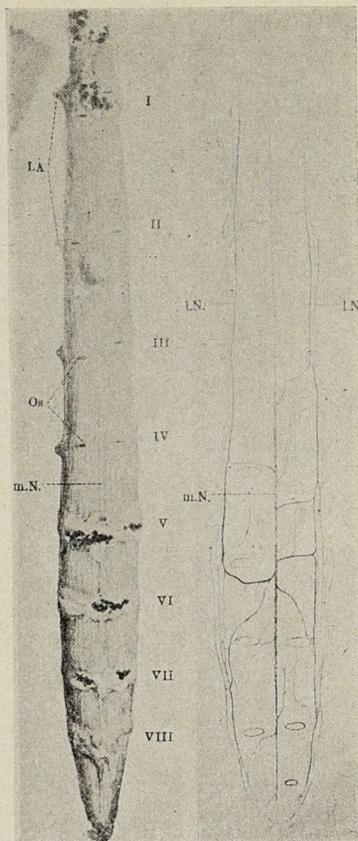


FIG. 12.

FIG. 12. — A gauche, cœur de *Limulus longispina* isolé et vu par la face dorsale; à droite, réseau nerveux du même cœur. I à VIII, segments cardiaques; L.A., ligaments latéraux; o.s., ostioles; m.N., cordon nerveux dorsal; I.N., nerf latéral (d'après NUKADA, S., 323).

Chez l'embryon, les contractions existent déjà alors que le cœur ne révèle encore aucune striation (22^e jour après la ponte). Celle-ci fait son apparition en même temps que le système nerveux cardiaque (28^e jour).

* *Cellules nerveuses cardiaques*. — DOGIEL, J. [128] et DOGIEL, J.

et ARCHANGELSKY, K. [132] ont décrit, chez la larve d'un Diptère: *Corethra*, des cellules situées à proximité du cœur et qu'ils interprètent comme étant des cellules ganglionnaires. Il n'y a aucun

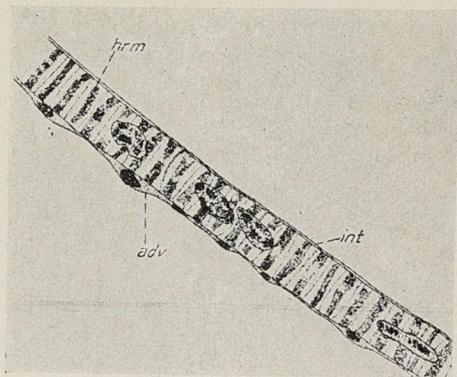


FIG. 13. — Fibre cardiaque de *Dytiscus marginalis*. adv., adventice; int., intima (d'après OBERLÉ, E., 326).

doute que ces auteurs se soient trompés : le seul examen de leur figure (fig. 32, [132]) permet de se rendre compte qu'ils ont pris pour des éléments nerveux les cellules péricardiques cardiaques qui ont une fonction excrétrice (acide) (KOWALEWSKY, A. [258] et LEBRUN, H. [274]).

POLICE, G. [335], chez un Scorpion (*Euscorpis italicus*), a observé l'existence de petites cellules nerveuses sur le trajet du nerf qui longe la face dorsale du cœur.

ALEXANDROWICZ, J.-S. [3] a mis en évidence, chez la Blatte, par la méthode au bleu de méthylène, des cellules ganglionnaires cardiaques situées le long du parcours des nerfs latéraux du cœur.

MILNE-EDWARDS, A. [308], PATTEN et REDENBAUGH [327], CARLSON, A.-J. [68, 69] et NUKADA, S. [323, 324], ont décrit, chez *Limulus*, un grand nombre de cellules nerveuses ganglionnaires.

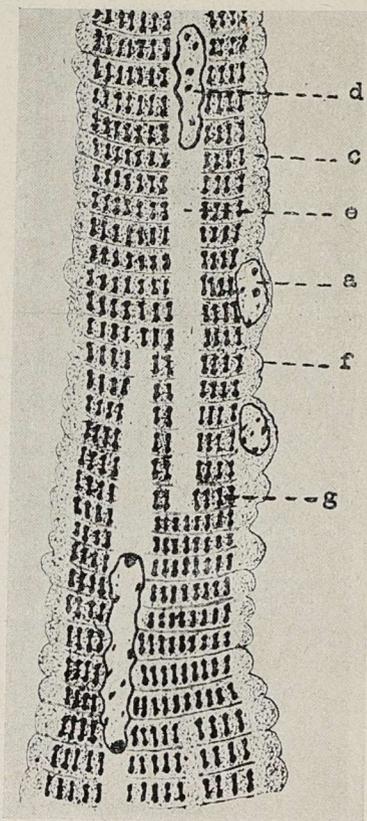


FIG. 14. — *Limulus polyphemus*, fibre musculaire cardiaque. a, noyau du sarcoplasme; c, sarcoplasme; d, noyau de la fibre musculaire; e, protoplasme axial; f, sarcolemme; g, fibrilles contractiles (d'après MEEK, J. W., 305).

situées tout le long de la face dorsale du cœur, où elles accompagnent le nerf dorsal médian (fig. 15). NUKADA, S. [324], a bien étudié la disposition de ces cellules qu'il a trouvé condensées au niveau des IV^e et V^e segments cardiaques, c'est-à-dire entre les 5^e et

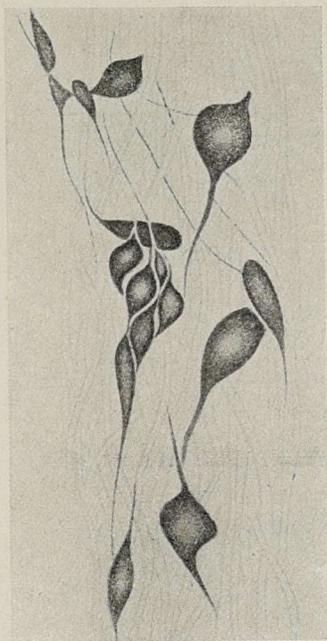


FIG. 15. — Portion du cordon nerveux médian qui accompagne le cœur de *Limulus*, avec cellules ganglionnaires (d'après PATTEN et REDENBAUGH, 327).

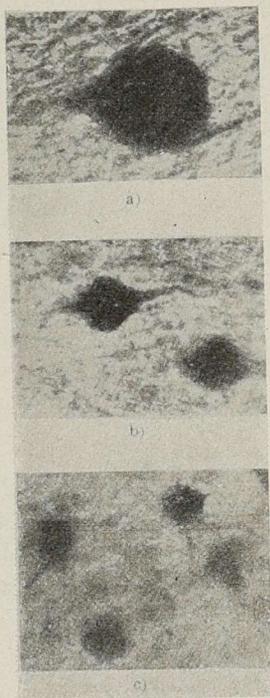


FIG. 16. — Cellules ganglionnaires cardiaques de *Limulus*. a, cellules ganglionnaires de la région antérieure du V^e segment cardiaque ; b, id., III^e segment ; c, id., VII^e segment (d'après NUKADA, S., 324).

6^e paires d'ostioles (fig. 16). Seuls les deux premiers segments du cœur sont généralement dépourvus de cellules nerveuses.

Nerfs cardiaques. — D'après les recherches de BRANDT, A. [46], le cœur et l'aorte des Insectes sont innervés par des branches fournies par la 2^e paire de ganglions œsophagiens. LANG, A. [266], chez les Myriapodes ; POLICE, G. [335] et Mc CLENDON, J.-F. [101], chez les

Scorpions et GAFFRON, E. [191], chez *Peripatus*, ont signalé l'existence d'un nerf qui suit le cœur tout le long de sa face dorsale.

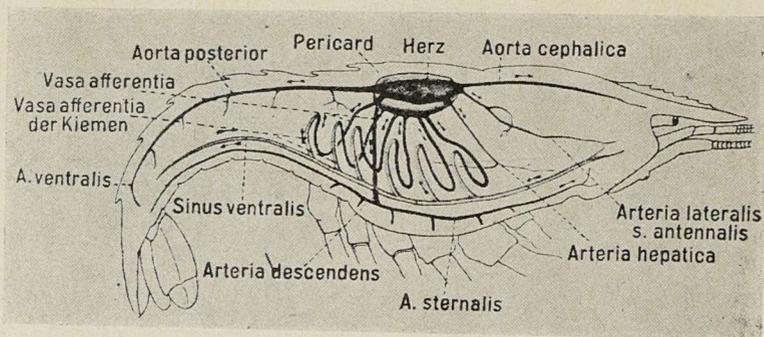


FIG. 17. — Écrevisse. Cœur et système circulatoire (d'après HATSCHKE et CORI, repris de BRÜCKE, E. Th. v., 63 b).

ALEXANDROWICZ, J.-S. [3] a déterminé chez la Blatte l'existence de deux troncs nerveux qui longent le cœur latéralement.

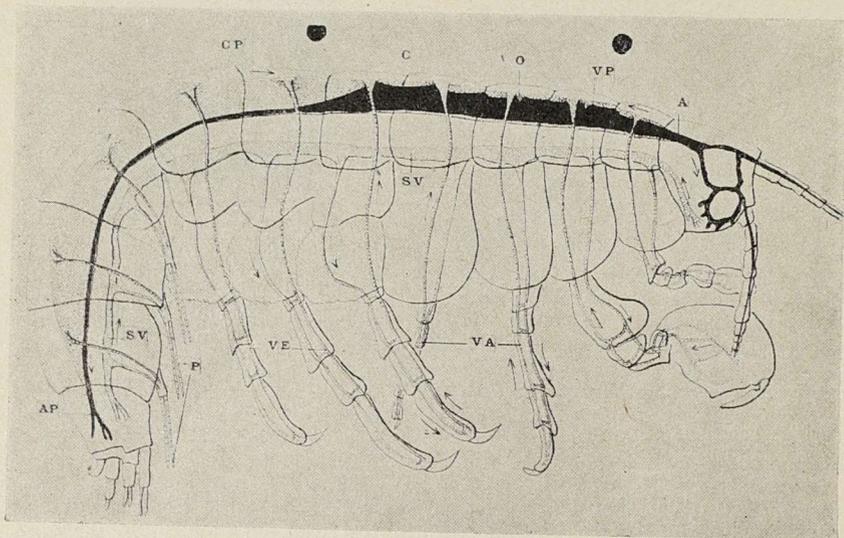


FIG. 18. — Schéma de l'appareil circulatoire d'un Amphipode Gammarien. C, cœur; O, ostiole; C.P., cavité péricardique; S.V., sinus veineux.

Ces nerfs communiquent, par des anastomoses segmentaires, avec la chaîne nerveuse ventrale et les nerfs sensoriels somatiques.

Les nerfs cardiaques de *Limulus* ont été étudiés par MILNE-EDWARDS, A. [308], PATTEN et REDENBAUGH [327], CARLSON, A.-J. [68, 69], NUKADA, S. [323]. Chez *Limulus polyphemus* comme chez *Limulus longispina*, il existe trois nerfs du cœur : un cordon nerveux longitudinal médian et dorsal (abondamment pourvu de ganglions nerveux) et deux nerfs longitudinaux latéraux. Les deux nerfs latéraux communiquent, par des anastomoses transversales, avec le cordon ganglionnaire dorsal et, par sept paires de nerfs, avec le système nerveux central (deux paires sont issues des ganglions œsophagiens, cinq du cordon nerveux ventral).

Crustacés. — Chez certains Crustacés (Phyllopoies, Édriophthales), le cœur est constitué d'un vaisseau dorsal plus ou moins étendu, à parois musculaires, contractile sur la presque totalité de son parcours et percé d'orifices segmentaires (ostioles), par lesquels le sang pénètre dans l'organe propulseur (fig. 18). Chez d'autres (Cladocères, certains Ostracodes, Décapodes), le cœur est un organe globuleux, musculaire, situé le plus souvent dans la région dorsale du céphalothorax (fig. 17).

Chez la plupart des Crustacés, le cœur plonge dans une cavité (sinus péricardique) considérée par certains auteurs comme une oreillette contractile (MANGOLD, E. [291]). Cœur et péricarde sont rattachés aux téguments et aux viscères sous-jacents par des tractus conjonctifs que certains considèrent comme des brides musculaires.

Structure des fibres musculaires cardiaques. — D'après DOGIEL, J. [127], DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. [151], le cœur des Crustacés Décapodes est constitué de fibres nettement et finement striées, avec très peu de protoplasme non différencié.

Cellules nerveuses cardiaques. — Les premiers observateurs qui aient recherché la présence d'éléments nerveux dans le cœur des

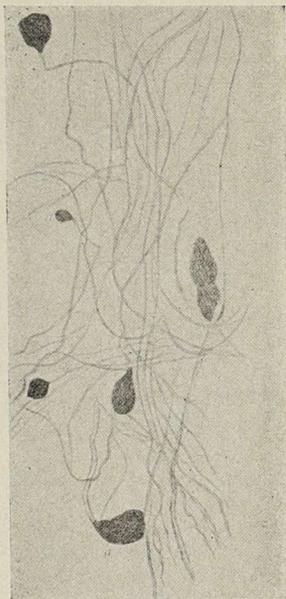


FIG. 19. — Fibres musculaires et cellules ganglionnaires du muscle cardiaque de l'Écrevisse. a, cellules nerveuses ; b, fibres musculaires (d'après DOGIEL, J., 129).

Crustacés sont JARSCHINSKI (1) chez l'Écrevisse, ECKHARDT, C. [154], chez *Cancer pagurus* et MEYER chez l'Écrevisse. Leurs recherches furent négatives.

RETZIUS, dans son travail d'ensemble sur le système nerveux des Crustacés, ne signale non plus ni nerf ni ganglion cardiaques chez l'Écrevisse.

BERGER, E. [27] et POGOSCHEWA [334] décrivent des cellules et

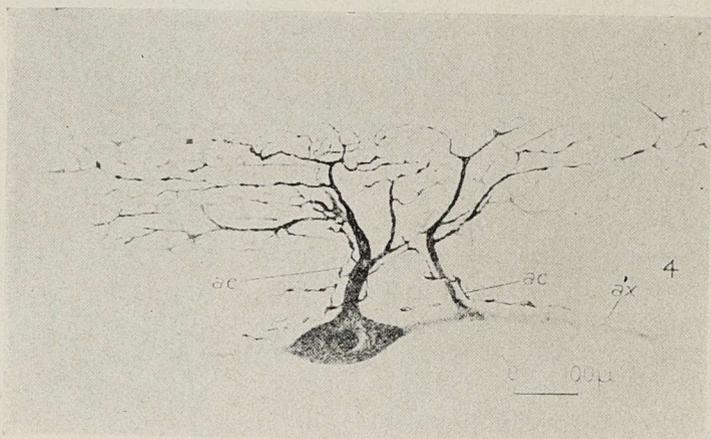


FIG. 20. — *Cancer pagurus*. Cellule nerveuse et ses terminaisons dans le muscle cardiaque. ac, fibres accessoires; ax, axone (d'après ALEXANDROWICZ, J. S., 5).

des fibres nerveuses dans le cœur des Crustacés. Ils les comparent avec celles du cordon ganglionnaire abdominal et les trouvent seulement un peu plus petites que ces dernières. Ces cellules ganglionnaires cardiaques sont uni- ou tripolaires.

DOGIEL, J. [125, 126, 127] fait une constatation analogue. Plus tard, DOGIEL, J. [130] précise qu'il y en a beaucoup plus que POGOSCHEWA n'en a décrites. Il y en aurait non seulement dans le cœur, mais aussi dans le péricarde (fig. 19).

NUSSBAUM, J. [325], par des injections vitales de bleu de méthylène, a vu des cellules nerveuses cardiaques chez *Palaemon treillanus* et *Squilla mantis*.

STECKA, S. [386] a étudié à ce point de vue le cœur d'*Astacus* et a trouvé à la fois des nerfs et des cellules nerveuses cardiaques.

(1) Cité d'après BERGER, E. [27].

D'après ALEXANDROWICZ, J. S. [5], les descriptions de DOGIEL et de STECKA sont inexactes.

NEWMYWAKA, G.-A. [320], a trouvé au moins seize cellules nerveuses dans le cœur d'*Astacus*.

Enfin, tout récemment, ALEXANDROWICZ, J.-S. [4, 5] a bien étudié la disposition du système nerveux cardiaque des Crustacés : *Maia squinado*, *Cancer pagurus*, *Eriphia spinifrons*, *Carcinus moenas*, *Palinurus vulgaris*,

Homarus vulgaris, *Scyllarus arctus*, *Munida rugosa*, *Galathea strigosa*, *Eupagurus bernhardus*, *Pagurus striatus*, *Leander serratus*, *Potamobius astacus*. Le tronc nerveux principal parcourt le cœur dorsalement dans le sens longitudinal. Il comporte deux sortes de cellules nerveuses : des petites et des grandes (5 grandes et 4 petites chez *Cancer pagurus*, *Maia squinado* et *Homarus vulgaris* ; 8 grandes et au moins 8 petites chez *Potamobius astacus*). Ces cellules sont multipolaires, les axones et les prolongements dendritiques s'épanouissant

dans les fibres musculaires. Mais les terminaisons des courtes expansions du neurone ont des aspects différents de celles des axones. Seuls les prolongements dendritiques sont en relation avec des nerfs efférents cardiaques (fig. 20).

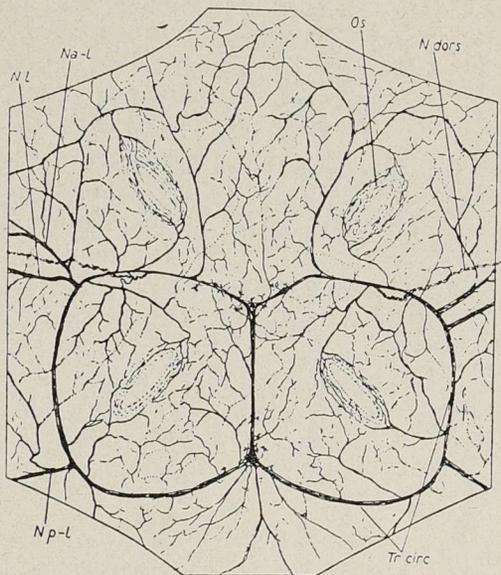


FIG. 21. — *Cancer pagurus*. Nerfs de la face dorsale du cœur. Tr. circ., tronc circulaire; N.a-l., nerf antéro-latéral; N.l., nerf latéral; N.p.l., nerf postéro-latéral; N.dors., nerf dorsal; Os., ostiole (d'après ALEXANDROWICZ, J. S., 5).

Nerfs cardiaques. — L'existence de nerfs cardiaques chez les Crustacés est prouvée par les travaux anatomiques ou physiologiques de ECKHARDT, C. [154], LEMOINE, V. [275], DOGIEL, J. [125, 126, 127], BERGER, E. [27], YUNG, E. [420], PLATEAU, F. [332], MOQUARD, F. [309], POGOSCHEWA [334], JOLLYET, F. et VIALLANES, H. [245], CONNANT, F.-S. et CLARK, H.-L. [102], BOTTAZZI, F. [40], CARLSON, A.-J. [75], POLICE, G. [336] et ALEXANDROWICZ, J.-S. [3, 4].

A l'exception des recherches de ALEXANDROWICZ, J.-S. [3, 4], qui seront résumées ci-dessous, les recherches plutôt physiologiques des autres chercheurs trouvent mieux leur place dans le chapitre consacré à la régulation de l'activité cardiaque (page 71).

ALEXANDROWICZ, J.-S. [4] décrit, chez les Crustacés Décapodes (liste des espèces citée plus haut), un système de fibres nerveuses réunissant le cœur avec le système nerveux central (*nervi cardiaci dorsales*) et un autre système qui met en relation les valvules artérielles avec le cœur et le péricarde (*nervi segmentales cordis et nervus cardiacus anterior* (fig. 21). Les *nervi cardiaci dorsales* comportent, chez les Stomatopodes, des fibres de grand calibre (fibres inhibitrices) et d'autres. Les fibres inhibitrices agissent sur les synapses des cellules nerveuses autonomes cardiaques.

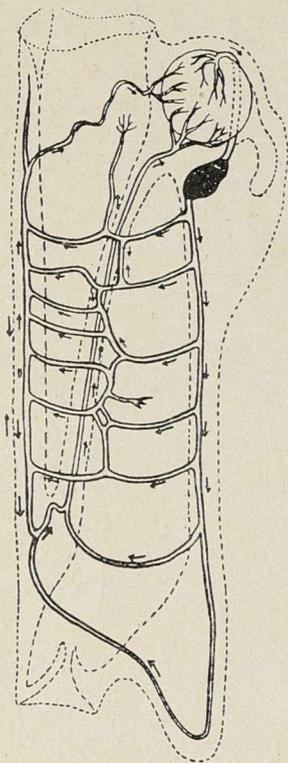


FIG. 22. — Schéma du système circulatoire de *Salpa africana* (d'après NICOLAI, 322).

Tuniciers. — Le cœur des Tuniciers a la forme d'une outre logée dans une cavité péricardique avec laquelle il ne communique pas (fig. 22).

Structure des fibres cardiaques. — Le myocarde des Tuniciers est constitué de cellules musculaires allongées et pointues (RANSOM, W.-B. [350], DOGIEL, J. [130]).

Cellules nerveuses cardiaques. — HUNTER, G.-W. [238, 239, 240] a décrit, dans le cœur de *Mogula manhattensis*, des cellules multipolaires très nombreuses qui seraient en relation avec le système nerveux central. Mais les recherches de SCHULTZE, L.-S. [374], sur le cœur des Salpes, sont restées infructueuses. Cet auteur déclare que, sous l'influence de certains fixateurs, les cellules musculaires cardiaques peuvent se ramasser en masses qui rappellent la disposition de cellules nerveuses. RANSOM, W.-B. [350] confirme l'absence de cellules nerveuses cardiaques chez *Ciona intestinalis* et chez *Salpa africana*. Les recherches de VAN BENEDEN, E. et JULIN, C. [397] et de KNOLL [255] sont aussi restées négatives à ce sujet.

Nerfs cardiaques. — Nous ne possédons pas de preuves anatomiques de l'existence de nerfs cardiaques chez les Tuniciers.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Après un très bref rappel de la disposition de l'organe central de la circulation sanguine dans les divers groupes, il est fait mention de l'état actuel de nos connaissances sur la structure des fibres musculaires du cœur et sur l'innervation intrinsèque et extrinsèque cardiaques.

D'une manière générale :

1° Les fibres musculaires cardiaques des Invertébrés sont, comme celles des Vertébrés, disposées en *syncitium*. Ces fibres ont une striation plus ou moins apparente, quelquefois elle est sûrement absente (Lamellibranches Acéphales).

2° Il existe des cellules nerveuses cardiaques chez les Annélides et les Arthropodes. La question est discutée chez les Mollusques et les Tuniciers.

3° Là où on a recherché anatomiquement l'existence de nerfs cardiaques, on en a trouvé.

CHAPITRE II

LES CONDITIONS D'ENTRETIEN DE L'AUTOMATISME ET DE LA RYTHMICITÉ CARDIAQUES

L'automatisme cardiaque est la propriété que possède le myocarde de se contracter spontanément, alors qu'il est séparé de toutes ses connexions avec l'organisme. La rythmicité cardiaque est la propriété que possède le myocarde de se contracter et de se relâcher alternativement, soit qu'il soit doué d'automatisme, soit que, ayant perdu cette dernière propriété, on le soumette à un excitant dont l'action est continue. L'automatisme est donc une propriété qui doit être distinguée de la rythmicité.

Chez les Vertébrés, l'automatisme et la rythmicité cardiaques s'étudient généralement sur des organes isolés. De nombreuses expériences ont montré que, pour maintenir intactes ces propriétés du myocarde, celui-ci doit être maintenu dans certaines conditions. Il doit être artificiellement irrigué par un sérum :

1^o dont la pression osmotique est aussi voisine que possible de celle du sang ;

2^o dont la composition chimique se rapproche de celle du sang ;

3^o dont la température est voisine de celle de l'organisme ;

4^o exerçant, sur le myocarde, une certaine distension mécanique.

On utilise pour cela le sérum de RINGER ou de RINGER-LOCKE, porté à température convenable et qu'on fait circuler (technique de perfusion) dans les cavités cardiaques, par un arrangement approprié de canules introduites dans l'une ou l'autre d'entre elles.

En ce qui concerne les Invertébrés, cette technique de perfusion est moins souvent utilisée en raison de la fragilité des organes circulatoires. On immerge alors simplement le cœur dans le sérum.

L'étude des conditions d'entretien de l'automatisme et de la rythmicité cardiaques chez les Invertébrés n'a pu être entreprise que chez un nombre relativement restreint de formes : celles-là où la

résection de l'organe est techniquement possible, c'est-à-dire chez les espèces dont la taille est relativement grande.

Nous allons examiner, ci-dessous, les diverses conditions extrinsèques et intrinsèques susceptibles d'influencer l'automatisme ou la rythmicité cardiaques des Invertébrés.

A. CONDITIONS EXTRINSÈQUES D'ENTRETIEN

Pression osmotique du sérum physiologique.

La pression osmotique du sang des Invertébrés varie selon le milieu dans lequel vivent les organismes et selon les espèces. Chez les Invertébrés marins, elle est, en général, celle de l'eau de mer ($\Delta = 2,30^{\circ}$ C.) (1) (BOTTAZZI [38, 39]). La proportion des sels solubles du sang de ces animaux ne diffère pas d'ailleurs de la teneur en sels de l'eau de mer dans laquelle ils vivent (FRÉDÉRICQ, L. [179]).

Chez les Invertébrés d'eau douce, beaucoup ont une pression osmotique identique à celle du milieu et qui varie donc comme celui-ci (*Anodonta*) (2); d'autres sont, à ce point de vue, indépendants du médium (Insectes aquatiques à respiration aérienne). Pour CLEMENTI, A. [99], la pression osmotique des liquides internes de l'organisme est moins élevée chez les espèces terrestres que chez les espèces marines et, dans les limites de la même espèce, elle est plus basse dans les liquides que dans les tissus (mesures effectuées chez *Lumbricus*, *Iulus*, *Helix*, *Oryctes*). Pendant l'hivernage, la pression osmotique est différente de celle observée pendant la période d'activité (CLEMENTI, A. [100]). Elle diffère, en outre, selon le stade de développement de l'organisme (POLIMANTI, O. [337]).

La liste ci-dessous donne les Δ du sang ou des tissus d'un certain nombre d'Invertébrés aquatiques et terrestres.

Cœlentérés.....	2,196	
Echinodermes.....	2,312	
Vers marins.....	2,31	
<i>Hirudo medicinalis</i>	0,40-0,43	(FRÉDÉRICQ, L. [182]).
<i>Anodonta anatina</i>	0,15-0,21	(FRÉDÉRICQ, L. [182]).
— <i>anatina</i>	0,08-0,09	(KOCH [256]).
— <i>cygnea</i>	0,10-0,15	(DUBUISSON, M. [141]).
<i>Unio pictorum</i>	0,14	(FRÉDÉRICQ, L. [182]).
<i>Helix aperta</i>	0,31	(ARVANITAKI, A. et CARDOT, H. [9]).
— <i>aspersa</i>	0,37	»
— <i>vermiculata</i>	0,40	»
— <i>pisana</i>	0,47	»

(1) Un abaissement de 1° C ($\Delta = 1,00^{\circ}$ C) équivaut à une pression osmotique de 12,108 atmosphères.

(2) Le sang de l'*Anodonta* est très dilué (0.136 % de cendres, d'après DAMBOVICEANU [111]).

<i>Limnaea stagnalis</i>	0,22	(FRÉDÉRICQ, L. [182]).
<i>Paludina viviparia</i>	0,17	—
<i>Octopus</i>	2,24	—
<i>Dytiscus circumcinctus</i>	0,56	(BACKMAN, E. L. [13]).
— <i>marginatus</i>	0,95	—
— —.....	0,77	(PORTIER, P. et DUVAL, M. [344]).
— —.....	0,57	(DUBUISSON, M. [141]).
<i>Cymatopterus striatus</i>	0,69	(BACKMAN, E. L. [13]).
— <i>paykulli</i>	0,56	—
<i>Acilius sulcatus</i>	0,49	—
<i>Lymanthria dispar</i>	0,48	(POLIMANTI, O. [338]).
<i>Decticus albifrons</i>	0,50	—
<i>Bombyx mori</i>	0,47	(DUCCESCHI, V. [152]).
— — (larve).....	0,58	(PORTIER, P. et DUVAL, M. [344]).
— — (divers stades).	0,60-1,17	(POLIMANTI, O. [338]).
<i>Saturnia carpini</i>	0,56	(PORTIER, P. et DUVAL, M. [344]).
— <i>pyri</i> (chrysalide)..	0,71	—
<i>Cordelia aenea</i>	0,67	(BACKMAN, E. L. [13]).
<i>Léucorrhinia dubia</i>	0,63	—
<i>Cossus cossus</i> (larve).....	0,72	(PORTIER, P. et DUVAL, M. [344]).
<i>Libellula</i> (larve).....	0,63	(BACKMAN, E. L. [13]).
<i>Æschna</i> (larve).....	0,56	—
<i>Sphynx ligusti</i> (chrysalide).	0,70	(PORTIER, P. et DUVAL, M. [344]).
<i>Astacus fluviatilis</i>	0,80	(FRÉDÉRICQ, L. [182]).
<i>Maja squinado</i>	2,36	—

Il est de toute importance, dans les expériences conduites *in vitro*, de ne point négliger le facteur pression osmotique dans l'établissement des sérums.

TEN CATE, J. [394] dit avoir maintenu en activité des cœurs d'*Anodontes* plongés dans l'eau distillée, mais il me paraît peu probable que cette activité ait pu se prolonger longtemps.

CARLSON, A.-J. [77] a montré que les solutions hypertoniques (eau de mer additionnée de m/10 saccharose, par exemple) produisent une action dépressive sur le cœur de la *Limule* polyphème (fig. 23). Les solutions hypotoniques possèdent, au contraire, une action stimulante. On observe des phénomènes tout à fait analogues chez les Tortues. L'auteur incline à penser que ces actions dépressives et stimulantes sont liées aux échanges tissulaires qui tendent à l'établissement d'un nouvel équilibre entre les cellules et le milieu.

CARDOT, H. [60], expérimentant sur le cœur d'*Helix pomatia*, trouve que les solutions hypertoniques arrêtent le cœur en diastole, tandis que les solutions hypotoniques ont des effets chronotrope positif et inotrope négatif, suivis d'arrêt cardiaque en « demi-systole » (CARDOT, H. [63]).

D'une manière générale, un défaut d'isotonisme produit des fluctuations toniques des systoles cardiaques. Le sérum physiologique le plus convenable pour *Helix pomatia* serait, d'après CARDOT, H. [60, 61] le liquide suivant :

Eau	1.300,00
KCl.....	0,42
NaCl.....	9,00
CaCl ₂	0,24

BOYER, P., et CARDOT, H. [44], également pour l'Escargot, préconisent :

Eau	1.000,00
NaCl.....	6,5
KCl.....	0,14
CaCl ₂	0,12
NaHCO ₃	0,20(1)
NaH ₂ PO ₄	0,01

FRÉDÉRICQ, L. [184], étudiant le cœur de l'Aplysie, trouve que le liquide le plus favorable au point de vue quantitatif est l'eau de mer. Une augmentation ou une diminution de densité de 1,2

à 3 ‰ ne semble pas avoir grande influence; mais une différence de 5 ‰ provoque déjà

une altération se traduisant en général par une diminution de hauteur des courbes enregistrées. Les pulsations du cœur de l'Aplysie, du Poulpe et de la Langouste cessent presque instantanément si on irrigue l'organe avec de l'eau de mer diluée de moitié, mais additionnée de 10 % de saccharose ou de 5 % de dextrose, ou de 2 % d'urée, de manière à rétablir la concentration moléculaire primitive.

LÉVY, R. [276, 277] a utilisé la solution suivante pour l'étude du cœur de la Daphnie :

Eau d'Évian (2)	1.000,00
NaCl.....	6,10
KCl.....	0,30
CaCl ₂	0,12
NaHCO ₃	0,20
NaH ₂ PO ₄	0,01

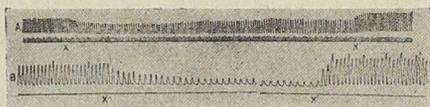


FIG. 23. — Région antérieure du cœur de *Limulus polyphemus* soumis alternativement à l'eau de mer et à une solution hypertonique. A : en X, on applique sur le nerf ganglionnaire du cœur une solution composée d'eau de mer additionnée de 0,6 m. de sucre de canne; en X', eau de mer normale. B : en X, idem, mais l'eau de mer est saturée de sucre de canne; en X', eau de mer normale (d'après CARLSON, A. J., 77).

(1) BINET, L. et PERLÈS, L. [34] recommandent la même solution, mais avec 0.12 de NaHCO₃.
 (2) Cette eau est normalement dépourvue de K.

Composition qualitative du sérum physiologique.

Sels. — Les sels de Na, de K et de Ca sont les constituants minéraux les plus importants des solutions qui ont la propriété de prolonger, *in vitro*, l'automatisme et la rythmicité cardiaques. Plusieurs auteurs ont montré la nécessité de ces ions dans l'entretien de l'activité du cœur des Invertébrés. Nous examinerons successivement le cas pour chacun de ces ions.

Sels de sodium. — CARLSON, A.-J. [88] a montré que si on immerge un cœur de *Limulus polyphemus* dans une solution isosmotique de

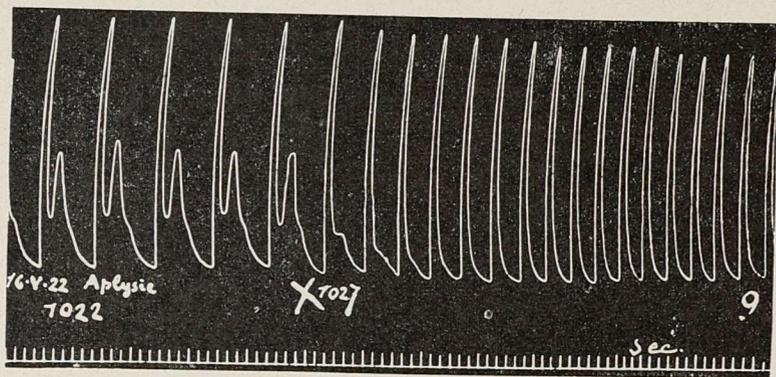


FIG. 24. — *Aplysia limacina*. Cœur irrigué par de l'eau de mer légèrement diluée (densité 1.022). En X, eau de mer normale (densité 1.027) (d'après FRÉDÉRICQ, L., 181).

NaCl (5/8 moléc.), la fréquence des pulsations cardiaques augmente. L'excitabilité du cordon nerveux ganglionnaire est exaltée, comme le montrent les expériences d'excitabilité électrique de ce cordon. Après quelques instants, le rythme diminue, les pulsations deviennent irrégulières, puis s'arrêtent. Na₂SO₄ et NaPO₄ ont une action semblable à celle de NaCl.

FRÉDÉRICQ, L. [184] observe aussi qu'une solution isotonique de NaCl (3,5 %) produit la mort rapide du cœur d'*Aplysia*, *Octopus*, *Palinurus*.

Lorsque le cordon nerveux est excisé, le muscle cardiaque ne bat plus (voir p. 42). Si on le plonge à ce moment dans la solution isosmotique de NaCl, les contractions reprennent après une période de latence de 30 à 40 minutes. Elles sont d'allure irrégulière. Plusieurs contractions simultanées peuvent apparaître en différentes régions du myocarde. Ces contractions se propagent aux régions voisines avec une vitesse de 1 à 2 cm. par seconde. De ces expériences, CARL-

SON conclut que le muscle cardiaque de la Limule, immergé dans une solution isosmotique de NaCl, montre une excitabilité croissante qui va jusqu'à l'apparition de contractions idiomusculaires.

ROGERS, C.-G. [356] a observé également que les sels de Na peuvent réveiller l'activité de cœurs arrêtés de Crabes (*Brachynotus nudus*).

La plupart des préparations musculaires répondent d'ailleurs au Na de manière analogue. LOEB, J. [284] a montré le premier que les muscles squelettiques de la Grenouille se contractent rythmiquement dans une solution isosmotique de NaCl. GUENTHER, A.-E. [215] déclare que le rythme est d'abord localisé là où le muscle est en contact immédiat avec la solution, puis s'étend au fur et à mesure que la solution pénètre dans la préparation. C'est bien ce que CARLSON, A.-J. [88] observait chez la Limule.

Une solution isosmotique de NaCl commence par stimuler l'activité du cœur de la Grenouille et la déprime ensuite (COOK, F.-C. [104]). On sait que l'*apex* ventriculaire, isolé du reste du myocarde, ne se contracte pas spontanément. Si on le plonge dans la solution de NaCl (de préférence additionnée de sérum de Chien), il reprend ses contractions après une période plus ou moins longue (MARTIN, E.-G. [301], HOWELL, W.-H. [236], MERUNOWICZ [306], GREENE, C.-W. [213], LINGLE, D.-J. [282]). C'est tout à fait ce que CARLSON, A.-J. [88] observait pour le cœur déganglionné de la Limule et ROGERS, C.-G. [356] pour le cœur du Crabe.

Pour LOEB, J. [284] et GARREY, W.-E. [192], ces phénomènes sont dus à la soustraction d'ions Ca au tissu. Les contractions apparaissent d'ailleurs plus rapidement si on immerge les préparations musculaires dans des solutions de sels de Na dont les anions forment avec le Ca des sels insolubles (oxalates, phosphates, carbonates, sulfates, fluorures). HOWELL, W.-H. ([236] et MARTIN, E.-G. [301] suggèrent, à la suite de leurs expériences sur l'*apex* ventriculaire de la Grenouille, que l'action de Na est de transformer le Ca non diffusible du myocarde en Ca diffusible, indispensable à l'automatisme.

Lorsqu'on plonge le nerf sciatique de la préparation sciatique-gastrocnémien dans le sérum physiologique, il apparaît égale-

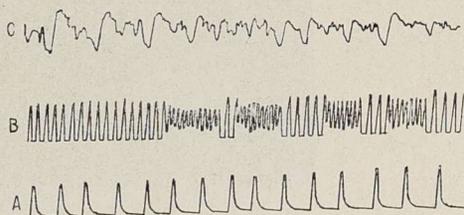


FIG. 25. — Cœur isolé et déganglionné de *Limulus polyphemus*, immergé dans une solution 6/10 m. de NaCl. Trois types de contractions (d'après CARLSON, A. J., 88).

ment des contractions rythmiques dans l'organe terminal, après 1 à 2 heures (MATTHEWS, LOEB, MAXWELL). Le cordon nerveux car-

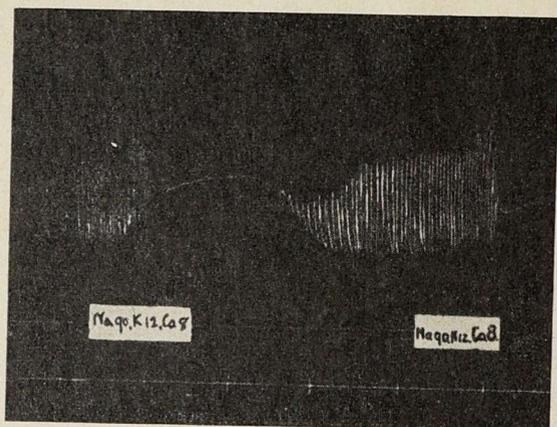


FIG. 26. — *Homarus*. Influence des ions K (d'après HOGBEN, L. T., 234 b).

diaque de la Limule plongé dans NaCl n'induit pas de contractions dans le myocarde (CARLSON, A.-J. [88]). Ce comportement différent ne doit pas nous surprendre : à la différence du nerf sciati-

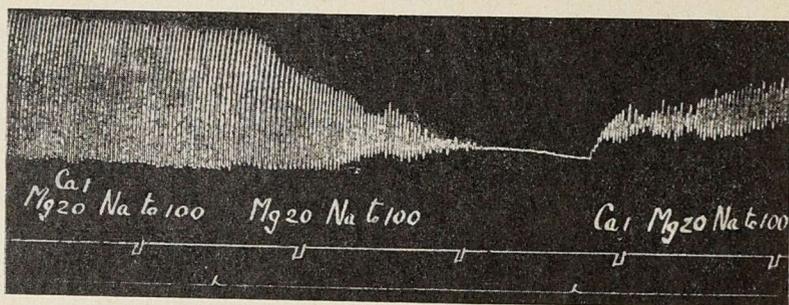


FIG. 27. — *Pecten*. Influence de la suppression du Ca sur le rythme cardiaque (d'après MINES, G. R., 308 b).

que « moteur direct » du gastrocnémien, le nerf cardiaque de la Limule ne semble pas devoir être considéré comme tel (voir p. 47).

Sels de potassium. — La nécessité de la présence de sels de K pour l'entretien de l'activité du cœur des Invertébrés a été démontrée par :

EVANS, C.-L. [159], HOGBEN, L. T. [234 b], CARDOT, H. et JULLIEN, A. [63], chez *Helix pomatia*; par FRÉDÉRICQ, H. [170], chez *Octopus vulgaris*; par TAKATSUKI, S. [392], JULLIEN, A. [248], JULLIEN, A. et MORIN, G. [250, 253], chez l'Huître; par CARLSON, A.-J. [84], ASHER, L. et GARREY, W.-E. [10], chez *Limulus*; par HEYMANS, C. [227 b], chez *Aplysia*; par HOGBEN, L.-T. [234 b], chez *Homarus* et *Maja*. Pour MINES, G.-R. [308 b], par contre, le K ne serait pas indispensable au cœur de *Pecten* (?)

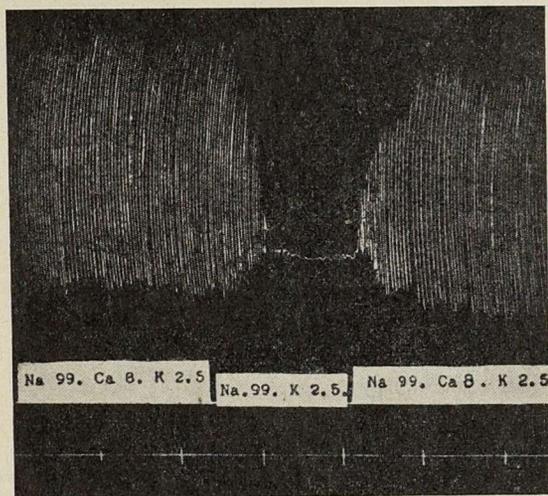


FIG. 28. — *Homarus*. Influence de la suppression du Ca sur le rythme cardiaque (d'après HOGBEN, L. T., 234 b).

L'excès de K est nuisible. Le cœur de *Limule* plongé dans un sérum riche en KCl présente des contractions dont la fréquence augmente pendant quelques secondes et diminue ensuite pour s'arrêter au bout de périodes de temps qui dépendent de la concentration en K de la solution (CARLSON, A.-J. [84]). On obtient les mêmes effets avec K_2SO_4 . Si le cœur a été préalablement séparé de la chaîne ganglionnaire, le K a un effet chronotrope négatif *immédiat* sur le myocarde.

CARDOT, H. [61] obtient aussi le ralentissement du cœur de l'Escargot sous l'influence du K. Lorsque le K agit seul, il a une action systolisante [63]. HOGBEN, L. T. [234 b] arrive à la même conclusion.

LÉVY, R. [272] observe que le K augmente le tonus du cœur de la Daphnie.

L'effet physiologique du K peut être compensé par le Na, le Ca et

le Mg (CARDOT, H. et JULLIEN, A. [63] chez *Ostraea*. Chez *Murex*, cet antagonisme est moins net.

Ces résultats sont en accord avec ce que l'on sait chez les Vertébrés. GREENE, C.-W. [213], SOLLMANN [381], GROSS [214], BRAUN [47], HALD [218] ont décrit l'influence chronotrope négative du K sur le myocarde des Vertébrés. Comme CARLSON, A. J. [84], chez *Limulus*,

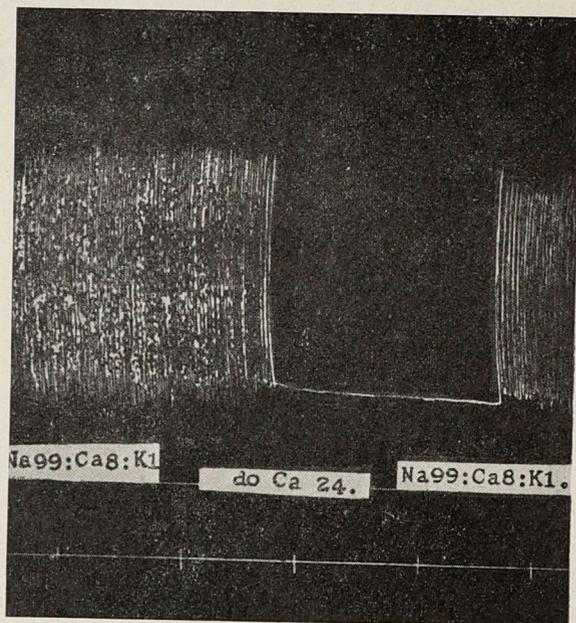


FIG. 29. — *Homarus*. Influence d'un excès de Ca sur le rythme cardiaque (d'après HOGBEN, L. T., 234 b).

HALD, T. [218] a noté chez la Grenouille que le K peut, dans les premiers instants qui suivent son application, avoir un effet chronotrope positif sur les pulsations. Cette action serait due à une paralysie du nerf vague : elle ne s'observerait pas sur des organes séparés du système nerveux central.

Sels de calcium. — La nécessité du Ca dans l'activité du cœur des Invertébrés a été reconnue par ROGERS, C.-G. [356], chez *Brachyotus nudus* ; par EVANS, C.-L. [459] et HOGBEN, L.-T. [234 b], chez *Helix pomatia* ; par MINES, G.-A. [308 b], chez *Pecten* ; par FRÉDÉRICQ, H. [170], chez *Octopus vulgaris* ; par TAKATSUKI, S. [392] et JULLIEN, A. [248], chez les Huîtres ; par HEYMANS, C. [227 b], chez

Aplysia ; par HOGBEN, L. T. [234 b], chez les Crustacés ; par SELISKAR (1), chez *Cossus cossus*.

La suppression du Ca arrête le cœur en systole (ZOOND, A. et SLOME, D. [429], chez *Palinurus jасus* et *Octopus horridus*).

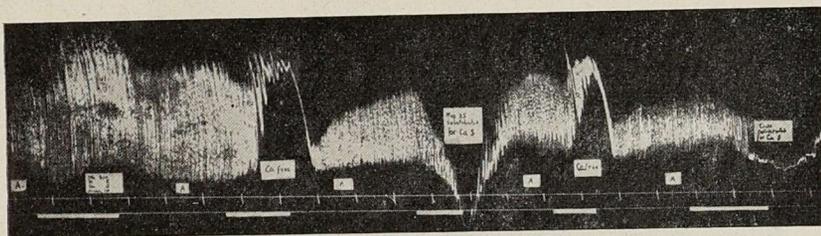


FIG. 30. — *Maia*. Influence des ions K, Ca et Mg. En A sérum contenant NaCl : 200 ; CaCl₂ : 5 ; Urée : 10 (d'après HOGBEN, L. T., 234 b).

L'excès de Ca intoxique le cœur. CARLSON, A.-J. [84] a observé une diminution de la force des systoles de cœurs de *Limules* soumis aux sels de Ca en excès. KOCH [256] a fait la même constatation chez l'*Anodonte*, CARDOT, H. [60] chez l'*Escargot*, HOGBEN [234 b] chez le même et LÉVY, R. [277] chez les *Daphnies*.

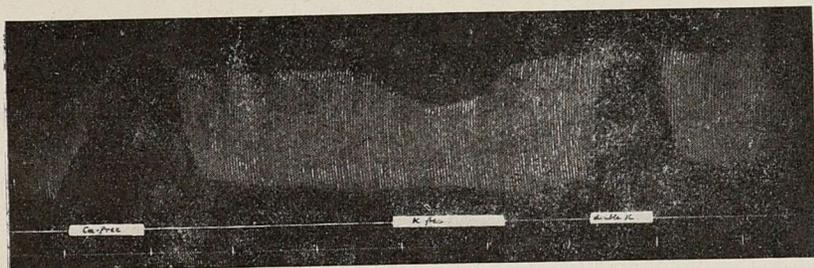


FIG. 31. — *Helix*. Influence des ions Ca et K sur le rythme cardiaque (d'après HOGBEN, L. T., 234 b).

L'effet toxique du Ca peut être balancé par le K (LÉVY, R. [277], chez la *Daphnie*) ou par l'application d'une solution de Ringer hypertonique (CARDOT, H. [60], chez l'*Escargot*).

Chez les Vertébrés, l'action du Ca ne paraît pas, à première vue, du même ordre. RINGER, S. [351, 352] a montré que les sels de ce

(1) Cité d'après CLARK, A. J. [98].

métal *augmentent la tonicité des contractions* et la longueur des systoles et que le Ca peut contrebalancer l'effet toxique du Na (RINGER, S., SIDNEY et BUXTON [353]) chez les Vertébrés. Mais il pourrait être question ici de quantités : KOCH [256], expérimentant chez l'Anodonte, observe, en effet, que de grandes quantités de Ca arrêtent aussi le ventricule *en systole*.

La comparaison de l'influence du Ca sur le cœur des Invertébrés et des Vertébrés devrait être reprise non pas en soumettant ces organes à des doses quelconques de sels de Ca, mais à des doses connues et croissantes.

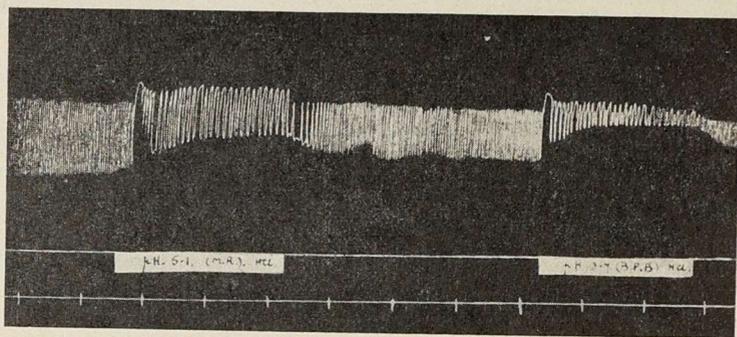


FIG. 32. — *Homarus*. Influence du pH sur le rythme cardiaque (d'après HOBGEN, L. T., 234 b).

Influence réciproque des sels de Na, de K et de Ca. — La loi physiologique du balancement des ions Na, K et Ca a été l'objet de peu de communications chez les Invertébrés ; mais là où on l'a recherchée, elle s'est vérifiée : ROGERS, C.-G. [356], chez *Brachyotus nudus* ; ZOOND, A. et SLOME, D. [429], chez *Palinurus jesus* ; LÉVY, R. [277], chez la Daphnie ; TAKATSUKI S. [392], chez l'Huître ; CARDOT, H. et JULLIEN, A. [63], chez l'Escargot ; JULLIEN, A. et MORIN, G. [250, 253], chez l'Huître. JULLIEN, A. et MORIN, G. ont gardé, en bon état, pendant sept jours, des cœurs d'Escargots dans un sérum où la concentration des différents ions était telle que : $\frac{\text{Na} + \text{K}}{\text{Ca} + \text{Mg}} = 6,5 \text{ à } 10$. Si ce rapport tombe à 3, ou moins, les pulsations du cœur ralentissent ; s'il monte à 20 ou 40, on observe une augmentation de tonus, puis l'arrêt systolique. Si le rapport $\frac{\text{Na}}{\text{K}} = 200$, le cœur s'arrête en diastole ; s'il tombe à 10, le cœur s'arrête en systole.

Oxygène et Anhydride carbonique. — Chez les Invertébrés, l' O_2 est bien plus dispensable pour l'entretien de l'activité cardiaque que chez les Vertébrés, ce qui s'explique par la température généralement plus basse des premiers et par la masse relativement plus faible des myocards. Aussi n'est-il le plus souvent pas nécessaire, pour de courtes observations, d'oxygéner le sérum physiologique dans lequel on plonge les cœurs (1).

Le système nerveux cardiaque de la *Limule* est beaucoup moins sensible au manque d' O_2 que le système nerveux central (NEWMAN, H.-H. [319]).

STRAUB, W. [389, 390], chez l'*Aplysie* et EVANS, C.-L. [159], chez

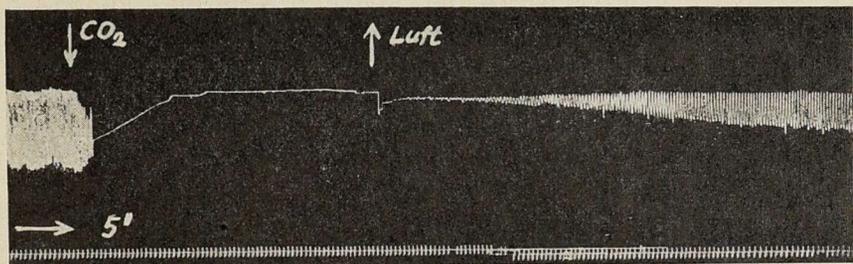


FIG. 33. — Cœur isolé de *Helix* : influence de CO_2 sur le tonus cardiaque (d'après EVANS, C. L., 159).

Helix, ont montré que CO_2 augmente le tonus cardiaque (fig. 33). Tous les acides paraissent d'ailleurs agir de la même façon (DUBUIS-SON, M. [135]). Pour NEWMAN, H.-H. [319], le ganglion cardiaque de la *Limule* (dont la production de CO_2 est proportionnelle à la fréquence cardiaque : GARREY, W.-E. [195-196]) est très sensible à l'action de CO_2 , qui agit d'abord comme stimulant et provoque ensuite l'arrêt du cœur en diastole. Par contre, le myocarde lui-même paraît beaucoup moins sensible à CO_2 .

Hormones (?) cardiaques. — D'après HABERLANDT, L. [217], des cœurs isolés et arrêtés de *Helix pomatia* reprennent leur activité si on ajoute au sérum physiologique de l'extrait alcoolique du myocarde et la maintiennent pendant 2 à 3 jours. Le cœur de l'*Aplysie* se comporte de la même manière. L'extrait est encore actif à une dilu-

(1) D'après HENZE, M. [227], l'*Aplysie* peut vivre très longtemps dans l'eau privée d' O_2 . D'après SCHÖNLEIN, K. [373], en l'absence d' O_2 , le cœur d'*Aplysie* perd son excitabilité au bout de 5 à 6 heures.

tion de 1 pour 10⁷. JULLIEN, A. et MORIN, G. [252 et 253 bb] confirment chez *Murex trunculus* la mise en liberté de substances actives au cours du fonctionnement du cœur et HYKES, O.-V. et HYKESOVA, D.-E. [243] ont trouvé que l'extrait du cœur d'*Helix* influence favorablement l'activité du cœur de la larve de Moucheron.

Température. — Il existe un grand nombre de travaux donnant les variations de la fréquence cardiaque en fonction de la température, mais le plus souvent les chiffres sont cités au hasard de quelques observations et ne peuvent constituer une base pour engager à conclusions. NEWPORT, G. [321], ECKHARDT, C. [154], GRABER, V. [211, 212], DOGIEL, J. [127], PLATEAU, F. [332, 333], YUNG, E. [423], FRENZEL, J. [185], KNOLL [255], SCHÖNLEIN, K. [373], PIERI [330], GARTKIEWICZ, S. [199], CARLSON, A.-J. [76], ROBERTSON, T.-B. [355], SNYDER, C.-D. [379], WALLING, E.-V. [408], FRÉDÉRICQ, H. [170], POLIMANTI, O. [338], HECHT, S. [224], GARREY, W.-E. [194, 195], CROZIER, W.-J. [106], BACHRACH, E. et CARDOT, H. [12], CROZIER, W.-J. et STIER, T.-B. [107], POTONIÉ, H. [345], MANGOLD, E. [294], HENDERSON, J.-T. [226], CROZIER, W.-J. et STIER, T.-B. [108, 109], MATSUKI, T. [302], TAKATSUKI, S. [392], VITA, P. [404], FEDERIGHI, H. [162, 163], SEIWELL, H.-A. [377].

Parmi ces différents travaux, il convient d'analyser spécialement ceux de CROZIER et de ses collaborateurs.

Ces recherches ont montré que si l'on étudie la fréquence cardiaque en fonction de la température, les différentes valeurs trouvées suivent, d'une manière très satisfaisante, la loi d'Arrhénius :

$$\text{fréquence} = Ke^{-\frac{\mu}{RT}} + C$$

Si, comme l'ont fait CROZIER et ses collaborateurs, on détermine un nombre de points distribués sur l'échelle thermométrique de façon aussi régulière que possible, le nombre de points choisis étant aussi grand que possible, on rencontre fréquemment des températures critiques, c'est-à-dire que la courbe, construite en reportant ces points, montre souvent une cassure en deçà et au delà de laquelle la valeur de μ (caractéristique de température et qui, en réalité, représente une énergie d'activation, exprimée en calories) est différente. C'est ainsi que, chez la *Limule* adulte, si on modifie la température du nerf ganglionnaire cardiaque, la fréquence des contractions observées correspond à $\mu = 12.200$ calories (CROZIER, W.-J. [106]) au-dessus de 15°C. A cette dernière température, la courbe change généralement d'allure et correspond, en dessous de 15°C, à $\mu = 23.500$ calories.

Les embryons de *Limules*, choisis au stade où le cœur bat, tandis que le système nerveux cardiaque n'est point encore développé, ont

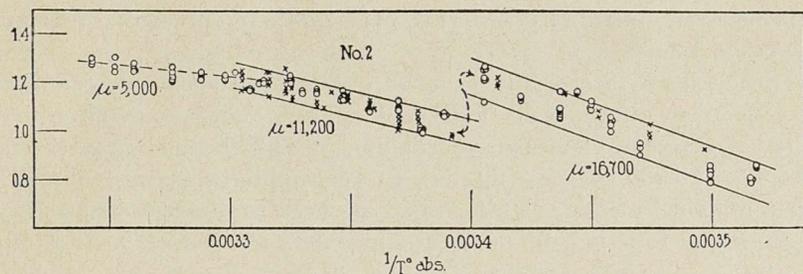


FIG. 34. — Embryons de *Limules* : fréquences cardiaques en fonction de la température. Remarquez les deux points critiques (d'après CROZIER, W.-J. et STIER, T. B., 109).

donné $\mu = 11.500$ calories et $\mu = 16.400$ calories, selon les individus. Il existe en outre des températures critiques, variables d'ailleurs (fig. 34).

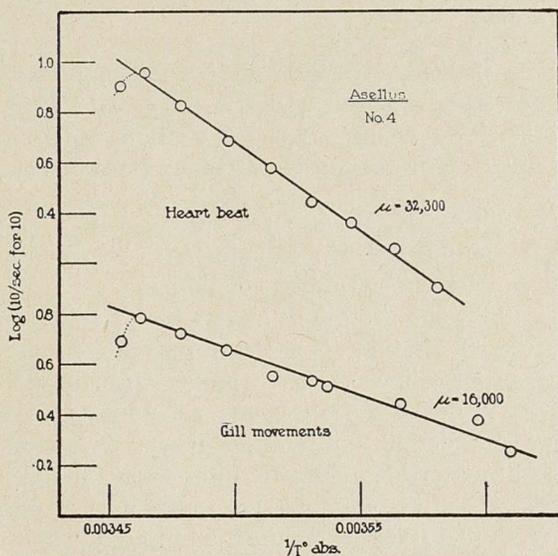


FIG. 35. — *Asellus*. Fréquences cardiaques et respiratoires en fonction de la température. Les coefficients de température (μ) diffèrent d'une fonction à l'autre (cœur : 32.300; branchies : 16.000) (d'après CROZIER, W. J. et STIER, T. B., 109).

Chez *Limax maximus*, CROZIER, W.-J. et STIER, T.-B. [107] ont trouvé des variations saisonnières. En décembre 1924, $\mu = 7.900$ calo-

ries. En mars 1925 $\mu = 16.000$ calories. Un lot de limaces, donnant en décembre 1925 $\mu = 11.500$ calories, a été nourri artificiellement : μ est monté à 16.200 calories, indiquant ainsi de manière certaine l'influence du métabolisme sur le coefficient de température cardiaque de ces animaux.

Enfin, il est intéressant de noter que les coefficients de température peuvent différer d'une fonction à une autre chez un même animal. Chez *Asellus*, par exemple, μ cardiaque = 32.300 calories ; μ respiratoire = 16.000 calories (fig. 35). Et ceci implique qu'une constante de température n'a de signification que si elle est déterminée par rapport à une fonction donnée (CROZIER, W.-J. et STIER, T.-B. [109]).

A. LES CONDITIONS MÉCANIQUES D'ENTRETIEN DE L'AUTOMATISME ET DE LA RYTHMICITÉ CARDIAQUES.

Il ressort d'un certain nombre de recherches que la distension des fibres cardiaques est un facteur d'importance très grande dans l'entretien de l'automatisme et de la rythmicité cardiaques, aussi bien *in vivo* que *in vitro*.

Annélides. — Chez un Annélide marin, *Polyophtalmus pictus*, la contraction des sacs sanguins pulsatiles nécessite leur distension préalable ; celle-ci est réalisée grâce à l'afflux sanguin déterminé par les mouvements péristaltiques intestinaux (DUBUISSON, M. [137]).

Mollusques. — FOSTER, M. et DEW SMITH A.-G. [168] signalent que le degré de remplissage du cœur de *Helix* est d'une importance très grande dans l'activité rythmique de l'organe.

BIEDERMANN [32] observe que le ventricule de *Helix pomatia*, vide de sang, s'arrête en diastole ou présente un très sérieux ralentissement dans ses pulsations. A une température de 20°C. le ventricule de *Helix* présente 50 pulsations par minute, si la pression intracardiaque est de 30 millimètres d'eau ; 36 pulsations pour 15 millimètres ; 8 pulsations pour 21 millimètres ; 5 pulsations pour 17 millimètres... et s'arrête si la pression tombe à 2 centimètres d'eau.

RANSOM, W. B. [350] s'exprime ainsi, à propos du cœur des Céphalopodes : « A degree of internal pressure is essential for the maintenance of the proper rhythm and the ventricle is more susceptible to change in that pressure than the venous part of the system. » Il confirme cette manière de voir dans l'étude d'un Mollusque Opisthobranche : *Aplysia limacina*.

SCHÖNLEIN, K. [373] a montré que le ventricule de l'Aplysie, au moment de sa résection, se vide à peu près complètement. Suspendu

au levier enregistreur, l'organe présente des contractions rythmiques dont la fréquence est proportionnelle à la traction qu'effectue le levier sur les fibres cardiaques et l'amplitude à peu près inversement proportionnelle à cette traction (jusqu'à une valeur maxima de 5 grammes). Si la température est élevée, le cœur d'Aplysie peut cependant battre sans qu'il soit soumis à une traction mécanique.

WILLEM, V. et MINNE [415] signalent, en notes, que chez les Anodontes épuisés, où le cœur est presque vide et les contractions à peine apparentes, l'injection de liquide dans le ventricule agit comme stimulant et provoque une accélération des pulsations.

BOTTAZZI et ENRIQUÈS [141] comptent, chez les Aplysies normales.

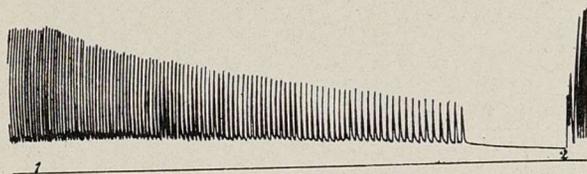


FIG. 36. — Effet de la suppression (1) de la pression hydrostatique du liquide de perfusion sur le ventricule isolé de l'Aplysie. En (2) la pression initiale est rétablie (d'après STRAUB, W., 389).

33 à 34 pulsations par minute ($T = 23 - 24^{\circ}C.$); si on isole le cœur, qui se vide de sang, la fréquence tombe à 7-8 par minute.

STRAUB, W. [389] montre aussi que le ventricule d'*Aplysia limacina* ou d'*Aplysia depilans*, perfusé par un liquide sous pression, s'arrête ou se ralentit dès qu'on supprime cette pression pour reprendre de nouveau ses pulsations si on la relève (fig. 36). L'auteur critique le procédé de distension mécanique utilisé par SCHÖNLEIN chez les mêmes Mollusques : ce procédé n'entreprendrait qu'une activité irrégulière du cœur de l'Aplysie. Plus tard [390], le même auteur montre que le débit volumétrique et la pression systolique du cœur d'Aplysie sont proportionnels au remplissage de l'organe, pour autant que la pression du liquide intraventriculaire reste inférieure à 20 millimètres d'eau. Au delà de cette valeur, l'élasticité du muscle est atteinte et le débit diminue.

POUR STRAUB, le ventricule isolé d'Aplysie se comporte, vis-à-vis des excitations, tout autrement s'il est distendu par pression intracavitaire ou s'il est affaissé. Une série de secousses d'induction, par exemple, provoque une contraction tétanique plus ou moins complète du ventricule d'Aplysie vide de sang ; les mêmes excitations produisent

seulement une diminution de tonus des mêmes organes normalement distendus.

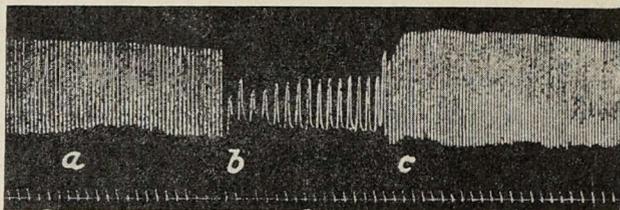


FIG. 37. — Influence de la pression hydrostatique sur la fréquence du cœur de *Helix pomatia*. Cœur isolé. Pressions : en a, 2 cms d'eau; en b, 1 cm.; en c, 3 cms (d'après EVANS, C. L., 159).

STRAUB explique le rôle important de la distension dans l'automatisme cardiaque par le fait qu'un muscle, dont les parois sont très lacuneuses, est mieux nourri s'il est distendu que s'il ne l'est pas.

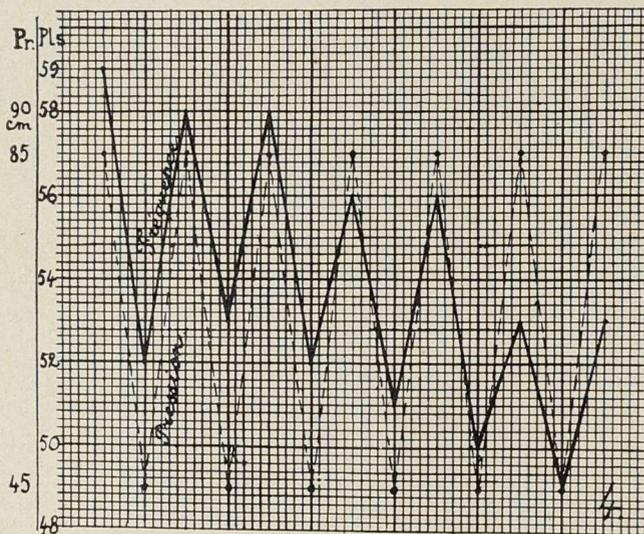


FIG. 38. — *Octopus vulgaris*. Relations entre la fréquence des pulsations du ventricule isolé (Pls) et la pression hydrostatique (Pr) (d'après FRÉDÉRICQ, H., 170).

Je ne crois pas que ce soit là l'explication exacte de cette influence, car on peut distendre le cœur hydrostatiquement avec n'importe quel liquide non nocif : sérum ou huile sont aussi efficaces l'un que

l'autre ; en outre, chez les Insectes, où les parois du cœur sont très minces et non lacuneuses, la distension des parois cardiaques est un facteur tout aussi important que chez les Mollusques.

CARLSON, A.-J. [90] n'a pas observé de pulsations des ventricules isolés et vides de *Cryptochiton* et *Natica*; mais il résulterait, d'autre part, d'assez nombreuses expériences de cet auteur, que les ventricules de Mollusques sains, isolés sans traumatisme et non remplis de sang ou de sérum, maintiennent leur activité pendant un certain temps. Il reconnaît cependant que la distension des fibres du cœur des Mollusques et Crustacés augmenterait l'amplitude et régulariserait

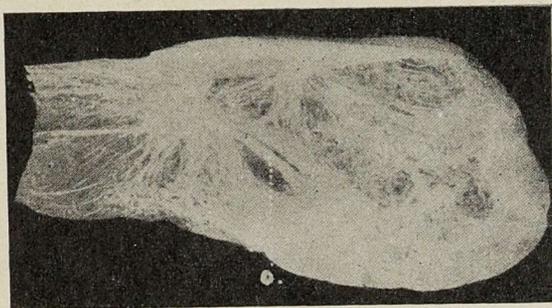


FIG. 39 — Muscle cardiaque d'*Andonia cynea* fixé en diastole. Vue intérieure du ventricule coupé longitudinalement. O, orifice auriculo-ventriculaire.

le rythme des contractions et c'est aussi ce que EVANS, C.-L. [159] observe chez *Helix pomatia* (fig. 37).

FRÉDÉRICQ, H. [170] a montré que le ventricule isolé d'*Octopus* ne présente des pulsations que si la pression du liquide perfuseur atteint 2 à 3 centimètres d'eau. Pour une valeur supérieure de cette pression, celle-ci influence, non l'amplitude des contractions, mais leur fréquence. En outre, à l'état normal, c'est l'augmentation brusque de pression ventriculaire, due à la contraction des oreillettes, qui est l'excitant naturel de la systole du ventricule (fig. 38).

CARDOT, H. [60] a également attiré l'attention sur l'importance de la traction dans l'activité du cœur isolé de l'Escargot.

D'après DUBUISSON, M. [141], chez *Anodonta cygnea*, la présence d'un liquide quelconque, non nocif, dans la cavité du ventricule, est indispensable pour entretenir les pulsations de celui-ci. Ce liquide agit par son poids, en distendant les parois extrêmement lacuneuses et lâches du muscle (fig. 39). *La distension d'une plus ou moins grande étendue du muscle cardiaque de l'Anodonte est une condition nécessaire pour déclencher et entretenir son activité in vitro.* Les cœurs complète-

ment exsangues ne battent pas. *In situ*, le cœur (oreillettes et ventricule) est continuellement distendu par la pression sanguine, toujours supérieure à la pression du liquide de la cavité péricardique, quelle que soit la période de la révolution cardiaque (WILLEM, V. et MINNE [415]). Si on entrave la réplétion du cœur, les pulsations s'arrêtent.

Pour WOLKERKAMP JR., H.-P. [417], le cœur fraîchement excisé de *Helix pomatia* bat de manière désordonnée (l'oreillette bat indépendamment du ventricule) parce qu'il n'est plus soumis à l'action

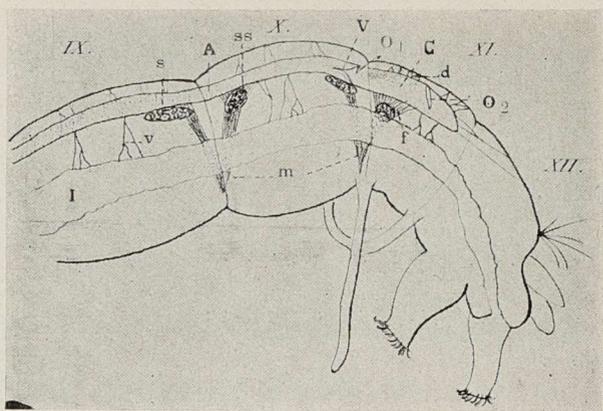


FIG. 40. — Vue latérale, par transparence, de la région postérieure du vaisseau dorsal de la larve de *Chironomus dorsalis*. A, aorte; C, cœur; d, tractus dorsaux; f, corbeilles fibrillaires reliant la cellule péricardique ss aux parois du muscle cardiaque; m, muscles aliformes; O₁ et O₂, ostioles cardiaques; s, ss, cellules péricardiques; V, valvules intracardiaques; v, tractus ventraux.

hypertensive du sang. Dès qu'on distend le myocarde, la coordination est à nouveau assurée.

Pour RAFFO, L.-F. [349], une augmentation de pression dans le cœur des Gastéropodes produit une augmentation de fréquence et d'amplitude cardiaques, tant de l'oreillette que du ventricule.

Pour BLANC, H., JULLIEN, A., MORIN, G. [36], tout ce qui fait cesser l'état normal de distension du cœur, ralentit et désaccorde le rythme auriculo-ventriculaire de *Helix pomatia*, ce que confirme aussi WILLEMS, H.-P.-A. [416].

Arthropodes. — Chez les larves de *Chironomus dorsalis* et *C. plumosus*, ainsi que chez les larves d'*Agrion*, les muscles aliformes qui rattachent latéralement le cœur aux téguments sont susceptibles de

se contracter et de se relâcher (fig. 40). La contraction de ces muscles exerce une distension sur les parois du cœur et déclenche les pulsations (DUBUISSON, M. [140]). Celles-ci se poursuivent aussi longtemps que les muscles restent contractés. Lorsque ces muscles se relâchent, les parois du cœur ne sont plus distendues et le cœur s'arrête en diastole. L'organe propulseur du sang de ces larves présente ainsi,

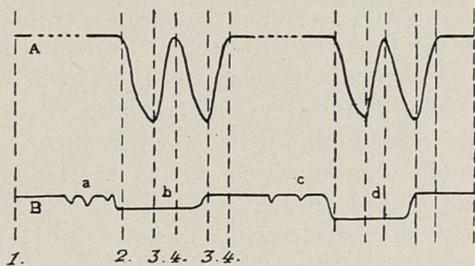
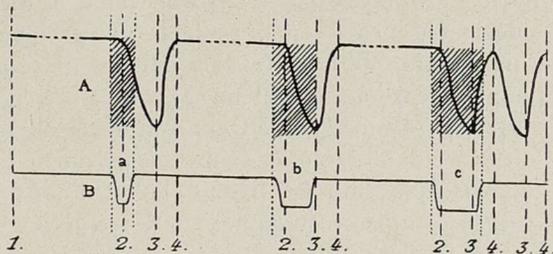


FIG. 41. — Pulsations cardiaques chez la larve de *Chironomus dorsalis*, en fonction de l'état de contraction des muscles aliformes. Tracés conventionnels. A, pulsations cardiaques : les courbes descendantes représentent les systoles; B, contractions des muscles aliformes.

selon l'action des muscles aliformes, des périodes d'activité alternant avec des moments de repos plus ou moins longs.

Chez les imagos de ces mêmes Diptères, les muscles aliformes exercent, sur le cœur, une traction permanente, soit parce que ces tractus sont contracturés de manière continue, soit parce que les muscles aliformes de la larve sont devenus ici des tractus élastiques. Chez ces imagos les pauses cardiaques n'existent pas (fig. 41).

Chez *Hydrophilus piceus* (DUBUISSON, M. [142]), les muscles aliformes étirent les parois cardiaques de manière constante. Cet étirement est indispensable pour assurer les pulsations du cœur. Si on

supprime cette distension — en sectionnant ces muscles sur des organes isolés — le cœur s'arrête immédiatement et définitivement.

CARLSON, A.-J. [90], par des expériences effectuées sur la *Limule*, conclut que la distension du myocarde, par pression hydrostatique, augmente l'amplitude et non la fréquence des contractions, à condition que le muscle ne soit pas séparé du cordon ganglionnaire médio-dorsal. Si le muscle est séparé de ce tissu nerveux, la distension est incapable de déclencher et de maintenir les pulsations. CARLSON conclut de là que l'action de la distension doit être localisée dans le cordon ganglionnaire cardiaque seulement.

HOSHINO, N. [235], à l'encontre de CARLSON, déclare que si le cœur de la *Limule* est laissé dans son état de distension normal, en respectant les brides élastiques qui réunissent le cœur aux téguments (*ligamentum suspensorium cordis superius*), la résection du cordon ganglionnaire n'arrête que temporairement les pulsations ; la distension du myocarde de la *Limule* serait donc capable, en l'absence du cordon nerveux, de maintenir les contractions cardiaques.

C'est aussi ce que DUBUISSON, M. [146] a observé : le cœur de *Limulus polyphemus*, privé de ses ganglions nerveux, cesse de battre ; mais, si on en distend les parois (en respectant les ligaments suspenseurs, comme l'a fait HOSHINO, ou en insufflant de l'air dans le cœur), l'organe reprend ses pulsations après 3 minutes à 4 heures d'arrêt. D'ailleurs, le cœur de la *Limule* normalement ganglionné, isolé et vide de sang, est bien doué d'automatisme, mais son activité est irrégulière et de moins longue durée que si on distend cet organe (DUBUISSON, M. [148]). Il en est de même pour le cœur des Crustacés (DUBUISSON, M. [148, 149]).

En considérant ces diverses observations, il paraît donc établi que la distension des fibres cardiaques, chez les Crustacés et la *Limule*, (cœur ganglionné, bien entendu), est un facteur dont l'importance est moins grande que chez les autres Invertébrés (Annélides, Mollusques, Trachéates), puisque l'automatisme et la rythmicité de l'organe peuvent être assurés sans son intervention.

Si on tient compte de la structure assez perfectionnée du cœur des Crustacés et de la *Limule* (syncytium de fibres striées et présence de cellules ganglionnaires cardiaques, voir chap. I), on en arrive à constater qu'au fur et à mesure du perfectionnement de l'organe central de la circulation, la distension des fibres cardiaques joue un rôle de moins en moins capital dans l'automatisme cardiaque : chez les formes inférieures à ce point de vue, ce facteur est indispensable pour assurer l'automatisme de l'organe ; chez les formes supérieures, ce facteur n'a plus qu'un rôle régulateur (inotropisme, chronotropisme et bathmotropisme).

Ceci s'applique d'ailleurs aussi au groupe des Vertébrés : tous les physiologistes savent que les cœurs non distendus de ces animaux sont doués d'automatisme, mais que la distension du myocarde est un facteur très important dans le maintien d'une activité régulière et de longue durée. Les expériences de MAGNUS [289] et de SOLL-MANN [382] montrent même que la distension des coronaires des cœurs de Mammifères isolés, effectuée avec des substances inertes (H_2 , Hg, huile), est capable de déclencher et d'entretenir les pulsations d'un cœur arrêté.

Nous verrons plus loin ce qui, chez les formes perfectionnées, vient remplacer le facteur distension des formes inférieures (p. 44).

C. LES CONDITIONS INTRINSÈQUES

J'ai spécialement en vue d'examiner ici dans quelle mesure et comment le système nerveux intrinsèque cardiaque (ganglions cardiaques) intervient dans la genèse ou l'entretien de l'activité du cœur.

Le cœur peut-il battre en l'absence de cellules nerveuses ?

Il convient de remarquer tout d'abord que les ganglions intracardiaques ne paraissent pas exister chez tous les Invertébrés (voir préliminaires anatomiques). Chez ceux qui semblent en être dépourvus (certains Mollusques ? Tuniciers ?), la question de l'origine de l'automatisme est vite tranchée. De même en ce qui concerne les cœurs embryonnaires dont on a remarqué, pour certains (*Limulus polyphemus*, CARLSON, A.-J. et MEEK, W.-J. [92]), que les contractions cardiaques apparaissent bien avant le développement du système nerveux (le cœur de la Limule se contracte au 22^e jour de la vie embryonnaire ; le système nerveux cardiaque n'est visible que le 28^e ou le 29^e jour et sa présence est très nette au 33^e).

Chez les autres Invertébrés, la question apparaît complexe. Des fragments quelconques du cœur de *Helix* sont susceptibles de se contracter (CARDOT, H., JULLIEN, A. et MORIN, G. [64]). De même chez l'Hydrophile (DUBUISSON, M. [142]) et chez les Céphalopodes, dont tous les fragments cardiaques, battant spontanément dans les expériences de RANSOM, W.-B. [350], ont été contrôlés histologiquement et n'ont point révélé l'existence d'éléments nerveux. SCHULTZE, L.-S. [374] et HUNTER, G.-W. [239], chez les Tuniciers, ont fait les mêmes constatations.

Le problème est particulièrement intéressant chez la Limule

adulte et chez les Crustacés Décapodes, parce que nous possédons, pour ces formes, à la fois des certitudes morphologiques et physiologiques.

Nous avons vu déjà (préliminaires anatomiques) que le système nerveux ganglionnaire cardiaque de la Limule est représenté par un cordon cellulaire longeant le cœur sur la ligne médio-dorsale. Ce cordon est expérimentalement séparable du reste du myocarde, de sorte que la Limule se prête à merveille à des expériences destinées à étudier l'influence des cellules nerveuses autonomes sur le comportement du muscle cardiaque. Chez les Crustacés, nous avons vu que la disposition anatomique des ganglions cardiaques est à peu près la même ; mais, à la différence de la Limule, on ne peut pas, sauf chez quelques Isopodes (*Ligia oceanica*), isoler ce plexus du myocarde sans blesser celui-ci (ALEXANDROWICZ, J.-S. [5]).

Les premières de ces expériences ont été effectuées chez la Limule par CARLSON, A.-J. [68, 69] ; quelques-unes d'entre elles répétées et confirmées par NUKADA, S. [323] et GARREY, W.-E. [198].

Les recherches de ces différents observateurs ont donné les résultats suivants :

1^o la résection de la portion ganglionnée du plexus cardiaque arrête immédiatement et définitivement les pulsations (CARLSON, A.-J., NUKADA, S.).

2^o la résection d'une partie seulement de la portion ganglionnée du plexus cardiaque produit des troubles bathmotropes, inotropes et chronotropes, mais n'arrête pas les pulsations cardiaques (CARLSON, A.-J., NUKADA, S., GARREY, W.-E.). CARLSON, A.-J. et NUKADA, S. concluent que les contractions cardiaques, chez la Limule adulte, résultent des impulsions nerveuses des cellules ganglionnaires de la chaîne dorsale.

ALEXANDROWICZ, J.-S. [6], expérimentant sur les Crustacés Décapodes et sur un Isopode : *Ligia oceanica*, fait des observations analogues à celles qui furent effectuées chez la Limule : l'activité du cœur des Crustacés est subordonnée à l'intégrité du cordon nerveux ganglionnaire cardiaque.

DUBUISSON, M. [146] a repris les expériences de CARLSON, A.-J., chez *Limulus polyphemus*. Il confirme que l'excision totale de ce cordon entraîne l'arrêt des pulsations du cœur tout entier. *Mais cet arrêt est temporaire* : après une période de latence qui varie de 3 minutes à 4 heures, selon les expériences, les pulsations reprennent si les parois du cœur sont maintenues à un degré normal de distension. C'est aussi ce que HOSHINO, N. [245] avait remarqué. GARREY, W. [198 b] explique les résultats de DUBUISSON, M. en avançant que l'excision du ganglion cardiaque de la Limule fut effectuée en ne se

préoccupant pas des flots nerveux du plexus dorsal. GARREY, W. veut-il inférer par là que l'excision du cordon fût incomplète ? C'est possible ; mais, si des cellules nerveuses restent adhérentes au myocarde, pourquoi celui-ci s'arrête-t-il de battre ? pourquoi ne reprend-il ses contractions qu'après plusieurs minutes ou plusieurs heures ? pourquoi ne les reprend-il que s'il est distendu ? pourquoi les nouvelles contractions ont-elles un caractère si différent des autres et naissent-elles n'importe où dans le myocarde, même et *surtout* dans la région *tout à fait antérieure* du cœur, toujours privée de cellules nerveuses ?

Rôle des cellules nerveuses cardiaques.

DUBUISSON, M. [147] s'est demandé si, chez la Limule, l'étude des vitesses d'excitabilité du myocarde normalement ganglionné, du myocarde choisi dans sa période d'inhibition consécutive à l'excision du nerf ganglionnaire et du myocarde déganglionné et distendu, redevenu automatique, ne pourrait pas nous renseigner sur le mécanisme d'intervention du plexus ganglionnaire nerveux cardiaque. Des mesures de la vitesse d'excitabilité (détermination de la chronaxie, voir p. 52) ont donné les résultats suivants :

1° la chronaxie du myocarde ganglionné est de $\pm 1 \sigma$ (Électrode négative constituée d'un fil d'Ag de 0 mm. 2 de diamètre ; électrode positive constituée d'un barreau d'argent de 1 mm. 5 de diamètre à mi-chemin de la période de repos cardiaque ;

2° la chronaxie du myocarde fraîchement déganglionné et se trouvant par conséquent au début de la période d'inhibition des pulsations, est d'environ 36σ ;

3° au cours de cette période d'inhibition, la chronaxie diminue progressivement et cette décroissance semble d'autant plus rapide et plus prononcée que le myocarde est mieux distendu ;

4° il arrive un moment (après 3 minutes à 4 heures) où la chronaxie est redescendue à une valeur voisine de la valeur normale trouvée pour le cœur normalement ganglionné ($\pm 1 \sigma$). C'est aux environs de ce moment que les pulsations du cœur réapparaissent.

Ainsi donc, l'automatisme cardiaque, chez la Limule, est intimement lié à sa vitesse d'excitabilité.

On arrive à une conclusion identique si on compare les recherches effectuées sur les causes du renversement périodique de la circulation sanguine chez les Tuniciers : ce renversement est dû à des exaltations périodiques des centres d'automatisme (LINGLE, D.-J. [282], SCHULTZE, L.-S. [374], BANCROFT, F.-W. et ESTERLY, C.-O. [19]) et

chaque renversement serait accompagné de modifications dans la vitesse d'excitabilité (QUINCKE, H. et STEIN, J. [347], voir p. 69).

Chez la Limule, ce sont donc les ganglions nerveux cardiaques qui exercent, sur le myocarde, une influence telle que la vitesse d'excitabilité du muscle cardiaque a une valeur compatible avec l'automatisme au moment où se produit une contraction (*chronaxie de subordination cardiaque*). La suppression de ces ganglions nerveux du cœur supprime cette influence et la vitesse d'excitabilité du myocarde ne se trouve plus réglée de manière compatible avec son automatisme (*chronaxie de constitution*). Cette chronaxie de constitution n'a pas de valeur fixe : si le muscle est distendu, elle diminue graduellement (phénomène d'adaptation aux nouvelles conditions ?). C'est que le muscle met en action un mécanisme, dont le jeu est facilité par la distension (1) des fibres musculaires, et dont l'effet nous apparaît semblable à celui des ganglions cardiaques puisque, sous l'influence de la distension, à un moment donné, la vitesse d'excitabilité du myocarde est ramenée à la même valeur que celle du muscle ganglionné.

Cette analogie entre l'influence de la distension mécanique des fibres cardiaques et celle des cellules nerveuses autonomes du cœur, si évidente dans le cas de la Limule, est probablement d'importance générale au point de vue de la physiologie comparée. Nous avons déjà rapporté (p. 40) que la distension du cœur, indispensable chez les formes larvaires, les Annélides, Mollusques et Insectes, est d'importance moindre chez les Crustacés et la Limule adultes. Nous avons vu, d'autre part, dans les préliminaires anatomiques, qu'il existe peu ou pas (?) de cellules nerveuses cardiaques chez les formes larvaires, les Annélides et les Mollusques ; un plexus nerveux autonome bien développé au contraire chez les Crustacés et Limules adultes. L'importance du facteur distension diminue ainsi progressivement, à mesure qu'on s'élève dans la série animale et que se développe le système nerveux autonome cardiaque. Celui-ci apparaît, en quelque sorte, comme le résultat d'une localisation fonctionnelle, d'un perfectionnement dont nous trouvons déjà tant d'exemples en biologie. Le cœur lui-même n'est-il pas une partie du système circulatoire qui se localise et se perfectionne de plus en plus dans la série animale, tandis que chez les formes inférieures, la propulsion du sang est assurée par les contractions de l'ensemble des vaisseaux (Némertes, Géphyriens,

(1) D'après FRÉDÉRIC H. [171], la distension des muscles (cœur de Tortue et gastrocnémien de Grenouille) raccourcit la chronaxie; DUBUISSON M. [147] a fait la même observation sur le cœur de la Limule. FORBES, RAY et HOPKINS [166] ont observé une augmentation de l'amplitude du courant d'action de muscles légèrement distendus.

Hirudinées, Rhynchobdelles)? L'apparition d'un système nerveux autonome cardiaque bien développé est d'ailleurs tout à fait favorable au rendement fonctionnel de l'organe central de la circulation : qu'il me suffise de signaler à ce propos l'allure irrégulière et capricieuse des pulsations cardiaques des Annélides, Insectes et de beaucoup de Mollusques ; l'allure régulière, au contraire, de celles des Crustacés et de la Limule.

Mais l'existence de ce système nerveux régulateur cardiaque, chez les formes les plus évoluées, n'a pas supprimé les propriétés embryonnaires du cœur, puisque, comme le montrent clairement les expériences sur le cœur déganglionné de la Limule, après l'excision du plexus nerveux cardiaque le muscle distendu trouve à nouveau en lui-même le mécanisme qui règle son excitabilité à un taux favorable à l'automatisme.

En somme, le problème de l'origine de l'automatisme cardiaque, chez les Invertébrés, ne me paraît pouvoir être ramené à un problème ni « *neurogénique* », ni « *myogénique* ». Le système nerveux cardiaque a un rôle dans l'automatisme et là où il est absent, il existe autre chose qui le remplace (distension ?).

Dans un certain sens, le nerf ganglionnaire cardiaque de la Limule est un nerf *moteur*, puisque, par son action, il réalise des conditions musculaires propres à la contraction. Mais ce genre de motricité ne semble pas pouvoir être identifié à celui, par exemple, du nerf sciatique dans la contraction du gastrocnémien. En effet, on n'a pas démontré encore qu'un influx nerveux arrivant par le nerf sciatique vient augmenter la vitesse d'excitabilité du gastrocnémien et que c'est à la suite de cette augmentation que le muscle se contracte.

Les arguments qui ont été présentés pour assimiler le nerf ganglionnaire cardiaque à un nerf moteur peuvent être aisément réfutés.

1. — Si les divers facteurs qui peuvent modifier l'activité cardiaque de la Limule sont sans action sur le myocarde déganglionné, c'est qu'ils agissent sur les cellules nerveuses autonomes ; mais cela ne prouve en aucune façon que ces éléments nerveux sont « moteurs ». Car, si le rôle *régulateur* que nous leur attribuons vient à se modifier, de quelque manière que ce soit, ce fait aura immédiatement sa répercussion sur l'activité du cœur.

2. — L'argument suivant lequel le nerf ganglionnaire cardiaque de *Limulus* doit être considéré comme un nerf moteur ordinaire, parce que son excitation provoque des contractions du cœur arrêté (CARLSON), n'a aucune valeur, car les nerfs sympathiques cardiaques des Vertébrés se comportent de même. Or ces nerfs sont postganglionnaires et, en outre, sans relations avec les cellules nerveuses cardiaques : si on les sectionne, le cœur n'en continue pas moins ses

pulsations. De même aussi en ce qui concerne les nerfs accélérateurs cardiaques de *Archidoris*, *Haliotis*, *Lucapina*, *Sycotypus*, *Ariolimax* et *Aplysia*.

3. — RYLANT, P. [363, 364, 365] a enregistré, à l'oscillographe cathodique, des courants d'action des cellules nerveuses cardiaques de divers Crustacés, d'un Mollusque (*Fulgur canaliculatum*) et de *Limulus polyphemus*.

On peut tout d'abord se demander — surtout en ce qui concerne la Limule — s'il est possible d'isoler la chaîne ganglionnaire dorsale, dans de bonnes conditions, sans entraîner une partie des éléments musculaires cardiaques. Pour MONNIER, A.-M. et DUBUISSON, M. [311], cette opération est difficile. La question a son importance, car la présence d'éléments musculaires dans le tissu isolé peut expliquer l'origine de courants d'action spontanés d'allure oscillatoire (1). D'ailleurs, HEINBECKER, P. [224 b] n'a pas trouvé, dans le nerf ganglionnaire isolé de la Limule, des courants d'action spontanés comparables à ceux obtenus par RYLANT, P. Pour HEINBECKER, P., le courant d'action spontané du nerf ganglionnaire isolé de la Limule est formé de volées dont le potentiel, le nombre et l'amplitude vont en croissant jusqu'à un maximum qui marque la fin d'une décharge rythmique. MONNIER, A.-M. et DUBUISSON, M. [311] avaient déjà tenté de recueillir les courants d'action spontanés des cellules nerveuses cardiaques de la Limule, qu'ils supposaient épars, mais sans résultats. Ils avaient attribué cet échec au fait probable que les cellules nerveuses ne déchargent pas leurs influx synchroniquement et que les influx cellulaires isolés avaient un potentiel trop faible pour être décelable au moyen de leurs instruments.

Pour RYLANT, P., les courants d'action ganglionnaires seraient l'origine même des contractions cardiaques : les battements spontanés prendraient naissance dans les ganglions nerveux. Cette activité initiale, caractérisée par l'apparition de petites ondes, éveillerait l'activité des centres moteurs (?) qui envoient des influx, caractérisés par des grandes ondes, dans les prolongements nerveux ventriculaires... L'auteur base cette opinion sur le fait que, si on recueille simultanément le courant d'action du nerf ganglionnaire dorsal et le courant d'action musculaire, on observe la simultanéité et l'analogie de forme entre les deux potentiels d'action. Mais nous pouvons faire ici les mêmes réserves que tantôt : le courant d'action recueilli aux électrodes correspondant au nerf représente-t-il bien le courant

(1) Le courant d'action du myocarde est toujours oscillatoire lorsque le tissu est blessé (DUBUISSON, M. et MONNIER, A. M. [150]).

d'action de ce nerf ou n'est-il que le courant d'action de la région du myocarde immédiatement contiguë, transmis aux électrodes par l'intermédiaire du nerf agissant comme conducteur? D'ailleurs, les courants d'action du myocarde recueillis dans ces conditions par RYLANT sont tous oscillatoires, ce qui, pour nous, prouve les mauvaises conditions de ses expériences (voir p. 86 et suiv.).

En admettant même que les tracés de RYLANT soient normaux, je ne puis admettre les conclusions qu'en tire cet auteur, car, même si le synchronisme des pulsations cardiaques et des influx spontanés dans les ganglions était définitivement prouvé, cette constatation ne constituerait en aucune façon un argument en faveur de l'origine neurogène des systoles. Chez les Vertébrés, en effet, ADRIAN, E.-D., BRONK, D.-W. et PHILLIPS, G. [2] ont montré, dans les fibres sympathiques cardiaques — comme ils l'avaient fait antérieurement dans les fibres du nerf modérateur — l'existence de groupes d'ondes dont la fréquence est égale à celle du cœur. Si nous admettons le point de vue de RYLANT, pourquoi ne pas considérer alors aussi les nerfs pneumogastrique et sympathique cardiaques des Vertébrés comme des nerfs moteurs!...

On peut mettre en regard de ces arguments de nombreuses preuves de non-similitude entre les nerfs ganglionnaires cardiaques et les nerfs moteurs ordinaires des muscles squelettiques.

Par exemple :

1. — Le nerf pédieux de la Limule a un potentiel d'action 35 fois plus grand que celui du nerf cardiaque (MONNIER, A.-M. et DUBUISSON, M. [310, 311]) dont la masse musculaire qui en dépend — le myocarde — est cependant beaucoup plus considérable. Il convient de rapprocher de ceci le fait que, d'une manière générale, les manifestations électriques des nerfs modificateurs des chronaxies musculaires (pneumogastrique et sympathique : BISHOP, G. et HEINBECKER, P. [35], HEINBECKER, P. et BISHOP, G. [225], LAPICQUE [269 b], ADRIAN, E.-D., BRONK, D.-W., PHILLIPS, G. [2]) sont, toutes choses égales d'ailleurs, d'amplitudes très inférieures à celles des nerfs moteurs ordinaires chez les Vertébrés.

2. — La distance franchie par une onde nerveuse en une chronaxie est plus réduite pour le nerf ganglionnaire cardiaque que pour le nerf pédieux de la Limule (MONNIER, A.-M. et DUBUISSON, M. [310, 311]). C'est aussi ce que ERLANGER, J. et GASSER, H.-S. [158] ont observé pour les fibres sympathiques des Vertébrés.

3. — CARLSON a reconnu que le nerf ganglionnaire du cœur de la Limule diffère d'un nerf moteur ordinaire par le fait que celui-ci, plongé dans une solution de NaCl pur, induit des contractions fibrillaires dans l'organe terminal (MATTHEWS, LOEB, MAXWELL), tandis

que le cordon nerveux cardiaque, plongé dans ce sérum, ne provoque aucune activité particulière dans le myocarde.

Le nerf ganglionnaire de la *Limule* n'est donc pas un nerf moteur au sens ordinaire de ce mot. C'est un système régulateur.

Quel est son mécanisme d'intervention ?

NEWMYWAKA, G.-A. [320] s'exprime ainsi à propos des cellules nerveuses cardiaques de *Potamobius astacus* : « Es ist sehr möglich, « dass diese Zellen einen diffusen rezeptorischen Apparat vorstellen, « welcher den rezeptorischen Eindigungen im Herzen der Wirbel-
« tiere analog ist. »

ALEXANDROWICZ, J.-S. [4, 5, 6], ayant très consciencieusement étudié la forme, la répartition et les relations des différentes cellules nerveuses qui composent le nerf ganglionnaire cardiaque des Crustacés Décapodes, constate que les axones nerveux se terminent dans le muscle cardiaque différemment des autres prolongements cellulaires nerveux. Il croit que cette constatation ne permet pas de supposer que la cellule nerveuse cardiaque envoie ses impulsions par plusieurs fibres centrifuges (ce qui, d'autre part, serait en opposition avec la conception classique du fonctionnement du neurone (1)) et qu'il faut considérer les plus fins de ces prolongements comme des fibres centripètes, recevant donc des « impulsions » des fibres musculaires. Cette considération entraîne comme conséquence *qu'il faut regarder le plexus nerveux cardiaque des Crustacés comme un système qui subordonne et est subordonné par les cellules musculaires*. L'auteur dit textuellement : « Whatever kind of influence the impulses may exercise, whether they give rise to an excitation to be discharged in a following contraction of the muscles, or, on the contrary, have to inhibit some reaction in the cell during the diastolic period, at any rate, if our suggestion holds good, the impulses conveyed by the dendrites from the muscles would serve for the self-regulation of the rhythmical action of the neuromuscular apparatus of the heart » (souligné dans le texte).

Le fait, observé par ALEXANDROWICZ, J.-S. [5], que les expansions dendritiques des cellules nerveuses autonomes seraient en relation avec les fibres inhibitrices cardiaques, fait considérer, en outre, ces éléments autonomes *comme des relais du mécanisme inhibiteur cardiaque*. C'est tout à fait la conclusion qui se dégage des recherches les plus récentes effectuées chez les Vertébrés (FUFUTAKE, K. [189]).

Tout récemment, FRÉDÉRICQ, H. [176] a signalé un fait qui me paraît pouvoir prendre une importance très grande dans la question

(1) A laquelle beaucoup de physiologistes ne croient plus, d'ailleurs.

qui nous occupe. Chez *Eledone*, la chronaxie du nerf inhibiteur cardiaque, séparé de ses relations avec le système nerveux central, est allongée pendant la systole et raccourcie pendant la diastole cardiaques ; en outre, elle se raccourcit si on stimule le ventricule médian en distendant modérément ses parois par pression hydrostatique (1). Ainsi donc, les choses se passent comme si des influences d'origine périphérique agissaient en direction centripète pour produire une modification de chronaxie du nerf, sans participation des centres supérieurs. Si cette observation, faite sur un nerf extrinsèque cardiaque de Céphalopode, vient à se confirmer un jour dans d'autres groupes et, en particulier, sur certaines terminaisons des neurones cardiaques des Crustacés ou de la Limule, nous verrions, dans ces résultats, une partie importante de l'explication des interactions entre le plexus nerveux et le muscle cardiaques, constatées déjà par d'autres méthodes, physiologiques (DUBUISSON, M. [147]) ou anatomiques (ALEXANDROWICZ, J.-S. [6]).

En conclusion, il me semble ressortir de tout ceci que le nerf ganglionnaire cardiaque de la Limule rentre plus dans le groupe des nerfs sympathique et pneumogastrique que dans celui des nerfs moteurs ordinaires. Le nerf ganglionnaire du cœur de la Limule est, si l'on veut, un *plexus moteur indirect* (peut-être cette expression conviendrait-elle à tout le monde, myogénistes et neurogénistes) ; mais plus exactement un *plexus régulateur* (il régularise l'excitabilité). Nous verrons plus loin (p. 67) qu'il est aussi *synchronisateur* : il coordonne les excitabilités en tous les points qui sont immédiatement sous son contrôle.

Il me paraît actuellement difficile d'établir un parallélisme entre le rôle des ganglions intracardiaques des Invertébrés et celui des Vertébrés. Nos connaissances sur la physiologie des ganglions intracardiaques des animaux supérieurs sont, en effet, encore trop confuses, en raison des difficultés expérimentales. Aucun cœur de Vertébré n'a pu encore se prêter à une analyse aussi détaillée que le cœur de la Limule. Ce qui est certain, c'est que des lambeaux de myocarde de Vertébrés battent sans ganglions, ce qui est vrai aussi pour les Invertébrés, même pour la Limule. Il faut bien dans ce dernier cas que le muscle cardiaque soit distendu, mais c'est aussi, dans une certaine mesure, une condition nécessaire à un automatisme entretenu des lambeaux cardiaques de Vertébrés (voir p. 41).

(1) Les déterminations des intensités et temps liminaires ont été effectuées en excitant le nerf et en observant les résultats de cette excitation (inhibition des contractions) sur le myocarde. Il y a là une cause d'erreur possible.

Résumé et Conclusions

Dans le chapitre II sont étudiées les conditions d'entretien de l'automatisme et de la rythmicité cardiaques.

Pour étudier *in vitro* un cœur d'Invertébré dans de bonnes conditions, il convient de le plonger dans un sérum physiologique. Ce sérum doit satisfaire à certaines conditions. Sa pression osmotique doit être la même que celle du tissu à étudier, parce que les solutions hypertoniques sont dépressives et les solutions hypotoniques stimulantes.

Il ne peut contenir exclusivement du Na, car si les sels de ce métal exaltent l'excitabilité du myocarde, cette action est temporaire et l'effet toxique du Na ne tarde pas à se manifester.

Les sels de K et de Ca sont indispensables à l'entretien de l'automatisme et de la rythmicité cardiaques. Les proportions de ces métaux doivent être établies en tenant compte de la loi physiologique du balancement des ions.

L'O₂ est généralement dispensable dans les expériences de courte durée.

En général, la solution de Ringer, diluée ou non pour satisfaire les conditions osmotiques, paraît convenir dans tous les cas.

Il semble que le cœur des Invertébrés soit sensible aux extraits myocardiques.

La température influence le rythme cardiaque dans le sens de la formule classique d'Arrhénius. Les coefficients de température peuvent se modifier brusquement dans l'échelle thermométrique en raison de l'existence de températures critiques. Ces coefficients, calculés pour le muscle cardiaque, ne valent que pour lui et peuvent être très différents de ceux établis pour un autre mécanisme physiologique.

La distension du muscle cardiaque est un facteur extrêmement important dans le déclenchement et l'entretien de l'automatisme cardiaque des Invertébrés. Il est assuré par des ligaments suspenseurs ou par la pression sanguine elle-même. Indispensable chez les formes où le système nerveux cardiaque paraît absent ou peu développé (ainsi que dans les stades embryonnaires), il n'a plus qu'un effet chronotrope, inotrope et bathmotrope positif chez les Crustacés et chez la Limule, ainsi que chez les Vertébrés.

Le système nerveux intrinsèque cardiaque ne doit pas être considéré comme un organe moteur des pulsations au sens ordinaire de ce mot. Ses propriétés physiologiques sont très différentes de celles d'un *nerf moteur*. C'est un organe *régulateur* des contractions ; il *intervient*

en rétablissant, à tous moments, l'excitabilité du myocarde à sa valeur *optima*, grâce à ses relations étroites et réciproques avec les fibres musculaires cardiaques. Les pulsations sont ainsi plus régulières et la circulation sanguine est mieux assurée chez les formes où ce système nerveux est bien développé (Céphalopodes, Crustacés, Limules, Vertébrés) que chez les autres (Annélides, Insectes, beaucoup de Mollusques).

Il résulte en outre de ces observations que *l'automatisme cardiaque est fonction de sa vitesse d'excitabilité*.

CHAPITRE III

QUELQUES ASPECTS DE L'EXCITABILITÉ DU MUSCLE CARDIAQUE

A. LA MESURE DE L'EXCITABILITÉ

On sait, surtout depuis les travaux de LAPICQUE, L., que lorsqu'on excite un organe musculaire au moyen d'ondes rectangulaires, il faut tenir compte non seulement de l'intensité de ce courant, mais aussi de sa durée : l'intensité nécessaire pour atteindre le seuil d'excitation sera d'autant plus grande que le temps de passage du courant à travers le muscle est plus petit. Il y a, toutefois, pour chaque organe, dans des conditions définies, un temps minimum en dessous duquel on n'atteint jamais le seuil d'excitabilité quelle que soit l'intensité du courant utilisé et il y a aussi une intensité minima en dessous de laquelle on ne peut réussir à exciter le muscle quel que soit le temps de passage du courant. Cette loi peut se représenter par une courbe qui rappelle une branche d'hyperbole équilatère et à laquelle correspondent donc deux asymptotes (fig. 42).

L'excitabilité d'un organe est donc nécessairement définie par deux paramètres. Pour des raisons particulières qu'on trouvera justifiées dans le livre de LAPICQUE, L. [268] — où tous les détails techniques sont également exposés — cet auteur a proposé de déterminer l'excitabilité d'une préparation musculaire de la manière suivante. Des électrodes non polarisables étant en contact avec le muscle, on recherche l'intensité de courant nécessaire pour atteindre le seuil, le temps de passage étant très long (par exemple 2 secondes pour un cœur de Mollusque). On a déterminé ainsi l'ordonnée $O-a'$. On double cette intensité (ordonnée $O-b'$). Si la résistance du circuit est constante, il suffit de doubler le voltage observé lors de la première mesure (puisque $I = \frac{V}{R}$) et, partant d'un temps très court ($1/1.000^e$ sec. dans

l'exemple choisi), on augmente progressivement le temps de passage du courant jusqu'au moment où on atteint le seuil. On a déterminé ainsi le point C. LAPICQUE, L. appelle la valeur $O-a'$: la rhéobase, et $O-b$, la chronaxie. Plus $O-b$ est court, plus la vitesse d'excitabilité du tissu est grande.

Pour LAPICQUE, L. la courbe représentée figure 42 est la même pour tous les tissus : c'est-à-dire qu'il est toujours possible de superposer toutes les courbes obtenues à condition de choisir convenable-

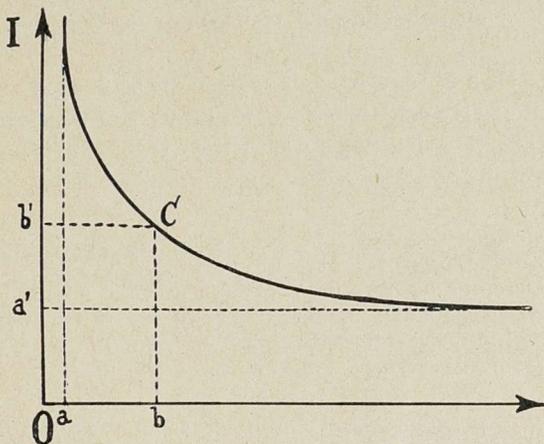


FIG. 42. — Courbe d'excitabilité. Abscisse $O-T$ = temps; ordonnée $O-I$ = intensités. $O-a'$ = rhéobase; $O-b$ = chronaxie.

ment les unités de temps et d'intensité ; s'il en est ainsi, on conçoit qu'il est possible de définir un tissu par le seul point C. Mais des recherches précises d'autres auteurs ont montré que la courbe canon de LAPICQUE, L. diffère d'un tissu à un autre (RUSHTON, W.-A.-H. [359]), que la chronaxie dépend aussi de la taille et de la forme des électrodes (DAVIS, H. [115], ADRIAN, E.-D. [1] ; contesté par LAPICQUE, L. et M. [269], si on utilise des électrodes n'e dépassant pas 1 ou 2 mms de diamètre) ; de leur écartement (LAUGIER, H. [272]) et, enfin, de l'angle sous lequel le courant d'excitation traverse les fibres musculaires ou nerveuses (RUSHTON, W.-A.-H., [358]). On comprend tout de suite que si les courbes diffèrent d'un cas à un autre, le point C, déterminé par la méthode de LAPICQUE, L., peut tomber en des endroits différents de la courbe théorique. Dans ces conditions, les temps déterminés ($O-b$) ne sont plus des « chronaxies » au sens propre de LAPICQUE, L., mais des *constantes de temps* dont on peut, certes, étudier les *variations* sous l'influence de facteurs divers, mais dont la

signification n'a plus de valeur *absolue*. Les différences constatées ne sont cependant pas considérables et la courbe canon de LAPICQUE semble pouvoir être généralisée avec une approximation suffisante.

Les recherches sur la vitesse d'excitabilité du muscle cardiaque des Invertébrés sont, jusqu'ici, peu nombreuses. Les premières déterminations sont dues à FRÉDÉRICQ, H. sur le cœur des Céphalopodes et des Crustacés [173]. La résistance du circuit d'excitation était constituée de celle du tissu étudié et d'une résistance sans self placée en série, de 7.000 ohms environ, suffisamment grande pour minimiser les variations éventuelles de la résistance du tissu au cours des mesures.

FRÉDÉRICQ, H. a obtenu les valeurs suivantes :

(Électrode négative constituée par un fin fil d'argent passé en seton dans la paroi du ventricule laissé en place. L'électrode positive « est mise au contact des viscères ».)

<i>Octopus vulgaris</i>	30 σ
<i>Cancer pagurus</i>	1 σ
<i>Carcinus moenas</i>	2,5 σ
<i>Maja squinado</i>	2,5 à 3 σ
<i>Palinurus vulgaris</i>	7 σ
<i>Homarus vulgaris</i>	25 σ

Chez *Limulus polyphemus*, LAPICQUE, L. et FRÉDÉRICQ, H. ont trouvé de 15 à 25 σ [270]. Pour l'excitation de la corde nerveuse, les électrodes au kaolin de LAPICQUE ont été utilisées ; pour l'excitation du muscle, un « fin fil d'argent placé au contact du tissu à étudier » constituait l'électrode active. L'électrode positive était formée d'un barreau d'argent placé en un point quelconque des tissus de l'animal. Résistance en série : 7.000 à 17.000 ohms. Mais DUBUISSON, M. [147] a montré qu'il y a lieu de considérer plusieurs chronaxies cardiaques chez la Limule : une chronaxie normale, le cœur étant sous l'influence normale des ganglions cardiaques (*chronaxie de subordination*, 1 à 3 σ) et une *chronaxie de constitution* dont la valeur varie entre 15 et 60 σ . L'électrode négative était constituée d'un fil d'argent fraîchement chloruré, de 0 mm. 2 de diamètre ; l'électrode positive était constituée d'un barreau d'argent de 1 mm. 5 de diamètre. Ces faits ont été développés déjà p. 43.

Chez *Ciona*, la chronaxie serait plus courte au début d'une période, caractérisée par une succession de contractions s'effectuant dans un sens, qu'à la fin de cette période. Au moment du renversement des contractions, la chronaxie, de nouveau courte, s'allongerait petit à petit et ainsi de suite (QUINCKE, H. et STEIN, J. [347]). Ainsi, pour ces auteurs, le renversement périodique de la circulation sanguine

serait la conséquence de variations dans l'excitabilité du myocarde.

FRÉDÉRICQ, H. a étudié l'influence des nerfs inhibiteurs sur la chronaxie cardiaque. Il a pu confirmer, chez les Céphalopodes (FRÉDÉRICQ, H. [173]) et chez *Limulus* [174], le fait qu'il avait antérieurement découvert chez les Vertébrés (voir bibliographie dans FRÉDÉRICQ, H. [175]) que l'excitation des nerfs inhibiteurs cardiaques réduit la valeur de la chronaxie des extrasystoles provoquées.

En outre, dans un travail récent, FRÉDÉRICQ, H. [176] a observé que la chronaxie du nerf inhibiteur cardiaque de l'*Eledone* est plus courte pendant la diastole que pendant la systole ; plus courte aussi quand on stimule le ventricule médian par distension hydrostatique (1) et ces résultats s'observent même si le nerf inhibiteur est isolé de ses relations avec le système nerveux central. Enfin, la chronaxie du nerf inhibiteur intact (chronaxie de subordination) est plus longue que si le même nerf est séparé des centres (chronaxie de constitution).

POUR CARDOT, H. et JULLIEN, A. [63], le K, à des doses moyennes, raccourcit la chronaxie ventriculaire de l'Escargot ; aux fortes doses, il l'allonge. ARVANITAKI, A. et CARDOT, H. [8] ont montré que, chez l'Escargot comme chez la Grenouille, le Mg allonge la chronaxie ventriculaire, comme le Ca.

B. LA LOI DE « TOUT OU RIEN »

RANSOM, W.-B. [350], étudiant le cœur d'*Octopus*, a montré qu'une extra-systole provoquée par un choc d'induction est tout de

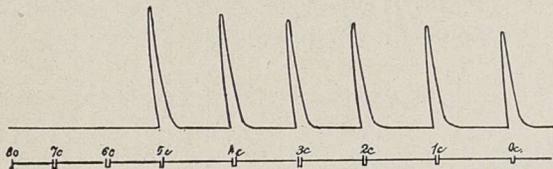


FIG. 43. — *Octopus*. Action de chocs simples d'induction sur le ventricule. Les chiffres indiquent la distance des bobines en cms (d'après RANSOM, W. B., 350).

suite « maximale ». Une augmentation dans l'intensité du choc ne modifie plus l'amplitude des systoles (fig. 43).

HUNT, R., BOOKMAN, A. et TIERNEY, M.-J. [237] ont montré, au

(1) Voir, à ce sujet, la remarque au bas de la page 49.

contraire, que le cœur isolé de *Homarus americanus* n'obéit pas à la loi de tout ou rien. Par des excitations d'intensités croissantes (la distance des bobines d'induction variant de 15 à 7 centimètres), ces auteurs observent des amplitudes croissantes dans les extrasystoles (1).

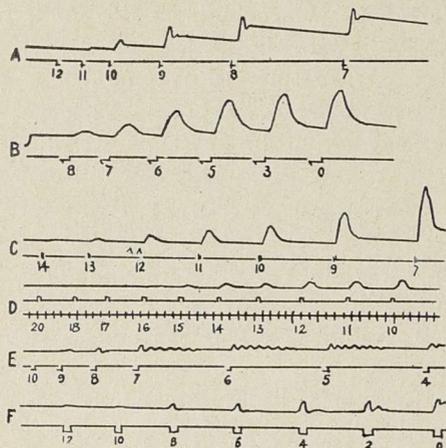


FIG. 44. — Cœurs de Mollusques en mauvaises conditions. Chocs d'induction d'intensités croissantes; distance des bobines en cms. A, *Mytilus*; B, *Haliotis*; C, *Natica*; D, *Bulla*; E, *Ariolimax*; F, *Helix* (d'après CARLSON, A. J., 80).

l'amplitude est constante. Il confirme ainsi les vues de RANSOM.

COSMOVICI, L.-N. [105] a pu vérifier la loi de tout ou rien chez le Homard. Dès que le seuil d'excitation est atteint, toute augmentation d'intensité est impuissante à provoquer une systole plus ample.

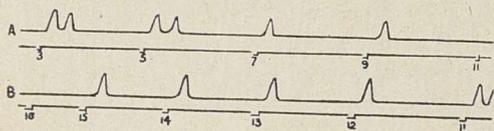


FIG. 45. — Chocs d'induction d'intensités croissantes. Distance de bobines en cms. A, *Mytilus*; B, *Cardium* (d'après CARLSON, A. J., 80).

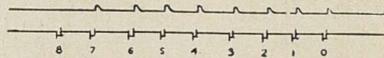


FIG. 46. — *Limulus polyphemus*. 1^{er} segment cardiaque. Excitation des nerfs latéraux par des chocs simples d'induction. Distance des bobines en cms. (d'après CARLSON, A. J., 80).

DUBUISSON, M. [140] l'a vérifiée aussi chez les larves de Chironomides, en observant simplement les effets de contractions de valeurs différentes qu'exercent les muscles aliformes sur le cœur de ces animaux.

(1) Ces auteurs étant les seuls à trouver de semblables résultats, il est permis de douter des bonnes conditions dans lesquelles se trouvaient les organes expérimentés.

C. LA LOI DE L' « INEXCITABILITÉ PÉRIODIQUE »

Annélides. — D'après CARLSON, A.-J. [95], chez *Nereis* et chez *Arenicola*, il existe, pendant la systole des vaisseaux, une période réfractaire relative.

Mollusques. — POUR STRAUB, W. [390], aucune intensité de courant induit ne réussit, chez l'Aplysie, à produire une extrasystole pendant la durée de la systole normale, à condition que le cœur soit normalement distendu. Par contre, sur les organes vides de sang, l'auteur constate, comme SCHÖNLEIN, K. [373], que le cœur est

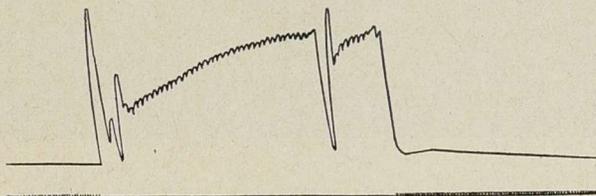


FIG. 47. — Excitation du ventricule isolé d'*Octopus* par des secousses d'induction espacées de $1/100^e$ de seconde. Distance des bobines = 6 cms (d'après RANSOM, W. B., 350).

excitable pendant la contraction du muscle. STRAUB, W. [390], remarque encore que, pour une intensité de courant qui produit un tétanos plus ou moins complet du cœur affaissé de l'Aplysie, on observe seulement une diminution de tonus musculaire chez les organes normalement distendus, ce que confirme FRÉDÉRICQ, L. [184].

CARDOT, H. [59] a obtenu des extrasystoles chez *Helix* et chez *Arion*, non suivies de pauses compensatrices.

D'après TEN CATE, J. [393, 394], l'excitation directe du ventricule de l'Anodonte, par des secousses d'induction isolées, reste sans effet pendant la systole et pendant la première moitié de la diastole, même si on emploie une forte intensité de courant. L'auteur n'a pas pu constater, avec certitude, l'existence d'une pause compensatrice après une extrasystole provoquée. TEN CATE, J. confirme ces recherches sur la Moule [395].

Céphalopodes. — POUR RANSOM, W.-B. [350], la systole cardiaque d'*Octopus* est une période réfractaire. Une extrasystole déclenchée pendant la diastole est plus ou moins suivie d'un repos compensateur.

L'auteur a obtenu, par de fortes excitations (espacées de $1/100$ de seconde, avec une distance de bobines de 6 centimètres), un tétanos imparfait du cœur d'*Octopus* curarisé. Lorsque l'organe n'était pas soumis à l'action du curare, la faradisation du muscle cardiaque entraînait un arrêt de l'organe en diastole. Il s'agit ici, probablement, d'une action inhibitrice des nerfs modérateurs dont les terminaisons étaient paralysées, dans l'expérience précédente, sous l'influence du curare.

FRÉDÉRICQ, H. [170] déclare que le cœur du Poulpe ne présente

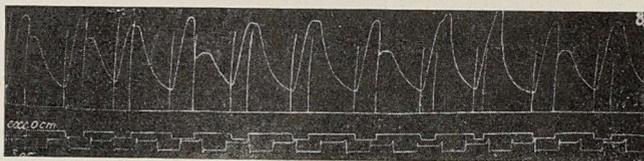
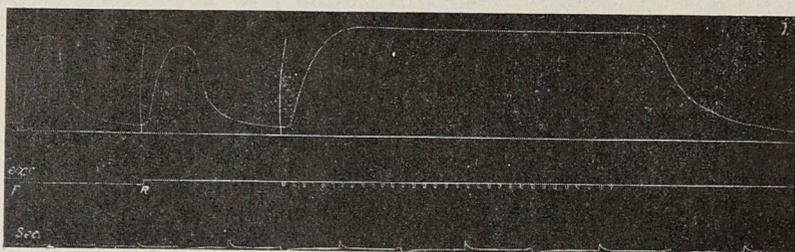


FIG. 48. — Au-dessus : contraction tétanique du ventricule isolé du Poulpe par excitation faradique. En dessous : contractions fusionnées à la suite d'excitations doubles, relativement rapprochées, du ventricule du Poulpe (d'après FRÉDÉRICQ, H., 170).

pas de période réfractaire absolue. Le cœur est tétanisable si on utilise des excitations induites suffisamment rapprochées (fig. 48).

Tuniciers. — SCHULTZE, L.-S. [374] croit que le cœur des Tuniciers possède une période réfractaire systolique pendant laquelle la conductibilité des excitations et l'irritabilité des fibres musculaires cardiaques seraient diminuées ou supprimées.

Arthropodes. — Pour WEBER, E.-H. [410], BRANDT, A. [46] et PLATEAU, F. [333], le cœur d'*Astacus* serait tétanisable. Il y a lieu de remarquer que les intensités de courant utilisées par ces chercheurs étaient fortes.

HUNT, R., BOOKMAN, A., TIERNEY, M.-J. [237] reconnaissent au cœur de *Homarus americanus* la propriété de donner une extrasystole à un moment quelconque de la révolution cardiaque, à condition

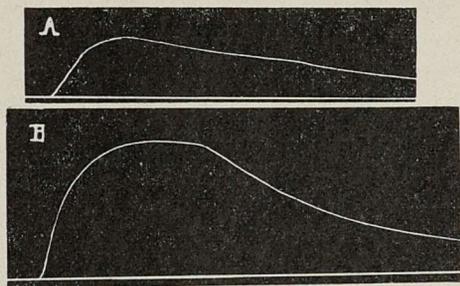


FIG. 49. — Excitation faradique du cœur de *Homarus americanus*. A, dist. d. bob. 10 cms; B, dist. d. bob. 4 cms (d'après HUNT, R. BOOKMAN, A. et TIERNEY, M. J., 237).

d'opérer à 17°C. A 6°C. l'organe est inexcitable aussi bien pendant la diastole que pendant la systole (fig. 49). Les pauses qui suivaient les extrasystoles provoquées dans les expériences de SAMOJLOFF, A.

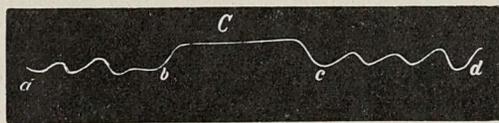


FIG. 50. — Systole tétanique du cœur isolé et non distendu de l'Écrevisse par excitation faradique du muscle (dist. d. bob. 5 mm.). a-b, pulsations avant l'excitation; b-c, excitation; c-d, après l'excitation (d'après DOGIEL, J., 130).

[368], sur le cœur de *Limulus*, excédaient légèrement les pauses normales.

CARLSON, A.-J. [65, 79, 89, 94] a étudié les périodes réfractaires des cœurs de Mollusques, Décapodes, Limules et Tuniciers. Il conclut à l'existence de telles périodes pendant la phase systolique. Si on fait varier l'intensité et la rapidité des chocs, il arrive un moment où la systole est véritablement tétanique. En définitive, c'est une affaire d'intensité d'excitation. *La possibilité d'exciter un cœur d'Invertébré existerait à tous les temps de la*

révolution cardiaque ; elle serait seulement très petite] pendant la systole. Pour CARLSON, une période réfractaire absolue n'existerait que dans les tissus normalement non automatiques. Dans un

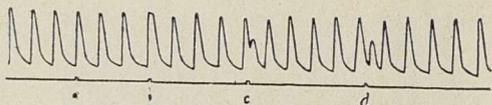


FIG. 51. — Cœur de *Palinurus*. Chocs d'induction de fermeture. Le stimulus est inefficace au début de la systole (a) (d'après CARLSON, A. J., 79).

même cœur, la région possédant l'automatisme le plus développé serait aussi celle où la période réfractaire est la moins accusée.

Les conclusions de CARLSON expliquent assez bien les résultats

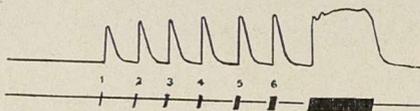


FIG. 52. — Cœur de *Limulus*. 1^{er} segment. Excitation des nerfs latéraux (dist. d. bob. en cms) (d'après CARLSON, A. J., 69).

apparemment discordants des autres chercheurs : le muscle cardiaque présente, pendant la systole, une période réfractaire relative ; les moyens ordinaires, qui provoquent à coup sûr un tétanos des muscles

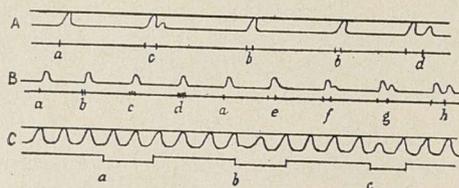


FIG. 53. — Action d'excitations électriques portées sur les ventricules isolés et distendus de *Bulla* (A), *Ariolimax* (B et C) (d'après CARLSON. A. J., 79).

squelettiques, ne paraissent pas à même de tétaniser le muscle cardiaque. C'est une affaire d'intensité d'excitation. C'est d'ailleurs aussi la conclusion d'un certain nombre de recherches de ce genre effec-

tuées chez les Vertébrés. Pour BOWDITCH et pour DANILEWSKY, B. [112], il y a toujours une intensité d'excitation infaillible à coup sûr pour les cœurs de Mammifères excités pendant la systole.

Résumé et Conclusions

Dans le chapitre III, trois aspects de l'excitabilité du myocarde sont examinés :

- 1° la mesure de l'excitabilité ;
- 2° la réponse du myocarde soumis à des intensités de courant plus ou moins fortes (loi de « *Tout ou rien* ») ;
- 3° l'excitabilité au cours des diverses périodes de la révolution cardiaque (loi de l' « *Inexcitabilité périodique du cœur* »).

En ce qui concerne la mesure de l'excitabilité, il est fait un très court exposé de la méthode qui permet de déterminer la chronaxie ou la constante de temps. Quelques résultats sont exposés.

Le muscle cardiaque des Invertébrés obéit à la Loi de « *Tout ou rien* » dans les conditions normales.

Il obéit aussi à la loi de l'« *Inexcitabilité périodique du cœur* », car il présente, pendant la systole, une *période réfractaire*.

Cette période réfractaire est *relative* en ce sens qu'il existe toujours une intensité d'excitation infaillible à coup sûr. A des différences quantitatives près, cette remarque vaut aussi pour les Vertébrés.

CHAPITRE IV

LA PROPAGATION DES CONTRACTIONS DANS LE CŒUR

Vers. — Chez les Annélides, c'est dans la région postérieure du vaisseau dorsal que débutent, en général, les contractions. L'onde contractile se propage vers la tête. D'après CLARK, A.-J. [98], la vitesse de propagation est de 2 centimètres par seconde chez *Lumbricus* et *Nereis*. Cette propagation est loin d'être toujours régulière : la contraction s'arrête souvent en cours de route, tantôt à quelques millimètres de son point de départ, tantôt vers le milieu du corps. Il semble bien que ces irrégularités sont le résultat d'un apport insuffisant de sang dans le vaisseau dorsal. Chez la plupart des Annélides, en effet, la circulation sanguine est assurée tant par les contractions de la musculature générale, et surtout par la musculature splanchnopleurale, que par la contraction des vaisseaux. Si ces mécanismes additionnels de la circulation travaillent à contretemps avec les pulsations propres des vaisseaux, il en résulte des perturbations dans la répartition du liquide circulant qui ont une répercussion immédiate sur l'activité des vaisseaux. Le phénomène a été observé chez *Polyophthalmus pictus* (DUBUISSON, M. [137]) : chez cette forme, la contraction d'un vaisseau sanguin nécessite sa distension préalable.

Mollusques. — Les Mollusques n'ont point fait l'objet encore de recherches très précises sur la conduction cardiaque. Les pulsations du cœur des Gastéropodes débutent toujours à l'oreillette et se propagent au ventricule. En même temps que l'oreillette, se contracte la veine pulmonaire. L'automatisme des oreillettes est plus développé que celui du ventricule.

Pour CARDOT, H., JULLIEN, A. et MORIN, G. [64], « les lambeaux « non exclusivement ventriculaires de *Murex trunculus* sont hétérogènes histologiquement et physiologiquement, soit qu'il existe « dans le cœur un système entraîneur spécialisé, soit que les myocardes auriculaire et ventriculaire, différents dans leur structure

« comme dans leurs fonctions, contractent entre eux certains rapports bien définis. »

Chez *Octopus*, les oreillettes et le ventricule posséderaient le même degré d'automatisme (RANSOM, W.-B. [350]). La contraction a lieu suivant les voies suivantes : tubes péritonéaux, veine cave, bifurcation de la veine cave, cœurs veineux (contractions simultanées), oreillettes, ventricule (WILLEM, V. [413]).

Myriapodes, Insectes, Arachnides. — Chez les Myriapodes et les Insectes, tous les observateurs sont d'accord pour situer dans la région postérieure du vaisseau dorsal le point initial de la contraction cardiaque (GRABER, V. [211], DOGIEL, J. [128], POPOVICI-BAZANOSANU, A. [341], BUGNION, E. [56], BROCHER, Fr. [49, 50, 52, 53]).

Dans les cas normaux, les contractions se propagent vers l'extrémité antérieure du corps. Cette propagation s'effectue d'un mouvement uniforme et non pas, comme on le dit dans les traités classiques, par les contractions successives des « poches cardiaques ».

La vitesse de propagation de l'onde contractile chez les Insectes est variable. En général, chez les larves, elle est du même ordre de grandeur que chez les Annélides ; elle est plus rapide chez les formes adultes. LASCH, W. [271] a déterminé pour la larve de *Lucanus* une vitesse de 19 à 44 millimètres par seconde. Chez la larve de *Cossus*, la vitesse de propagation des excitations est très comparable (20 à 40 millimètres par seconde, SELISKAR, [376 b]).

D'après CLARK, A.-J. [98], il faudrait considérer, chez les Insectes, deux types de conduction cardiaque : un type lent (myogène) ; un type rapide (neurogène) (1).

MALPIGHI, M. [290] a signalé, chez la chenille du Ver à soie, des renversements périodiques de la circulation sanguine. BATAILLON, E. [21, 22] a observé le même fait chez la Chrysalide. Dans la suite, LASCH, W. [271], FISHER, E. [164], YOKOYAMA, T. [419] et GÉROULD, J.-H. [202 à 209] l'ont observé chez plusieurs Lépidoptères et DUBUISSON, M. [142] chez les Coléoptères. Quelquefois la contraction initiale débute vers le milieu de l'abdomen et se propage ensuite, par deux ondes divergentes, vers les extrémités du corps (GÉROULD, J.-H., chez les Lépidoptères ; DUBUISSON, M., chez les Coléoptères). Souvent ces deux ondes possèdent des vitesses inégales ; en outre, une nouvelle contraction peut apparaître lorsque la précédente n'a pas atteint encore son point terminal. Enfin, dans certains cas,

(1) Au sujet de l'importance qu'il faut attribuer à ces deux expressions, voir chapitre II.

sûrement pathologiques, des contractions naissent simultanément en plusieurs régions différentes du vaisseau, avec des fréquences non identiques, d'où résultent alors des interférences fort complexes des ondes contractiles (DUBUISSON, M. [142], chez *Hydrophilus*). En excitant mécaniquement le vaisseau dorsal de l'*Hydrophile*, on exalte d'ailleurs à coup sûr l'automatisme cardiaque à l'endroit irrité qui devient alors le point de départ d'une série de contractions. Le vaisseau dorsal des Insectes paraît donc doué d'automatisme à tous ses niveaux. Le fait que les pulsations naissent le plus fréquemment, *in vivo* et *in vitro*, au pôle postérieur du cœur, indique que c'est à ce niveau que l'automatisme est le plus développé. De toute l'étendue du vaisseau dorsal des Insectes, c'est la région postérieure qui constitue à la fois le *primum movens* et l'*ultimum moriens* de l'activité cardiaque (DUBUISSON, M. [142]).

Lorsqu'on traumatise le muscle cardiaque de l'*Hydrophile*, il y a altération dans la propagation des ondes contractiles. Le ralentissement ou l'arrêt de cette propagation sont toutefois temporaires si le traumatisme n'a pas séparé entièrement le vaisseau en deux régions indépendantes : un pont constitué de quelques fibres musculaires suffit dans la majorité des cas pour que la propagation normale de l'onde pulsatile puisse se rétablir (DUBUISSON, M.).

Chez les Arachnides, comme chez les Insectes, l'onde contractile est physiologiquement polarisée (WILLEM, V. [414], DUBUISSON, M. [134]).

Chez *Limulus*, d'après CARLSON, A.-J. [68], lorsque le cœur est fatigué, on voit que les contractions partent du tiers postérieur du cœur. Et l'auteur conclut : « That is evidently also the condition in the fresh and vigorous heart. » Dans une note ultérieure (CARLSON, A.-J. [69]), il écrit que les segments cardiaques les plus automatiques sont ceux qui correspondent au tiers moyen du cœur, là où il y a le plus grand nombre de ganglions. Il faudrait donc conclure de ces affirmations que l'excitation initiale de chaque contraction ne naît pas dans la région la plus automatique.

Pour NUKADA, S. [323], c'est dans le III^e segment du cœur que l'automatisme est le plus développé et c'est de ce niveau que partent les contractions.

Mais les auteurs qui ont cherché ultérieurement à situer le point initial de la contraction cardiaque chez la Limule ne sont plus aussi affirmatifs.

EDWARDS, D.-J. [155], croit que les excitations partent des segments moyens du cœur. Il s'appuie pour cela sur les deux faits suivants : 1^o une contraction tonique du segment II précède la systole proprement dite de ce segment ; 2^o il y a généralement une précession

dans la contraction des segments moyens du myocarde par rapport aux segments antérieurs et postérieurs. Cette précession a été mesurée de deux manières différentes : par la comparaison de myogrammes pris simultanément en différents territoires cardiaques et par la comparaison du myogramme d'une région déterminée du cœur avec le courant d'action d'une autre région. L'auteur a trouvé ainsi que : la contraction du IV^e segment précède celle du II^e de 0.047" (9 exp.) ; la contraction du V^e segment précède celle du II^e de 0.046" (16 exp.) ; la contraction du VI^e segment précède celle du II^e de 0.023" (8 exp.). En ce qui concerne des comparaisons entre les segments VII et VIII d'une part, I et II d'autre part, les mesures ont donné des résultats variables. Enfin, dans certains cas, le segment III précédait le segment V de 0,05" *et des observations analogues ont été faites pour les segments I et IV, I et V, la contraction des segments antérieurs précédant celle des segments moyens.* Mais ces phénomènes n'ont été observés que 4 fois sur 33.

POND, S.-E. [340], recherchant la corrélation entre la vitesse de propagation de l'onde contractile dans les muscles par rapport à la conductibilité électrique du milieu, écrit que les expériences de mesure de la vitesse de propagation de la contraction dans le cœur de *Limulus polyphemus, in vitro*, en choisissant comme territoires de mesure les extrémités antérieure et postérieure du cœur, sont inconstantes et de valeur douteuse. Il utilise seulement pour ses expériences le tiers antérieur du cœur. Il calcule le temps que met l'excitation électrique, par chocs d'induction, des nerfs latéraux cardiaques, effectuée juste avant chaque contraction propre du cœur, pour parcourir la distance de ces trois segments. L'enregistrement des pulsations est obtenu par la méthode photographique. L'auteur trouve que la vitesse de propagation de la contraction est de l'ordre de 75 centimètres par seconde. EDWARDS, D.-J. [155] avait trouvé, en moyenne, 72 centimètres. POND, S.-E. [340] fait remarquer en outre que les Limules en captivité depuis plus de deux mois dans les bassins du laboratoire maritime de Woods Hole présentent un renversement dans la direction de leurs contractions, c'est-à-dire que les excitations initiales *naissent dans le 1^{er} segment cardiaque* (1).

D'après CARLSON, A.-J. [68] et NUKADA, S. [323], la section du nerf ganglionnaire cardiaque et des deux nerfs latéraux du cœur entraîne un dischronisme dans les pulsations des deux segments musculaires qui ne sont plus en relation nerveuse. Ces auteurs concluent de ces observations que la conduction des excitations s'effectue par les nerfs

(1) Ordinairement dépourvu de cellules nerveuses.

cardiaques. Dans un autre travail, CARLSON, A.-J. [69] mesure la vitesse de conduction des nerfs cardiaques et conclut qu'elle est de l'ordre de 40 cm. 9 en moyenne, par seconde, à la température normale et identique tant pour la chaîne ganglionnaire que pour les nerfs latéraux. Le chiffre trouvé par CARLSON, A.-J. pour la conduction des nerfs cardiaques de la *Limule* est donc assez voisin de ceux trouvés par EDWARDS et POND pour la conduction du muscle cardiaque. Mais si la correspondance entre les chiffres d'EDWARDS et ceux de CARLSON constitue un argument en faveur de la conduction nerveuse des pulsations normales, la corrélation entre les chiffres de POND et de CARLSON ne prouve rien, puisque l'un et l'autre ont mesuré la propagation d'*extrasystoles* provoquées par l'excitation des nerfs cardiaques.

GARREY, W.-E. [198], ayant observé que des fragments du cœur de *Limulus polyphemus*, non privés de leurs ganglions nerveux, battent synchroniquement, mais les uns se relâchant lorsque les autres se contractent, en conclut que le rythme propre de chaque cellule ganglionnaire (qui constitue, pour cet auteur, l'organe « moteur » des contractions) est approximativement le même et qu'il existe un système coordinateur en vertu duquel tous les ganglions déchargent leurs impulsions en même temps. La localisation du « pace-maker » dépendrait de conditions physiologiques locales (1) et, dans les conditions normales, l'excitation initiale naîtrait ci ou là dans le tiers moyen ou postérieur du cœur, c'est-à-dire dans la région ganglionnée du muscle.

Pour DUBUISSON, M. [145], l'enregistrement simultané des contractions de différentes régions dorsales du myocarde de la *Limule* conduit à toutes sortes de résultats incohérents. Tantôt les contractions partent des segments postérieurs, tantôt des segments antérieurs. L'étude soignée de la conduction des excitations dans le cœur de la *Limule* exige que des précautions soient prises pour éviter que le muscle cardiaque soit blessé par les crochets des leviers enregistreurs et que le contenu du cœur (un mélange d'air et de sang, lorsque l'organe est mis à nu) soit aussi *homogène* que possible. En attachant prudemment les leviers, en leur donnant des coefficients d'amplification tels que les tracés obtenus des différentes régions cardiaques soient identiques et en immergeant l'animal, dont le cœur est exposé, dans l'eau de mer naturelle (isosmotique avec le sang), DUBUISSON, M. [145], dans 13 expériences sur 16, n'a pas pu enregistrer une précé-

(1) GARREY, W. E., cite, entre autres, le fait intéressant que voici : lorsque le cœur de *Limulus* est placé horizontalement, tous les segments postérieurs battent simultanément ; placé verticalement, les contractions partent de l'extrémité postérieure et se propagent vers l'avant. Il s'agit sans doute, dans ce dernier cas, de l'action hypertensive du sang accumulé par la pesanteur au pôle postérieur du cœur.

sion dans la contraction de l'un des segments cardiaques sur un autre. La précision de la méthode utilisée permet à l'auteur de dire que, s'il existe réellement un point du cœur qui se contracte avant un autre, ce point a une localisation variable et la vitesse de propagation de la contraction est, dans les conditions normales, supérieure à 1.000 centimètres par seconde. En admettant cette vitesse de 1.000 centimètres par seconde, on voit qu'elle est notablement différente des 40 cm. 9 donnés par CARLSON comme vitesse de conduction des nerfs cardiaques et la différence entre ces deux valeurs me paraît un argument contre la conduction nerveuse des excitations dans les divers étages du myocarde de la Limule.

Les recherches de DUBUISSON, M. ont donné à l'auteur l'impression que la systole cardiaque, chez la Limule, est simultanée dans tous les territoires dorsaux cardiaques. Ce n'est que dans le cas où l'on apporte des attouchements ou des traumatismes au cordon nerveux ganglionnaire cardiaque, qu'une « onde contractile » apparaît plus ou moins régulière et rapide, selon les caractères du traumatisme apporté (1). Et cette constatation rapprochée des faits exposés p. 49 permettrait d'inférer que le plexus nerveux possède la faculté de *coordonner* les excitabilités en tous les points qui sont immédiatement sous son contrôle. Cette propriété coordinatrice présuppose que non seulement les fibres cardiaques et les cellules nerveuses correspondantes forment un système à action réciproque (voir p. 48, 49), mais que les cellules nerveuses possèdent également entre elles des relations telles que l'activité de l'une peut influencer celle de l'autre. Cette notion de synchronisme surprend évidemment à première vue parce que la notion du muscle qui se contracte « en bloc » ne nous est pas du tout familière. Elle m'a surpris moi-même au moment où les résultats expérimentaux m'obligeaient à y recourir. A bien réfléchir, cependant, elle n'est point pour tant nous surprendre. Dans le cas de la Limule, en effet, il faut entendre par cette expression : « contraction synchrone », que le point initial de la contraction cardiaque n'est pas un point mais une large étendue musculaire, *celle qui subit immédiatement l'action des cellules nerveuses*. Elle est étendue parce que la distribution des cellules nerveuses est très étalée. Au delà — c'est-à-dire dans la région tout à fait antérieure du cœur, qui ne possède pas de ganglions, et dans les régions musculaires latérales et ventrales — il est probable que la contraction est propagée.

(1) Lorsqu'on met entièrement à nu le cœur de *Limulus*, en pratiquant une fenêtre dans la carapace dorsale de l'animal sur une longueur suffisante, il faut user d'extrêmes précautions pour ne pas troubler le fonctionnement du cœur par attouchements du cordon nerveux cardiaque.

Crustacés. — La rapidité des contractions chez ces Arthropodes ne permet pas, en général, de situer, à l'œil, un point initial de la contraction. C'est pour ce motif que PLATEAU, F. [333] n'a pas pu voir, chez les Décapodes, d'onde contractile.

MANGOLD, E. [292] a réussi cependant à constater que, chez *Cancer pagurus*, les contractions commencent à la région antérieure du cœur et se propagent vers l'arrière.

Tuniciers. — Le cœur des Tuniciers possède la curieuse propriété de battre, tantôt dans un sens, tantôt dans un autre, produisant ainsi un renversement périodique dans la circulation sanguine. Cette propriété fut découverte par KUHLE et VAN HASSELT [261]. La cause de ce renversement a été étudiée par plusieurs auteurs.

KEFERSTEIN, W. [254] supposait qu'à chaque contraction cardiaque une moitié seulement du cœur entrait en systole et que le renversement périodique de la circulation sanguine était dû à des périodes d'activité, tantôt de l'une des moitiés cardiaques, tantôt de l'autre.

POUR WAGNER, C. et LAHILLE, F. [264, 265], le renversement serait la conséquence de l'augmentation graduelle de pression sanguine qui résulterait de résistances périphériques trop considérables. Mais cette hypothèse fut réduite à néant lorsque KRUKENBERG, C.-P.-W. [260], puis SCHULTZE, L.-S. [374], montrèrent que le renversement de l'onde contractile cardiaque s'observait aussi bien sur des cœurs isolés.

LINGLE (1), travaillant sur le cœur de *Molgula (Bostrichiobranchus) manhattensis*, remarque que, si on coupe le cœur transversalement, chaque morceau continue à battre indépendamment de l'autre, les contractions partant des extrémités vers la surface de section, sans jamais s'effectuer dans l'autre sens. Ceci implique l'existence d'au moins deux centres d'automatisme situés chacun aux extrémités du cœur. (Dans les conditions normales, il n'en existe probablement que deux, car si on sectionne le cœur, transversalement, en trois parties, la portion médiane ne bat pas.) Dans ces conditions, le renversement périodique de la circulation sanguine trouve à s'expliquer si on admet une dominance alternative du degré d'automatisme de chacun de ces centres. L'intensité de chacun de ces automatismes serait une fonction périodique, mais avec un décalage d'une demi-phase de l'un des centres par rapport à l'autre.

Dans certains cas, cependant, il semble que ces phases soient synchrones, puisqu'on peut observer des contractions naissant

(1) Cité dans LOEB J. [284].

simultanément aux deux extrémités du cœur. Ces cas sont rares cependant.

SCHULTZE, L.-S. [374] se rallie à cette hypothèse. Il observe que si on enlève l'une des deux extrémités du cœur, l'autre bat avec des fréquences alternativement grandes et petites, ce qui vient à l'appui de la conception de LINGLE.

BANCROFT, F.-W. et ESTERLY, C.-O. [19] sont du même avis. Ces auteurs ont remarqué que, dans certains cas, les pulsations peuvent naître vers le milieu de l'organe et se propager simultanément vers les

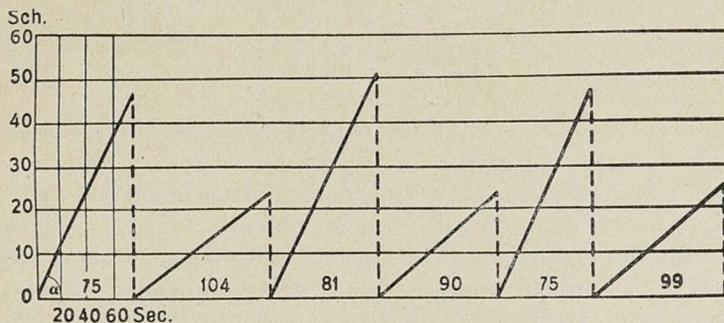


FIG. 54. — *Cyclosalpa pumata*. En abscisse, temps en secondes; en ordonnée, fréquence cardiaque. On voit que la fréquence cardiaque dépend du sens de la propagation de la contraction (d'après BRÜCKE, E. Th. v, 63 b).

deux extrémités. Ces phénomènes s'expliquent probablement par une exaltation, d'ailleurs temporaire, de l'automatisme de la région moyenne du muscle cardiaque. Si le degré d'automatisme de cette région dépasse celui des deux centres ordinaires, la région moyenne du cœur peut temporairement imposer son rythme.

Nous avons vu déjà (p. 44) que, d'après QUINCKE, H. et STEIN, J. [347], le renversement périodique de la circulation sanguine pouvait s'expliquer par des modifications de l'excitabilité du myocarde. Cette excitabilité serait plus grande au début de chaque groupe de contractions, plus petite à la fin. Si on rapproche ces constatations des observations des autres auteurs qui attribuent le renversement à des exaltations périodiques de l'automatisme de 2 centres, on constate que le degré d'automatisme serait intimement lié au degré d'excitabilité. C'est à une conclusion identique qu'était arrivé antérieurement DUBUISSON, M. [147], à la suite de ses recherches sur la vitesse d'excitabilité du cœur de la Limule.

Pour HECHT, S. [224], le renversement périodique n'aurait pas toujours lieu à périodes égales chez *Ascidia atra*. Il y aurait quelque-

fois deux fois autant de contractions dans un sens que dans l'autre. Le plus grand nombre de pulsations correspondrait à la circulation dans le sens : branchies-viscères. Ces observations ont été confirmées par ROULE, L. [357], chez *Ciona intestinalis* et par LAHILLE, F. [265], chez *Phallusia mammillata*.

La vitesse de propagation de la contraction est, chez *Ascidia atra*, de 2 centimètres par seconde à 27°C. Cette vitesse serait un peu plus grande lorsque le sang circule dans le sens branchies-viscères. Chez *Ciona*, elle est de 2 à 3 cm. 5 par seconde (CARLSON).

Résumé et Conclusions

La conduction des excitations dans le cœur des Invertébrés est examinée dans le chapitre IV.

Chez les Annélides et les Insectes, l'onde contractile chemine postéro-antérieurement (dans certains cas, on observe un sens antidrôme, qui procède le plus souvent de conditions anormales) avec une vitesse faible (1 à 2 centimètres par seconde) chez les Annélides et les larves d'Insectes et un peu plus rapide chez les Insectes adultes.

Chez les Crustacés, l'onde contractile est si rapide qu'elle ne peut être vue par les moyens ordinaires. Il en est de même chez la Limule. Chez celle-ci, des mesures ont montré que la contraction cardiaque se propage avec une vitesse supérieure à 10 mètres par seconde. Il est probable que la contraction est simultanée dans tous les territoires dorsaux cardiaques, grâce à l'appareil nerveux, si développé dans cette région, qui forme avec le système musculaire un ensemble à effets réciproques, dont le rôle est de synchroniser les conditions physico-chimiques de ces territoires. C'est ainsi que le moindre attouchement du cordon ganglionnaire altère ce processus de coordination et provoque la formation d'une véritable « onde » contractile dont les caractères sont fonction du traumatisme nerveux apporté.

Chez les Tuniciers, ce sont les deux extrémités du cœur qui présentent le degré d'automatisme le plus développé. L'intensité de ces automatismes obéit à une fonction périodique, mais avec décalage d'une demi-phase de l'un des centres par rapport à l'autre. De cette propriété résulte un renversement périodique de la circulation sanguine.

CHAPITRE V

LES FACTEURS EXTRINSÈQUES RÉGULARISATEURS DE L'ACTIVITÉ CARDIAQUE

A. L'INNERVATION EXTRINSÈQUE CARDIAQUE

Vers. — Chez l'Arénicole, l'excitation de la chaîne nerveuse ventrale arrête les cœurs en diastole, tandis que les contractions du vaisseau dorsal s'accélèrent (CARLSON, A.-J. [95]). Il est donc permis de supposer que les organes pulsatiles de cet Annélide sont pourvus de nerfs accélérateurs.

Mollusques.

Amphineures. — Chez *Cryptochiton* et *Ischnochiton*, l'excitation faradique faible des nerfs viscéraux produit, en général, une augmentation de la fréquence du cœur (CARLSON, A.-J. [67]).

Lamelibranches. — D'après YUNG, E. [423], les nerfs cardiaques de *Mya* et de *Solen* seraient issus des ganglions branchiaux. L'excitation électrique de ces ganglions arrête le cœur de *Mya* et de *Solen* en diastole ; mais, chez *Solen*, il se produit auparavant une accélération du rythme (qui passe de 14 à 20 par minute). Si le cœur était initialement arrêté, l'excitation du ganglion branchial provoque une reprise des pulsations.

BUDDINGTON, R.-A. [55], chez *Venus*, observe que le cœur de ce Lamelibranche est pourvu de nerfs inhibiteurs fournis par le ganglion viscéral, ce que confirme CARLSON, A.-J. [73] chez *Venus*, *Mya*, *Tapes*, *Platydon*, *Cardium*, *Hennites*, *Pecten*, etc. Ces nerfs pénétreraient dans le cœur par la base des oreillettes. Chez *Mytilus*, au contraire, CARLSON obtient une accélération des pulsations en excitant le ganglion viscéral.

D'après TEN CATE, J. [393], l'excitation faradique au moyen de courants de moyenne intensité, aussi bien du cœur de l'Anodonte que du ganglion viscéral de ce Lamellibranche, arrête le cœur en diastole.

Gastéropodes Prosobranches. — CARLSON, A.-J. [73] a montré que chez *Haliotis*, *Lucapina*, *Sycotypus*, *Natica*, on observe généralement une accélération du rythme cardiaque si on excite les ganglions œsophagiens (fig. 55). Ces fibres accélératrices pénétreraient dans le ven-

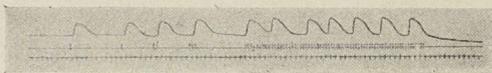


FIG. 55. — *Haliotis*, contractions cardiaques. Cœur initialement arrêté. A chaque excitation des nerfs pleuro-viscéraux, le ventricule répond par une contraction (temps en secondes) (d'après CARLSON, A. J., 67).

tricule par l'embouchure aortique et dans l'oreillette par la base. Les expériences entreprises pour reconnaître l'existence des fibres modératrices ont échoué chez ces formes.

Opisthobranches. — DOGIEL, J. [129], RANSOM, W.-B. [350], SCHÖNLEIN, K. [373], BOTTAZZI, F. et ENRIQUES, P. [41] ont trouvé des nerfs accélérateurs chez l'Aplysie. Ces nerfs pénétreraient dans le ventricule par l'aorte et dans les oreillettes par la base de ces cavités. CARLSON, A.-J. [73] fait les mêmes constatations chez *Aplysia*, *Bulla* et *Pleurobranchea*. Chez *Monterinea*, CARLSON, A.-J., par l'excitation d'une branche du ganglion viscéral, observe une augmentation de la fréquence des pulsations suivie d'un arrêt en diastole. Chez *Triopha*, le même auteur croit à l'existence simultanée de nerfs accélérateurs et modérateurs cardiaques.

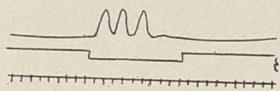


FIG. 56. — *Archidoris*. Effet de l'excitation du ganglion viscéral sur le ventricule initialement arrêté. Temps en secondes (d'après CARLSON, A.J., 65).

Pulmonés. — POUR FOSTER, M. et DEW-SMITH, A.-G. [469], il n'y a, chez *Helix*, ni nerfs modérateurs ni accélérateurs cardiaques. Chez la même forme, RANSOM, W.-B. [350], au contraire, trouve des nerfs modérateurs et YUNG, E. [426] confirme ce point de vue. Pour CARLSON, A.-J. [73], il y aurait, dans les oreillettes et le ventricule

d'*Ariolimax* et de *Helix*, des fibres modératrices et accélératrices. Chez *Limax*, tandis que l'oreillette présente sûrement cette double innervation, le ventricule ne posséderait que des fibres accélératrices.

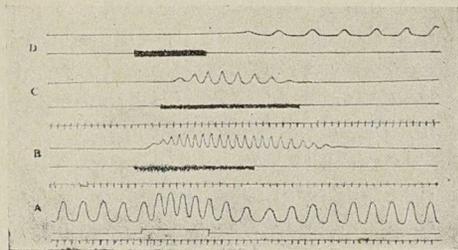


FIG. 57. — *Ariolimax*. Excitation des nerfs viscéraux. En A, le cœur battait. En B.C.D, il était initialement arrêté (d'après CARLSON, A. J., 65).

Tous ces nerfs viennent, soit des ganglions œsophagiens, soit des ganglions palléaux.

Céphalopodes. — D'après BERT, P. [27], chez *Sepia*; FUCHS, S. [188], FRY, H.-J.-B. [487] et FRÉDÉRICQ, H. [170], chez *Eledone*; RAN-

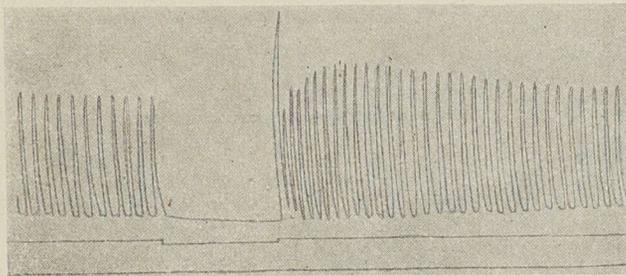


FIG. 58. — Arrêt des pulsations du ventricule isolé d'*Octopus* par l'excitation faradique du nerf viscéral. Dist. d. bob. = 7 cms (d'après RANSOM, W. B., 350).

SOM, W.-B. [350], BOTTAZZI, F. et ENRIQUES, P. [41] et FRÉDÉRICQ, L. [178], chez *Octopus*, l'excitation des nerfs viscéraux, d'où partent les branches cardiaques, a un effet modérateur sur l'activité du cœur (fig. 58). La section de ces nerfs provoque une accélération des pulsations.

En outre, BOTTAZZI, F. et ENRIQUES, P. [41] et FRÉDÉRICQ, L. [178], excitant, les uns le ganglion œsophagien, l'autre la veine cave, chez *Octopus*, par un courant électrique interrompu, observent une accélération des pulsations. RANSOM, W.-B. [350] a essayé de localiser anatomiquement ces fibres accélératrices, mais ne les a pas découvertes et conclut que l'accélération du rythme cardiaque, consécutif à l'excitation de la veine cave, est un réflexe qui résulte de l'irritation des parois de la veine cave. FRÉDÉRICQ, L. avait d'ailleurs lui-même signalé cette possibilité.

Pour CARLSON, A.-J. [73], la faradisation des nerfs viscéraux des Céphalopodes a un effet inhibiteur ou modérateur sur les cœurs branchiaux aussi bien que sur les oreillettes ou le ventricule, ce que confirme FRÉDÉRICQ, H. [170]. CARLSON, ayant obtenu quelquefois une accélération des pulsations cardiaques en excitant les commissures viscérales, conclut en l'existence de la double innervation régulatrice cardiaque chez les Céphalopodes.

Insectes et Arachnides. — CARLSON, A.-J. [96], en excitant les ganglions cérébroïdes de la Sauterelle, par un courant interrompu de

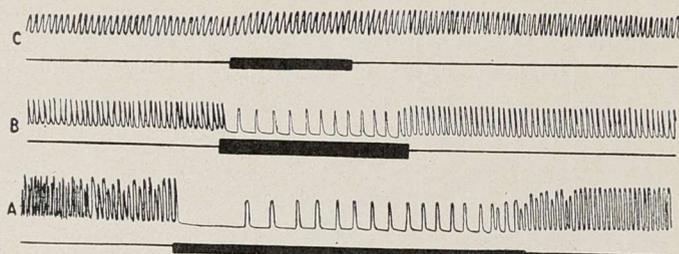


FIG. 59. — Cœur de *Limulus polyphemus*. En A, excitation du cerveau; en B, des nerfs modérateurs du péricarde; en C, des nerfs reliant le cerveau au cœur (d'après CARLSON, A. J., 96).

faible intensité, observe, en général, une augmentation de la fréquence cardiaque. Il obtient des résultats analogues par l'excitation des ganglions thoraciques ou des commissures nerveuses abdominales. Les Araignées se comportent de même. Dans quelques cas, chez la Sauterelle comme chez les Araignées, l'excitation des ganglions cérébroïdes produisait, au contraire, un ralentissement du rythme cardiaque et même quelquefois l'arrêt complet du cœur pendant quelques secondes.

Chez la Limule, de l'excitation du cerveau aussi bien que de celle des ganglions abdominaux résulte un ralentissement du rythme

cardiaque (fig. 59). Il existe donc des fibres d'arrêt. Ces nerfs relient le cerveau au cœur par l'intermédiaire de la 7^e paire de nerfs cardiaques (voir p. 15). Si on sectionne ces fibres, l'excitation du cerveau produit un effet soit accélérateur, soit modérateur; cela dépend du rythme initial du cœur: lent ou rapide. On peut obtenir également une action chronotrope positive en excitant directement les nerfs latéraux du cœur ou le nerf ganglionnaire dorsal cardiaque (CARLSON, A.-J. [68, 69]), GARREY, W.-E. [198], DUBUISSON, M. [146]) et un effet chronotrope négatif en excitant, par un courant induit intense, la région postérieure du cordon nerveux ganglionnaire cardiaque. Il existe donc, chez la Limule, à la fois des nerfs modérateurs et accélérateurs cardiaques.

Crustacés. — ECKHARDT, C. [154] a montré qu'on peut arrêter en diastole, pendant environ 2 minutes, le cœur de *Cancer pagurus*, en excitant le nerf cardiaque.

DOGIEL, J. [127], chez le Homard, en excitant les tissus dans lesquels sont logés les nerfs qui se rendent au cœur ou le cordon abdominal, obtient un ralentissement du rythme cardiaque suivi d'un arrêt de 22 à 150 secondes (fig. 61).

YUNG, E. [421], réussit à accélérer le cœur du Homard en excitant électriquement les connectifs de l'anneau œsophagien. S'il excite, au contraire, les ganglions thoraciques, il obtient une diminution de la fréquence des pulsations.

POUR PLATEAU, F. [333], chez le Homard, les nerfs augmentateurs viennent du ganglion cérébral tout le long de l'artère ophtalmique et les nerfs inhibiteurs viennent du ganglion thoracique le long de l'artère sternale.

JOLLYET, F. et VIALLANES, H. [245] situent l'origine des nerfs augmentateurs et inhibiteurs cardiaques du Crabe dans les ganglions thoraciques.

CONNANT, F.-S. et CLARKE, H.-L. [102], chez *Callinectes* et

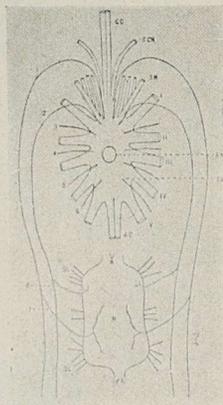


FIG. 60. — Ganglions thoraciques, cœur et nerfs cardiaques de *Palinurus*, vue dorsale. A, artères antérieures; AC, commissures abdominales; CC, commissures cérébro-thoraciques; H, cœur; PA, artère postérieure; RCN, nerf cutané récurrent; SA, artère sternale; SL, ligaments suspenseurs du cœur; THG, ganglions thoraciques; I-V, nerfs des appendices ambulatoires; 1, 2, nerfs se rendant au muscle adducteur et au cœur; 3-6, nerfs se ramifiant dans le plexus artériel du muscle adducteur; 7, 8, nerfs cardiaques (d'après CARLSON, A. J., 75).

BOTTAZZI, F. [40], chez *Maja squinado*, confirment et complètent les descriptions de JOLLYET et VIALLANES.

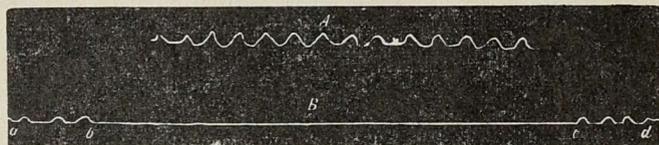


FIG. 61. — A, contractions normales du cœur isolé de l'Écrevisse. B, effet de l'excitation faradique (dist. d. bob. = 5 cms) des nerfs cardiaques. Excitation de b en c (d'après DOGIEL, J., 130).

CARLSON, A.-J. [75] confirme l'existence des nerfs augmentateurs et modérateurs cardiaques chez divers Crabes et chez *Palinurus* ;

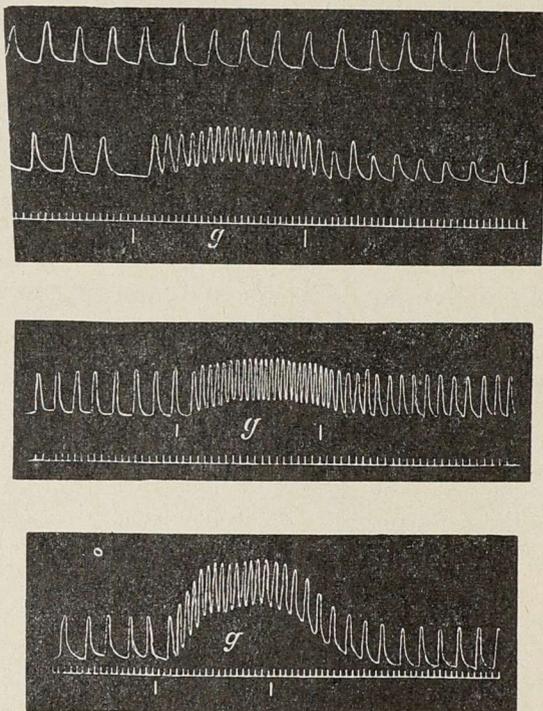


FIG. 62. — Cœur de *Maja squinado*. En g, excitation du ganglion ventral (d'après BOTTAZZI, F., 40).

mais, contrairement à ce qu'affirmait PLATEAU, F. [332, 333], les fibres accélératrices et modératrices ont toutes leur origine dans les ganglions thoraciques.

POUR ALEXANDROWICZ, J.-S. [5], les fibres nerveuses qui réunissent, chez les Crustacés Décapodes, le cœur au système nerveux central (*nervi cardiaci dorsales*) sont des nerfs régulateurs. Les fibres les plus grosses appartiendraient au système inhibiteur ; les autres au système accélérateur. Les fibres inhibitrices agissent sur les synapses des cellules nerveuses autonomes cardiaques.

Tuniciers. — HUNTER, J.-W. [240], par l'étude de l'action de certaines drogues, conclut à l'existence de nerfs régulateurs cardiaques chez les Tuniciers. KRUCKENBERG, C.-P.-W. [260] et SCHULTZE, L.-S. [374], par des méthodes analogues, arrivent à des conclusions opposées. HUNTER, J.-W. [240], en cautérisant le ganglion central, observe un ralentissement du rythme du cœur avec une propagation irrégulière des ondes contractiles ; mais il n'obtient pas de résultats définitifs par excitation de ce ganglion. SCHULTZE, L.-S. [374], en excitant électriquement la même masse nerveuse, n'obtient aucun résultat concluant.

LINGLE [1] a montré que, chez *Morula*, l'excitation du corps provoque l'arrêt du cœur pendant un court espace de temps.

TIGERDTEDT [396] signale que l'excision de la région postérieure du ganglion nerveux central ou de la portion antérieure du plexus viscéral provoque l'arrêt des contractions cardiaques pendant environ 5 minutes.

B. AUTRES FACTEURS RÉGULATEURS

En dehors de la régulation due aux nerfs cardiaques, deux autres facteurs peuvent encore jouer un rôle important dans l'activité du cœur des Invertébrés : la circulation du sang et les influences réflexes.

Rôle de la circulation sanguine. — L'influence du p. H., de la pression osmotique, des anions et des cations sur le muscle cardiaque isolé des Invertébrés, indique déjà que toute modification dans la composition du sang circulant vient évidemment influencer l'activité du cœur *in vivo* et *in vitro*. Nous connaissons malheureusement si peu de chose au sujet de ces variations qu'il n'est pas possible, à l'heure actuelle, d'établir des relations précises entre le fonctionnement du cœur et celui des autres organes dont dépend la composition sanguine.

(1) Cité d'après LOEB, J. [284].

Ce qui est mieux connu, c'est l'influence de la *pression* sanguine sur l'activité cardiaque. Chez les Invertébrés, la pression sanguine peut, chez un même individu, varier brusquement d'un moment à un autre. Ceci est la conséquence immédiate de deux ordres de faits. Tout d'abord, le système circulatoire n'est pas — sauf chez quelques Céphalopodes — un système clos, mais bien un appareil lacunaire ; là même où existent des vaisseaux à parois propres, celles-ci sont toujours minces et aisément déformables. Ensuite, la circulation du sang est au moins autant assurée par les déformations du corps (locomotion), les mouvements respiratoires et les mouvements intestinaux que par les contractions du cœur ; de sorte que chez les formes aisément déformables, le rôle du muscle cardiaque est très peu important dans la mise en mouvement des liquides circulants. De ces dispositions résultent évidemment de brusques variations dans la pression sanguine (1). Toute modification de cette pression entraîne fatalement une variation dans le degré de distension des fibres musculaires cardiaques et nous avons vu déjà le rôle important de ce facteur mécanique dans l'activité du cœur (voir p. 33 et suiv.). C'est, évidemment, chez les formes où le liquide péricardique (lorsqu'il y a un péricarde) ne communique pas librement avec les cavités circulatoires proprement dites que ces actions sont les plus manifestes, puisque la pression intracardiaque qui distend les parois du cœur ne peut pas être contrebalancée extérieurement (Anodonte). Chez les autres formes (Crustacés Décapodes), où la cavité péricardique joue en quelque sorte le rôle d'oreillette puisque le sang qu'elle contient est directement aspiré par le ventricule, ces modifications dans la pression sanguine sont beaucoup moins efficaces. DUBUISSON, M. [139] n'a pas remarqué de grands changements dans le fonctionnement du cœur de *Maia*, malgré les sauts énormes de la pression sanguine dus pour la plupart aux mouvements de la locomotion.

Influences réflexes. — Elles sont, chez les Invertébrés comme ailleurs, nombreuses et complexes. Elles sont, en outre, mal connues. Il faut ranger ici sans doute l'effet inhibiteur sur les pulsations cardiaques observé chez les Mollusques après un simple attouchement du manteau (Anodonte) ou du siphon (*Mya*). Il est intéressant de noter, à ce sujet, que ces actions inhibitrices réflexes peuvent, même

(1) Chez l'Anodonte, lorsque le muscle pédieux se contracte, la presque totalité du sang qui emplissait les nombreuses lacunes du pied reflue vers le cœur et distend fortement le ventricule (WILLEM V. et MINNE [415]). Il existe un degré de contracture du muscle pédieux pour lequel la distension du ventricule de l'Anodonte est si forte que la contraction de ses faibles parois n'arrive pas à expulser une quantité de sang appréciable dans les aortes. La circulation sanguine se trouve à ce moment à peu près complètement arrêtée.

à la suite d'un attouchement très léger et de très courte durée, persister pendant plusieurs minutes.

BRÜCKE, E.-T. et SATAKE, J. [54] ont obtenu un ralentissement de la fréquence du cœur du Homard en provoquant des chocs sur le céphalothorax ; JOLLYET, F. et VIALLANES, H. [245] ont fait les mêmes constatations chez *Carcinus maenas*, au cours de diverses manipulations.

Résumé et Conclusions

Trois facteurs régularisateurs de l'activité cardiaque sont examinés dans le chapitre v :

a) *L'innervation extrinsèque cardiaque.*

Chez les Annélides, il paraît exister des nerfs accélérateurs cardiaques.

Chez les Mollusques, le degré de développement de l'appareil nerveux régulateur cardiaque varie selon les formes : fibres accélératrices chez les Amphineures et les Gastéropodes Prosobranches et Opisthobranches ; fibres modératrices chez les Lamellibranches (sauf *Mytilus*) ; fibres accélératrices et modératrices chez les Pulmonés.

Une double innervation régulatrice cardiaque existe chez les Céphalopodes et les Arthropodes.

Chez les Tuniciers, la question est controversée.

b) *La circulation sanguine.*

A côté de l'influence évidente de la composition qualitative du liquide circulant sur le comportement du cœur, la pression sanguine, très variable d'un moment à l'autre chez les Annélides et les Mollusques Lamellibranches, plus constante au contraire chez les Arthropodes, exerce une influence importante sur l'activité de l'organe.

c) *Les influences réflexes.*

Elles sont compliquées et mal connues. Elles exercent leur action par l'intermédiaire des nerfs modérateurs ou accélérateurs cardiaques.

CHAPITRE VI

L'ÉLECTROCARDIOGRAMME

A. INDICATIONS TECHNIQUES

Comme chez les Vertébrés, la contraction du cœur des Invertébrés est accompagnée de phénomènes électriques que l'on peut déceler en reliant l'organe, par l'intermédiaire d'électrodes impolarisables, à un galvanomètre sensible.

Il existe plusieurs modèles d'électrodes dites impolarisables. Comme on ne dispose généralement pas, chez les Invertébrés, de surfaces cardiaques très étendues, les électrodes filiformes sont les plus commodes. On peut utiliser, par exemple, du fil d'argent, fraîchement chloruré, de 0 mm. 1 à 1 millimètre de diamètre, passé en séton dans la paroi musculaire, de façon à éviter les déplacements du fil pendant les pulsations.

En ce qui concerne les instruments qui permettent de déceler les courants d'action, il y a essentiellement quatre modèles distincts :

l'électromètre capillaire de Lippmann, basé sur les déplacements que subit une colonne mercurielle capillaire en contact avec H_2SO_4 ;

le galvanomètre à corde d'Einthoven dont l'équipage mobile est constitué par un fil conducteur extrêmement mince tendu dans un champ magnétique puissant (fig. 63) ;

les oscillographes électromagnétiques de Dubois ou Matthews, basés sur la déformation que subit une lame d'acier, courte et rigide, placée dans un champ magnétique, et

l'oscillographe cathodique, dans lequel la trajectoire d'un faisceau d'électrons peut être déviée par l'action d'un champ électrique. On trouvera dans les ouvrages spéciaux les détails techniques concernant chacun de ces appareils (1).

(1) En ce qui concerne l'oscillographe cathodique, dont l'introduction en physiologie est de date assez récente, voir GASSER, H. S., et ERLANGER, J. [200].

En ce qui concerne spécialement les Invertébrés, il est nécessaire de tenir compte des facteurs suivants :

1° les courants d'action cardiaques sont généralement de faible amplitude ;

2° ils sont moins rapides que chez les Vertébrés ;

3° le muscle cardiaque des Invertébrés, et spécialement des animaux marins, possède une faible résistivité.

Ces considérations nécessitent :

1° l'utilisation de galvanomètres très sensibles ;

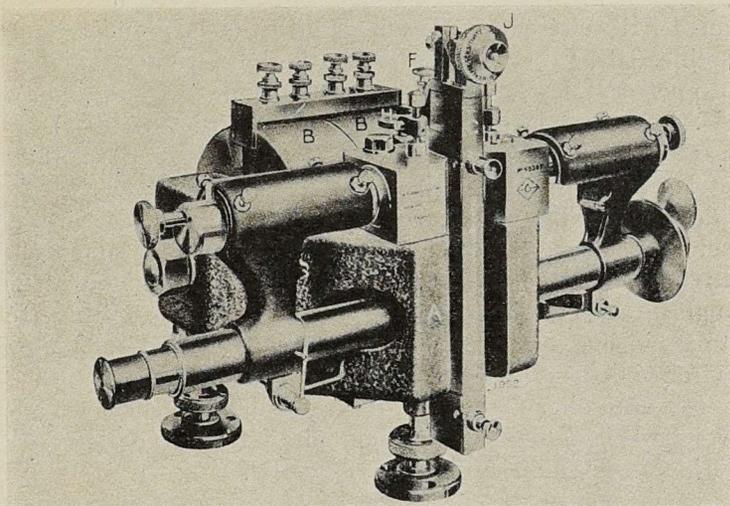


FIG. 63. — Galvanomètre à corde d'Einthoven, modèle Cambridge.

2° dont la période propre peut être plus longue qu'à l'ordinaire, et

3° l'obligation de veiller à ce que les électrodes soient bien fixées au tissu, pour éviter les variations de résistance, d'autant plus gênantes que la résistivité du tissu est plus petite. A ces points de vue, l'oscillographe cathodique est l'instrument de choix : outre la fidélité de l'instrument, due à la masse insignifiante de son équipage mobile (constitué seulement d'un faisceau d'électrons), il est obligatoirement associé à un appareil amplificateur, ce qui diminue énormément les perturbations que peuvent causer les déplacements d'électrodes.

En effet, si r représente la résistance entre les électrodes (compre-
nant la résistance du tissu et les résistances de contact) et si R repré-
sente la résistance de l'instrument enregistreur, lorsque le tissu

développe une f.é.m. : E , l'instrument indiquera une différence de potentiel :

$$U = \frac{R E}{R + r}$$

Si, à cet instant, r varie accidentellement (d'une quantité Δr), la variation relative de U sera

$$\frac{\Delta U}{U} = \frac{\Delta r}{R + r}$$

Mais ici R représente le circuit de grille de la première lampe de l'amplificateur, qui est de l'ordre de 10^6 ohms, r étant toujours petit par rapport à R , les variations de r restent sans influence appréciable sur U . En outre, la différence de potentiel constatée (U) est très approximativement le potentiel d'action du tissu (E) (DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. [150]).

A défaut d'oscillographe cathodique, le galvanomètre à corde d'Einthoven — beaucoup plus répandu d'ailleurs dans les laboratoires — peut rendre de grands services. En diminuant la tension de la corde, on augmente sa période propre — ce qui, dans le cas des Invertébrés, n'est pas nuisible — et sa sensibilité. Avec une corde de quartz argenté d'environ 4.000 ohms de résistance, d'une longueur de 100 millimètres et d'un diamètre de 3μ , il est possible actuellement, avec un pouvoir grossissant de 600 D, d'obtenir, à 1 mètre de la corde, une déviation de 1 millimètre pour 6.10^{-8} volts.

On peut augmenter encore cette sensibilité en utilisant, entre l'organe et le galvanomètre, un ou plusieurs étages d'amplification, ce qui confère ainsi à l'installation un avantage comparable à celui de l'oscillographe cathodique au point de vue de la résistance R du circuit d'entrée. Un amplificateur H. F. à résistances et capacités convient très bien. Les schémas ordinaires de la T. S. F. peuvent servir, à condition de modifier la valeur des capacités de liaison (1). Le courant amplifié est recueilli à la sortie de l'amplificateur. La seule difficulté de l'usage d'un amplificateur réside dans le fait que, même lorsque le tissu dont on veut étudier le courant d'action est au repos, il existe normalement dans le circuit de sortie de l'amplificateur un courant de plaque de l'ordre de quelques milliampères, largement suffisant en tout cas pour briser la corde de l'appareil. On peut compenser ce

(1) En T. S. F., où la fréquence des ondes à amplifier est de l'ordre de 10^6 à 10^8 par seconde, C a une valeur de $\pm 10^{-12}$ farads. Pour les variations dues à des courants d'action, on prendra des condensateurs d'autant plus grands que la fréquence de ces courants est plus petite (de 1 à $5. 10^{-9}$ farads).

courant constant en lui opposant le courant provenant d'une batterie de 2 à 8 volts dont le débit est réglé par une résistance que l'on peut varier à volonté, ou recourir à d'autres procédés (voir FORBES, A. et THACHER, C. [165]).

B. L'ÉLECTROCARDIOGRAMME NORMAL DES INVERTÉBRÉS

HOFFMANN, P. [231] fut le premier à publier des E. C. G. d'Inver-

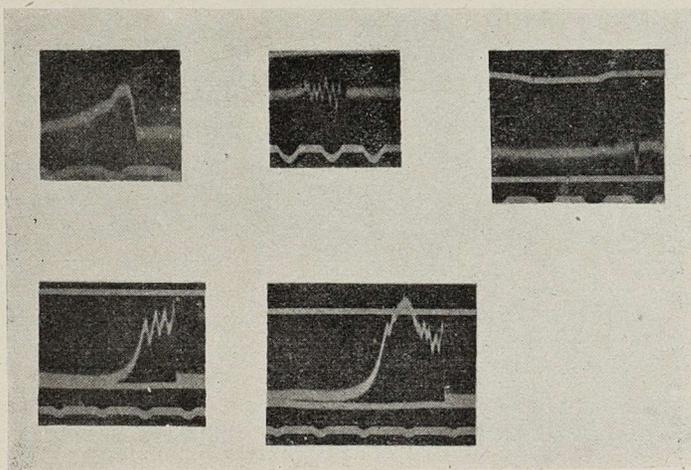


FIG. 64. — Électrogrammes du cœur de *Maja*. Temps en 1/5 de sec.
(d'après HOFFMANN, P. 231).

tébrés. Ses recherches portent sur *Maïa*, *Astacus*, *Limulus*, *Aplysia*, *Octopus* et *Eledone*.

En plaçant les électrodes sur le cœur mis à nu après enlèvement de la carapace dorsale céphalo-thoracique de *Maïa*, l'auteur a recueilli des tracés dont le degré de complication est fort variable selon les clichés. Certains tracés sont monophasiques ; d'autres, au contraire, sont compliqués d'oscillations accessoires en nombre variable. Sur 300 essais, le nombre moyen des oscillations était de 14. L'auteur en conclut que l'E. C. G. de *Maïa* a un caractère oscillatoire, « ce qui démontre que la contraction du cœur de ce Crustacé est de nature tétanique » (fig. 64).

L'E. C. G. d'*Astacus* serait analogue à celui de *Maïa*, quoique plus simple aux basses températures.

Chez l'Aplysie, où seuls des E. C. G. de ventricule ont été enregistrés par HOFFMANN, le courant d'action est diphasique : une onde brève en précédant une autre plus longue (fig. 65).

Chez les Céphalopodes (*Eledone moschata* et *Octopus macropus*), les E. G. ont un aspect constant : une onde brève ($1/35$ de seconde), suivie d'une autre lente (0.8 seconde) (fig. 65).

Le cœur isolé de *Limulus* donne un courant d'action qui est quelquefois monophasique et le plus souvent composé d'oscillations accessoires, remarquablement irrégulières, tant au point de vue du nombre que de l'amplitude. Le cœur de la Limule, privé de son plexus nerveux et plongé dans une solution de NaCl, présente un courant d'action

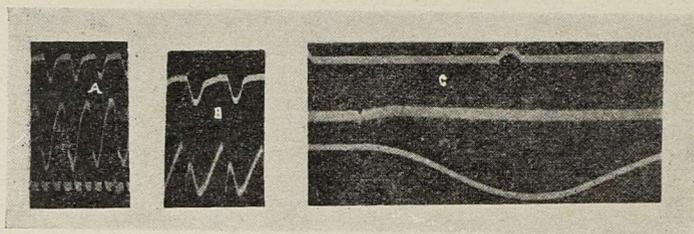


FIG. 65. — A. Électrogramme du ventricule isolé d'Aplysie. Myogramme en haut; temps en sec., en bas. B. Électrogramme du ventricule isolé d'Aplysie. Myogramme en haut; E.G. en bas. Électrogramme du ventricule isolé d'*Octopus*. Temps en sec., au dessus; myogramme en bas (systole vers le bas) (d'après HOFFMANN, P. 231).

dont les oscillations sont plus petites et encore plus irrégulières que celles du cœur ganglionné.

De tout ceci, HOFFMANN, P. conclut que les E. C. G. des Crustacés et Limules sont oscillatoires; que seul l'E. G. des Céphalopodes est analogue à celui de l'Homme.

Pour KRAUS et NICOLAÏ [259], au contraire, les E. C. G. de l'Aplysie et de l'Écrevisse, comme d'ailleurs ceux des Poissons, ne se distinguent pas principalement de ceux des Vertébrés.

EIGER [156, 157], chez *Astacus*, ne trouve que trois déflexions qu'il assimile aux ondes R, S et T des Vertébrés (fig. 66). Chez l'Huître, il y a une onde diphasique qui correspond aux contractions auriculaires et une autre onde diphasique qui correspond au ventricule. Dans aucun des tracés de EIGER on ne reconnaît les oscillations accessoires signalées par HOFFMANN, P.

EVANS, C.-L. [159], chez *Helix pomatia*, retrouve également une onde diphasique dans les conditions normales.

NUKADA, S. [323], reprenant l'étude du courant d'action chez

Limulus longispina, ne retrouve le caractère oscillatoire des tracés que lorsque les animaux en expérience sont en mauvais état. Au contraire, dans les conditions normales, l'E. C. G. de la Limule est composé d'un nombre restreint d'ondes que l'auteur assimile à celles que l'on enregistre chez les Vertébrés. HOFFMANN, P. [234] fait remarquer que les clichés publiés par NUKADA, S. sont peu démonstratifs.

EDWARDS, D.-J. [155], ayant enregistré des E. C. G. de *Limulus* en vue de mesurer la vitesse de conduction de la contraction du cœur, publie des tracés nettement dépourvus de caractère oscillatoire.

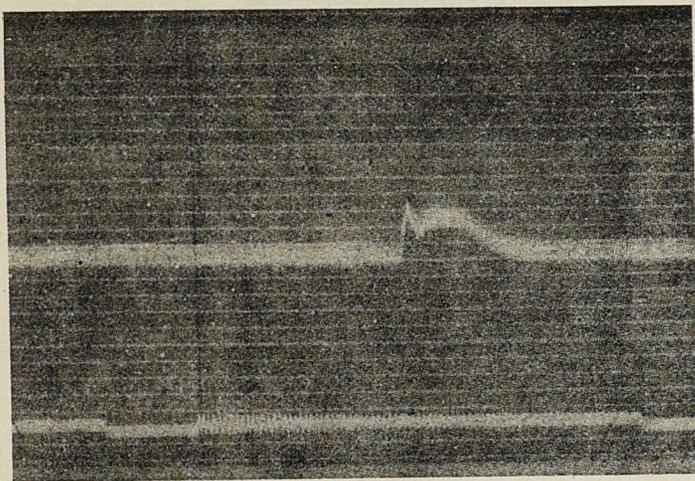


FIG. 66. — Électrocardiogramme de l'Écrevisse (d'après EIGER, 156).

HOFFMANN, P. [233], déclare, à propos des tracés obtenus par EIGER chez *Astacus* : « Was das von EIGER abgebildete Elektrokardiogram von *Astacus* betrifft, so halte ich die dort als R-Zacke bezeichnete Erhebung für den Aktionsstrom ; die folgenden Schwankungen sind m. E. durch Electrodenverschiebung bewirkt. Es ist diese bei dem Kleinen, sich lebhaft bewegenden Herzen von *Astacus* schwer zu vermeiden. Ich habe ganz entsprechende Kurven in grosser Zahl erhalten. »

DUBUISSON, M. [144], a repris cette étude chez *Limulus polyphemus*. Variant le plus possible les conditions de ses expériences, il est arrivé aux conclusions suivantes : dans les conditions normales, l'E. C. G. de *Limulus polyphemus* ne présente pas de caractère oscillatoire, mais est composé, au contraire, d'un petit nombre de déflexions : R (ou QRS), rapide et T, lente. Il précise, en outre, que l'onde R précède la contrac-

tion visible du myocarde, tandis que l'onde T est *synchrone* avec cette contraction.

L'auteur attribue les oscillations accessoires qui apparaissent sur certains tracés à deux causes :

1° à une mauvaise fixation des électrodes aux tissus, ce qui provoque des variations de résistances dans le circuit, d'autant plus gênantes que la résistivité du muscle cardiaque est petite chez *Limulus polyphemus*;

2° à des courants accessoires provenant de contractions de muscles squelettiques. On évite à coup sûr ces deux facteurs d'erreur en enlevant soigneusement le cœur — *sans blesser le plexus nerveux car-*

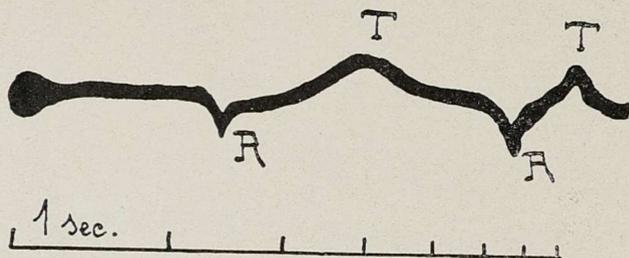


FIG. 67. — *Limulus polyphemus*. E.C.G. enregistré à l'oscillographe cathodique. Temps pseudo-logarithmiques (d'après DUBUISSON, M. et MONNIER, A. M., 150).

diaque — qu'on immerge immédiatement dans de l'eau de mer et en disposant les électrodes réceptrices non pas contre le muscle, mais à quelques millimètres de celui-ci.

Dans tous les cas où ces précautions sont prises, les E. G. ne sont jamais oscillatoires.

Si l'on veut recueillir les courants d'action *in vivo* et *in situ*, il faut :

1° ne découvrir le cœur que juste ce qu'il faut pour placer les électrodes : on a ainsi un maximum de chances de *ne point blesser le nerf ganglionnaire cardiaque* ;

2° accrocher délicatement les électrodes au cœur de manière fixe et sans occasionner de grands traumatismes (électrodes constituées de fil d'argent de 0 mm. 2 de diamètre) ;

3° attendre ensuite 1/2 heure à 1 heure que la *Limule*, fortement liée à un support fixe, ait cessé tout mouvement de défense.

Si ces conditions sont observées, l'E. C. G. de la *Limule* n'est jamais oscillatoire.

Les résultats de DUBUISSON ont été confirmés par de nouvelles recherches effectuées à l'oscillographe cathodique (DUBUISSON, M.

et MONNIER, A.-M. [150]). En prenant les précautions antérieurement mentionnées, ces auteurs ont confirmé que l'E. C. G. de la Limule comprend une onde rapide R suivie d'une autre, lente, T (fig. 67).

Les durées et amplitudes de R sont variables selon les individus et les territoires myocardiques (en moyenne : 250 σ et 210 μv). La longueur de R paraît inversement proportionnelle à la fréquence car-

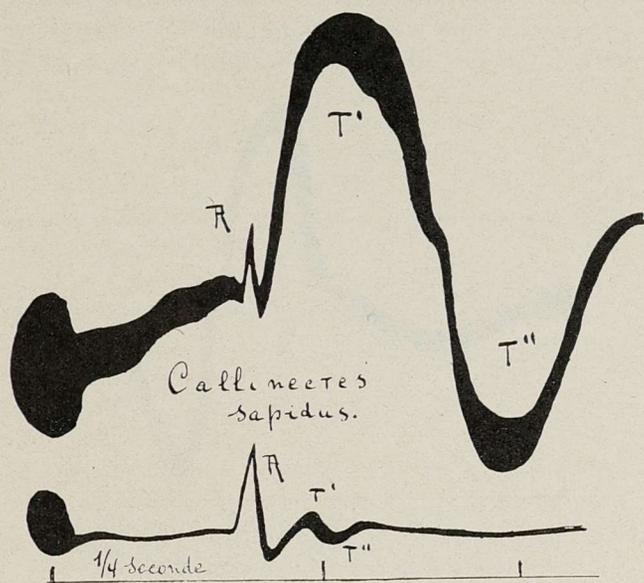


FIG. 68. — *Callinectes sapidus*. E. C. G. enregistrés à l'oscillographe cathodique. Temps pseudo-logarithmiques. Remarquer les amplitudes très différentes de l'onde T (d'après DUBUISSON, M. et MONNIER, A. M., 151).

diague. Les phénomènes de « fatigue » en diminuent l'amplitude. L'onde R précède la contraction de 800 à 1.000 σ . Cette précession est si nette qu'on peut, en suivant simultanément les indications de l'oscillographe et les mouvements du muscle cardiaque, s'en rendre compte directement.

Entre les ondes R et T, il y a une période isopotentielle qui précède la systole visible du myocarde. Simultanément avec cette systole commence l'onde T. C'est une onde essentiellement labile. Elle est toujours plus longue que R (700 à 2.600 σ), mais son amplitude la dépasse rarement. La fatigue diminue l'amplitude et la durée de l'onde T.

Dans un autre travail, DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. [151] ont

étendu leurs recherches à l'étude des oscillogrammes du cœur d'autres Invertébrés : un crabe *Callinectes sapidus* (fig. 68) et un Gastéropode : *Fulgur carica* (fig. 69). Contrairement à l'opinion de HOFFMANN, P. [231], et en conformité avec celles de EIGER [156] et EVANS, C.-L. [159], les E. C. G. recueillis étaient tous composés d'un nombre défini de déflexions.

Chez le Crabe et le Conque comme chez la Limule, il faut distinguer deux complexes : l'un, rapide, QRS (ou R) ; l'autre, lent, T, constitué d'une onde monophasique ou diphasique (T et T'). Crabe ($R = \pm 15 \sigma$; $T = \pm 360 \sigma$) ; Conque ($R = \pm 1.500 \sigma$; $T = \pm 5.220 \sigma$).

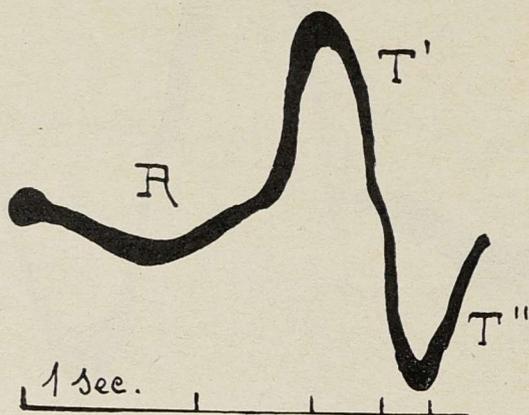


FIG. 69. — *Fulgur carica*. E.C.G. enregistré à l'oscillographe cathodique. Temps pseudo-logarithmiques (d'après DUBUISSON, M. et MONNIER, A. M., 151).

Chez le Conque, l'onde T accompagne la réaction visible du myocarde ; l'onde R la précède.

Chez le Crabe, ces relations n'ont pu être déterminées à cause de la rapidité trop grande des contractions.

Pour DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M., les variations indépendantes constatées entre les ondes R et T chez un même individu dans des conditions pathologiques (voir p. 92), la précession certaine de l'onde R sur la systole cardiaque chez la Limule et chez le Conque constituent des preuves que ces 2 ondes *représentent deux manifestations électriques d'origines différentes*. L'onde R traduirait un processus électrique précontractile, l'onde T ne serait qu'un épiphénomène associé causalement au processus énergétique de la contraction cardiaque.

RYLANT, P. [360], étudiant l'E. C. G. de la Limule à l'oscillographe cathodique, n'a pas confirmé les conclusions de DUBUISSON, M. [144]

et de DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M., [150]. Comme HOFFMANN, P. [231], il croit à la nature oscillatoire du courant d'action de la Limule. Les tracés de RYLANT sont, en effet, oscillatoires. Comme les clichés publiés par DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. l'inquiètent, RYLANT s'en débarrasse en remarquant que *ces clichés sont fortement retouchés*. Et comme cet argument (?) risque de ne point entraîner la conviction de tous les lecteurs, l'auteur ajoute que la méthode d'oscillographie cathodique de Gasser et Erlanger est difficilement utilisable dans l'exploration d'un phénomène spontané et qu'il s'explique ainsi (?) que les tracés de DUBUISSON et MONNIER ne correspondent pas à la réalité. Remarquons simplement que MONNIER adapta sa technique aux circonstances, qu'il est sans doute exact que l'équipement scientifique de RYLANT fut mieux adapté encore ; mais que celui-ci a oublié d'expliquer comment un E. C. G. oscillatoire perd la plupart de ses oscillations si on n'utilise pas rigoureusement le procédé que cet auteur indique.

Si RYLANT n'a pas réussi, de manière plus objective, à indiquer la raison pour laquelle les tracés obtenus par DUBUISSON et MONNIER ne sont pas oscillatoires, il est aisé de démontrer la raison pour laquelle les siens le furent.

RYLANT a recueilli ses tracés dans les conditions physiologiques suivantes :

1. Cœur *in situ*. Limule intacte, non saignée. Électrodes placées au contact de la carapace dorsale ([366 d], p. 342). (Le mot « contact » est vraiment très vague.) Dans ces conditions, l'E. C. G. comporte nettement deux ondes, une première rapide, une deuxième lente ; celle-ci est, en outre, hachurée de toutes petites oscillations accessoires (tracé 1, fig. 1, p. 343).

2. Cœur *in situ*. Électrodes de platine « enfoncées dans le cœur au travers de la carapace » (légende de la fig. 2., p. 344). Ici, l'E. C. G. est nettement oscillatoire (fig. 2, p. 344).

3. Cœur *in situ*. Carapace plus ou moins découpée ; cœur plus ou moins complètement à nu. Les E. C. G. sont oscillatoires, les oscillations plus irrégulières et plus nombreuses que dans le cas précédent (fig. 3, p. 346).

4. Cœur isolé. Le texte (p. 350) nous apprend que le nombre d'oscillations est encore plus grand que dans les autres cas.

Et RYLANT déclare dans ses conclusions que l'allure oscillatoire du courant d'action de la Limule ne résulte pas de « lésions du myo-cardé, car dans le cœur intact, *in situ*, les divers segments cardiaques sont le siège d'activités oscillatoires dont les constituants « sont toujours semblables » (p. 378). Il y a ici deux inexactitudes : 1° un cœur n'est pas *intact* (le mot est dans la légende de la fig. 2,

p. 344) lorsque, au travers de la carapace, on enfonce, dans le cœur, des électrodes ; 2^o les activités oscillatoires des cœurs « intacts » n'ont pas des constituants toujours semblables (comparer la figure 1, tracé 1, avec la figure 2, tracés 1 à 4, p. 343 et 344).

Les figures de RYLANT illustrent donc, dans un ordre parfait, les points de vue de DUBUISSON et MONNIER. En effet, moins le cœur est intact (cœur isolé ou cœur *in situ* complètement mis à nu et exsangue), plus les oscillations sont variées et abondantes. Au contraire, dans le cas le moins anormal (électrodes placées au contact (?) de la carapace) l'E. C. G. est aussi le moins oscillatoire. Il ne l'est même presque pas (tracé 1, fig. 1, p. 343).

En ce qui concerne les Crustacés (*Callinectes sapidus*, *Libinia emarginata*, *Cancer irroratus*, *Homarus americanus*, Écrevisse et Bernard l'Hermitte), RYLANT, P. [364 et 366 e] a trouvé, comme chez les Limules, des E. C. G. oscillatoires.

CLARK, A.-J. [98] publie un E. C. G. de Homard qui ne présente pas de caractère oscillatoire. Chez la larve de *Cossus cossus*, cet auteur trouve un courant d'action *diphasique*.

VERZAR, F. et VON LUDÁNY, G. [399], opérant sur *Astacus cytodactylus*, trouvent un E. C. G. simple, de 3 ondes, si le cœur est intact. S'il est légèrement blessé, l'onde T se complique aussitôt de 6 à 16 oscillations par seconde. Pour ces auteurs, les E. C. G. oscillatoires résultent seulement de conditions pathologiques.

VON LUDÁNY, G. [405] confirme encore ce point de vue. Il signale que si on ouvre largement la carapace pour poser les électrodes sur le cœur les tracés sont toujours oscillatoires. Au contraire, si on perfore le céphalothorax, en pratiquant deux orifices, juste suffisants pour laisser passer les électrodes, et si on laisse reposer l'animal pendant 2 à 3 heures pour ne pas être gêné par les conséquences physiologiques du choc traumatique, les E. C. G. ne sont jamais oscillatoires. La complication des E. C. G. d'Invertébrés observés en ouvrant largement la carapace est la conséquence de l'affaissement du cœur par hémorragie.

Enfin, tout récemment, ARVANITAKI, A. et CARDOT, H. [9] ont montré que l'E. C. G. du ventricule de l'Escargot est *diphasique*.

En résumé, à part HOFFMANN, P. et RYLANT, P., qui s'obstinent à voir des oscillations dans tous les E. C. G. d'Invertébrés (et même de Vertébrés : 366 e), tous les autres chercheurs : EIGER, EVANS, NUKADA, S., CLARK, A.-J., DUBUISSON, M., DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M., VERZAR, F. et VON LUDÁNY, G., VON LUDÁNY, G., ARVANITAKI, A. et CARDOT, H., ont trouvé des E. C. G. composés normalement d'un nombre défini de déflexions.

Il me paraît indiqué de signaler ici les recherches de SNYDER, C.-

D. [380] qui a enregistré des thermocardiogrammes chez la Limule. Cet auteur arrive aux conclusions que les thermocardiogrammes de la Limule ne ressemblent pas à des thermocardiogrammes de muscles en contraction tétanique. Ces recherches confirment donc dans un sens nouveau les points de vue de DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M.

Pour DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M., rien ne distingue essentiellement l'E. C. G. des Invertébrés de celui des Vertébrés (1) : il n'y a que des différences quantitatives d'amplitude et de durée des deux ondes R et T caractéristiques pour tous les groupes. Chez les Invertébrés, ces deux ondes représentent deux manifestations électriques d'origines différentes : l'onde R traduit la période d'excitation ; l'onde T n'est qu'une répercussion physique de la contraction cardiaque.

Comme on le voit, cette théorie est très analogue aux théories dualistes défendues par plusieurs physiologistes (EIGER [156, 157], STRAUB, H. [388], BAKKER, N. [17, 18], SEEMANN, J. [376], EYSTER, J. et MEEK, W. [160], HOFFMANN, V.-A. [230], DE MEYER, J. [121, 122], JUDIN, A. [247]) pour expliquer les diverses ondes de l'E. C. G. des Vertébrés (2). Parmi ces théories dualistes, celle de DEMEYER est celle qui se rapproche le plus de celle de DUBUISSON, M. et de DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. Pour DEMEYER, l'onde R (ou QRS) précède la systole cardiaque ; l'onde T l'accompagne ; la première onde traduirait un processus d'excitation ; la seconde un courant de déformation. Ici, les explications sont un peu divergentes. Pour DUBUISSON, M. [144], l'onde T est une répercussion physique de la contraction, causalement associée au processus énergétique de cette contraction. Les deux expressions : « courant de déformation » et « répercussion physique associée au processus énergétique... » ne sont pas équivalentes. La seconde est préférable à la première. En admettant, en effet, comme le fait DEMEYER, que l'onde T est le résultat de la déformation mécanique du myocarde, comment expliquer que cette onde peut exister sans déformation mécanique du myocarde, comme tant d'auteurs l'ont montré, au moins chez les Vertébrés ? Au contraire, l'expression utilisée par DUBUISSON, M. assimile l'onde T à un processus énergétique qui peut fort bien s'effectuer sans conséquence mécanique pour la fibre cardiaque.

Il peut être intéressant de signaler ici les belles recherches de BREMER, F. [48] sur le courant d'action du gastrocnémien de la Gre-

(1) Même pas les oscillations accessoires... si elles existent!!... puisque ATHANASIU, J. [11] a constaté que l'E. C. G. des Vertébrés était hachuré de petites dentelures supplémentaires, ce que confirme RYLANT, P. [366].

(2) On trouvera un exposé de cette question dans FRÉDÉRICQ, H. [172].

nouille en contracture neuro-musculaire. Il me paraît extrêmement important, au point de vue de la physiologie comparée des organes musculaires, de constater que l'électromyogramme recueilli dans ces conditions se prête à une interprétation qui est vraiment identique à la théorie dualiste de l'E. C. G. que je défendais plus haut (1).

C. MODIFICATIONS DE L'E. C. G. SOUS L'INFLUENCE DE FACTEURS DIVERS

Chez la Limule, d'après DUBUISSON, M. [146], si le cordon ganglionnaire cardiaque est blessé ou tirailé ou s'il n'est pas préservé de la dessiccation, il s'établit des troubles dans la coordination des pulsations : les territoires cardiaques, au lieu de battre en bloc, se contractent les uns après les autres, sans ordre ni polarité précise : il y a des décalages dans les temps d'apparition des contractions initiales des différents territoires myocardiques. Dans ces conditions, l'E. C. G. est caractérisé par la grande complexité de l'onde T. Ici, vraiment, cette onde est oscillatoire et ressemble énormément aux clichés soi-disant normaux de HOFFMANN et de RYLANT. Il est probable que c'est à des traumatismes de ce genre que doivent être attribués un certain nombre de tracés oscillatoires de ces auteurs. Dans pas mal de cas d'ailleurs, dans les tracés de HOFFMANN, de NUKADA, de RYLANT, de DUBUISSON et MONNIER, on peut remarquer des oscillations qui, non seulement se superposent à l'E. C. G. normal, mais même le précèdent ou le suivent. Ces faits trouvent à s'expliquer, même sur des cœurs isolés où pourtant des contractions de muscles squelettiques ne peuvent être invoquées, par un phénomène qui ne paraît pas avoir suffisamment attiré l'attention des chercheurs. Le cœur de la plupart des Arthropodes répond à un attouchement même léger, par une contracture locale (DUBUISSON, M. [142]). Cette contracture subsiste longtemps : ce n'est que petit à petit que le myocarde se relâche et revient à son état primitif. N'est-ce pas à des contractures de ce genre, consécutives à des irritations locales accidentelles effectuées au moment de la mise à nu de l'organe, ou à son exérèse, que nous devons une partie des oscillations qui viennent fréquemment compliquer les E. C. G.

(1) Par un curieux phénomène de convergence (au moment où je publiais le travail sur la Limule je n'avais pas encore, en effet, pris connaissance de celui de BREMER, antérieur au mien). BREMER, F., appelle également la 2^e onde (lente) de l'électromyogramme de la Grenouille : *un phénomène associé causalement au processus énergétique de la contraction* (remarquer l'identité des termes).

d'Invertébrés, pris sans s'être entouré de toutes les précautions ? C'est que ces tracés oscillatoires ressemblent fortement à ceux que l'on obtient sur des organes musculaires en contracture.

Le muscle cardiaque de la Limule, isolé, déganglionné et plongé dans une solution isosmotique de NaCl, présente, d'après HOFFMANN, P. [232], un E. G. particulier. On savait déjà, par les recherches de CARLSON, A.-J. [88] que, dans ces conditions, le myocarde ne reprend ses contractions qu'après une période de repos qui varie de 30 à 60 minutes. Dans la suite, les contractions qui apparaissent ont une allure différente des contractions normales (voir p. 24). HOFFMANN, P. observe qu'après 15 minutes d'immersion, la corde du galvanomètre accuse de courtes déflexions, tandis que le cœur est immobile. Au cours des 15 minutes qui suivent, les oscillations électriques deviennent plus amples, tandis que le muscle cardiaque commence ses contractions. Celles-ci sont irrégulières, se déclenchent tantôt ici tantôt là dans le myocarde, progressent par ondes dans les territoires voisins et la corde du galvanomètre n'est presque jamais au repos.

C'est aussi ce que DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. [150] ont observé sur des cœurs *in situ*, mais déganglionnés et distendus.

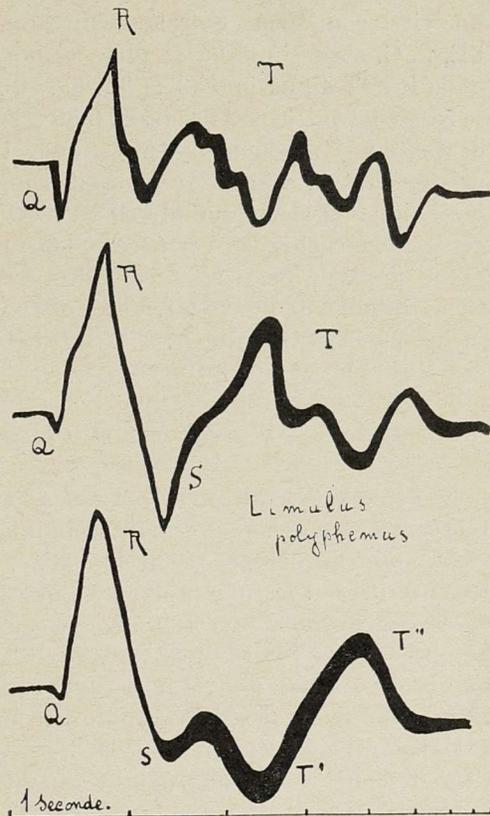


FIG. 70. — *Limulus polyphemus*. En haut, oscillogramme d'un cœur dont le nerf ganglionnaire a été blessé en plusieurs endroits : pulsations dischrones et onde T complexe. Les deux autres oscillogrammes sont enregistrés un peu plus tard, au fur et à mesure que les contractions redeviennent régulières : simplification progressive du courant d'action (d'après DUBUISSON, M. et MONNIER, A. M., 150).

c'est-à-dire présentant, après une période d'arrêt (voir p. 43), des contractions irrégulières et désordonnées. A ce moment, l'onde T de l'E. C. G. est particulièrement compliquée. Si on attend 3 minutes à 4 heures, les pulsations deviennent régulières et se propagent, avec une vitesse uniforme, dans la totalité du myocarde. Pendant ce temps, l'E. C. G. s'est simplifié de plus en plus. On obtient finalement une onde R et T diphasique (T et T', fig. 70).

Nous devons à EVANS, C.-L. [159], d'avoir montré, pour une série de facteurs (pression hydrostatique, CO₂, muscarine, etc.), qu'il existe, chez l'Escargot, un parallélisme évident entre les troubles mécaniques et électriques du cœur. C'est aussi ce qui s'observe le plus généralement chez les Vertébrés. Sous l'influence de CaCl₂, l'E. C. G. prend un type particulier comportant une brève et ample oscillation au début de la systole. Cette observation a été récemment confirmée par ARVANITAKI, A. et CARDOT, H. [9].

Résumé et Conclusions

Le début du chapitre VI, consacré à l'étude de l'E. C. G. des Invertébrés, résume quelques détails techniques.

Au point de vue des résultats acquis, les avis sont partagés entre les chercheurs : les uns prétendent que le courant d'action du cœur de la plupart des Invertébrés a un caractère oscillatoire ; les plus nombreux, que l'E. C. G. est très semblable à celui des Vertébrés et que la divergence des résultats provient essentiellement des conditions expérimentales (électrodes mal fixées ou traumatismes).

Dans les conditions normales, l'E. C. G. des Invertébrés est constitué de deux ondes principales : une onde R, rapide et stable, précédant la systole cardiaque ; une onde T, lente, labile, accompagnant la déformation mécanique du cœur.

Les caractères de ces deux ondes sont si différents, et elles obéissent de manière si indépendante aux facteurs divers, qu'il y a lieu de les interpréter comme deux manifestations électriques d'origine différente. L'onde R représenterait la période d'excitation ; l'onde T, une répercussion physique associée causalement au processus énergétique de la contraction. Ces conclusions sont à peu près identiques aux théories les plus acceptables qui ont été présentées jusqu'ici pour expliquer l'E. C. G. des Vertébrés. Elles sont identiques à l'hypothèse formulée par BREMER, F., pour expliquer l'électromyogramme du gastrocnémien de la Grenouille en contracture neuro-musculaire.

CHAPITRE VII

LA NATURE DE LA SYSTOLE CARDIAQUE

Pour HOFFMANN, P. [234], la systole du cœur des Crustacés et de la *Limule* est tétanique, parce que l'E. C. G. de ces Invertébrés a un caractère oscillatoire. J'ai dit, dans le chapitre qui précède, qu'à la suite des observations de EIGER, M. [156, 157], EVANS, C.-L. [159], NUKADA, S. [323], VERZÁR, F. et VON LUDÁNY, G. [399], CLARK, A.-J. [98], VON LUDÁNY, G. [405], DUBUISSON, M. [144], DUBUISSON, M. et MONNIER, A.-M. [150, 151], il faut considérer que l'E. C. G. normal des Invertébrés n'est pas oscillatoire.

Avons-nous d'autres preuves de la nature tétanique de la systole cardiaque chez ces animaux ?

Le cœur des Invertébrés possède une période réfractaire relative (voir chapitre III) : il y a toujours une intensité de courant pour laquelle l'organe est excitable à n'importe quel moment de la révolution cardiaque. A des différences quantitatives près, cette constatation vaut aussi pour les Vertébrés dont on peut, dans certaines conditions, tétaniser le myocarde. La question, chez les Invertébrés, fait donc corps avec celle des animaux supérieurs. Chez les uns comme chez les autres, le courant d'action ne montre pas les oscillations, semblables en amplitude et en durée, qui caractérisent la courbe électrophysiologique d'un tétanos musculaire (même les E. C. G. oscillatoires obtenus par HOFFMANN, P. [231] et RYLANT, P. [360], chez certains Invertébrés, ne peuvent y être assimilés). Et, pas plus chez les uns que chez les autres, l'existence d'un plateau systolique, qui empêche d'une part d'assimiler la systole à une secousse musculaire simple, ne peut constituer, d'autre part, une preuve suffisante pour attribuer à la contraction une nature tétanique.

Enfin, SNYDER, C.-D. [380] a déclaré, à la suite d'études sur le thermocardiogramme de la *Limule*, que celui-ci indique que la systole cardiaque appartient au type intermittent, temporaire, plutôt qu'au type permanent, tétanique.

On peut, semble-t-il, étendre aux Invertébrés la conclusion que FRÉDÉRICQ, H. [172] formulait pour les Vertébrés : « La systole cardiaque n'est pas une secousse musculaire simple ; elle n'est pas « non plus un tétanos musculaire. »

Résumé et Conclusions

Dans le chapitre VII, il est montré qu'il n'existe, pas plus chez les Invertébrés que chez les Vertébrés, une preuve sérieuse en faveur de la nature tétanique de la systole cardiaque, qui n'est pas non plus une secousse musculaire simple.

CHAPITRE VIII

LES FLUCTUATIONS TONIQUES DES SYSTOLES

Ces phénomènes consistent en ceci : que les contractions du muscle cardiaque s'exécutent autour d'une ligne de tonus qui présente des oscillations rythmiques.

CARLSON, A.-J. [93] a observé ce fait sur des fragments de muscle cardiaque de *Limule* plongés dans NaCl isosmotique. VELOSO l'a

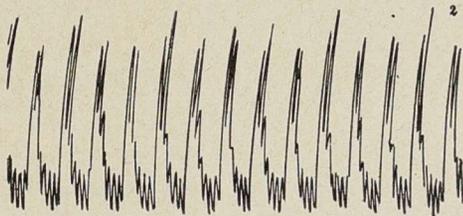


FIG. 71. — Oscillations toniques des systoles du ventricule isolé et vide d'*Aplysie* (d'après STRAUB, W. 389).

signalé chez *Helix*; les battements spontanés s'effectuaient suivant une ligne rythmiquement ondulée, sans changements dans l'amplitude ou bien avec des changements en sens inverse de la fonction fondamentale et de la fonction tonique. CARDOT, H. [60] a fait, chez le même Mollusque, des constatations analogues. Ce chercheur croit que ces fluctuations toniques sont dues à un défaut d'isotonisme du sérum nutritif. TEN CATE, J. [394] a remarqué de semblables variations chez l'*Anodonte*. Elles se produisaient de façon tout à fait spontanée, duraient un certain temps, puis disparaissaient temporairement ou définitivement.

Nous observons donc, sur le cœur des Mollusques, des variations toniques analogues à celles décrites chez les Vertébrés par un certain nombre de chercheurs.

CANNON et GRABER ont observé d'ailleurs des variations analogues sur des muscles excités électriquement.

Résumé et Conclusions

Le cœur des Invertébrés présente quelquefois des oscillations dans le tonus des systoles, phénomènes comparables à ceux que l'on a rencontrés chez les Vertébrés.

ANNEXE

L'ACTION DES DROGUES SUR LE CŒUR DES INVERTÉBRÉS

Vers.

L'*Adrénaline* accélère le rythme des contractions des vaisseaux chez les sangsues, d'après GASKELL [199 b].

Mollusques.

L'*Acétylcholine* modère ou paralyse le cœur de *Helix* et de *Murex* (BINET, L. et PERLÈS, L. [34]; MORRIN, G. et JULLIEN, A. [314 b]).

Adrénaline. — TEN CATE, J. [393] l'a trouvée sans action sur le cœur de l'*Anodonte*. HOGBEN et HOBSON [234 bb] ont observé une action accélératrice sur le cœur de *Pecten* et HEYMANS, C. [227 b] sur le cœur de l'*Aplysie*. Pour BINET, L. et PERLÈS, L. [34], l'adrénaline accélère le cœur de l'Escargot. HYKES, O.-V. [242] fait des observations analogues chez *Pterotrachea mutica* et chez *Physa fontinalis*.

Antiarine. — VULPIAN [406], qui a étudié son action sur l'Escargot, a observé un ralentissement suivi d'arrêt des contractions cardiaques. EVANS, C.-L. [159], au contraire, l'a trouvée sans action sur le même Mollusque.

Atropine. — L'atropine paralyse les nerfs inhibiteurs de *Helix* (FOSTER, M. [167], EVANS, C.-L. [159], BINET, L. et PERLÈS, L. [34], MORIN, G. et JULLIEN, A. [314 b]); de *Aplysia* (STRAUB, W. [390]); de *Anodonta* (TEN CATE, J. [393]). YUNG, E. [423] avait trouvé ce produit inactif sur le cœur de *Mya*, *Solen* et *Anodonta*. Pour VITA, P. [404], le cœur de *Helix aperta* résiste bien à de fortes quantités d'atropine.

Alors que, chez les Vertébrés, l'action paralysante de l'atropine peut être contrebalancée par la muscarine, il ne semble pas qu'il en soit de même chez les Invertébrés (STRAUB, W. [390], chez *Aplysia* ;

EVANS, C.-L. [159], chez *Helix* et TEN CATE, J. [393], chez *Anodonta*. Pour TEN CATE, J., ce fait trouverait à s'expliquer si on admet que les points d'attaque de ces deux drogues sont séparés : celui de l'atropine étant situé plus haut que celui de la muscarine.

La *Caféine* augmente la fréquence et le tonus du cœur d'*Helix aperta* (VITA, P. [404]).

Cicutine. — Pour BOYER, P. et CARDOT, H. [44], l'action de la cicutine (chlorhydrate) sur l'Escargot est comparable à celle de la pelletière. (Confirmé par BINET, L. et PERLÈS, L. [34].)

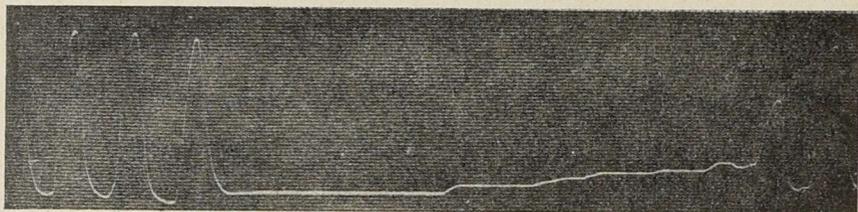


FIG. 72. — Action d'une solution de muscarine à 0,075 % sur le ventricule isolé d'*Anodonta*. Temps en sec. Temp. = 10°C (d'après TEN CATE, J., 393).

Cocaïne. — D'après TEN CATE, J. [393], la cocaïne (à 0,01 à 0,05 %) est sans action sur le cœur de l'*Anodonta*.

Curare. — YUNG, E. [423] observe une action dépressive ou parfois stimulante du curare sur le cœur des Lamellibranches. Chez *Helix*, le curare aurait un effet accélérateur par paralysie des terminaisons des nerfs inhibiteurs d'après RANSOM, W.-B. [350] et un effet paralysant sur le cœur d'après CARLSON, A.-J. [96]. Le cœur de *Limax* s'arrête en 1 minute après application de curare (0,5 %) (CARLSON, A.-J. [66]), tandis que celui de *Ariolimax* s'accélère (CARLSON, A.-J. [66]). BOYER, P. et CARDOT, H. [44] ont obtenu des résultats différents de ceux de CARLSON : chez *Helix*, une solution de 0,5 à 1% de curare dans du Ringer ou de l'hémolymphe reste sans action sur le cœur. Ces auteurs attribuent cette différence d'action à la composition variable du produit utilisé.

La *Digitaline* (0,01 %) arrête le cœur des Lamellibranches (YUNG, E. [423]) en systole (TEN CATE, A.-J. [393]) ; diminue la fréquence cardiaque et renforce les systoles chez *Helix aperta* (VITA, P. [404]).

L'*Ephédrine* accélère le cœur de l'Escargot (BINET, L. et PERLÈS, L. [34]).

L'*Hyoscyamine* accélère le cœur de l'Escargot (BINET, L. et PERLÈS, L. [34]).

La *Muscarine* diminue le nombre des contractions cardiaques, puis les arrête, mais à des doses généralement supérieures à celles qui produisent la même action chez les Vertébrés (VULPIAN [406] et EVANS, C.-L. [159], chez *Helix* (concentration minima 1/80.000) ;

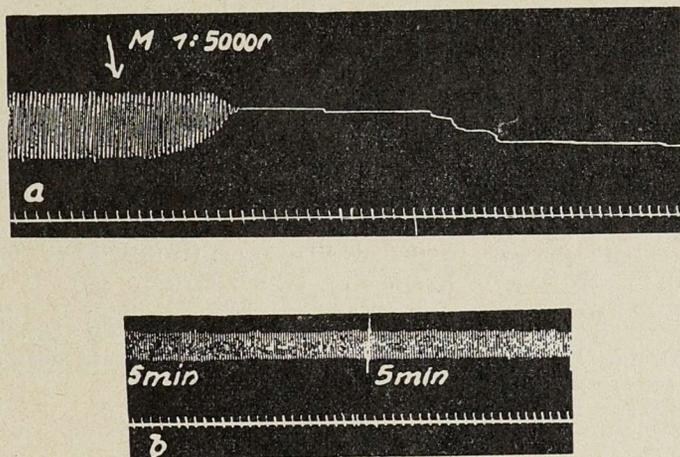


FIG. 73. — Influence de la muscarine (1/50.000) sur le cœur isolé de *Helix*. M, début de l'application; b, 25' plus tard. Les contractions spontanées réapparaissent sans avoir enlevé le poison (EVANS, C. L., 159).

EVANS, C.-L. [159] et HEYMANS, C. [227 b], chez l'*Aplysie*; YUNG, E. [423] et TEN CATE, J. [393], chez les Lamellibranches). L'action de la muscarine ne peut pas être contrebalancée par celle de l'atropine (STRAUB, W. [390], chez *Aplysia*; EVANS, C.-L., chez *Helix*; TEN CATE, J., chez *Anodonta*).

Nicotine. — Elle a, d'après YUNG, E. [423], une action excitante sur le cœur des Lamellibranches; elle a, d'après TEN CATE, J. [393], une action inhibitrice sur ces mêmes organes.

Pelletiérine. — Le sulfate de pelletiérine (obtenu avec la pelletiérine lévogyre), à une concentration de 0,015 à 0,05 %, accélère d'abord le rythme cardiaque d'*Helix pomatia*, puis le ralentit et l'arrête

(BOYER, P. et CARDOT, H. [44] ; confirmé par BINET, L. et PERLÈS, L. [34]). La *Méthylpelletière* a, d'après les mêmes auteurs, une action qualitativement identique, mais quantitativement moins efficace. La *Semicarbazone de la pelletière*, en solution sous forme de chlorhydrate, est presque sans action. L'action de la *pseudopelletière* est qualitativement comparable à celle de la pelletière (BOYER, P. et CARDOT, H. [44], BINET, L. et PERLÈS, L. [34]). BOYER, P. et CARDOT, H. [44] concluent de leurs observations que le noyau pipéridinique, commun à tous ces alcaloïdes, ainsi qu'au curare et à la cicutine, est celui auquel il convient de rapporter l'activité de ces substances sur le cœur. Cette activité serait exaltée par la présence du groupement aldéhydique $H-C=O$, absent dans la cicutine, présent dans la pelletière.

Pilocarpine (0,05 %). — Cet alcaloïde agit comme la muscarine (TEN CATE, J. [393], chez *Anodonta*).

La *Pipéridine* ralentit ou arrête le cœur de l'Escargot (BINET, L. et PERLÈS, L. [34]).

La *Spartéine* accélère le cœur de l'Escargot (BINET, L. et PERLÈS, L. [34]).

La *Vératrine* agit, chez les Lamellibranches, comme excitant du cœur (YUNG, E. [423]). Son action n'est pas constante chez *Helix aperta* (VITA, P. [404]).

Céphalopodes.

Atropine. — Elle est sans action, d'après YUNG, E. [425], à des doses moyennes, sur le cœur des Céphalopodes.

Curare. — D'après RANSOM, W.-B. [350], cette substance accélère les pulsations du cœur d'*Octopus*. La faradisation du muscle cardiaque d'*Octopus*, préalablement curarisé, entraîne un tétanos imparfait. Si le cœur n'a pas été curarisé, il se produit un arrêt des pulsations. Il s'agit, dans cette dernière expérience, d'une action inhibitrice qui avait été empêchée, dans le premier essai, par l'action paralysante du curare sur les terminaisons nerveuses.

La *Muscarine* a une action dépressive sur le cœur d'*Octopus* (RANSOM, W.-B. [350]).

La *Nicotine* et la *Vératrine* arrêtent toutes deux, en systole, les pulsations des cœurs des Céphalopodes (YUNG, E. [425]).

Insectes.

L'Adréraline accélère les pulsations cardiaques de la larve de *Cossus cossus* et augmente la vitesse de conduction (SELISKAR [376 b]).

Limule.

Nous devons à CARLSON, A.-J. [66] et à NUKADA, S. [323] des recherches assez complètes sur l'action des poisons sur le cœur de la Limule.

CARLSON a observé que les drogues qui agissent sur le cœur de la Limule sont aussi celles qui agissent, et dans le même sens, sur les ganglions cardiaques. L'éther, le chloroforme, le chlorétole, la strychnine, la caféine, le curare, la nicotine l'atropine, la cocaïne, la pilocarpine, la physostigmine, l'aconitine, la vératrine, la digitaline et l'adrénaline ont une action primaire stimulante aussi bien si on applique ces poisons seulement sur le plexus nerveux cardiaque

que sur le cœur tout entier. De toutes ces substances, seuls le chloroforme, la caféine, la vératrine, la digitaline et l'adrénaline agissent aussi directement sur le muscle cardiaque. La saponine, la quinine ont une action dépressive aussi bien sur le muscle que sur les ganglions. L'ergotoxine n'a pas d'action sur le muscle, mais une action dépressive sur le ganglion. De ses recherches, CARLSON tire la conclusion : « The primary heart action of most of these drugs is the same in « *Limulus* and in the Vertebrates and that in case of the drugs « showing discrepancies, the literature on the Vertebrate heart « is conflicting. ».

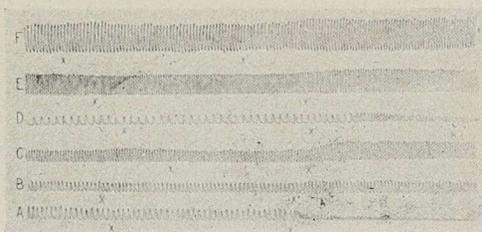


FIG. 74. — Tracé de la région antérieure du cœur de *Limulus*. Le nerf dorsal a été enlevé dans les deux premiers segments. En x, application de la drogue sur la région antérieure du muscle cardiaque; en x', application de la drogue sur la région postérieure (ganglionnée) du muscle cardiaque. A, expérience avec la nicotine (1/500.000 dans du plasma); B, sulfate d'atropine (1/4.000 dans l'eau de mer); C, sulfate de strychnine (1/2.000 dans du plasma); D, vératrine (1/800.000 dans du plasma); E, caféine (1/2.000 dans du plasma); F, curare (1/1.000 dans du plasma).

Ces tracés montrent la sensibilité plus grande de la portion ganglionnée du muscle cardiaque (d'après CARLSON, A. J., 66).

Les recherches de NUKADA, entreprises avec les poisons suivants : la *muscarine*, l'*atropine*, l'*adrénaline*, la *véatrine*, la *digitaline*, l'*helléborine*, l'*aconitine*, la *cocaïne*, la *pituitrine*, le *Pituglandol Roche*, la *nicotine*, la *physostigmine* et la *caféine*, conduisent cet auteur également à la conclusion que ces poisons agissent de manières identiques sur le cœur de la *Limule* et sur celui des Vertébrés.

Crustacés.

Adrénaline. — Cette substance accélère le cœur de la *Daphnie* (HYKES, O.V. [242]), de *Maia squinado* (HOBGEN et HOBSON [234 bb]),

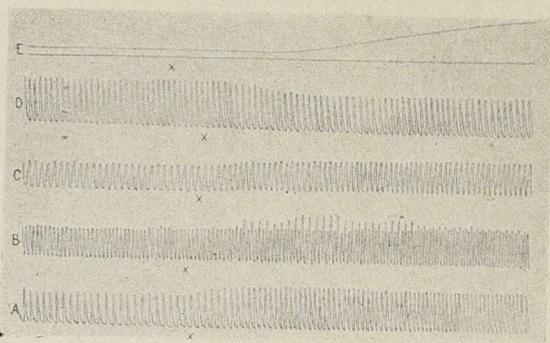


FIG. 75. — De A à D, tracés correspondant à la région antérieure du cœur de *Limulus polyphemus*. Le ganglion a été excisé dans la région postérieure du myocarde. En x, application de la drogue sur le ganglion : A, *nicotine* (1/5.000.000) ; B, *aconitine* (1/500.000) ; C, *pilocarpine* (1/1.000) ; D, *ergot*, (1/10.000). En E, tracé correspondant à la région du cœur dépourvue de ganglions : x, application de *digitaline* (1/500) sur le muscle (d'après CARLSON, A. J., 66).

de *Cancer pagurus*, de *Carcinus moenas* (BAIN, W.-A. [16]) et du Homard (BRÜCKE, E.-T. et SATAKE, J. [54]). Pour BAIN, W.-A. [16]), l'*adrénaline* serait encore efficace à une dilution de $1/10^4$ sur le cœur des Crustacés. Pour ELLIOTT [157 b], l'*adrénaline* n'exciterait pas le cœur des Crabes (?).

Atropine. — PLATEAU, F. [333] a observé un bref ralentissement des pulsations après application de cet alcaloïde sur le cœur des Crustacés Décapodes. Pour PICKERING, J.-W. [331], le sulfate d'*atropine* augmente la fréquence du cœur de la *Daphnie*.

La *Caféine* augmente la fréquence et la force des pulsations du cœur de la *Daphnie* ; à fortes doses, elle produit une contraction tonique (PICKERING, J.-W. [331]).

Chloroforme. — Après une action stimulante passagère, le chloroforme arrête les pulsations du cœur des Crustacés Décapodes (PLATEAU, F. [333]).

Le *Curare* a un effet inhibiteur sur le cœur des Crustacés Décapodes (PLATEAU, F. [333]).

Digitaline. — YUNG, E. [422], a observé que cet alcaloïde ralentit les pulsations du cœur des Crustacés Décapodes après une accéléra-

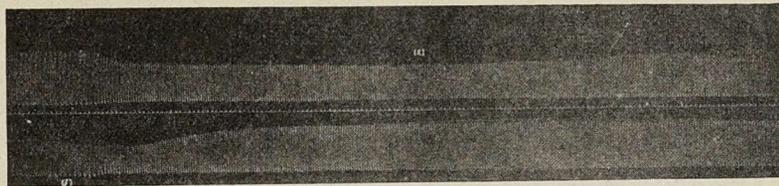


FIG. 76. — *Limulus longispina*. Au dessus : tracé du 1^{er} segment cardiaque ; en dessous : tracé du VII^e segment cardiaque. En (1), application d'adrénaline (région antérieure). En (2), même application (région postérieure) (d'après NUKADA, S. 323).

tion de courte durée ; PLATEAU, F. [333], au contraire, déclare la *digitaline* sans action sur ces Crustacés.

L'*Ergotoxine* paralyse le cœur de *Maïa squinado*, *Cancer pagurus* et *Carcinus moenas* ; à une dilution de $1/8.10^4$ à $1/1.10^4$ le cœur s'arrête (BAIN, W.-A. [16]).

Muscarine. — Le nitrate de *muscarine*, en solution saturée, est sans influence sur le cœur de la *Daphnie* (PICKERING, J.-W. [331]).

Nicotine. — Pour YUNG, E. [422] et PLATEAU, F. [333], elle accélère le cœur du Homard, sans phase initiale de ralentissement.

La *Pituitrine* ralentit les pulsations du cœur de la *Daphnie* (HYKES, O.-V. [242]).

La *Pilocarpine*, à $1/10^4$, agit comme l'*adrénaline*, en augmentant la fréquence et le tonus cardiaque de *Maïa squinado*, *Cancer pagurus*, *Carcinus moenas* (BAIN, W.-A. [16]). L'*atropine* ($1/250.000$) agit comme antagoniste de la *pilocarpine*.

Quinidine. — Cet alcaloïde possède la propriété, d'après DE BOER, S. [119], d'arrêter la fibrillation d'un cœur de *Maja* mal nourri

et l'auteur croit que cette propriété peut s'expliquer par un allongement de la phase réfractaire.

La *Strychnine* ralentit et augmente l'amplitude des contractions cardiaques des Crustacés Décapodes (PLATEAU, F. [333]).

Véatrine. — A faibles doses, cette substance accélère les pulsations du cœur des Crustacés Décapodes ; à fortes doses, elle les arrête (PLATEAU, F. [333]).

Tuniciers.

Nos connaissances sur l'action des drogues sur le cœur des Tuniciers sont très limitées. HUNTER, G.-W. [240], par application d'une solution de *muscarine* à 1/1.000, observe un ralentissement dans la fréquence si le système nerveux central est intact. Si celui-ci a été au préalable enlevé, la *muscarine* n'agit pas. C'est sur cette observation que HUNTER se base principalement pour conclure à l'existence de nerfs cardiaques chez *Molgula manhattensis*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A la question que je m'étais proposé de résoudre : « Les conclusions « tirées de la physiologie du cœur des Invertébrés ont-elles une valeur « lorsque le débat s'étend aux Mammifères ? », je me crois autorisé, après les résultats de la revue critique qui précède, à répondre affirmativement.

Si nous rassemblons les conclusions réparties à la fin de chacun des chapitres, nous constatons, en effet, les faits suivants.

1. Les fibres musculaires cardiaques des Invertébrés sont disposées en syncytium. Ces fibres ont une striation plus ou moins apparente et il paraît exister tous les degrés entre la fibre sans striation et la fibre striée. Ces états de transition se rencontrent surtout chez les Mollusques. Chez les Arthropodes, une striation nette est présente chez toutes les formes.

Un syncytium de fibres striées caractérise aussi le myocarde des Vertébrés et il n'y a pas plus de saut entre la structure du muscle cardiaque des Poissons et des Mammifères qu'il n'y en a entre celui des Crustacés et des Poissons ou entre celui des Mollusques et des Crustacés.

Dans toute la série animale, le muscle cardiaque est constitué d'éléments dont les caractéristiques vont en se perfectionnant, depuis les Mollusques jusqu'à l'Homme.

2. Le muscle cardiaque des Invertébrés adultes est pourvu d'un système nerveux autonome particulier. L'existence de ce plexus est discutée en ce qui concerne les Mollusques et Tuniciers, mais nous possédons surtout, au sujet de ces formes, des travaux anciens. Là où ce système nerveux a été mis en évidence par des techniques modernes et bien décrit, les travaux montrent que nombre de cellules nerveuses, rares ou absentes (?) chez certains Mollusques, existent sûrement chez les Insectes et bien plus nombreuses chez les Crustacés où l'on trouve une disposition analogue à celle de la Limule.

Le muscle cardiaque des Vertébrés comporte aussi un système

nerveux intrinsèque. Il résulte de recherches d'anatomie comparée que c'est chez les Mammifères que ce système est le plus compliqué. Sa distribution anatomique paraît moins diffuse, plus condensée que chez les Invertébrés.

Ainsi, le système nerveux intrinsèque cardiaque, peu développé ou nul chez certains Mollusques, se développe chez les Insectes, les Crustacés et la Limule pour atteindre une complication grandissante, tout en se condensant morphologiquement, au fur et à mesure que, dans l'échelle des êtres, on avance vers l'Homme.

3. Le système nerveux intrinsèque cardiaque des Invertébrés n'est pas un organe moteur des pulsations au sens ordinaire de ce mot : c'est un organe régularisateur des contractions qui intervient en rétablissant, à tout moment, l'excitabilité du myocarde à sa valeur optima, grâce à une interaction continue entre les éléments nerveux et musculaires.

Ceci n'a point encore été démontré chez les Vertébrés ; mais rien ne s'oppose, à priori, à ce qu'il en soit ainsi.

C'est parce que le système nerveux intrinsèque cardiaque est un organe régularisateur des contractions, et non un organe moteur, que les contractions du cœur sont capricieuses et irrégulières chez les formes dépourvues ou mal pourvues de ces organes (certains Mollusques), régulières, au contraire, chez les autres (Crustacés, Limule, Vertébrés).

4. Le sérum physiologique susceptible d'entretenir l'automatisme et la rythmicité cardiaques chez les Invertébrés doit avoir une pression isosmotique avec celle de l'organe étudié, doit contenir du K et du Ca dans des proportions qui satisfont à la loi physiologique du balancement des ions et ne peut être composé exclusivement de NaCl qui est toxique. La température de ce sérum influence le rythme cardiaque conformément à la loi d'Arrhénius.

Dans les lignes qui précèdent, nous pouvons remplacer le nom d'Invertébrés par Vertébrés sans devoir apporter au texte aucun autre changement.

Chez les Invertébrés où le système nerveux intrinsèque est peu ou pas développé (embryons, Mollusques, Insectes), la distension des fibres du myocarde est un facteur qui déclenche et entretient l'automatisme cardiaque, *in vivo* et *in vitro*. Chez les formes où le plexus nerveux cardiaque est mieux développé (Crustacés, Limule), la distension n'a plus qu'un effet chronotrope, inotrope et bathmotrope positif.

Les Vertébrés se comportent, à ce point de vue, comme les Crustacés et la Limule.

Donc, le muscle cardiaque des Invertébrés et celui des Vertébrés ont, à des différences quantitatives près, les mêmes exigences extrinsèques pour le maintien, in vitro, de leur automatisme et de leur rythmicité.

5. Le muscle cardiaque des Invertébrés obéit à la loi de « *Tout ou rien* ». La systole du cœur est une période réfractaire *relative*.

A des différences quantitatives près (intensités de l'excitant), le cœur des Vertébrés se comporte de même.

Chez tous les animaux, la période réfractaire du cœur est une période à excitabilité diminuée et d'autant plus que l'organe est plus perfectionné (Mammifères).

6. La propagation de la contraction dans le cœur des Invertébrés s'effectue avec des vitesses variables, faibles chez les Vers et larves d'Insectes, grandes chez les Crustacés et la Limule. Elle est probablement instantanée chez la Limule *dans les territoires immédiatement en contact avec les cellules nerveuses*, territoires extrêmement étendus en raison du développement anatomique relativement diffus du système ganglionnaire.

Chez les Vertébrés, elle est plus grande chez les Mammifères que chez les Poissons et les Batraciens. Elle n'est sûrement jamais instantanée si on considère le cœur dans sa totalité ; mais il est possible qu'elle le soit, dans les environs immédiats des ganglions (1), comme chez la Limule.

La vitesse de propagation de la contraction cardiaque va en croissant des animaux inférieurs aux Mammifères. Il est probable que les tissus immédiatement sous le contrôle des cellules ganglionnaires cardiaques se contractent simultanément.

7. Le cœur des Invertébrés est pourvu de fibres accélératrices (Annélides, Gastéropodes non Pulmonés), modératrices (Lamellibranches) ou les deux (Gastéropodes Pulmonés, Céphalopodes, Arthropodes).

Le cœur des Vertébrés, sauf celui des Poissons, est pourvu de nerfs modérateurs et accélérateurs.

Chez tous les animaux, la régularisation extrinsèque nerveuse du rythme cardiaque est assurée par des fibres modératrices, accélératrices ou les deux. Les poisons pharmacodynamiques et les excitations électriques de ces nerfs agissent chez tous de la même façon, à des variations quantitatives près.

(1) Et ceci pourrait expliquer certaines controverses au sujet du point initial de la contraction du cœur chez les Mammifères.

8. Chez les Invertébrés, le courant d'action cardiaque est constitué de deux ondes principales : l'une, R, rapide et stable ; l'autre, T, lente et labile. L'onde R précède la systole cardiaque : c'est vraisemblablement l'onde d'excitation ; l'onde T accompagne la systole : c'est une répercussion physique associée causalement au processus énergétique de la contraction.

Pour beaucoup de physiologistes, les caractéristiques qui précèdent sont aussi celles du courant d'action des Vertébrés.

Et on peut résumer ces opinions : *l'E. C. G., chez tous les animaux, se compose d'une onde excitatrice, R (ou QRS), et une onde qui est une manifestation électrique associée causalement au processus énergétique de la contraction (T).*

9. La systole cardiaque des Invertébrés, comme celle des Vertébrés, n'est ni une simple secousse ni un tétanos.

Le parallélisme que je viens de tracer sommairement entre les Invertébrés et les Vertébrés me paraît démontrer que, chez toutes ces formes, les propriétés du muscle cardiaque sont les mêmes, à des différences quantitatives près. On peut comparer le cœur des Invertébrés à celui des Vertébrés comme on compare le cœur de l'embryon de Poulet à celui de l'Oiseau adulte. Il importe peu, au point de vue de la physiologie comparée, que ces analogies soient des homologies ou le résultat de convergences physiologiques. Une même propriété cardiaque peut se poursuivre, sans sauts ni enjambements, d'un bout à l'autre du règne et la physiologie du cœur est une et inséparable.

De même que les propriétés du muscle cardiaque vont en se perfectionnant de l'embryon à l'adulte d'une même forme, elles se précisent et se développent, dans le règne, en suivant l'ordre : Mollusques Lamellibranches... Gastéropodes Prosobranches et Opisthobranches... Gastéropodes Pulmonés... Céphalopodes... Insectes... Crustacés Décapodes... Limule... et Vertébrés (1).

Je ne puis m'empêcher, pour terminer, d'attirer l'attention du lecteur sur le fait que certaines particularités du fonctionnement du cœur peuvent, en raison de dispositions favorables, être plus aisément étudiées chez les Invertébrés que chez les Vertébrés (l'E. C. G., par exemple, en raison de la lenteur avec laquelle s'effectuent les ondes).

(1) Je ne fais ici mention que des groupes sur lesquels nous avons des renseignements suffisants.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ADRIAN, E. D., The chronaxie of Frog's ventricular muscle. *Journ. of Physiol.*, 1925, LIX.
2. ADRIAN, E. D., BRONK, D. W., PHILLIPS, G., Discharges in Mammalian sympathetic nerves. *Journ. of Physiol.*, 1932, LXXIV, 115.
3. ALEXANDROWICZ, J. S., The innervation of the heart of the Crockroach (*Periplaneta orientalis*). *Journ. Comp. Neurol.*, 1926, XL et XLI, 291.
4. ALEXANDROWICZ, J. S., Recherches sur l'innervation du cœur de l'Écrevisse (*Potamobius astacus*). *Folia morphologica*, 1929 I.
5. ALEXANDROWICZ, J. S., The innervation of the heart of the Crustacea. I. *Decapoda*. *Quart. Journ. of microsc. Science.*, 1932, LXXXV, 181.
6. ALEXANDROWICZ, J. S., Quelques expériences sur le fonctionnement du système nerveux du cœur des Crustacés Isopodes. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII.
7. ARNESEN, E., Ueber den feineren Bau der Blutgefässe der Rhynchobdelliden. *Jen. Zeitschr.*, 1904, XXXVIII.
8. ARVANITAKI, A., CARDOT, H., Solutions équilibrées pour le cœur de *Helix*, en rapport avec la composition de l'hémolymphe. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVI, 185.
9. ARVANITAKI, A., CARDOT, H., Électrogramme du ventricule de l'Escargot et ions alcalino-terreux. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 748.
10. ASHER, L., GARREY, W. E., Some conditions affecting the responses of *Limulus* heart to artificial and natural stimulation. *Am. Journ. Physiol.*, 1930, XCIV, 619.
11. ATHANASIU, J., Énergie nerveuse motrice du cœur et caractère de la contraction du myocarde. *Journ. physiol. et path. gén.*, 1924, XXII, 1.
12. BACHRACH, E., CARDOT, H., Action de la température sur le cœur et les sinus contractiles embryonnaires des Gastéropodes Pulmonés. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, LXXXIX, 788.
13. BACKMANN, E. L., Der osmotische Druck bei einigen Wasserkäfern. *Centralbl. f. Physiol.*, 1911, XXV, 779.
14. BACKMANN, E. L., Ueber den osmotischen Druck der Libellen während ihrer Larven- und Imagostadien. *Centralbl. f. Physiol.*, 1911, XXV, 835.
15. BACKMANN, E. L., Ueber die Entstehung der homoiosmotischen Eigenschaften. *Centralbl. f. Physiol.*, 1911, XXV, 837.
16. BAIN, W. A., The action of adrenaline and of certain drugs upon the isolated Crustacean heart. *Quart. J. exper. Physiol.*, 1929, XIX, 297.
17. BAKKER, N., Analyse des Elektrokardiogramms von am Aalherzen ausgeführten Untersuchungen. *Zeitschr. f. Biol.*, 1912, LIX, 335.
18. BAKKER, N., Analyse des Elektrokardiogramms des Aales. *Centralbl. f. Physiol.*, 1912, XXVI, 784.
19. BANCROFT, F. W., ESTERLY, C. O., A case of physiological polarization in the Ascidian heart. *Univ. of California publications. Zoology*, 1903, I, 105.
20. BANDLER, V., Wirkung des elektrischen Stromes und von Herzgiften auf das Daphnienherz. *Arch. f. exper. Pathol. und Pharmakol.*, 1894, XXXIV, 392.

21. BATAILLON, E., Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'évolution chez le *Bombyx mori*. *Revue bourguignonne de l'enseignement supérieur*, 1893, IV, 1.
22. BATAILLON, E., La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif. *Bull. Sc. France et Belg.*, 1893, XXV, 18.
23. BAUER, V., Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. *Mitteil. a. d. zool. Stat. z. Neapel.*, 1909, XIX, 149.
24. BERGER, E., Ueber das Vorkommen von Ganglienzellen im Herzen vom Flusskrebs. *Sitzber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien.*, 1877, LXXIV.
25. BERGH, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Ueber die Gefäßwandung bei Arthropoden. *Anat. Hefte*. XIX. Un résumé dans *Zool. Centrbl.*, 1902.
26. BERLESE. *Gli Insetti. Milano.*, 1909.
- 26 b. BERNARD, A., BONNET, V., Composition minérale de l'hémolymphe et étude d'une solution physiologique pour l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 1119.
27. BERT, P., Mémoire sur la physiologie de la Seiche. *Mém. de la Soc. Sc. de Bordeaux.*, 1867, V, 115.
28. BETHE, A., *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig*, 1903.
29. BEYNE, J., Essai d'exploration cardiographique chez l'Escargot. *Journ. de phys. et de path. gén.*, 1905, LXX, 949.
30. BIDDER., Ueber functionell verschiedene und räumlich getrennte Nervencentra im Froschherzen. *Müller's Archiv.*, 1852, 103.
31. BIEDERMANN, W., Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. VI Mitteilung. *Sitzber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien.*, 1880, LXXXII.
32. BIEDERMANN, W., Ueber das Herz von *Helix pomatia*. *Sitzber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien.*, 1881, LXXXIX.
33. BIERRY, H., GOUZON, B., Dosage du glycogène dans le cœur de *Helix pomatia*. *C. R. Soc. Bol.*, 1930, CIV, 594.
34. BINET, L., PERLÈS, L., Etude du cœur de l'Escargot isolé de l'organisme. *Presse méd.*, 1929, II, 1441.
35. BISHOP, G., HEINBECKER, P., Differentiation of axon types of visceral nerves by means of the potential record. *Am. Journ. Physiol.*, 1930, VIC, 170.
36. BLANC, H., JULLIEN, A., MORIN, G., Influence de la section et de la tension sur l'automatisme des cavités cardiaques chez *Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 889.
37. BOLL, Fr., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. *Arch. f. mik. Anat.*, 1869, V.
38. BOTTAZZI, *Handbuch der Physikchemie und Medizin*, 1907, I.
39. BOTTAZZI, La pression osmotique du sang des animaux marins. *Arch. Ital. Biol.*, 1897, XXVII, 61.
40. BOTTAZZI, F., Ueber die Innervation des Herzens von *Scyllium canicula* und *Maja squinado*. *Ctbl. f. Physiol.*, 1900, XIV, 665.
41. BOTTAZZI, F., ENRIQUES, P., Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des Aplysies et de quelques Céphalopodes. *Arch. Ital. Biol.*, 1900, XXXIV.
42. BOTTAZZI, P., The oscillations of the auricular tonus in the Batrachian heart, with a theory on the function of sarcoplasma in muscular tissues. *Journ. of Physiol.*, 1897, XXI, 1.
43. BOUVIER, E. L., Le système nerveux des Crustacés Décapodes et ses rapports avec l'appareil circulatoire. *Ann. Sc. Nat.*, 7^e sér., t. VII. *Zoologie*, 1889, 73.
44. BOYER, P., CARDOT, H., Action de quelques alcaloïdes sur le cœur et les sinus contractiles des Mollusques. *Journ. de physiol. et de pathol. gén.*, 1926, XXIV, 701.

45. BRANDHENDLER, W., Ueber die Umkehr der Wirkung des N. vagus und N. splanchnicus auf die Darmbewegungen unter dem Einflusse von K und Ca. *Arch. f. exp. Path. u. Pharmak.*, 1928, CXXXVIII, 219.
46. BRANDT, A., Physiologische Beobachtungen am Herzen des Flusskrebse. *Mém. Biol. de l'Acad. d. Sc. de St-Petersbourg.*, 1865-1866, IV, V et VI.
47. BRAUN, Ueber die Wirkung der Kalisalze auf das Herz und die Gefässe von Säugethieren. *Pflüger's Archiv.*, 1904, CIII, 476, et *Arch. f. exp. Path. und Pharmak.*, 1905, LIII.
48. BREMER, F., Électromyogramme de la contracture neuro-musculaire du muscle squelettique. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CV, 474.
49. BROCHER, Fr., Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes; 1^{re} partie, le *Dytiscus marginalis*. *Arch. Zool. exp.*, 1916-18, LVI, 347.
50. BROCHER, Fr., Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes; II. Les larves des Odonates. *Arch. de zool. exp.*, 1916-18, LVI, 445.
51. BROCHER, Fr., Les organes pulsatiles méso- et métatergaux des Lépidoptères. *Arch. Zool. exp.*, 1919, LVIII, 149.
52. BROCHER, Fr., Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation sanguine chez les Insectes : la *Vespa crabro*. *Ann. Soc. ent. France.*, 1921, LXXXIX.
53. BROCHER, Fr., Étude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes; III^e partie : le *Sphinx Convolvuli*. *Arch. Zool. exp.*, 1920-22, LX.
- 53 b. BRÜCKE, E. Th. V., Die Bewegung der Körpersäfte, dans *Handbuch für Vergleichenden Physiologie* de WINTERSTEIN, 1925.
54. BRÜCKE, E. Th. v., SATAKE, J., Die arterielle Blutdruck des Hummers. *Ztschr. f. allg. Physiol.*, 1912, XIV, 28.
55. BUDDINGTON, R. A., Nervous regulation of the heart of *Venus mercenaria*. *Biolog. Bull.*, 1904, VI, 311.
56. BUGNION, Ed., Le cœur et la circulation chez les Insectes. *Bull. Murith. Aigle*, 1912, XXXVII.
57. BUGNION, Ed., Observations sur le cœur des Insectes. *Verh. Schweiz. Natf. Ges. Aarau.*, 1912, XCIV.
58. BURGER, D., Ueber das sogenannte Bauchgefäss der Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über das sogenannte sympathische Nervensystem dieser Insektenordnung. *Niederländ. Arch. f. Zool.*, 1876, III.
59. CARDOT, H., Réactions du cœur de quelques Mollusques à l'excitation électrique. *Journ. de physiol. et de path. gén.*, 1909, XI, 787.
60. CARDOT, H., Action des solutions de Ringer hypertoniques sur le cœur isolé d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1921, LXXXV, 813.
61. CARDOT, H., Réaction du cœur isolé de l'Escargot à une augmentation du taux du K. *C. R. Soc. Biol.*, 1922, LXXXVII, 1193.
62. CARDOT, H., Action de la pelletière sur le cœur isolé de l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1926, XCIV, 658.
- 62 b. CARDOT, H., La genèse des rythmes dans l'activité nerveuse et motrice. *Revue de l'Univ. Lyon*, 1931.
63. CARDOT, H., JULLIEN, A., Action des cations alcalins et alcalino-terreux sur le cœur de l'Escargot. *Arch. Int. Pharmacodyn.*, 1930, XXXVIII, 122.
64. CARDOT, H., JULLIEN, A., MORIN, G., Sur l'automatisme de divers lambeaux du cœur de *Murex trunculus* placés dans l'eau de mer. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, CII, 441.
65. CARLSON, A. J., The response of the heart of certain Mollusks, Decapods and Tunicates to electrical stimulation. *Science*, 1903, XVII, 548.
66. CARLSON, A. J., The nature of the action of drugs on the heart. *Science*, 1904, XX, 684.
67. CARLSON, A. J., The rhythm produced in the resting heart of Molluscs by the stimulation of the cardio-accelerator nerves. *Am. Journ. Physiol.*, 1904-1905, XII, 55.

68. CARLSON, A. J., The nervous origin of the heart beat in *Limulus* and the nervous nature of coordination and conduction in the heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1904-1905, XII, 67.
69. CARLSON, A. J., Further evidence of the nervous origin of the heart beat in *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1904-1905, XII, 471.
70. CARLSON, A. J., The innervation of the Invertebrate heart. *Biol. Bull.*, 1905, VIII, 123.
71. CARLSON, A. J., The nature of cardiac inhibition, with special reference to the heart of *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1905, XIII, 217.
72. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. II. The function of the cardiac nerves in Molluscs. *Am. Journ. Physiol.*, 1905, XIII, 396.
73. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. III. Physiology of the cardiac nerves in Molluscs. *Am. Journ. Physiol.*, 1905, XIV, 16.
74. CARLSON, A. J., On the mechanism of coordination and conduction in the heart, with special reference to the heart of *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1905-1906, XV, 99.
75. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. IV. The physiology of the cardiac nerves in the Arthropods. *Am. Journ. Physiol.*, 1905-1906, XV, 127.
76. CARLSON, A. J., Temperature and heart activity with special reference to the heat standstill of the heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1905-1906, XV, 207.
77. CARLSON, A. J., Osmotic pressure and heart activity. *Am. Journ. Physiol.*, 1905-1906, XV, 357.
78. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. V. The heart-rhythm under normal and experimental conditions. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVI, 47.
79. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. VI. The excitability of the heart during the different phases of the heart-beat. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVI, 67.
80. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. VII. The relation between the intensity of the stimulus and the magnitude of the contraction. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVI, 85.
81. CARLSON, A. J., Comparative physiology of the Invertebrate heart. VIII. The inhibitory effects of the single induced shock. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVI, 100.
82. CARLSON, A. J., On the cause of the cessation of the rhythm of the automatic tissues in isotonic solutions of non-electrolytes. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVI, 221.
84. CARLSON, A. J., On the chemical conditions for the heart activity, with special reference to the heart of *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVI, 378.
85. CARLSON, A. J., On the action of chloral hydrate on the heart, with reference to the so-called physiological properties of heart muscle. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVII, I.
86. CARLSON, A. J., On the point of action of drugs on the heart, with special reference to the heart of *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XVII, 177.
87. CARLSON, A. J., The nature of the inhibition of the Invertebrate heart on the direct stimulation with the interrupted current. *Zeitschr. f. allg. Physiol.*, 1907, IV, 287.
88. CARLSON, A. J., The relation of the normal heart rhythm to the artificial rhythm produced by sodium chloride. *Am. Journ. Physiol.*, 1907, XVII, 478.
89. CARLSON, A. J., On the mechanism of the refractory periods in the heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1907, XVIII, 71.
90. CARLSON, A. J., On the mechanism of the stimulating action of tension on the heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1907, XVIII, 149.

91. CARLSON, A. J., On the action of the cyanides on the heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1907, XIX, 223.
92. CARLSON, A. J., MEEK, W. J., On the mechanism of the embryonic heart rhythm in *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1908, XXI, I.
93. CARLSON, A. J., The conductivity produced in the non-conducting myocardium of *Limulus* by sodium chloride in isotonic solution. *Am. Journ. Physiol.*, 1908, XXI, II.
94. CARLSON, A. J., A note on the refractory state of the non-automatic heart muscle of *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1908, XXI, 19.
95. CARLSON, A. J., A note on the physiology of the pulsating blood vessels in the Worms. *Am. Journ. Physiol.*, 1908, XXII.
96. CARLSON, A. J., Vergleichende Physiologie der Herz Nerven und der Herz Ganglien bei den Wirbellosen. *Ergebnisse der Physiol.*, 1909, VIII.
97. CHATIN, J., Sur les muscles striés des Pectinidés. *C. R. Soc. Biol.*, 1880.
98. CLARK, A. J., *Comparative physiology of the heart*. 156 pages. *The Univ. Press. Cambridge*, 1927.
99. CLEMENTI, A., Contributo alla conoscenza della pressione osmotica nell' organismo degli Invertebrati terrestri. *Atti. R. Accad. dei. Lincei.*, 1924, XXXIII, 362.
100. CLEMENTI, A., Sulla pressione osmotica dell' emolinfa e dei tessuti di *Helix a.* durante il letargo. *Atti. R. Accad. Lincei.* II. 1925, 284.
101. CLENDON, Mc. J. F., On the anatomy and embryology of the nervous system of the Scorpion. *Biol. Bull.*, VIII, 1904, 38.
102. CONNANT, F. S., CLARCK, H. L., On the accelerator and inhibitory nerves in the Crab's heart. *Journ. of exp. Med.*, 1896, I, 344.
103. CONTEJEAN, Ch., La contraction cardiaque est-elle un tétanos? *C. R. Soc. Biol.*, 1896, III, 1051.
104. COOK, F. C., The effects of chloride, sulphate, nitrate and nitrite radicles of some common bases on the Frog's heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1909, XXIV, 263.
105. COSMOVICI, N. L., Le cœur d'*Astacus fluviatilis* obéit-il à la loi de l'inexcitabilité périodique du cœur? *C. R. Soc. Biol.*, 1925, XCIII, 797.
106. CROZIER, W. J., *Journ. gen. Physiol.*, 1924-25, VII, 123.
107. CROZIER, W. J., STIER, T. B., Temperature characteristics for heart beat frequency in *Limax*. *Journ. gen. Physiol.*, 1925, VII, 705.
108. CROZIER, W. J., STIER, T. B., Thermal increments for pulsation-frequency in « accessory hearts » of *Notonecta*. *Journ. gen. Physiol.*, 1927, X, 479.
109. CROZIER, W. J., STIER, T. B., Temperature and frequency of cardiac contractions in embryos of *Limulus*. *Journ. gen. Physiol.*, 1927, X, 501.
110. DAKIN, W. J., The osmotic concentration of the blood of Fishes taken from sea-water of naturally varying concentration. *Biochem. Journ.*, 1908, III, 258.
111. DAMBOVICEANU, Quelques caractères physico-chimiques du sang de l'*Anodonta* (*Anodonta cyanea*). *C. R. Soc. Biol.*, 1924, XCI, 739.
112. DANILEWSKY, B., Ueber tetanische Contraction des Herzens des Warmblüters bei elektrischer Reizung. *Pflüger's Archiv.*, 1905, CIX, 596.
113. DANN, M., GARDNER, L., Oxygen consumption of the cardiac ganglion of *Limulus polyphemus*. *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.*, 1930, XXVIII, 200.
114. DARWIN, F., The structure of the heart of the Snail. *Journ. of Anat. and Phys.*, 1876, X, 506.
115. DAVIS, H., The relationship of the chronaxie of muscle to the size of the stimulating electrode. *Journal of Physiol.*, 1922, LVII, 81.
116. DAWIDOW, *Arbeiten d. s. Petersb. Naturforschergesellschaft.*, XXXV (en russe).
117. DEARBORN, G. V. N., Some physiological observations on a Crustacean heart. *Medical News*, 1903, Reprint, p. 20.
118. DE BOER, S., Vergleichende Physiologie des Herzens von Evertebraten. 3. Die Erregbarkeit des Herzens beim Lamellibranchiaten. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 1928, VIII, 354.

119. DE BOER, S., Vergleichende Physiologie des Herzens von Evertebraten. 2. Gehäufte Extrasystolie und Flimmern bei *Maja Verrucosa*. *Arch. Sc. Biol.*, 1928, XII, 510.
120. DE BOER, S., Einige neue Daten für die Herzphysiologie beim Schildkröten- und Muschelherzen. *Nederl. Tydschr. Geneesk.*, 1929, I, 753, et *Arch. Néerl. Physiol.*, 1929, XIV, 254.
121. DE MEYER, J., Sur l'interprétation des différentes phases de l'E. C. G. *C. R. Soc. Biol.*, 1920, LXXXIII, 308.
122. DE MEYER, J., L'origine des phases ventriculaires de l'E. C. G. *Arch. Intern. Physiol.*, 1919, XV, 151.
123. DEZSÖ, E., Ueber das Herz des Flusskrebse und des Hummers. *Zool. anz.*, 1878, I, 126.
124. DODEL, P., Action des sels de Cu et de Hg sur le cœur isolé d'*Helix pomatia*. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1930, XII, 754.
125. DOGIEL, J., Anatomie du cœur des Crustacés. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1876, LXXXII, 1117.
126. DOGIEL, J., Sur le cœur des Crustacés. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1876, LXXXII, 1160.
127. DOGIEL, J., De la structure et des fonctions du cœur des Crustacés. *Arch. de Physiol. norm. et patholog.*, 1877, IV, 400.
128. DOGIEL, J., Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*. *Mém. Acad. imp. St. Petersbourg*, 1877, 7^e s., XXIV.
129. DOGIEL, J., Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. *Arch. mikr. Anat.*, 1877, XIV, 59.
130. DOGIEL, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Herzens. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1894, 223.
131. DOGIEL, J., Die Bedingungen der Automatisch-rythmischen Herzkontraktionen. *Pflüger's Archiv.*, 1910, CXXXV, I.
132. DOGIEL, J., ARCHANGELSKY, K., Der Bewegungshemmende und der motorische Nervenapparat des Herzens. *Pflüger's Archiv.*, 1906, CXIII, I.
133. DUBOIS, R., Contribution à l'étude du rythme cardiaque chez les Mollusques Lamellibranches. *Ann. Soc. Lin. de Lyon.*, 1899, XLV, 83.
134. DUBUISSON, M., Recherches sur la circulation sanguine et la ventilation pulmonaire chez les Scorpions. *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 1925, 666.
135. DUBUISSON, M., Action des acides et des bases sur le tonus du muscle cardiaque d'*Anodonta cygnea*. *Arch. Intern. Physiol.*, 1927, I.
136. DUBUISSON, M., Recherches sur la ventilation trachéenne chez les Chilopodes et sur la circulation sanguine chez les Scutigères. *Arch. Zool. exp. et Génér.*, 1928, LXVII, 49.
137. DUBUISSON, M., Contribution à l'étude de la circulation du sang chez *Polyophthalmus pictus*. *Arch. Zool. exp. et génér.*, 1928, LXVII, 64.
138. DUBUISSON, M., Recherches sur la circulation du sang chez les Crustacés. J. Amphipodes. Circulation chez les Gammariens. Synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques. *Arch. Zool. exp. et génér.*, 1928, LXVII, 93.
139. DUBUISSON, M., Recherches sur la circulation du sang chez les Crustacés. II. Pressions sanguines chez les Décapodes Brachyures. *Arch. Biol.*, 1928, XXXVII, 9.
140. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. I. Des causes qui déclenchent et entretiennent les pulsations cardiaques chez les Insectes. *Arch. Biol.*, 1929, XXXIX, 247.
141. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. II. Des causes qui déclenchent et entretiennent les pulsations cardiaques chez l'*Anodonte*. *Arch. Biol.*, 1929, XXXIX, 511.
142. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. III. Les centres d'automatisme et la propagation des excitations dans le cœur de l'*Hydrophile*. *Arch. Biol.*, 1930, XL, 83.

143. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. IV. L'état actuel de nos connaissances sur le rôle de la distension du muscle cardiaque dans l'activité du cœur chez les Invertébrés. *Arch. Intern. Physiol.*, 1930, XXXII, 416.
144. DUBUISSON, M., New physiological studies on cardiac muscles of Invertebrates. V. The electrocardiogram of *Limulus polyphemus*. *Biol. Bull.*, LIX, 293, 1930.
145. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. VI. La contraction du cœur de *Limulus polyphemus* naît-elle en un point déterminé de cet organe et se propage-t-elle aux autres segments par l'intermédiaire des nerfs cardiaques? *Arch. Intern. Phys.*, 1931, XXXIII, 217.
146. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. VII. L'automatisme et le rôle du plexus nerveux cardiaque de *Limulus polyphemus*. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIII, 257.
147. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. VIII. Nouvelles recherches sur le rôle du plexus nerveux cardiaque de la Limule. Chronaxie de subordination. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIII, 273.
148. DUBUISSON, M., Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. IX. Nouvelles observations sur le rôle de la distension des fibres cardiaques dans l'automatisme. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIV, 194.
149. DUBUISSON, M., L'automatisme cardiaque dans la série animale. *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 1931, 849.
150. DUBUISSON, M., MONNIER, A. M., L'E. C. G. de *Limulus polyphemus* étudié au moyen de l'oscillographe cathodique. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIII, 282.
151. DUBUISSON, M., MONNIER, A. M., Nouvelles recherches sur l'E. C. G. chez les Invertébrés étudié au moyen de l'oscillographe cathodique. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIV, 180.
152. DUCCESCHI, V., Il sangue del *Bombyx mori* allo stato larvale. *Atti. d. R. Accademia dei Georgofili*, 1902, LXXX, 365.
153. DUVAL, M., Sur la teneur en NaCl du sang de quelques Invertébrés marins. *C. R. Ac. Sc., Paris*, 1924, CLXXIX, 706.
154. ECKHARDT, C., Mitteilung einiger die Herzbewegung betreffenden Tatsachen. *Beiträge.*, 1867, IV, 33.
155. EDWARDS, D. J., Segmental activity in the heart of the *Limulus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1920, LII, 276.
156. EIGER, M., Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie. *Bull. Acad. Cracovie*, 1911, série B, 531.
157. EIGER, M., Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie. *Pflüger's Archiv.*, 1913, CLI, I.
- 157 b. ELLIOTT, T. R., The action of adrenalin. *Journ. of Physiol.*, 1905, XXXII, 401.
158. ERLANGER, J., GASSER, H. S., The action potential in fibers of slow conduction in spinal roots and somatic nerves. *Am. Journ. Physiol.*, 1930, XCII, 43.
159. EVANS, C. L., Toxikologische Untersuchungen an bioelektrischen Strömen. III. Vergleichend-toxikologische Spezifität des chemischen Alterationsstromes, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie und Toxikologie des Herzens der *Helix pomatia*. *Zeitschr. j. Biolog.*, 1913, LIX, 397.
160. EYSTER, J. A. E., MEEK, W. J., The interpretation of the normal E. C. G. *Arch. of Intern. Med.*, 1913, XI, 204.
161. EYSTER, J. A. E., MEEK, W. J., The origin and conduction of the heart beat. *Physiol. Reviews*, 1921, I, 1.
162. FEDERIGHI, H., Temperature characteristics for the frequency of heart beat in *Ostrea virginica* GMELIN. *Journ. exp. Zool.*, 1929, LIV, 89.

163. FEDERIGHI, H., Temperature and the heart beat in *Nereis virens* Sars. *J. of exp. Zool.*, 1930, LVI, 393.
164. FISCHER, E., Eine bei Raupen und Puppen beobachtete Umkehrung der peristaltischen Herzbewegung. *Ent. Rundschau*, 1928, XXXV, 9.
165. FORBES, A., THACHER, C., Amplification of action currents with the electron tube in recording with the string galvanometer. *Am. Journ. Physiol.*, 1920, LII, 409.
166. FORBES, RAY, HOPKINS The effect of tension on the action current of skeletal muscle. *Am. Journ. of Physiol.*, 1923, LXVI.
167. FOSTER, M., Ueber einen besonderen Fall von Hemmungswirkung. *Pflüger's Arch.*, 1872, V, 191.
168. FOSTER, M., DEW-SMITH, A. G., On the behaviour of the heart of Mollusks under the influence of electric currents. *Proc. Roy. Soc.*, 1874-75, XXIII, 318.
169. FOSTER, M., DEW-SMITH, A. G., Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1877, XIV, 317.
170. FRÉDÉRICQ, H., Recherches expérimentales sur la physiologie cardiaque d'*Octopus vulgaris*. *Arch. Intern. Physiol.*, 1914, XIV, 126.
171. FRÉDÉRICQ, H., Action de la distension mécanique des fibres du myocarde et des muscles striés sur leur chronaxie. *Arch. Intern. Physiol.*, 1924, XXIII, 174.
172. FRÉDÉRICQ, H., *Les aspects actuels de la physiologie du myocarde* (Collection des Problèmes Biologiques). *Les Presses Univ. de France*, 1927.
173. FRÉDÉRICQ, H., La chronaxie du cœur des Invertébrés (Céphalopodes et Crustacés Décapodes). Action bathmotrope des nerfs viscéraux du Poulpe. *Ac. Roy. d. Sc. de Belg.*, 1928, XIV, 529.
174. FRÉDÉRICQ, H., Action des nerfs inhibiteurs sur la chronaxie cardiaque, nerveuse et musculaire, de *Limulus polyphemus*. *C. R. Ac. Sc. Belg.*, 1930, XV, 1046.
175. FRÉDÉRICQ, H., Einfluss der Vagusreizung auf die Erregbarkeit (chronaxie) der verschiedenen Herzabschnitte. *Zeitschr. f. Biol.*, 1931, XCI, 572.
176. FRÉDÉRICQ, H., Métachronoses, ou changements de chronaxie, d'origine centrale et d'origine périphérique, observées dans les nerfs viscéraux, inhibiteurs du cœur des Céphalopodes. *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 1932, XVIII, 624.
177. FRÉDÉRICQ, H., La chronaxie de subordination chez les Invertébrés. *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg.*, 1932, XVIII, 641.
178. FRÉDÉRICQ, L., La physiologie du Poulpe commun. *Arch. Zool. Expér.*, 1878, VII, 535.
179. FRÉDÉRICQ, L., Influence du milieu extérieur sur la composition saline du sang chez quelques animaux aquatiques. *Bull. Ac. Roy. Sc. Belg.*, 1882, LI, 209.
180. FRÉDÉRICQ, L., Cryoscopie des solides de l'organisme. Procédés et résultats. *Arch. de Biol.*, 1903-4, XX.
181. FRÉDÉRICQ, L., Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus chez les animaux aquatiques. *Arch. de Biol.*, 1904, XX, 709.
182. FRÉDÉRICQ, L., Note sur la concentration moléculaire des tissus solides de quelques animaux d'eau douce. *Arch. Intern. Physiol.*, 1905-05, II, 127.
183. FRÉDÉRICQ, L., Observation directe, sans mutilation, des pulsations cardiaques chez un Mollusque Gastéropode *Helix fruticum*. *Müll. Arch. Intern. Physiol.*, 1914, XIV, 360.
184. FRÉDÉRICQ, L., Action du milieu marin sur les Invertébrés. *Arch. Intern. Physiol.*, 1922, XIX, 309.
185. FRENZEL, J., Temperatur maxima für Seethiere. *Pflüger's Archiv*, 1885, XXXVI, 458.
186. FRITZCHE, *Intern. Revue d. ges. Hydrobiol.*, 1906.
187. FRY, H. J. B., The influence of the visceral nerves upon the heart of Cephalopods. *Journ. of Physiol.*, 1909, XXXIX, 184.

188. FUCHS, S., Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. *Pflüger's Arch.*, 1895, LX, 173.
189. FUFUTAKE, K., Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Herznervensystems. *Zeitschr. f. d. ges. Anat.*, 1925, LXXVI, 592.
190. GADZIKIEWICZ, W., Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malacostraken. *Jen. Zeitschr.*, 1904, XXXII, 203.
191. GAFFRON, E., Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Peripatus*. *Zool. Beitr. Schneider.*, 1885, I, 145.
192. GARREY, W. E., Twitchings of skeletal muscles produced by salt-solutions with special reference to twitchings of mammalian muscles. *Am. Journ. Physiol.*, 1905, XIII, 186.
193. GARREY, W. E., Compression of the cardiac nerves of *Limulus*, and some analogies which apply to the mechanisms of heart block. *Am. Journ. Physiol.*, 1912, XXX, 283.
194. GARREY, W. E., Dynamics of nerve cells. I. The temperature coefficient of the neurogenic rhythm of the heart of *Limulus polyphemus*. *Journ. gen. Physiol.*, 1920-21, III, 41.
195. GARREY, W. E., Dynamics of nerve cells. II. The temperature coefficient of CO₂ production by the heart ganglion of *Limulus polyphemus*. *Journ. gen. Physiol.*, 1920-21, III, 49.
196. GARREY, W. E., The action of inhibitory nerves on CO₂ production in the heart ganglion of *Limulus*. *Journ. gen. Physiol.*, 1920-21, III, 163.
197. GARREY, W. E., *Journ. gen. Physiol.*, 1921-22, IV, 149.
198. GARREY, W. E., The pace maker of the cardiac ganglion of *Limulus polyphemus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1930, XCIII, 178.
- 198 b. GARREY, W. E., *Journ. Cell. a. comp. Physiol.*, 1932, I, 209.
199. GARTKIEWICZ, St., Action paradoxale de la température élevée sur le cœur d'Anodonte. *Arch. Intern. Physiol.*, 1926, XXVII, 50.
- 199 b. GASKELL, *Journ. gen. Physiol.*, 1919, II, 73.
200. GASSER, H. S., ERLANGER, J., A study of the action currents of nerve with the cathod ray oscillograph. *Am. Journ. Physiol.*, 1922, LXII, 496.
201. GASSER, H. S., ERLANGER, J., The components of the action currents obtained from nerves. *Am. Journ. Physiol.*, 1923, LXIII, 417.
202. GEROULD, J. H., Periodic reversal of heart-beat in a chrysalis. *Science*, 1924, LX, 570-572.
203. GEROULD, J. H., Periodic reversal in direction of heart-beat in the chrysalis of *Colias*. *Anat. Rec.*, 1924, XXIX, 90.
204. GEROULD, J. H., Periodic reversal of heart-beat in Lepidoptera. *Anat. Rec.*, 1928, XLI, 19.
205. GEROULD, J. H., Periodic reversal of heart action in the Silkworm, Moth and Pupa. *Proc. Fourth Intern. Cong. of Entom. Ithaca*, 1928, n° 9.
206. GEROULD, J. H., Periodic reversal of heart action in the Silkworm, Moth and Pupa. *Journ. Morph. and Physiol.*, 1929, XLVIII.
207. GEROULD, J. H., The history of the discovery of periodic reversal of heart-beat in Insects. *Biol. Bull.*, 1929, LVI, 215-225.
208. GEROULD, J. H., Periodic reversal of heart action in the Silkworm, Moth and Pupa. *Journ. Morph. and Physiol.*, 1929, XLVIII, 385.
209. GEROULD, J. H., Premature reversal of heart-beat in *Bombyx*. *Science*, 1931, I, 323.
210. GLASER, R. W., Hydrogen ion concentrations in the blood of Insects. *Journ. gen. Physiol.*, 1925, VII, 599.
211. GRABER, V., Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1873, IX, 129.
212. GRABER, V., Vorläufiger bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. *Sitzber. d. Kaiserl. Ak. Wiss. Wien.*, LXV.
213. GREENE, Ch. W., On the relation of the inorganic salts of blood to the automatic activity of a strip of ventricular muscle. *Am. Journ. Physiol.*, 1898-99, II.

214. GROSS, Die Bedeutung der Salze der RINGER'schen Lösung für das isolirte Säugethierherz. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1903, XCIX, 264.
215. GUENTHER, A. E., A study of the comparative effects of solutions of K, Na and Ca chlorides on skeletal and heart muscle. *Am. Journ. Physiol.*, 1905, XIV, 73.
216. GUTHRIE, C. C., PIKE, F. H., The relation of the activity of the excited Mammalian heart to pressure in the coronary vessels and to its nutrition.
217. HABERLANDT, L., Ueber ein Hormon der Herzbewegung. XVIII. Versuche an Wirbellosen. *Pflüger's Archiv*, 1930, CCXXV, 541.
218. HALD, T., Die Wirkung der Kalisalze auf die Kreislauforgane. *Arch. f. Path. und. Pharmak.*, 1905, LIII, 227.
219. HALLER, B., Die Organisation der Chitonen der Adria. *Arch. Zool. Inst. Wien.*, 1882, IV, 1 et 1883, V, 15.
220. HALLER, B., Untersuchungen über Marine-Rhipidoglossen. *Gegenbaur's Jahrbuch.*, 1886, IX, I.
221. HALLER, B., Die Morphologie des Prosobranchier. *Morphol. Jahrb.*, 1890, XVI, 290.
222. HANCOCK, A., Anatomy and physiology of Tunicates. *Journ. of Linn. Soc.* 1867, IX, 309.
223. HANCOCK, A., EMBLETON, D., On the anatomy of *Doris*. *Philosophical Transactions*, 1852, I, 207.
224. HECHT, S., The physiology of *Ascidia atra* LEUSEUR. III. The bloodsystem. *Am. Journ. Physiol.*, 1917, XLV, 157.
- 224 b. HEINBECKER, P., Analysis of potential of *Limulus* medial cardiac nerve. *Amer. Journ. Physiol.*, 1931, IIIC, 531.
225. HEINBECKER, P., BISHOP, G., Differentiation between types of fibers in certain components of involuntary nervous system. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, 1929, XXVI, 645.
226. HENDERSON, J. T., A note on the effect of temperature on the cardiac rhythm of certain Schizopods. *Brit. J. exp. Biol.*, 1927, V (2), 135.
227. HENZE, M., Ueber den Einfluss des Sauerstoffdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere. *Biochem. Zeitschr.*, 1910, XXVI, 255.
- 227 b. HEYMANS, C., Influence des ions et de quelques substances pharmacodynamiques sur le cœur d'*Aplysia limacina*. *Arch. Intern. de Pharmacodynamie*, 1924, XXVIII, 337.
228. HESCHELER, K., Die Mollusken. *Lang's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Tiere*.
229. HINRICH, A., GENTHER, I. T., Rate of heart-beat in *Limulus* as affected by exposure to ultraviolet point radiation. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, 1930, XXVIII, 121.
230. HOFFMANN, A., *Die Elektrokardiographie*. Bergmann, Wiesbaden, 1914.
231. HOFFMANN, P., Ueber Elektrokardiogramme von Evertebraten. *Arch. f. Anat. und. Physiol.*, 1911, 135.
232. HOFFMANN, P., Das Elektrokardiogramm von *Limulus* in Chlornatriumrhythmus und bei Hemmung. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1911, 175.
233. HOFFMANN, P., Ueber den Herzschlag des Flusskrebses mit besonderer Berücksichtigung des systolischen Stillstands. *Is. Biol. München*, 1912, LIX, 297.
234. HOFFMANN, P., Ist der Herzschlag der Arthropoden mit dem der Vertebraten vergleichbar? *Zeitschr. f. Biol.*, 1922, LXXVI.
- 234 b. HOGBEN, L. T., Studies on the comparative physiology of contractile tissues. I. The action of electrolytes on invertebrate muscle. *Quart. Journ. exp. Physiol.*, 1925, XV, 263.
- 234 bb. HOGBEN, L. T., et HOBSON, The action of adrenaline and pituitary extract on invertebrate muscle. *Brit. Journ. exper. Biol.*, 1924, I.
235. HOSHINO, N., Ueber die myogene Automatie des *Limulus*herzens. *Pflüger's Archiv*, 1925, CCVIII, 244.

236. HOWELL, W. H., An analysis of the influence of the Sodium, Potassium and Calcium salts of the blood on the automatic contractions of heart muscle. *Am. Journ. Physiol.*, 1901, VI, 181.
237. HUNT, R., BOOKMAN, A., TIERNEY, M. J., Einige Allgemeine Eigenschaften des Herzmuskels vom Amerikanischen Hummer (*Homarus americanus*). *Ctbl. f. Physiol.*, 1897, XI, 274.
238. HUNTER, G. W., The structure of the heart of *Molgula manhattensis*. *Anat. Anz.*, 1902, XXI, 241.
239. HUNTER, G. W., Further note on the heart of *Molgula manhattensis*. *Science*, 1903, XVII.
240. HUNTER, G. W., Notes on the heart action of *Molgula manhattensis* (VERRILL). *Am. Journ. of Physiol.*, 1903-04, X, 1.
241. HYKES, O. V., Mouvements du cœur chez les Daphnies sous l'influence de quelques substances endocrines. *C. R. Soc. Biol.*, 1926, XCV, 58.
242. HYKES, O. V., Adrenalin und das Weichtierherz. *Biol. Listrij*, 1929, XIV, 385.
243. HYKES, O. V., HYKESOVA, D. E., L'influence de l'extrait de cœur d'Escargot sur le cœur de la larve du Moucheron. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 391.
244. JAWOROWSKI, Ueber die Entwicklung des Rückengefäßes und Speziell der Muskulatur bei *Chironomus* und einigen anderen Insekten. *Sitzber. d. kaiserl. Ak. d. Wiss. Wien*, 1880, XXC.
245. JOLYET, F., VIALLANES, H., Recherches physiologiques sur le système nerveux accélérateur et modérateur du cœur chez le Crabe. *Ann. Sc. nat. Zoologie*, 7^e sér., 1893, XIV, 387.
246. JOHNSTON, I. B., JOHNSON, S. W., The course of the bloodflow in *Lumbricus*. *The Am. Naturalist*, 1902, XXXVI, 317.
247. JUDIN, A. A., Deutung des E. K. G's. *Pflüger's Archiv*, 1924, XCIII, 646.
248. JULLIEN, A., Action du Ca et du Mg sur le cœur de l'Huître. Antagonisme du K et des alcalino-terreux. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 77.
249. JULLIEN, A., MORIN, G., Sur l'automatisme de l'oreillette isolée du cœur d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 77.
250. JULLIEN, A., MORIN, G., De l'automatisme du ventricule de l'Huître en fonction de la concentration moléculaire et du rapport des ions alcalins aux alcalino-terreux. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 1132.
251. JULLIEN, A., MORIN, G., BLANC, H., Sur l'automatisme des lambeaux ventriculaires du cœur d'*Helix pomatia* L. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIV, 578.
252. JULLIEN, A., MORIN, G., Contribution à l'étude de l'automatisme cardiaque chez les Mollusques. Mise en liberté de substances actives au cours du fonctionnement du cœur de *Murex trunculus*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 464.
253. JULLIEN, A., MORIN, G., Influence des ions alcalins et alcalino-terreux sur l'automatisme du cœur de l'Huître; action spécifique du K. *J. Physiol. et Path. gén.*, 1931, XXIX, 446.
- 253 b. JULLIEN, A., MORIN, G., Observations sur l'automatisme du cœur isolé et des lambeaux cardiaques chez l'Huître. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1242.
- 253 bb. JULLIEN, A., MORIN, G., Automatisme cardiaque et métabolites chez les Mollusques (*Murex trunculus*). *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1932, CXCIV, 1602.
254. KEFERSTEIN, W., Ueber die Kontraktionen des Herzens von *Perophora*. *Ber. über die 39 Vers. d. Naturf. u. Aerzte Giessen*, 1865, 165.
255. KNOLL, Ueber die Herzthätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. *Sitzber. d. kaiserl. Ak. d. wiss. Wien*, 1893, CII (3), 387.
256. KOCH, Der Herzschlag von *Anodonta* unter Natürl. und Künst. Bedigungen. *Pflüger's Archiv*, 1917, CLXVI.
257. KORSCHLITZ, E., Bearbeitung einheimischer Tiere. I. Die Gelbrand : *Dytiscus marginalis* L. Leipzig, 1923.
258. KOWALEWSKY, A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. *Biolog. Centralbl.*, 1889-90, IX, 33, 55, 127.

259. KRAUS, NICOLAI, *Das E. C. G. des gezunden und Krauken Menschen*. Veit und C^o. Leipzig, 1910.
260. KRUCKENBERG, C. P. W., Der Herzschlag bei den Salpen. *Vergb. Physiol. Studien.*, 1881, III, 151.
261. KUHL, VAN HASSELT, Uittreksels uit brieven van de Heeren KUHL en VAN HASSELT. Buitenzorg 1821, in den *Algemeene Kunst en Letter-Bode*. N^o 8. Haarlem, 1822. I, 115 et *Ann. Sc. Nat.*, 1824, III.
262. KUHL, W., Der feinere Bau des Zirkulationssystems von *Dytiscus marginalis* L. *Zool. Jahrb. Jena, Abt. Anat.*, 1924, XLVI.
263. LACAZE-DUTHIERS, H., Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orange. *Ann. Sc. Nat. (Zool.)*, 1859, XI, 275.
264. LAHILLE, F., *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France*. Toulouse, 1890.
265. LAHILLE, F., *Contributions à l'étude anatomique et taxonomique des Tuniciers*. Thèse de Paris, 1890.
266. LANG, A., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere*. Jena, 1900.
267. LANGENDORFF, O., Untersuchungen am überlebenden Säugethierherzen. *Pflüger's Archiv*, 1895, LXI, 291.
268. LAPICQUE, L., *L'excitabilité en fonction du temps* (La Chronaxie, sa mesure). *Les Presses Univ. de France*, Paris.
269. LAPICQUE, L. et M., L'influence de la grosseur et de l'écartement des électrodes sur la mesure de la chronaxie musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 171.
- 269 b. LAPICQUE, L., Action des nerfs sympathiques sur la chronaxie des muscles striés. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 875.
270. LAPICQUE, L. et M., FRÉDÉRICQ, H., Les Chronaxies nerveuse et musculaire du cœur de *Limulus polyphemus*. *Bull. Acad. Roy. Sc. de Belg.*, XV, 1036.
271. LASCH, W., Einige beobachtungen am Herzen der Hirschkäferlarve. *Zeitschr. f. allg. Physiol.*, 1913, XIV, 312.
272. LAUGIER, H., *Vitesse d'excitabilité et courants induits; méthodes nouvelles en électrodiagnostic*. Thèse de Médecine, Paris.
273. LEBERT, Recherches sur la formation des muscles dans les animaux Vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux. *Ann. Sc. Nat.*, 1850, XIII.
274. LEBRUN, H., L'appareil circulatoire des larves de *Corethra*. *Ann. Soc. Sc. Bruxelles*, 1922, XLII.
275. LEMOINE, V., Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse. *Ann. des Sc. Nat., Sér. 5, Zoolog.*, X, 1868, 5.
276. LÉVY, R., Mode de préparation de la Daphnie permettant de faire battre son cœur en milieu artificiel. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVII, 1600.
277. LÉVY, R., Sensibilité aux actions chimiques du cœur de la Daphnie préparée, battant en milieu artificiel. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVII, 1602.
278. LEYDIG, F., Ueber *Paludina vivipara*. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 1850, II, 170.
279. LEYDIG, F., Das sogenannte Bauchgefäss der Schmetterlinge und die Muskulatur der Nervencentren bei Insekten. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1862.
280. LINDEMAN, V. F., The effect of various ions upon the heart rhythm of the Crayfish (*Cambarus clarkii*). *Physiol. Zool.*, 1928, I, 576.
281. LINDEMAN, V. F., The physiology of the Crustacean heart. II. The effect of Li, NH₄, Sr, Ba ions upon the heart rhythm of the Crayfish: *Cambarus clarkii*. *Physiol. Zoology*, 1929, II, 395.
282. LINGLE, D. J., The action of certain ions on ventricular muscle. *Am. Journ. Physiol.*, 1900, IV, 265.
283. LISI, F., Studio sul comportamento del cuore dei Gasteropodi di fronte ad alcuni farmaei dotati di azione elettiva sui muscoli e sui nervi. *Pathologica*. Genève, 1929, XXI, 277.
284. LOEB, J., *Festschrift für Fick*, 1899, 101.

285. LOEB, J., *Comparative physiology of the brain and comparative psychology*. New-York, G. P. Putnam's Sons, 1900.
286. LOEPER, M., LEMAIRE, A., MOUGEOT, A., Action de certains ferments sur le rythme du cœur d'Escargot. *Progrès méd.*, 1930, II, 1185.
287. LOEPER, M., LEMAIRE, A., MOUGEOT, A., Action de certains ferments sur le rythme du cœur d'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIV, 160.
288. MADER, Sur les fibres musculaires du cœur chez la Nasse. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 1904.
289. MAGNUS. *Arch. f. exp. Pathol. und Pharmak.*, 1902, XLVII, 200.
290. MALPIGHI, M., *Dissertatio epistolica de Bombyce*. London, 1669.
291. MANGOLD, ERN., Studien zur Physiologie des Krebsherzens, besonders über eine aktive Funktion des Pericard bei *Cancer pagurus*. *Ztschr. f. vergl. Physiol.*, 1924, II, 184.
292. MANGOLD, ERN., Weitere Studien zur Physiologie des Krebsherzens. I. Ueber die Erregungsleitung im Herzen mariner Decapoden. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 1926, III, 506.
293. MANGOLD, ERN., Weitere Studien zur Physiologie des Krebsherzens. II. Wärmestillstand und Wärmestarre des Herzens mariner Decapoden. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 1926, III, 512.
294. MANGOLD, ERN., Weitere Studien zur Physiologie des Krebsherzens. III. Der von der R-G-T-regel abweichende Einfluss der Temperatur auf die Herzfrequenz mariner Decapoden. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 1926, III, 521.
295. MARCEAU, F., Note sur la structure du cœur chez les Céphalopodes. *Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs et C. R. Acad. Sc. Paris*, 1904.
296. MARCEAU, F., Note sur la structure du cœur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. *Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs et C. R. Acad. Sc. Paris*, 1904.
297. MARCEAU, F., Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1904-05, VII, 495.
298. MARCEAU, F., Sur un cardiographe direct à amplification optique et enregistrement photographique. *XIV^e Congrès Intern. de Physiologie*. Rome, 1932.
299. MARGO, Th., Ueber die Muskelfasern der Mollusken. *Sitzber. d. kais. Ak. d. Wiss. Wien*. 1869, XXXIX.
300. MARSHALL, C. F., Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom, and a theory of muscular contraction. *Quart. Journ. of mic. Sc.*, 1888, XXVIII.
301. MARTIN, E. G., An experimental study of the rhythmic activity of isolated strips of the heart-muscle. *Am. Journ. Physiol.*, 1904, XI, 103.
302. MATSUKI TOYOWO, Observations on the heart beat in the *Chironomus* larva. *Sci. Rept. Tohoku. Imp. Univ. Biol.*, 1927, III, 55.
303. MAZZARELLI, G., Monografia delle Aplytidæ del Golfo di Napoli 1893. *Mem. della Soc. Ital. delle Scienze*, IX (3).
304. MEEK, W. J., The relative resistance of the heart-ganglia, the intrinsic nerve plexus, and the heart-muscle to the action of drugs. *Am. Journ. Physiol.*, 1908, XXI, 230.
305. MEEK, J. W., Structure of *Limulus* heart muscle. *J. Morph* 1909, XX, 403.
306. MERUNOWICZ., *Ber. d. Sächs Ges. d. Wiss.*, 1875, 273.
307. MIALL, HAMMOND, *The structure and life-history of the Harlequin Fly* (*Chironomus*). Oxford, 1900.
308. MILNE-EDWARDS, A., L'anatomie des Limules. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 1873, XVII, Sér. 5, 25.
- 308 b MINES, G. E., On the relations to electrolytes of the hearts of different species of animals. I. Elasmobranches and *Pecten*. *Journ. of Physiol.*, 1911, XLIII, 467.
309. MOCQUART, F., Note sur un nerf cardiaque naissant des ganglions cérébroïdes chez la Langouste. *Bull. Soc. Philomat. de Paris*, 1883, VII, 65.

310. MONNIER, A. M., DUBUISSON, M., Étude à l'oscillographe cathodique des nerfs pédieux de quelques Arthropodes. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIV, 25.
311. MONNIER, A. M., DUBUISSON, M., Les potentiels d'action du cordon nerveux ganglionnaire cardiaque de *Limulus polyphemus* observés à l'oscillographe cathodique. *Arch. Intern. Physiol.*, 1931, XXXIV, 196.
312. MORIN, G., JULLIEN, A., Recherches physiologiques concernant l'action de divers fixateurs sur le ventricule isolé de l'Escargot. *Bull. Hist. appl.*, 1930, VII, 3.
313. MORIN, G., JULLIEN, A., Sur la structure du cœur chez *Murex trunculus*. *Bull. Hist. appl.*, 1930, VII, 79.
314. MORIN, G., JULLIEN, A., Sur quelques particularités histologiques en rapport avec le fonctionnement du cœur chez *Murex trunculus*. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 263.
- 314 b. MORIN, G., JULLIEN, A., Recherches sur l'automatisme du cœur isolé de *Murex trunculus*. *Arch. Intern. Physiol.*, 1932, XXXV, 143.
- 314 bb. MORIN, G., JULLIEN, A., Sur l'automatisme des sinus contractiles de l'embryon de la Limace agreste dans des solutions de concentration et de composition salines variées. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVI, 1038.
315. MOUGEOT, A., AUBERTOT, V., Action des eaux minérales (sulfatées et bicarbonatées) sur le cœur isolé d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1930, CIII, 459.
316. MÜLLER, H., Bau der Cephalopoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1853, IV, 345.
317. NALEPA, A., Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. *Sitzber. d. kais. Ak. d. Wiss. Wien*, 1883, LXXXVII, 237.
318. NAVEZ, A. E., A propos de coefficients de température en biologie. *Protoplasma*, 1931, XII, 86-III.
319. NEWMAN, H. H., The respiration of the heart (with special reference to the heart of *Limulus*). *Am. Journ. of Physiol.*, 1906, XV, 371.
320. NEWMYWAKA, G. A., Zur Frage über die Innervation des Herzens beim Flusskrebs (*P. astacus L.*). *Zool. Anz.*, 1928, LXXIX, 209.
321. NEWPORT, G., Article dans « *Insecta* » de *Todds Cyclopædia of Anatomy and Physiology*. Londres, 1839.
322. NICOLAÏ, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Salpenherzens. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1908, 112.
323. NUKADA, S., Ueber die Automatie und die Koordination des Herzens. Biol. Untersuchungen über das Herz des *Limulus longispina*. *Mitth. d. Med. Fak. Univ., Tokyo*, 1918, XIX.
324. NUKADA, S., Das automotorische Nervensystem des Limulusherzens. *Pflüger's Arch.*, 1925, CCIX, 65.
325. NUSSBAUM, J., Beiträge zur Kenntnis der Innervation des Gefäßsystems, nebst einigen Bemerkungen über das subepidermale Nervenzellengeflecht bei den Crustaceen. *Biol. Centrbl.*, 1899, XIX, 700.
326. OBERLÉ, E., *Das Blutgefäßsystem von Dytiscus marginalis L.* Diss. Marburg. (Druck v. Breitkopf und Härtel), 1912.
327. PATTEN, REDENBAUGH, Studies on *Limulus*. II. The nervous system of *Limulus polyphemus*, with observations upon the general anatomy. *Journ. Morph.*, 1899, XVI, 91.
328. PAWLOWA, M., *Zum Bau des Blutgefäß und Sympatischen Nervensystems der Insecten*. Warsaw, 1845, IV.
329. PAWLOWA, M., Summary of P. work on the circulatory system. *Zool. Centralbl.* 1896, 494.
330. PIÉRI, Recherches physiologiques sur les Lamellibranches. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1895, CXX, 52.
331. PICKERING, J. W., On the actions of certain substances on the hearts of *Daphniæ*. *Journ. of Physiol.*, 1894-95, XVII, 358.
332. PLATEAU, F., Communication préliminaire sur les mouvements et l'innervation de l'organe central de la circulation chez les animaux articulés. *Bull. Ac. Roy. Sc. Belg.*, 1878, XLVI.

333. PLATEAU, F., Recherches physiologiques sur le cœur des Crustacés Décapodes. *Arch. de Biol.*, 1880, I, 595.
334. POGOSCHEWA, Die Nervenzellen der Scheeren und des Herzens vom Flusskrebbs. *Bote f. Naturwiss., St. Petersburg*, 1890, V (en russe).
335. POLICE, G., Il nervo del cuore nello Scorpione. *Boll. Soc. nat. Napoli*, 1902, XV, 146.
336. POLICE, G., Sul sistema nervoso viscerale dei Crustacei Decapodi. *Mitt. Zool. Ital. Neapel*, 1908, XIX.
337. POLIMANTI, O., Untersuchungen über den Koeffizienten des osmotischen Druckes von *Bombyx mori* L. während des ganzen Zeitraumes seiner Entwicklung. *Biochem. Zeitschrift*, 1915, LXX, 74.
338. POLIMANTI, O., Physiologische Untersuchungen über das pulsierende Gefäss von *Bombyx mori* L.; I. Der Einfluss der Temperatur auf den Rhythmus des pulsierenden Gefässes. *Biol. Centralbl.*, 1915, XXXV.
339. POMPILIAN, Cellules nerveuses du cœur de l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 1900, LII, 185.
340. POND, S. E., Correlation of the propagation-velocity of the contraction wave in muscle with the electrical conductivity of the surrounding medium. *Journ. Gen. Physiol.*, 1920-21, III, 807.
341. POPOVICI-BAZOSANU, A., Beiträge zur Kenntnis des Cirkulationssystems der Insekten. *Jena. Zeitschr.*, 1905, XL, 667.
342. POPOVICI-BAZOSANU, A., Sur la morphologie du cœur des Arthropodes. *Bull. Soc. Sc. Bucarest*, 1906, XV.
343. PORTER, W. T., A new method for the study of the isolated mammalian heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1898, I, 511.
344. PORTIER, P., DUVAL, M., Concentration moléculaire et teneur en Cl du sang de quelques Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVII, 1605.
345. POTONIÉ, H., Ueber den Temperatureinfluss auf die Herzstätigkeit des Flusskrebbses. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, 1926, III, 529.
346. QUATREFAGES, M. A., Mémoire sur le genre Taret. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 1849, 3^e sér., XI.
347. QUINCKE, H., STEIN, J., Ueber die Erregbarkeit des Cionaherzens. *Pflüger's Arch.*, 1932, CCXXX, 344.
348. QUINTON, M. R., Hypothèse de l'eau de mer, milieu vital des organismes élevés. *C. R. Soc. Biol.*, 1897, 935, et *C. R. Ac. Sc., Paris*, 1900.
349. RAFFO, L. F., Azione di alcune condizioni fisiche sulla funzionalita cardiaca dei Gasteropodi. *Pathologica* (Genève), 1929, XXI, 225.
350. RANSOM, W. B., On the cardiac rhythm of Invertebrates. *Journ. of Physiol.*, 1885, V, 261.
351. RINGER, S., A further contribution regarding the influence of the different constituents of the blood on the contractions of the heart. *Journ. Physiol.*, 1882-83, IV, 29.
352. RINGER, S., A third contribution regarding the influence of the inorganic constituents of the blood on the ventricular contraction. *Journ. Physiol.*, 1882-83, IV, 222.
353. RINGER, S., SIDNEY, BUXTON, *Journ. of Physiol.*, VIII, 15 et 288.
354. RITTER, W. E., Tunicata of the Pacific Coast of North America. I. *Perophora annectens* n. sp.. *Proc. Cal. Acad. Sc.*, 1893, IV, 37.
355. ROBERTSON, T. B., Note on the influence of temperature upon the rate of the heart-beat in a Crustacean (*Ceriodaphnia*). *Biol. Bull.*, 1906, X, 242.
356. ROGERS, C. G., The effect of various salts upon the survival of the Invertebrate heart. *Journ. of exp. Zool.*, 1905, II, 236.
357. ROULE, L., Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées). *Ann. Mus. d'Hist. Nat. Marseille*, 1884, Zool., II, 7.
358. RUSHTON, W. A. H., The effect upon the threshold for nervous excitation of the length of nerve exposed, and the angle between current and nerve. *Journ. of Physiol.*, 1927, LXIII, 357.
359. RUSHTON, W. A. H., LAPICQUE'S canonical strength duration curve. *Journ. of Physiology*, 1932, LXXIV, 424.

360. RYLANT, P., L'oscillogramme cathodique du muscle cardiaque de la *Limule polyphème*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 825.
361. RYLANT, P., L'activité du ganglion cardiaque de la *Limule polyphème*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 828.
362. RYLANT, P., Le phénomène de la conduction dans le cœur de la *Limule polyphème*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 830.
363. RYLANT, P., Étude à l'oscillographe cathodique du ganglion cardiaque de la *Limule polyphème*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1144.
364. RYLANT, P., Le courant d'action du cœur des Crustacés, Crabes, Homard, Bernard l'Hermite. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1147.
365. RYLANT, P., L'automatisme du cœur des Gastéropodes. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1150.
366. RYLANT, P., La conduction dans le nerf antérieur médian du cœur de la *Limule polyphème*. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1152.
- 366 b. RYLANT, P., Les modalités de la réaction du cœur et du ganglion cardiaque isolé de la *Limule polyphème* à l'excitant électrique. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CIX, 33.
- 366 c. RYLANT, P., Les automatismes du cœur de l'Écrevisse. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CIX, 38.
- 366 d. RYLANT, P., L'automatisme nerveux du cœur de la *Limule polyphème*. *Arch. Intern. Physiol.*, 1932, XXXV, 339.
- 366 e. RYLANT, P., L'oscillogramme cathodique du cœur de l'Homme. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CIX, 42.
367. RYWOSCH, D., Zur Physiologie des Herzens und des Excretionsorganes der Heteropoden (Pterotracheen). *Pflüger's Archiv*, 1905, CIX, 355.
368. SAMOJLOFF, A., The extra systolic impulse of the ganglion of *Limulus* heart. *Am. Journ. Physiol.*, 1930, XCIII, 186.
369. SCHLIEPER, C., Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Biol. Rev. Cambridge philos. Soc.*, 1930, V, 309.
370. SCHLIEPER, C., Neue Versuche über die Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Sitzb. Ges. Naturwiss., Marburg*, 1929, LXIV, 143.
371. SCHMALZ, H., Beiträge zur Kenntnis des Nerven- und Blutgefäßsystems von *Lanceola*, *Vibilia rhabdosoma* und *Oxycephalus*. *Jen. Zeitschr. Naturw.*, 1914, LII.
372. SCHNEIDER, K. C., *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. Iena, 1902.
373. SCHÖNLEIN, K., Ueber das Herz von *Aplysia limacina*. *Zeitschr. f. Biol.*, 1894, XXX, 187.
374. SCHULTZE, L. S., Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. *Jena. Zeitschr. Naturw.*, 1901, XXXV, 221.
375. SCHWANNECKE, H., Das Blutgefäßsystem von *Anodonta cellensis* Schröt. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 1913, CVII, 1.
376. SEEMANN, J., Elektrokardiogrammstudien am Froschherzen. *Zeitschr. f. Biol.*, 1913, LIX, 53.
- 376 b. SELISKÁR, *Journ. of Physiol.*, 1926, LXI, 172.
377. SEIWELL, H. R., Influence of temperature on the rate of beating of the heart of a Cladoceran. *Journ. of exp. Zool.*, 1930, LVII, 331.
378. SKRAMLIK, E. V., Ueber die ursache der Schlagumkehr des Tunikaten Herzens. *Zt. f. vergl. Physiol.*, 1926, IV, 607.
379. SNYDER, Ch. D., The influence of temperature upon the rate of heart beat in the lights of the law for chemical reaction velocity. *Am. Journ. Physiol.*, 1906-07, XVII, 350.
380. SNYDER, Ch. D., The heat liberated by the beating heart. The thermocardiogram of *Limulus polyphemus*. *Am. Journ. Physiol.*, 1926, LXXVI, 170.
381. SOLLMANN, *Text-book of Pharmacology*, 1901, 553.
382. SOLLMANN, The revival of the excited Mammalian heart by perfusion with oil. *Am. Journ. Physiol.*, 1906, XV, 121.
383. SPALLANZANI, L., *Mémoire sur la respiration*. Senebier, Genève, 1803, 241.
384. SPILLMANN, J., Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier. *Jen. Zeitschr.*, 1905, XL, 537.

385. SPLITTSTÖSSER, P., Zur Morphologie des Nervensystems von *Anodonta cellensis* SCHRÖT. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 1913, CIV, 388.
386. STECKA, S., Przycnek do anatomii Serca raka rzecznoego (*Astacus fluviatilis*). (Contributions à l'anatomie du cœur chez l'Écrevisse). *Kosmos*, 1903, XXVIII (en polonais).
387. STORCH, O., Ueber die Mechanik des Herzschlages bei Cladoceren. Eine Analyse mit Hilfe der Mikrozeilupe. *Z. vergl. Physiol.*, 1931, XIV, 709.
388. STRAUB, H., Zur Analyse des E. K. G's. *Zeitschrift f. Biol.*, 1910, LIII, 499.
389. STRAUB, W., Zur Physiologie des Aplysienherzens. *Pflüger's Archiv*, 1901, LXXXVI, 504.
390. STRAUB, W., Fortgesetzte Studien am Aplysienherzen (Dynamik, Kreislauf und dessen Innervation) nebst Bemerkungen zur vergleichenden Muskelphysiologie. *Pflüger's Archiv*, 1904, CIII, 429.
391. STÜBEL, H., Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. IV. Die Peristaltik der Blutgefäße der Regenwürmes. *Pflüger's Archiv*, 1909, CXXIX.
392. TAKATSUKI, S., Physiological studies on the rhythmical heart pulsation in the Oyster (*Ostraea circumpicta* PILS). *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Biol.*, 1927, II, 301.
393. TEN CATE, J., Contributions à la physiologie et à la pharmacologie du cœur d'Anodonte. *Arch. Néerl. Physiol.*, 1923, VIII, 43.
394. TEN CATE, J., Contributions à la physiologie du cœur de l'Anodonte. II. La contraction du ventricule du cœur d'Anodonte isolé. *Arch. Néerl. Physiol.*, 1923, VIII, 187.
395. TEN CATE, J., Beiträge zur Physiologie des Muschelherzens. *Zeitschr. vergl. Physiolog.*, 1929, X, 309.
396. TIGERSTEDT, *Physiologie des Kreislaufes*. Berlin und Leipzig, 1923, 4 vol.
397. VAN BENEDEN, E., JULIN, C., Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Gand, 1886.
398. VAN HASSELT, Extrait d'une lettre de VAN HASSELT sur les Biophores. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 1821, III, 78.
399. VERZÁR, F., VON LUDÁNY, G., A rák Elektrokardiogrammja. *Magyar Biol. Kutató Intézet Munkái*, 1929, II (2), 237.
400. VIGIER, P., Structure des fibres musculaires du cœur chez les Mollusques. *C. R. Acad. Sc. Paris* 1904.
401. VIGIER, P., VLÈS, F., Structure histologique des éléments musculaires du cœur chez les Mollusques. *Bull. Soc. Zool. France*, 1904.
402. VIGIER, P., VLÈS, F., Sur l'histologie du myocarde chez les Mollusques primitifs. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 1904.
403. VIGNAL, W., Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. *Arch. de Zool. exp.*, 1883, I, 266.
404. VITA, P., Il battito cardiaco nella *Helix aperta*. *Riv. Biol.*, 1928, X, 682.
405. VON LUDANY, G., Das E. C. G. des Sumpfkrebse. *Arb. ung. biol. Forschungsinst.*, 1930, III, 320.
406. VULPIAN., De l'action des substances toxiques, dites poisons du cœur, sur l'Escargot. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 1879, LXXXVIII, 1293.
407. WAGNER, C., Recherches sur la circulation du sang chez les Tuniciers. *Bull. Acad. Imp. Sc. St-Petersbourg*, 1861-1866, 3^e sér., X-XII, 399.
408. WALLING, E. V., The influence of gases and temperature on the cardiac and respiratory movements in the Grasshopper. *Journ. Exp. Zool.*, 1906, III, 621.
409. WALLING, L. V., The anatomy of the Acridiæan heart and its histological structure. *Lawrence, Kan. Univ. Sci. Bull.*, 1908, IV.
410. WEBER, E. H., Ueber EDUARD WEBERS Entdeckungen in der Lehre von der Muskelkontraktion. *Müllers' Archiv*, 1846.
411. WEISMANN, A., Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und der Thierreich. *Arch. f. Physiol. und Mat.*, 1861.
412. WIELOWIEJSKI, H. VON, Ueber das Blutgewebe der Insekten. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 1886, XLIII, 512.

413. WILLEM, V., Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes. *Bull. Sc. de France et de Belgique*, 1898, XXXI, 31.
414. WILLEM, V., Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées. *Arch. Néerland. de Physiol. de l'Homme et des Animaux*, 1917, I, 226.
415. WILLEM, V., MINNE, Recherches expérimentales sur la circulation sanguine chez l'Anodonte. *Mém. cour. et Mém. d. Sav. Etrang. publ. p. l'Ac. Belg.*, 1899, I, 57.
416. WILLEMS, H. P. A., Koordination des Herzens bei *Helix pomatia*. *Nederl. Tydschr. Geneesk.*, 1931, II, 3852.
417. WOLVEKAMP JR, H. P., Untersuchungen über das Herz der Weinbergschnecke. *Tydschr. Nederl. dierkd. Ver.*, 1929, I, 128.
418. WOOLLARD, H. H., The innervation of the heart. *Journ. of Anat.*, 1926, LX, 345.
419. YOKOYAMA, T., Notes on the periodic reversal of heart-beat in the Silkworm *Bombyx mori* L. *Dobutsugaku Zassi. Zool. Mag.*, XXXIX, 45.
420. YUNG, E., Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés Décapodes. *Arch. de Zool. exp. et génér.*, 1878, VII, 401.
421. YUNG, E., Sur les fonctions de la chaîne ganglionnaire chez les Crustacés Décapodes. *C. R. Soc. Acad. Sc., Paris*, 1879, LXXXVIII, 387.
422. YUNG, E., De l'action des principaux poisons sur les Crustacés. *C. Ac. Sc., Paris*, 1879, LXXXIX, 183.
423. YUNG, E., De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches. *Arch. Zool. exp.*, 1881, IX, 429.
424. YUNG, E., Sur l'action des poisons chez les Céphalopodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1881, XCI, 306.
425. YUNG, E., Recherches expérimentales sur l'action des poisons chez les Céphalopodes. *Mitt. aus d. Zool. Ital. Neapol.*, 1881, III, 97.
426. YUNG, E., Contribution à l'histoire physiologique de l'Escargot (*Helix pomatia*). *Mem. cour. Acad. Roy. Belg.*, 1888, XLIX, I.
427. ZAWARZIN, A., Histologische Studien über Insekten. I. Das Herz der Aeschnalarven. *Zs. Wiss. Zool.*, Leipzig, 1911, XCVII.
428. ZIMMERMANN, O., Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. *Ztschr. f. Wiss. Zool.*, 1880, XXXIV.
429. ZOOND, A., SLOME, D., The relation of electrolytes to the cardiac rhythm of *Palinurus (Jasus) lalandii* and *Octopus horridus*. *Brit. Journ. exp. Biol.*, 1928, VI, 87.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE PREMIER

<i>Préliminaires anatomiques</i> (disposition de l'organe central de la circulation; structure des fibres musculaires cardiaques; systèmes nerveux intrinsèque et extrinsèque cardiaques)	1
Vers	1
Mollusques	2
Arthropodes	9
Tuniciers	18
Résumé et Conclusions	19

CHAPITRE II

<i>Les conditions d'entretien de l'automatisme et de la rythmicité cardiaques</i>	20
Conditions extrinsèques d'entretien	21
Pression osmotique du sérum physiologique	21
Composition qualitative du sérum physiologique	24
Conditions mécaniques d'entretien	33
Conditions intrinsèques	41
Le cœur peut-il battre en l'absence de cellules nerveuses ?	41
Rôle des cellules nerveuses intracardiaques	43
Résumé et Conclusions	50

CHAPITRE III

<i>Quelques aspects de l'excitabilité du muscle cardiaque</i>	52
La mesure de l'excitabilité	52
La loi de « Tout ou rien »	55
La loi de l'« Inexcitabilité périodique »	57
Résumé et Conclusions	61

CHAPITRE IV

<i>La propagation des contractions dans le cœur</i>	62
Vers	62
Mollusques	62
Myriapodes, Insectes, Arachnides	63
Crustacés	68
Tuniciers	68
Résumé et Conclusions	70

CHAPITRE V

<i>Les facteurs extrinsèques régularisateurs de l'activité cardiaque</i>	71
L'innervation extrinsèque cardiaque.....	71
Vers.....	71
Mollusques.....	71
Insectes et Arachnides.....	74
Crustacés.....	75
Tuniciers.....	77
Autres facteurs régularisateurs.....	77
Circulation sanguine.....	77
Influences réflexes.....	78
Résumé et Conclusions.....	79

CHAPITRE VI

<i>L'Électrocardiogramme</i>	80
Indications techniques.....	80
L'E. C. G. normal.....	83
Modifications de l'E. C. G. sous l'influence de facteurs divers.....	92
Résumé et Conclusions.....	94

CHAPITRE VII

<i>La nature de la systole cardiaque</i>	95
Résumé et Conclusions.....	96

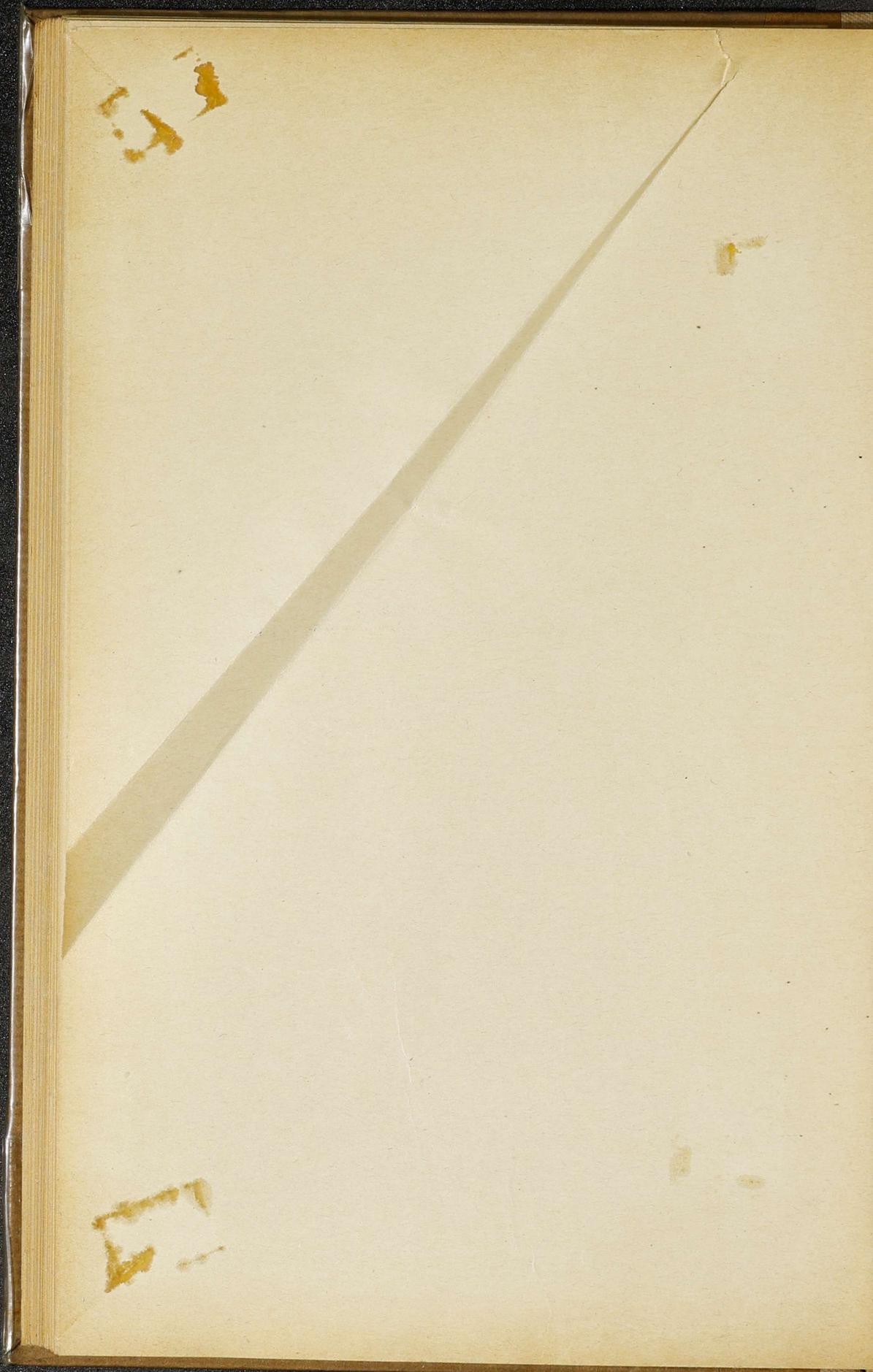
CHAPITRE VIII

<i>Les fluctuations toniques des systoles</i>	97
Résumé et Conclusions.....	98

ANNEXE

<i>L'action des drogues</i>	99
Vers.....	99
Mollusques.....	99
Céphalopodes.....	102
Insectes.....	103
Limule.....	103
Crustacés.....	104
Tuniciers.....	106
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	107
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	111

Fontenay-aux-Roses. — 1933.
Imprimerie des *Presses Universitaires de France* — LOUIS BELLENAND ET FILS. — 2.195.



ULg - U.D. Zoologie



099400397

LIBER



