

Reçu le 20 juin 1922.

ACTION DU MILIEU MARIN SUR LES INVERTÉBRÉS,

PAR

LÉON FREDERICQ

(*Stazione zoologica de Naples*).

(29 figures)

PREMIÈRE PARTIE

§ I. — Introduction.

EN comparant dans la série animale, la *concentration moléculaire* du milieu marin extérieur avec celle des liquides intérieurs et des solides des organismes, j'ai été amené à reconnaître une évolution progressive depuis les êtres les plus simples jusqu'aux plus différenciés, évolution qui s'opère en trois stades A, B et C, et qui a pour effet de soustraire progressivement les êtres vivants à l'influence physico-chimique directe du milieu extérieur et de les en isoler.

Stade A. — J'ai montré le premier que chez beaucoup d'animaux inférieurs marins, les liquides nourriciers et les suc des tissus possèdent une teneur saline ⁽¹⁾ — et par suite une concentration moléculaire — semblable à celle de l'eau de mer dans laquelle ils vivent.

On peut à volonté réaliser une augmentation ou une diminution de la concentration de leurs liquides nourriciers et de leurs tissus,

(1) LÉON FREDERICQ. Influence du milieu extérieur sur la composition saline du sang chez les animaux aquatiques. *Bull. Acad. R. Belg. (Cl. Sc.)*, 1882 (3) IV. Composition saline du sang et des tissus des animaux marins. *Livre jubilé. Soc. méd. Gand*, 1884, 271.

Influence du milieu ambiant sur la composition du sang des animaux aquatiques. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 1884, III (2^e sér.) 34.

Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus des animaux aquatiques. *Bull. Acad. R. Belg. (Cl. Sc.)*, 1901, 428-454 ; et *Arch. Biol.*, 1904, XX, 709-730.

Note sur la concentration moléculaire des tissus solides chez les animaux aquatiques. *Arch. intern. Physiol.*, 1911, XI, 24-28.

Sur la concentration moléculaire des tissus solides des animaux d'eau douce (communication préliminaire). *Ann. Soc. méd. Gand (Livre jubilaire offert à R. Boddaert)*, 1905, LXXXIV.

en les plaçant dans de l'eau de mer concentrée par évaporation ou diluée par addition d'eau douce.

Leur *milieu intérieur* se confond pour ainsi dire avec le milieu marin extérieur. Ils vivent — et leurs tissus vivent — dans l'eau de mer, tant comme *milieu extérieur* que comme *milieu intérieur*. Les *Méduses* et beaucoup d'animaux pélagiques en sont à ce stade A, aussi bien pour les liquides que pour les solides de leur organisme.

Il en est de même des liquides nourriciers (sang ou hémolymphe) — mais non des tissus solides — des *Mollusques*, des *Crustacés* et des *Invertébrés* marins en général. Ces liquides subissent l'influence directe ou indirecte des variations de la concentration du milieu extérieur.

Stade B. — Chez la plupart de ces *Invertébrés* marins, les tissus se comportent autrement que le sang ou l'hémolymphe. Ils se sont à ce point de vue émancipés de l'influence de la concentration *saline* du milieu tant extérieur qu'intérieur. Les muscles, les glandes, les tissus solides en général des *Mollusques*, des *Crustacés*, des *Vers*, etc., ont une teneur saline qui atteint à peine la moitié de celle de l'eau de mer ou du sang des mêmes animaux.

Cependant la *concentration moléculaire globale* de ces tissus est la même que celle du sang ou de l'eau de mer. C'est parce qu'à côté des sels minéraux, qui sont en proportion relativement faible, ces tissus contiennent une quantité notable de substances organiques dissoutes, dont les molécules concourent à augmenter la concentration globale et à lui faire atteindre la haute valeur de l'eau de mer.

Les tissus solides des *Invertébrés* marins supérieurs ne sont pas seuls à réaliser ce stade B. Il faut y faire rentrer également le sang, ainsi que les tissus des *Poissons plagiostomes*. Leur faible teneur saline a été établie par moi, et BOTTAZZI a démontré leur *isotonie* par rapport à l'eau de mer extérieure. C'est l'urée découverte dans leur tissus qui vient parfaire leur concentration moléculaire et qui l'élève à la hauteur de celle de l'eau de mer (1).

Stade C. — Enfin chez les *Poissons osseux* et les *Vertébrés* supérieurs aquatiques (ainsi que chez les *Invertébrés* d'eau douce), nous

(1) V. SCHRÖDER, *Z. f. physiol. Chem.*, XIV, 576. — BOTTAZZI, *Arch. ital. Biol.*, 1897, XXVIII. — R. QUINTON, *C. R. Soc. Biol.*, 11 mars 1899 et *Soc. Sc. et Stat. zool. Arcachon*, 1899. — RODIER, *C. R. Ac. Sc. Paris*, 10 déc. 1900.

constatons une nouvelle étape dans la voie de l'isolement et de l'indépendance entre le milieu extérieur et le milieu intérieur. Chez eux, la teneur saline et la concentration moléculaire du sang et des tissus, acquièrent une *valeur propre*, entièrement indépendante de celle du milieu extérieur liquide.

* * *

En résumé, si l'on considère l'ensemble du règne animal, on voit qu'aux débuts de la vie, le *milieu intérieur* se confond avec le *milieu extérieur marin*, dont il subit les fluctuations tant au point de vue de la *concentration moléculaire* que de la *teneur saline* (stade A). Puis au stade B, la *concentration moléculaire globale* des liquides ou des solides reste sous la dépendance du *milieu extérieur*, mais s'affranchit de son influence au point de vue de la *teneur en sels*. Enfin au stade C, l'*indépendance* est complète entre le *milieu extérieur* et le *milieu intérieur*, tant par rapport à la *concentration moléculaire* qu'à celui de la *teneur saline*. L'organisme s'est isolé à ces deux points de vue entièrement du *milieu extérieur* dont il ne subit plus les vicissitudes.

* * *

Dans le présent travail, j'ai repris ces questions, en essayant de préciser les conditions dans lesquelles s'exerce l'influence du milieu extérieur dans les stades A et B, sur les liquides et les tissus des animaux marins.

On sait depuis longtemps que les animaux marins ne supportent pas l'immersion dans l'eau douce, et qu'ils meurent également dans l'eau de mer si on la dilue avec une trop forte proportion d'eau douce. Réciproquement, les animaux d'eau douce meurent quand on les plonge dans l'eau de mer, qui agit sur eux comme un poison. Le second point surtout a été étudié par un grand nombre d'expérimentateurs. Mais beaucoup de ces recherches datent d'une époque où les notions si fécondes de la *concentration moléculaire* et de la *pression osmotique* n'avaient pas encore été appliquées à l'étude des phénomènes de la vie. J'ai cru utile de les reprendre en me plaçant à ce point de vue relativement moderne.

De plus, je ne me suis pas borné à étudier sur les êtres marins ou leurs tissus, les effets de la *dilution* de l'eau de mer, j'ai tenu à préciser également les conditions de l'action d'un milieu marin artificiellement *concentré par évaporation*, ce qu'avaient en général négligé mes prédécesseurs.

J'ajouterai que les auteurs qui, dans ces dernières années, ont étudié le degré de concentration des liquides et des solides des animaux ou qui ont voulu composer des solutions physiologiques convenant aux éléments vivants des organismes marins, se sont servi souvent comme point de comparaison de la *solution physiologique de chlorure de sodium* plus ou moins concentrée (1). Ils oubliaient, me semble-t-il, que le milieu naturel des animaux marins est, non la solution de NaCl, mais l'*eau de mer*. LOEB (2) a prouvé en effet que pour certains organismes marins la *solution isotonique de NaCl* pur était aussi toxique que l'eau distillée (*loc. cit.*, p. 399).

C'est à l'eau de mer que je me suis adressé comme *étalon* ou *point de comparaison* pour la concentration moléculaire.

Mes expériences ont consisté à soumettre des organismes marins entiers ou des parties d'organisme à l'action de l'eau de mer naturelle, *diluée* par addition d'eau douce ou *concentrée* par évaporation spontanée à la température ordinaire. En outre, j'ai varié la composition de l'eau de mer, en substituant des substances organiques à une partie des constituants minéraux. J'ai cherché à me rendre compte du *mécanisme* de l'action que ces milieux ainsi modifiés exercent sur les êtres marins qui se trouvent aux stades A et B.

Je donnerai de suite une idée générale de l'orientation de mes recherches. J'ai été amené à attribuer au milieu marin deux actions très différentes, qu'il peut exercer sur les *Invertébrés* qui y sont plongés :

1° Une action générale, purement *physique*, dépendant de la *concentration moléculaire*, se manifestant à bref délai et semblable à celle que les solutions salines *hypotoniques* ou *hypertoniques* exercent sur les hématies de notre sang. Une *Méduse*, comme un globule rouge, gonfle par absorption d'eau dans les solutions hypotoniques; elle se ratatine par sortie d'eau dans les solutions hypertoniques, jusqu'à ce que l'équilibre de concentration moléculaire soit atteint. Sa surface se comporte comme une membrane *semi-perméable*. Les effets nuisibles d'une trop grande dilution de l'eau de mer peuvent être compensés jusqu'à un certain point par une addition de substances orga-

(1) MUSKENS. (*Tydschr. der ned. dierk. Vereen.*, 1893-94, IV, 314) considère la sol. NaCl 2.25 % comme physiologique pour le sang et les muscles des *Sélaciens*.

(2) J. LOEB. Ueber die relative Giftigkeit von destillirtem Wasser, Zuckerslösungen und Lösungen von einzelnen Bestandtheilen des Seewassers für Seethiere. *Pflüger's Arch.*, 1903, XCVII, 394-409.

niques, même toxiques, telles que l'urée, ou la saccharose, à condition que l'expérience ne soit pas prolongée trop longtemps.

2° Une action spécifique, dépendant de la nature *chimique* des substances ajoutées à l'eau de mer et ne s'exerçant qu'après leur *absorption*, qui est en général *fort lente*. Car l'*Invertébré* marin ne devient perméable aux substances dissoutes qu'à la longue et à condition que les solutions soient assez concentrées.

Ces deux actions, l'une très rapide et purement physique, ne comportant qu'un transport d'eau à travers une enveloppe *semi-perméable*, l'autre à longue échéance et portant sur le passage lent et très peu actif des substances dissoutes qui agissent alors par leur nature chimique, nous expliquent les résultats en apparence contradictoires que donnent certaines expériences où l'on expose des *Invertébrés* marins à l'action de solutions très diluées dont on a corrigé la dilution par une addition de substances organiques plus ou moins toxiques.

Voyez par exemple plus loin les expériences sur les *Méduses* ou sur les *Mollusques lamellibranches* plongés dans de l'eau de mer fortement diluée, et où l'on a cherché à compenser les effets de la diminution de concentration moléculaire, par une addition de quantités équimoléculaires de substances organiques. L'addition d'urée ou de saccharose exerce une influence *favorable* ou *défavorable* pour corriger la dilution, suivant les conditions de l'expérience : *favorable* dans les expériences de courte durée et ne comportant que l'addition de petites quantités d'urée ou de saccharose (la condition de concentration moléculaire intervenant seule), *défavorables* dans les expériences de longue durée où la totalité du déficit de concentration moléculaire a été compensée par une addition d'urée ou de saccharose. Dans ce cas, il y a absorption et action spécifique de la substance absorbée.

* * *

Parmi la foule innombrable des Organismes qui peuplent le golfe de Naples et que la *Stazione zoologica* m'offrait en abondance, mon choix s'est porté sur un petit nombre d'êtres ou d'organes, dont les manifestations vitales sont faciles à constater ou à provoquer : mouvements rythmés de l'ombelle des *Méduses*, mouvements des tentacules des *Actinies*, mouvements des piquants, des tubes ambulacraires et des pédicellaires des *Oursins*, mouvements des chromatophores des *Céphalopodes*, pulsations du cœur chez les *Mollusques*

Céphalopodes et *Gastéropodes* et chez les *Crustacés*, mouvements des appendices dorsaux ou mouvements de locomotion des *Mollusques nus*, mouvements des palettes des *Cténophores* et des cils vibratiles des *Mollusques lamellibranches*.

J'avais espéré également pouvoir utiliser les mouvements rythmés que présentent l'œsophage ou le jabot de l'*Aplysie*, l'intestin du *Poulpe*, de la *Seiche*, celui des *Crustacés*, etc., la trompe des *Siponcles*. Mais ces organes n'ont pas entièrement répondu à mon attente : ils se sont montrés inférieurs au cœur des mêmes animaux, comme moyens d'apprécier l'aptitude de l'eau de mer à entretenir la vie.

§ II. — L'eau de la baie de Naples et de l'aquarium de la Stazione zoologica.

Dans mes expériences de 1901, j'avais trouvé pour l'eau de mer de l'aquarium de Naples, une densité voisine de 1030 (prise à la *Balance de Westphal*) et un point de congélation $\Delta = -2^{\circ}11$ à $-2^{\circ}17$ (*Appareil de Beckmann*).

BOTTAZZI (1) avait trouvé en août et septembre que l'eau de mer du golfe de Naples ou de l'aquarium a une concentration moléculaire correspondant en moyenne à $\Delta = -2^{\circ}.29$ ($2^{\circ}.195$ à $2^{\circ}.36$), ou à une solution de NaCl à 3.783 %.

DEKHUYZEN (2) (p. 129) donne $-2^{\circ}.078$ pour Δ et 1.03055 comme densité de l'eau du golfe de Naples. Il ajoute qu'en novembre 1903, cette eau avait $\Delta = -2^{\circ}.105$.

PAUL PORTIER et MARCEL DUVAL (3) donnent $-2^{\circ}.08$ comme valeur de Δ pour l'eau de l'aquarium de Monaco.

A mon arrivée à Naples, au début du printemps de 1922, je fus étonné de trouver que la *Balance de Westphal* indiquait pour l'eau des aquariums une densité de 1027. C'était le même instrument qui, en 1901, accusait une densité de 1030. Or, la densité prise à la *Balance de Westphal* est le procédé le plus expéditif pour vérifier le degré de concentration moléculaire de l'eau de mer ou d'un mélange d'eau

(1) BOTTAZZI. Sulla regolazione della pressione osmotica negli organismi animali. *Arch. d. Fisiol.*, 1905-1906, III, 420.

(2) DEKHUYZEN. Sur la pression osmotique dans le sang et dans l'urine des poissons. *Arch. néerl. sc. ex. et. nat.*, 1905, sér. II, X, 120-136.

(3) PAUL PORTIER et MARCEL DUVAL. C. R. CLXXIV. 6 juin 1922.

de mer et d'eau douce. C'est cette valeur que j'ai utilisée dans toutes mes expériences. Une vérification s'imposait donc. M. GUIDO BOSSA a bien voulu l'exécuter pour moi, ce dont je le remercie ici. Il a déterminé, au milieu de mai 1922, les valeurs de la densité (*tube d'Ostwald*) et de l'abaissement du point de congélation (*Appareil de Beckman*) des liquides employés dans mes expériences.

Voici les chiffres de ses déterminations :

	Densité	Δ
Eau de mer prise directement dans la mer	1.0276 à 23°	2° 177
Eau de mer du bassin du laboratoire	1.0275 21°	2° 045
Eau du Serino	1.0001 24°	0° 020
Eau de mer prise à la mer, diluée avec un égal volume d'eau distillée	1.014 22° 6	1° 073
La même diluée avec eau du Serino	1.014 23°	1° 075
Eau de mer du laboratoire diluée avec eau distillée (volume égal)	1.013 20° 5	1° 023

Les tableaux de MARTIN KNUDSEN⁽¹⁾ dont je donne ici une partie, peuvent servir à calculer la salinité des mélanges dont on connaît la densité ou le point de congélation.

Densité à 0°	Δ	Sels ‰	Densité à 0°	Δ	Sels ‰
1108.7	— 0° 579	10.860	1021.77	1.466	27.105
1010.16	0.676	12.665	1023.22	1.567	28.910
1011.61	0.774	14.470	1024.676	1.668	30.715
1013.07	0.871	16.275	1026.13	1.769	32.520
1014.52	0.969	18.080	1027.58	1.872	34.325
1015.97	1.068	19.885	1029.04	1.974	36.130
1017.42	1.167	21.690	1030.5	2.08	37.935
1018.87	1.266	23.495	1031.95	2.181	39.740
1020.32	1.366	25.300	1033.413	2.286	41.545

Mes expériences ont été exécutées avec l'eau de l'aquarium du laboratoire mis à ma disposition, et dont la densité, prise à la *balance de Westphal*, a toujours été voisine de 1027. J'ai employé pour la dilution, l'eau douce de la distribution (*eau du Serino*), sa densité étant presque identique à celle de l'eau distillée⁽²⁾. Cela évitait

(1) Gefrierpunktabelle fuer Meerwasser. *Cons. perm. intern. p. explor. mer. Publication de circonstance*, n° 5, pp. 11-13, Sept. 1903. Copenhague.

(2) D'après le Dr DEL TORRE (citation empruntée à H. FÜHNER, *Zeits. f. allg. Physiol.*, 1908, VIII, 490), l'eau du Serino laisse un résidu sec de 0.2 gr. par litre. Ce résidu est surtout formé de *Carbonate de calcium*.

un gaspillage d'eau distillée et me mettait à l'abri de l'action toxique de certaines eaux distillées au moyen d'alambics en métal.

La densité de tous les mélanges employés par moi a été fréquemment contrôlée par la *Balance de Westphal*, qui était installée en permanence sur l'une de mes tables de travail. Le calcul et l'expérience montrent que la densité indique exactement la proportion d'eau de mer qui intervient dans un mélange d'eau de mer et d'eau douce.

L'eau de mer concentrée a été obtenue par évaporation spontanée de l'eau de mer à la température ordinaire (17° à 25°), dans de grandes terrines plates, placées dans un local peu exposé à la poussière.

Les différents mélanges étaient conservés dans de grands flacons bouchés, portant une étiquette indiquant la densité. Avant chaque expérience, le liquide était vivement agité, de manière à le saturer d'air. Les liquides étaient renouvelés assez souvent, vu leur consommation rapide par des expériences nombreuses. Au reste, ce n'est guère que dans les liquides concentrés (1043, 1050) que j'ai observé la formation d'un dépôt d'algues à chlorophylle dont je n'ai pas tenu compte.

Dans les lignes qui suivent, j'indiquerai le degré de concentration d'une eau de mer diluée ou concentrée, par sa densité. Ainsi 1013.5, 1027, 1054, etc., représenteront respectivement de l'eau de mer diluée avec un égal volume d'eau, de l'eau de mer naturelle, de l'eau de mer réduite par évaporation à la moitié de son volume, etc.

Les solutions de sucre et d'urée s'altèrent rapidement par fermentation; aussi les mélanges contenant ces substances n'étaient employés que le jour même de leur préparation.

§ III. — Coelentérés.

A. Méduses.

Je connais peu d'objets aussi favorables que les *Méduses* de taille petite ou moyenne, pour les études d'influences des milieux. Les mouvements rythmés et si réguliers d'expansion et de contraction de l'ombelle, qui rappellent les pulsations du cœur, se prêtent admirablement à l'observation, et indiquent immédiatement l'état de santé ou le degré de souffrance de l'animal. Ces mouvements ont d'ailleurs

fait l'objet des travaux classiques de nombreux expérimentateurs (1).

Enfin les *Méduses* sont connues pour l'étonnante facilité avec laquelle elles s'adaptent à des milieux de concentration saline très différente. *Aurelia aurita* vit aussi bien dans de l'eau de mer avec 0.5 % de sels (mer Baltique) que dans de l'eau qui en contient près de 5 %, soit 10 fois plus (KRUKENBERG, SEMPER).

Expérience (4 et 6-V-22). Le 4 mai à 12 h. 30, deux petits *Rhizostoma pulmo* A et B (A de 2-3 cm. de diamètre, B de 5 cm. environ) sont placés séparément dans deux cristallisoirs, reposant sur un fond noir, contenant chacun environ 200 cc. de liquide ; le liquide de A a une densité de 1015 (eau de mer diluée), celui de B de 1043 (eau de mer concentrée). Les deux animaux paraissent malades au début de l'expérience, mais ils se remettent bientôt et continuent leurs mouvements réguliers pendant toute la journée du 5 et celle du 6 mai. Le 6, à 17 1/2 h., ils semblent en bonne santé. On met fin à l'expérience.

On constate que A qui a séjourné dans l'eau diluée, a augmenté de volume (et par conséquent de poids) et paraît gonflé à éclater. On le retire de l'eau, et après l'avoir essuyé on le divise aux ciseaux en fragments aussi petits que possible, qui laissent écouler plusieurs cc. d'un liquide très aqueux, très pauvre en sels, à en juger par le goût. Le goût est le moyen le plus expéditif et le plus pratique de déterminer approximativement la richesse en sels d'un liquide dont la quantité n'est pas suffisante pour une détermination de densité ou de Δ . Le liquide dont A était imprégné, avait exactement le même goût que l'eau dans laquelle l'animal avait séjourné, goût rappelant celui du bouillon salé. B donna lieu à des constatations diamétralement opposées : B était ratatiné, avait diminué de volume, mais augmenté de consistance. Coupé en morceaux, il ne fournit que quelques gouttes d'une saumure ayant le même goût très désagréable que l'eau concentrée dans laquelle il avait vécu.

Une petite Méduse placée dans un liquide *hypotonique* (eau de 1015), se comporte donc comme les *hématies* des Mammifères. Elle gonfle par absorption d'eau jusqu'à ce que l'*isotonie* soit atteinte avec le milieu extérieur.

Réciproquement, placée dans un liquide *hypertonique* (eau de 1043), la Méduse se ratatine, une partie de son eau d'imbibition passant dans l'eau extérieure, jusqu'à ce que le liquide intérieur ait atteint le degré de concentration du liquide extérieur.

(1) EIMER (1874), ROMANES (1876-1877), KRUKENBERG (1887), LOEB (1899), BERGER (1900), V. UEXKÜLL (1900-1901), YERKES (1902), SANZO (1903), BETHE (1908-1909), BAUER (1909), WIDMARK (1913), SCHAEFER (1921), MC GLENDON (1917-1918).

La surface de la *Méduse* qui sépare ses tissus de l'eau extérieure, se comporte donc comme la couche superficielle des hématies, c'est-à-dire comme une *membrane semi-perméable*, à travers laquelle se réalise l'isotonie des deux milieux, par transport d'eau.

Il était tout indiqué d'essayer de soumettre des *Méduses* à des mélanges dans lesquels une partie des constituants salins du milieu liquide seraient remplacée, en proportion équimoléculaire, par une substance organique, la *saccharose* par exemple. Malheureusement l'expérience est impraticable avec la saccharose. Cette substance, (pénétrant sans doute par la voie entéro-cœlomique), constitue pour les *Méduses* un poison fort actif.

Expérience (26-V-22). — T. 25°. Trois *Rhizostoma pulmo* A, B, C, de 5 cm. de diamètre, sont placés, à 16 h. 30, dans de grands cristallisoirs contenant pour A, un litre d'eau de mer à 1013.5, pour B, un litre de la même eau diluée à 1013.5, mais additionnée de 60 gr. de saccharose, pour C, un litre de la même eau diluée additionnée de 120 gr. de saccharose. B et C donnent des signes de malaise et cessent bientôt leurs mouvements rythmés. Tout au plus obtient-on quelques séries de mouvements, surtout chez B, par une excitation mécanique. A 19 h. 30, A est en bonne santé, B très malade et C moribond. Le lendemain matin à 7 h. 30, A se porte bien, exécute toujours ses pulsations rythmées (94 à la minute), B est mort, C est non seulement mort, mais déjà à l'état de cadavre diffluent. Ainsi l'addition de sucre en proportion ne dépassant pas la concentration moléculaire de l'eau où les *Méduses* avaient vécu, a tué B et C, tandis que A a vécu dans la même eau, non additionnée de sucre. Ici la question de concentration moléculaire était hors de cause. C'est la saccharose comme telle qui a tué les *Méduses* B et C.

Les *Méduses* supportent mieux l'urée, quoique cette substance soit également pour elles un poison.

Expérience (7-VI-22). — Trois *Rhizostoma Pulmo* A (3-4 cm. diamètre), B (3-4 cm.), C (5 à 6 cm.) sont placés à 10 h. 40 dans des cristallisoirs A, B, C, contenant chacun 3/4 litre d'eau de mer à 1009 de densité.

On ajoute 2 % urée au liquide A, 1 % urée à B, rien à C.

A 12 h. 45, très légers mouvements des bords de l'ombelle chez A, B, C. A 14 h. 14, A et C sont trouvés morts. B a continué à vivre (mouvements rythmés de l'ombelle) toute l'après-midi. A 20 h., B vivait encore : le lendemain matin B est trouvé mort.

L'addition d'urée 1 % a donc permis à B de vivre pendant plusieurs heures dans une eau de mer trop pauvre en sels. L'urée a remplacé les sels. Mais à la dose de 2 %, l'action favorable de l'urée a été masquée par son action toxique.

A 15 h., C fut découpé aux ciseaux. Le liquide filtré très abondant, fourni par son corps gonflé, avait une densité de 1010, donc très voisine de celle (1009) de l'eau diluée dans laquelle l'animal avait vécu environ 3 h. Cela montre la rapidité étonnante avec laquelle se fait le transport de l'eau à travers la paroi semi-perméable de la *Méduse*, de manière à réaliser l'équilibre osmotique avec le milieu extérieur anormalement dilué.

Reprenons la comparaison de nos *Méduses* avec les hématies. Les hématies, perméables à l'eau, ne le sont pas aux sels, mais bien jusqu'à un certain point à l'urée.

La couche superficielle de la *Méduse* qui est perméable à l'eau, l'est-elle aussi aux sels (comme l'admettent QUINTON et LOEB au moins pour certains organismes marins) ? C'est là me semble-t-il une supposition gratuite et inutile.

QUINTON (1) et moi-même, avons établi que les substances étrangères ajoutées à l'eau de mer, peuvent pénétrer dans l'organisme de beaucoup d'animaux marins, mais rien ne prouve que le tégument externe représente ici la voie de l'absorption.

Quelques-unes de mes expériences de 1901 feraient plutôt naître l'idée que la surface absorbante est représentée par la muqueuse du tube digestif.

J'ai constaté en effet que si le transport de l'eau qui réalise l'isotonie entre l'animal et le milieu extérieur dilué ou concentré artificiellement, se fait assez rapidement, il n'en est pas de même de la pénétration dans le corps de l'animal des substances étrangères que l'on ajoute à l'eau de mer dans laquelle il vit. Celles-ci passent fort lentement dans le sang, par exemple chez *Carcinus maenas* (2).

(1) R. QUINTON, Communication osmotique chez l'Invertébré marin normal, entre le milieu intérieur de l'animal et le milieu extérieur. C. R., 1900, CXXXI, 905-908.

Perméabilité de la paroi extérieure de l'Invertébré marin, non seulement à l'eau, mais encore aux sels. C. R., 1900, CXXXI, 952-955.

(2) Je citerai par exemple mes expériences de 1904 (*Arch. de Biol.*, 1904, XX, 714) :

« Des *Carcinus maenas* séjournent dans de l'eau de mer additionnée de 5 ‰ de ferrocyanure de sodium. Au bout de cinq heures, on recherche ce sel dans le sang et dans le contenu de l'estomac au moyen de perchlorure de fer légèrement acidulé. A cet effet, le sang est reçu directement sur du papier à filtre qu'on laisse sécher. Les taches de sang ne donnent pas la réaction caractéristique du ferrocyanure, tandis que le contenu de l'estomac se colore en bleu (bleu de Prusse) par addition du perchlorure de fer acide. »

« Au bout de 23 h. de séjour, le sang donne la réaction du ferrocyanure. »
Résultats analogues pour le nitrate de sodium ajouté à l'eau de mer. La réaction des nitrates est plus forte pour le contenu stomacal que pour le sang.

Il en est probablement de même des *Méduses*. Jusqu'à preuve du contraire, j'admets donc que la surface extérieure de l'ombelle de *Rhizostoma pulmo* est comparable à la surface d'un globule rouge de notre sang, et fonctionne comme membrane semi-perméable, laissant passer l'eau, mais non les sels dissous.

En supposant qu'on arrive à déceler au bout de quelques heures dans les tissus de *Rhizostoma*, la présence de traces de *ferrocyanure* ou de *nitrate de sodium* chez les individus placés dans de l'eau de mer contenant ces sels, cela ne prouverait pas encore qu'ils ont pénétré par la voie du tégument externe. Comme pour les expériences faites sur *Carcinus maenas*, l'explication la plus plausible me semblerait être, dans ce cas, une pénétration par le système des *canaux gastro-vasculaires*, équivalent physiologique du tube digestif de *Carcinus*.

La théorie que j'expose ici, considère l'Invertébré marin, ou tout au moins la Méduse *Rhizostoma pulmo*, comme limité par une *membrane semi-perméable* et cherche à expliquer les effets de l'immersion de l'animal dans de l'eau de mer diluée ou concentrée, par un transport de l'eau, transport qui tend à l'égalisation de la concentration moléculaire du milieu intérieur de l'animal et du milieu extérieur.

Cette théorie a été attaquée par LOEB⁽¹⁾ à propos de ses expériences

Des crabes furent mis dans de l'eau de mer rendue hypertonique ($\Delta = -2^{\circ}.52$) par addition de 10 ‰ de nitrate de sodium. Au bout de 48 h., le sang de ces Crabes donnait $\Delta = -2^{\circ}.40$.

L'équilibre osmotique était donc presque atteint. Mais cet équilibre provenait moins d'une entrée de nitrate dans le sang que d'un échange d'eau entre le sang et l'eau extérieure. En effet le dosage des nitrates dans le sang et dans l'eau extérieure montra que le sang contenait 5 fois moins de nitrates et que l'augmentation de Δ du sang était donc due pour les 4/5 très probablement à un transport d'eau. « Il est fort possible que chez *Carcinus maenas*, la branchie soit seulement perméable à l'eau, l'intestin étant à la fois perméable à l'eau et aux sels. Dans cette manière de voir, les échanges d'eau tendant à égaliser les conditions de pression osmotique auraient leur siège au niveau de la membrane branchiale, tandis que les échanges de sels se feraient à travers l'épithélium intestinal. »

P. 715 « Un *Octopus* est placé dans de l'eau de mer contenant 2 ‰ de *ferrocyanure de sodium*. On le saigne au bout d'une heure 35 m. Le sang ne donne pas la réaction du ferrocyanure. »

(1) J. LOEB. Ueber die relative Giftigkeit von destillirtem Wasser, Zuckerlösungen und Lösungen von einzelnen Bestandtheilen des Seewassers für Seethiere. *Pflüger's Archiv*, 1903, XCVII, 394-409.

J. LOEB admet que les animaux marins peuvent se comporter de trois façons différentes quand on les soumet à l'action de solutions plus ou moins concentrées. Les uns, comme *Fundulus*, supportent même l'immersion dans l'eau distillée. Pour d'autres, comme *Gammarus*, les solutions de chlorure sodique, même isotoniques, sont aussi nuisibles que l'eau distillée. Enfin une troisième catégorie d'animaux marins se comportent comme s'ils étaient limités par une membrane semi-perméable.

sur un petit *Crustacé* marin du genre *Gammarus*. A mon avis, ces expériences prouvent que *Gammarus* se comporte autrement que *Rhizostoma pulmo*, autrement que les piquants d'*Oursin*, autrement que les cœurs d'*Aplysie*, de *Poulpe* ou de *Langouste*, objets pour lesquels les conditions de l'isotonie physique doivent être mises au premier plan.

Je ne discuterai pas les explications anciennes, et antérieures aux notions d'*isotonie*, mises en avant par BEUDANT (1), FÉLIX PLATEAU (2), PAUL BERT (3), DE VARIGNY (4). J'ai cité plus haut les expériences de QUINTON tendant à établir que l'*Invertébré marin* est non seulement perméable à l'eau, mais également aux sels.

Expérience (14-IV-22). — Un petit *Rhizostoma pulmo* placé dans de l'eau de mer concentrée (densité 10525) a résisté plusieurs heures et a donné encore quelques faibles battements 4 ½ h. après son immersion. Au bout de quelques minutes, le rythme rapide du début (130 pulsations par minute) s'est fortement ralenti et est devenu irrégulier, des arrêts plus ou moins longs venant interrompre la série des battements : 50, 35, 21, 18, 19, 38 par minute, puis plus tard 14, 22, 7, 8, 11, 1, 6, 10, 62, 40... par minute.

Nous pouvons donc fixer les limites extrêmes de concentration de l'eau de mer pour *Rhizostoma pulmo* entre 1013 et 1052.

(1) BEUDANT. Sur la possibilité de faire vivre des Mollusques d'eau douce dans les eaux salées et des Mollusques marins dans les eaux douces. *Ann. Chim. et Phys.* (2), 11, 1816, 32-41.

(2) FÉLIX PLATEAU. Recherches sur les Crustacés de Belgique. *Mém. Ac. R. Belg.*, 1870, XXXV, 60-64.

Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. *Mém. Ac. Belg.*, 1871, 36 ; *C. R.*, juillet 1871 ; *C. R.*, 1883, XCVIII, 467-469.

(3) P. BERT, Sur les phénomènes et les causes de la mort des animaux d'eau douce que l'on plonge dans l'eau de mer. *C. R.*, 1871, LXXIII, 382-385, 464-467.

La mort des animaux d'eau douce que l'on plonge dans l'eau de mer. *C. R. Soc. Biol.*, 1873, XXIII, 59-61.

Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce, qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement. *C. R.*, 1883, XCVII, 133-136.

Animaux d'eau douce dans l'eau de mer. Animaux d'eau de mer dans l'eau dessalée. Animaux d'eau de mer dans l'eau sursalée. *C. R. Soc. Biol.* (2), 1885, 525-527.

Voir aussi :

O. VON FÜRTH, *Vergl. chem. Physiol. d. niederen Tiere*. Iena, 1903. Die Anpassung mariner Organismen an das Seewasser, 618-621. Die Anpassung von Süßwassertieren an Salzwasser, 622-630.

C. SEMPER, *Die Natürlichen Existenzbedingungen der Tiere*, 1880, 39-40.

(4) DE VARIGNY. Influence exercée par les principes contenus dans l'eau de mer sur le développement des animaux d'eau douce. *C. R.*, 1883, XCVII, 54-55.

Expérience (6-IV-22). — *Oceania Conica*, jolie petite *Méduse* (à peine 1 cm. de long) avançant à reculons par sauts brusques. On en place plusieurs échantillons dans une série de cristallisoirs, contenant de l'eau de densité croissante. Survie de 40 heures dans l'eau à 1020, de 2 1/2 h. dans l'eau à 1019, survie analogue à 1037. Mort rapide dans 1039 et les concentrations supérieures à 1039 ; id. dans les liquides plus dilués que 1019. Limites extrêmes : 1019 à 1037.

B. Actinies.

Expérience (4-V-22). — Séries d'*Eupagurus Prideauxii* avec *Adamsia palliata* dans différents échantillons d'eau. Les *Adamsia* résistent beaucoup mieux à la dilution et à la concentration que les *Eupagurus*. Elles vivent plusieurs heures dans 1021, 1039, 1041 et même 1045, mais meurent rapidement dans 1011, 1013, 1015, 1017 en présentant leurs tentacules étalés et immobiles.

Limites extrêmes : probablement 1019 et 1045.

C. Cténophores.

Expérience (6-V-22). — *Callianira bialata*. Le jeu des palettes reste parfait dans 1021, 1022, 1032, 1037. Le jeu des palettes est arrêté par 1019, mais reprend cependant si on remet *Callianira* dans 1027 (eau de mer).

Expérience (14-IV-22). — *Beroe Forskali*. Les mouvements des palettes s'arrêtent presque immédiatement dans 1.0186 (2 eau mer, 1 douce) ⁽¹⁾, à plus forte raison dans 1.013.5, également dans 1.013.5 additionné de 2 % urée.

§ IV. — Echinodermes.

Piquants, ambulacres et pédicellaires des Oursins.

Un fragment de carapace de *Spherechinus granularis* ou de *Strongylocentrotus lividus* déposé (les piquants en haut) dans une capsule remplie d'eau de mer, montre, comme on le sait, pendant des heures, ou même des jours, une agitation continuelle des piquants, des différentes espèces de pédicellaires et parfois des tubes ambulacraires. C'est un spectacle des plus curieux à suivre à la loupe. J'ai donné le

(¹) D'après A. DE VARIGNY, (C. R. Soc. Biol., 5 févr. 1887), *Beroe ovata* devient malade dans un mélange à parties égales d'eau de mer et d'eau douce, de même dans le mélange de 3 p. eau de mer pour 1 d'eau douce. Si le séjour dans l'eau diluée n'est que de peu de minutes, l'animal replacé dans de l'eau de mer normale, se remet complètement. Le mélange d'une p. eau douce avec 5 p. eau mer est bien supporté. (D'après Biol. Centralbl., 15 avril 1887, p. 127.)

premier les preuves physiologiques de l'existence dans les téguments externes des *Echinus*, d'un réseau nerveux reliant l'activité de ces différents appendices (1).

J'ai fait de nombreuses expériences préliminaires destinées à déterminer les limites extrêmes de dilution ou de concentration que peuvent supporter les piquants et les pédicellaires. On constate d'assez grandes différences d'un animal à l'autre, ou même pour les différents fragments d'un même animal, quant à la durée de la survie.

Expérience (17-IV-22). — Fragments de carapaces d'Oursins avec piquants et pédicellaires.

Mort plus ou moins rapide dans 1000, 1015. Survie dans 1019, 1021, 1029. Mort dans 1035, 10385, 1044.

(18-IV-22). — Id. 1017, 1019, 1021, 1023, 1033, 1035 sont parfaitement supportés ; 1015, 1037, 1039 arrêtent les mouvements au bout de quelques heures ; 1040, 1041 causent la mort au bout d'un temps plus ou moins long ; 1011, 1013 tuent rapidement.

(4-V-22). — Mort : 1011, 1013, 1015. Survie : 1017, 1019, 1037. Mort : 1041, 1045.

(7-V-22). — Expériences sur 1008, 1012, 1015, 1017, 1037, 1039, 1041, 1045, 1055.

Au bout de 2 ½ h., survie seulement dans 1015, 1017, 1019, 1039.

Au bout de 9 h., survie seulement dans 1017, 1019.

Au bout de 20 h., survie seulement dans 1019.

Il résulte de ces expériences qu'on peut fixer à 1015 environ la limite de résistance des piquants et des pédicellaires d'*Oursin* à la dilution de l'eau douce. A 1014, la mort est certaine dans un délai \pm rapide.

(1) LÉON FREDERICQ, Contribution à l'étude des Echinides. *Arch. Zool. exp.*, 1876, V, 438.

« Outre le système nerveux dont il vient d'être question, les faits suivants plaident en faveur de l'existence d'un plexus nerveux situé dans l'épaisseur de la peau qui recouvre le test à l'extérieur. Si l'on blesse ou pique un endroit circonscrit du tégument externe, on voit aussitôt les piquants, les pédicellaires situés dans un certain rayon, s'abaisser vers le point irrité, dans un but de défense. L'expérience réussit également bien sur des fragments complètement séparés du reste de l'animal. C'est dans l'épaisseur du tégument externe que se trouvent les voies de transmission entre l'endroit irrité et les muscles qui meuvent les piquants et les pédicellaires. Car, en traçant avec un fin scalpel des entailles linéaires dans la couche molle de la peau, on limitera l'étendue du champ qui prend part à ces mouvements de défense. On peut circonscire des espaces en forme de losange, de quadrilatère et suivant que l'on irrite un point situé à l'intérieur ou à l'extérieur de la surface ainsi délimitée, les piquants et les pédicellaires s'y mettent seuls en mouvement ou restent seuls immobiles ».

Voir aussi : BOTTAZZI, Pédicelles ambulacraires d'*Astropecten aurantiacus*, fig. 3. *Arch. ital. Biol.*, 1897, XXVIII, 81-90. Par pédicelles ambulacraires, l'auteur entend évidemment non les *pédicellaires* proprement dits mais les *tubes ambulacraires*.

Ce point étant acquis, j'ai voulu voir si c'était la diminution de concentration de tel ou tel sel (facteur chimique) qui entraînait la mort dans 1013.5 ou si au contraire il s'agissait d'une condition purement physique : la diminution de concentration moléculaire. C'est cette seconde hypothèse qui s'est vérifiée.

Expérience (18-V-22). — ne portant que sur la comparaison de fragments d'*Oursins* placés les premiers dans eau à 10135, les autres dans eau à 10135 additionnée de 10 % de saccharose. La survie a été notablement plus longue dans l'eau de mer diluée, additionnée de sucre.

Expérience (10-V-22). — A 5 h. 25, fragments d'*Echinus* dans :

- A eau de mer ;
- B eau de mer diluée de moitié (1014) ;
- C eau de mer diluée de moitié, additionnée de 10 % saccharose ;
- D » » » » » » 5 % glycose ;
- E » » » » » » 2 % urée ;
- F solution de 35 ‰ NaCl dans eau douce.

Au bout d'une demie heure, la préparation A seule est très active. Dans les heures qui suivent, les résultats sont peu nets. Le lendemain à 8 h. m., donc au bout de 14 h., mouvements très actifs des piquants et pédicellaires de A, mouvements spontanés des piquants dans C et D. Quant à B, E et F, les fragments d'oursins n'y montrent plus aucun mouvement spontané et on ne les provoque pas, comme d'habitude, par la piqure du tégument au moyen d'une pointe d'aiguille.

La comparaison de B (1014) et de C (1014 + saccharose) ou D (1014 + glycose) est intéressante. On voit que le déficit salin de l'eau à 1014 peut être compensé par addition de diverses substances organiques (10 % saccharose, 5 % glycose, proportions qui correspondent aux poids moléculaire de ces substances et qui représentent approximativement — 1° d'abaissement du point de congélation, c'est-à-dire la moitié de la concentration moléculaire de l'eau de mer). Il s'agit donc bien d'une condition physique d'*isotonie* et d'équilibre de concentration moléculaire, bien plus que de composition chimique des liquides en expérience.

Expérience (6-VI-22). — Je place une série d'*Echinocentrotus lividus* dans de l'eau de mer à différentes concentrations, le 6 juin à midi. Le lendemain matin à 8 h. les *Oursins* sont vivants dans l'eau à 1019 et même dans 1016. Le premier a un liquide cavitaire de densité 1019.5, le second de 1019. En quelques heures l'équilibre osmotique était donc atteint ou presque atteint. J'avais constaté avant l'expérience que le liquide cavitaire d'autres *Oursins*, ayant vécu dans le même aquarium, avaient un liquide cavitaire de 1026.5 de densité.

§ V. — *Sipundelus nudus*.

A. Muscles.

Parmi les *Vers* que la *Stazione zoologica* fournit aux expérimentateurs, *Sipunculus nudus* a été un objet de prédilection pour les recherches de plusieurs physiologistes (1).

J'ai essayé d'utiliser des languettes découpées dans la paroi du corps de *Sipunculus*. Chaque languette était tendue au moyen de deux épingles au-dessus du fond d'une cuvette à dissection, de manière à ce que la surface toute entière du fragment fût baignée par le liquide en expérience. Les échanges avec les liquides extérieurs paraissent se faire avec une extrême lenteur.

Aussi les préparations résistent pour ainsi dire jusqu'à la putréfaction à l'action des liquides hypertoniques ou hypotoniques auxquels on les soumet. En voici un exemple.

Expérience (4-V-22). — 8 h. m. Fragments de la paroi musculaire, plongés dans eau à 1011, 1015, 1019, 1027, 1037, 1041, 1045. Le lendemain 5 mai à 9 h. m. toutes les préparations étaient vivantes et se contractaient énergiquement quand on les soumettait à l'excitation électrique (pile, chariot de du Bois-Raymond avec trembleur).

J'ai renoncé à poursuivre les expériences sur un objet aussi résistant.

DEKHUYZEN (2) a constaté que la paroi du corps des *Sipunculides* se conduit vis-à-vis de l'eau de mer extérieure comme une membrane semi-perméable. Les animaux absorbent de l'eau dans les milieux hypotoniques, ils en perdent dans les milieux hypertoniques. J'ai cru inutile de répéter ces expériences, très analogues à celles que j'ai faites sur les *Méduses*, *Oursins*, etc.

B. Hémolyse chez *Sipunculus nudus*.

On laisse déposer du sang de *Sipunculus nudus*. On décante le plasma et répartit les globules dans une série de tubes dans lesquels on verse de l'eau de mer diluée respectivement à 1011, 1013, 1015, 1017, 1019, 1026. Au bout de quelques heures, 1017 montre une très

(1) KRUKENBERG (1886), CUÉNOT (1891), METALNIKOFF (1898), V. MACK (1901), MAGNUS (1903), V. UEXKÜLL (1896, 1903), BOTTAZZI (1906), DEKHUYZEN (1921).

(2) C. DEKHUYZEN, Sur la semi-perméabilité biologique des parois extérieures des *Sipunculidés*. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 20 sept. 1920, CLXXII, 238-241.

légère hémolyse. Hémolyse accentuée dans 1011, 1013, 1015. Pas d'hémolyse dans 1019 et 1026.

1017 représente donc la limite au point de vue de l'hémolyse.

BOTTAZZI (1) opérant avec une solution de NaCl dans l'eau distillée avait fixé cette limite à environ 2.75 % NaCl, résultat voisin du mien.

§ VI. — Tuniciers.

Expérience (5-V-22). — *Salpa bicaudata*. Mouvements de la colonie arrêtés en quelques minutes dans 1013, 1015, 1017 et dans 1045, un peu plus tardivement dans 1041. *Salpa* supporte 1037, 1035 pendant plusieurs heures.

§ VII. — Mollusques lamelibranches.

Expérience (8-VI-22). — Un certain nombre de *Moules* vivantes (*Mytilus edulis*) sont ouvertes par section du muscle adducteur et coupées en deux moitiés adhérent aux valves. On vérifie à l'œil nu ou à la loupe, par l'examen *ultramicroscopique* (2) en plein soleil, l'activité des cils vibratiles à la surface des branchies et sur les franges marginales du manteau. Ces *Moules*, ouvertes largement, sont immergées dans des cristallisoirs contenant des échantillons d'eau de mer de différentes concentrations (1010, 1013.5, 1026, 1032, 1034, 1045, 1050).

Au bout d'une demi-heure, mouvements des cils arrêtés dans 1010 et 1050, mais très actifs dans 1013.5, 1026, 1032, 1034, 1045. Le lendemain, après 16 h. de séjour, mouvements des cils manifestes dans 1013.5, 1032, 1034, arrêtés dans 1045.

L'eau à 1010 s'est montrée trop diluée dans cette expérience, mais non dans la suivante.

Le déficit en sels peut-il être compensé par addition d'urée ou de sucre ? L'expérience va nous répondre :

Expérience (11-VI-22). — Des *Moules* ouvertes sont placées : A dans de l'eau de mer diluée à 1010, B dans la même eau à 1010 additionnée de 5 % saccharose, C dans 1010 + 10 % saccharose, D dans 1010 + 1 % urée, E dans 1010 + 2 % urée.

(1) BOTTAZZI. Resistenze dei corpuscoli rossi di Scyllium e di Sipunculus a cedere rispettivamente l'emoglobina e l'emeritina. *Arch. di Fisiol.*, 1906, 111, 495.

Aussi dans : H. WINTERSTEIN, *Handbuch der vergl. Physiol.*, Bd. I, Th. II, 587.

(2) Pour le procédé de la vision ultramicroscopique des cils vibratiles voir LÉON FREDERICQ, *Bull. Acad. r. Belg., Cl. d. Sc.*, mai 1914. Aussi *Arch. intern. Physiol.* 1914, XIV.

On examine à l'œil nu, ou à l'œil armé d'une simple loupe, les reflets lumineux en forme de stries brillantes parallèles présentés par la branchie de *Mytilus* éclairée par la lumière solaire directe ou par une lampe électrique. Le reflet lumineux présente un tremblement ondulatoire correspondant aux mouvements des cils vibratiles.

4 heures après, les cils continuaient leurs mouvements dans toutes les préparations. Au bout de 8 heures les cils étaient paralysés partout, sauf dans A. L'action protectrice de l'augmentation de concentration moléculaire de l'addition de sucre ou d'urée n'avait pu se manifester, la dilution n'avait pas été poussée assez loin. L'action toxique de ces additions avait pu se manifester au bout de 8 h.

Expérience analogue avec de l'eau de mer deux fois plus diluée (1005) — 11.VI.22.

Des *Moules* ouvertes sont placées A dans de l'eau de mer diluée à 1005, B dans la même eau additionnée de 2.5 % Saccharose, C dans 1005 + 5 % Saccharose, D dans 1005 + 0,5 % urée, E dans 1005 + 1 % urée. Au bout de 4 heures, la préparation A est morte, B et D mortes en certains endroits, vivantes dans d'autres, C et E montrent encore les mouvements des cils vibratils. La Sacharose et l'urée ont donc été utiles par leurs propriétés physises (osmotiques) dans cette expérience de courte durée, nuisibles dans l'expérience précédente de durée plus longue, à cause de leur individualité chimique.

§ VIII. — Mollusques gastéropodes.

A. *Janus cristatus*.

Joli petit *Mollusque nu*, à appendices dorsaux en mouvement, pour ainsi dire continuels.

Expériences (19-V-22). — Mort rapide dans 1008, 1012, 1014, 1043, 1050, 1055. Autotomie de quelques appendices dans 1043, 1050, 1055. Survie plus ou moins longue dans 1019, 1039 et dans une solution pure de NaCl 35 ‰. Survie dans 1014 additionné de 10 % sucre.

(20 mai). — Deux *Janus* dans eau à 1014 et deux dans la même eau additionnée de 10 % sucre.

Au bout de deux heures, dans 1014, un individu mort, l'autre agonisant. Dans 1014 + 10 % sucre, les deux *Mollusques* bien portants.

Conclusion. — L'addition de sucre peut jusqu'à un certain point compenser le déficit des sels. C'est une question d'isotonie, c'est-à-dire de conditions physiques du milieu plutôt que de conditions chimiques.

B. *Tethys leporina*.

Expérience (4-V-22). — Un assez grand exemplaire de *Tethys leporina* a vécu plusieurs jours dans eau à 1035. Un autre n'est mort qu'au bout de 22 heures dans eau à 1043.

C. Cœur d'*Aplysia limacina* et d'*A. depilans*.

Perfusion du cœur. — Un assez grand exemplaire d'*Aplysia* (500 gr.) est ouvert par la face ventrale, étalé de force et cloué sur

une planche (1). On met le cœur à nu et on fixe une canule par l'oreillette jusque dans le ventricule. On détache le cœur et on le suspend verticalement au tube de caoutchouc qui amène le liquide de perfusion (sang de l'animal (2) ou eau de mer, pour commencer). (Voir fig. 1).

Comme l'ont vu STRAUB et SCHÖNLEIN et comme HENRI FREDERICQ l'a constaté pour le cœur d'*Octopus* (3), le ventricule isolé d'*Aplysia* ne bat pas, tant qu'il est vide. Il faut une certaine pression intérieure, peu élevée d'ailleurs, pour provoquer ses pulsations. Le liquide de perfusion amené à l'extrémité auriculaire du cœur, s'écoule par les branches de l'aorte restées perméables. Si l'écoulement est trop abondant, on le modère en rétrécissant l'orifice d'écoulement au moyen d'une petite pince à pression. La pince à pression, fixée ainsi à l'extrémité inférieure aortique du cœur, sert à transmettre les pulsations, par l'intermédiaire d'un fil, à un levier enregistreur mobile dans un

(1) Pour l'anatomie du cœur et le mode de préparation, voir W. STRAUB. Beiträge z. physiol. Methodik mariner Thiere. 1 *Aplysia*. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel, 1903-4, XVI, 458-468, Taf. XVII, fig. 1-5.

Voir aussi : RANSOM, On the cardiac rythm of Invertebrata. *Journ. of Physiol.*, 1883-84, V, 260-341.

K. SCHÖNLEIN, Ueber das Herz v. *Aplysia limacina*. *Z. f. Biol.*, 1894, XII (N. F.), 187-220. Fig. 1, p. 188, représente l'aspect extérieur d'une *Aplysie*.

W. STRAUB, Zur Physiologie des *Aplysienherzens* et Fortgesetzte Stud. a. *Aplysienherzen*. *Pflüger's Archiv*, 1901, LXXXVI, 504-532 et 1904, CIII, 429. Fig. 1, 2 et 3 représentent le cœur de l'*Aplysie*.

CARLSON, Comparative Physiol. of the Invertebrate Heart. *Zeits. f. allg. Physiol.*, 1906, VI, 286-314.

Parmi les travaux sur la physiologie des *Aplysies*, citons :

FIL. BOTTAZZI u. P. ENRIQUES. Ueber die Beding. des osmot. Gleichgewichts. I. Die osmot. Eigens. d. Magenwand der *Aplysien*. *Arch. f. Physiol.*, 1901, Suppl., 109-170. Les auteurs constatent la semi-perméabilité de la paroi du tube digestif d'*Aplysia*.

BOTTAZZI et ENRIQUES, (Syst. nerv. viscéral.). *Rivista di Sc. biol.*, 1899, I, 1-88, 837-920; *Arch. ital. Biol.*, 1900, XXXIV, 111-144; et *Z. f. Biol.*, 1901, XLI.

FR. FRÖHLICH, (Système nerveux). *Z. f. allg. Physiol.*, 1910, XI, 121-140, 141-144.

RUB. DITTLER, (Mouvements du jabot). *Pflüger's Arch.*, CXLI, 527-540.

E. TH. V. BRÜCKE, (Mouvements du jabot). *Pflüger's Arch.*, 1905, CVIII, 192-215.

JORDAN, (Locomotion). *Z. f. Biol.*, XLI, 196.

(2) Dès qu'on ouvre une *Aplysie*, il s'écoule au dehors une quantité considérable de sang (300 à 400 cc. pour une grande *Aplysie* de 750 gr.). Ce liquide est évidemment le meilleur aliment du cœur. Il est très pauvre en matériaux organiques et a une composition très voisine de celle de l'eau de mer. Il est souvent souillé par la sécrétion colorée en violet chez *Aplysia limacina*. L'eau de mer naturelle est aussi un excellent liquide de perfusion, tant pour le cœur d'*Aplysie*, que pour celui des *Céphalopodes* et des *Crustacés*.

(3) Pour la technique de la perfusion du cœur d'*Aplysia*, d'*Octopus* et de *Palinurus*, j'ai employé un appareil presque identique à celui qui a servi à HENRI FREDERICQ pour ses recherches sur la physiologie du cœur d'*Octopus*.

plan vertical autour d'un axe horizontal. Le levier est plus ou moins tendu au moyen d'un petit poids, ou mieux encore par une seconde petite pince à pression qui rattache le fil venant du cœur au levier. Il inscrit le tracé sur le papier enfumé du cylindre enregistreur de Ludwig. Un chronographe Jaquet donne le tracé du temps en secondes. L'énergie des pulsations ventriculaires, la régularité de leur rythme, etc., varient énormément d'un animal à l'autre. La longueur du levier, le point d'attache du fil de transmission ont aussi leur influence sur l'amplitude des graphiques. Aussi ne doit-on comparer entre eux que les graphiques pris sur le même cœur et dans des conditions mécaniques identiques. Quant aux liquides d'irrigation, ils sont contenus dans deux flacons (qui dans quelques expériences étaient transformés en flacons de Mariotte) à écoulement, reliés au cœur par des tubes en caoutchouc accouplés au moyen d'un tube en T.

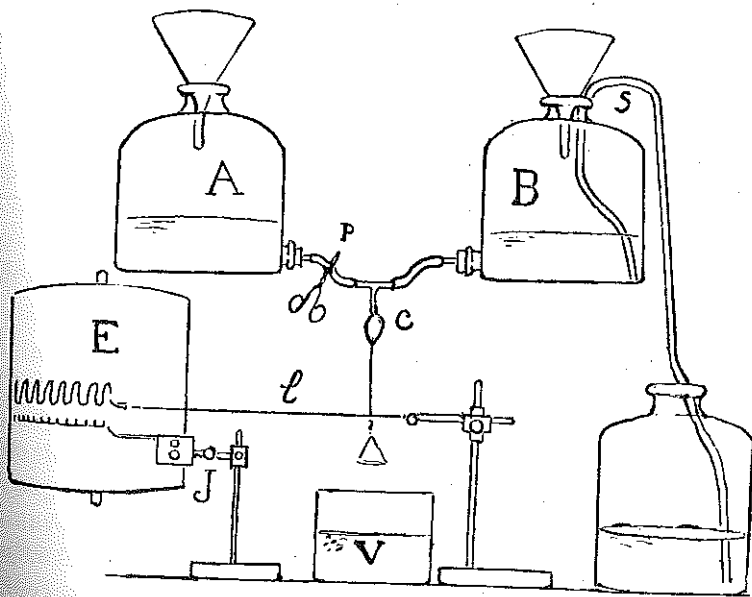


FIG. 1. — Appareil pour la perfusion du cœur d'*Aplysie*, d'*Octopus*, de *Palinurus*, etc.
 A. Réservoir d'eau de mer.
 B. Réservoir contenant un autre liquide. Le siphon S sert éventuellement à vider B pour y remettre un troisième liquide.
 c. Le cœur alimenté par A ou B suivant la position de la pince de Péan P.
 l. Levier inscripteur.
 E. Appareil enregistreur.
 V. Vase recevant le liquide d'irrigation écoulé du cœur. Ce liquide peut être remis dans A ou B.
 J. Chronographe Jaquet.

La branche verticale du T est très courte ainsi que le tube en caoutchouc qui le rattache à la canule cardiaque. De cette manière la substitution d'un liquide à l'autre se fait en un petit nombre de secondes, l'es-

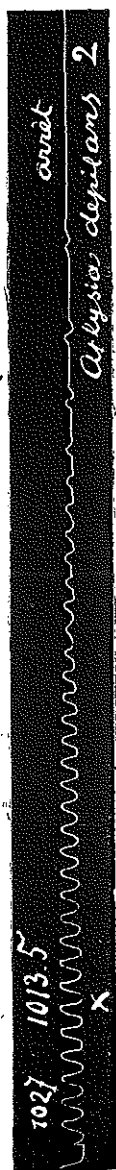


FIG. 2. — Pulsations du cœur d'*Aplysia depilans*. Diminution d'amplitude des pulsations, puis arrêt du cœur par substitution (en X) à l'eau de mer diluée de moitié (1013.5) à l'eau de mer naturelle (1027).

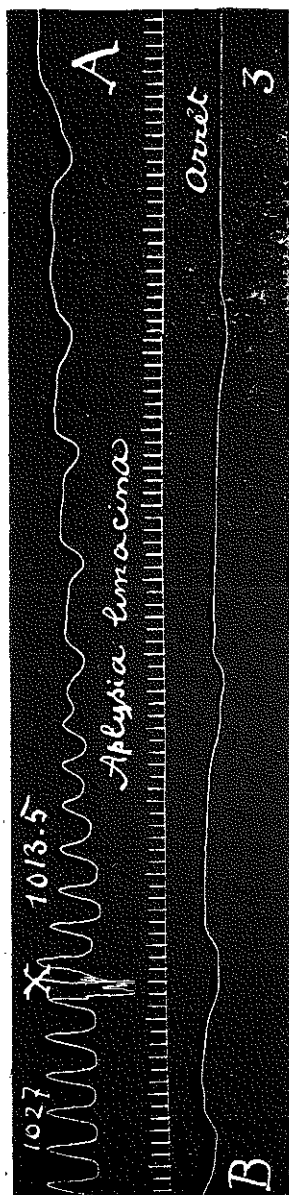


FIG. 3. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina*. Arrêt du cœur par substitution (en X) d'eau de mer diluée de moitié (1013.5) à l'eau de mer naturelle (1027). Horloge à secondes. La seconde ligne B est la continuation directe de la première A. Horloge à secondes.

pace nuisible commun étant réduit au strict minimum. Le tube qui amène le liquide de perfusion était laissé perméable ou obturé par l'enlèvement ou le placement d'une pince à pression (pince de Péan). Le déplacement de la pince assurait le changement instantané du liquide, de telle sorte que le liquide nouveau arrivait au cœur en un petit nombre de secondes.

En général, le cœur se met à battre vigoureusement aussitôt qu'on l'irrigue au moyen d'eau de mer ou d'eau modérément concentrée ou diluée. Mais il cesse de battre si la proportion d'eau douce est trop forte. Il faut en général parties

égales d'eau douce et d'eau de mer (densité 1013.5) pour arrêter immédiatement les battements du cœur chez la plupart des Aplysies

(fig. 2-3). Chez certaines *Aplysies*, l'arrêt s'obtient déjà avec de l'eau de mer diluée avec moitié d'eau douce (densité voisine de 1018). Parfois l'arrêt s'accompagne d'une contracture du muscle cardiaque qui meurt en systole (fig. 4).

L'arrêt du cœur par irrigation d'eau de mer diluée n'est pas définitif. Si l'on n'attend pas trop longtemps pour redonner de l'eau de mer à concentration normale, les battements reprennent rapidement et la restauration paraît complète. On peut, en faisant alterner l'irrigation d'eau de mer pure et d'eau de mer diluée, produire à volonté plusieurs fois de suite des arrêts du cœur intercalés entre des séries de pulsations plus ou moins normales.

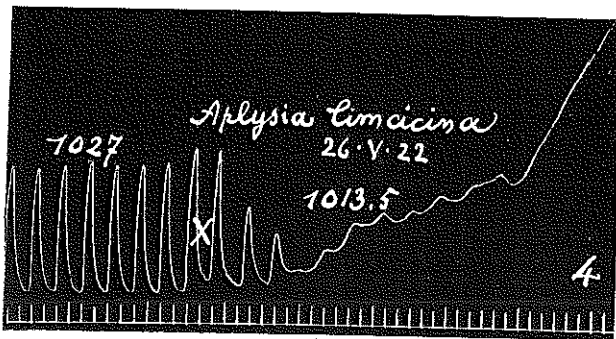


FIG. 4. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina*. La substitution (en X) d'eau de mer diluée de moitié (1013.5) à l'eau naturelle (1027) produit une augmentation du tonus qui se transforme en contracture et amène l'arrêt du cœur.

La reprise des pulsations sous l'influence d'une irrigation d'eau de mer, après un arrêt ou un ralentissement dû à l'action d'une solution trop diluée ou de composition nuisible, se fait en général graduellement. La restauration demande plus de temps que n'en avait mis l'action nuisible pour s'établir. Ce rétablissement est souvent accompagné de phénomènes singuliers. Le cœur, avant de reprendre ses battements normaux, passe par une phase d'accélération suivie d'une phase de ralentissement très passagère (fig. 5 et 6).

Ajoutons que le cœur d'*Aplysia* (comme celui de *Palinurus* ou même celui d'*Octopus*) a une tendance, quand il est placé dans des conditions physico-chimiques défavorables, à présenter des arrêts temporaires plus ou moins périodiques, donnant lieu à la formation de groupes de pulsations.

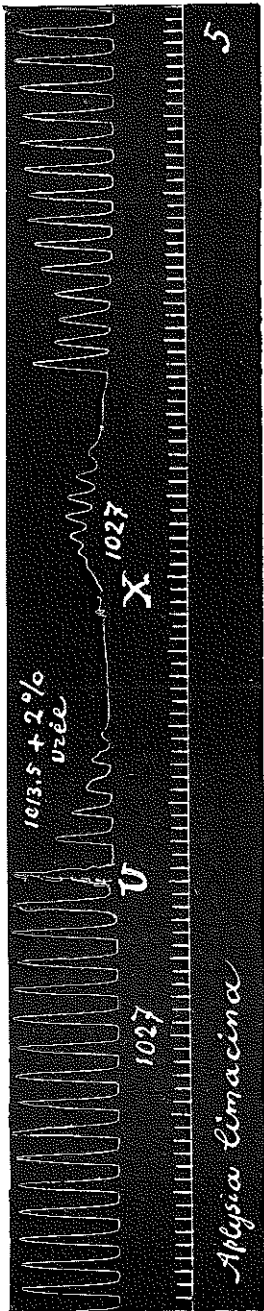


FIG. 5. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina*, irrigué par eau de mer à 1027, puis, de U à X, par eau de mer à 1013.5, additionnée de 2 % urée, puis, de nouveau par eau de mer à 1027, à partir de X. Arrêt du cœur par 1013.5 + urée. Rétablissement du rythme par eau à 1027. Dans la reprise il y a un arrêt temporaire.

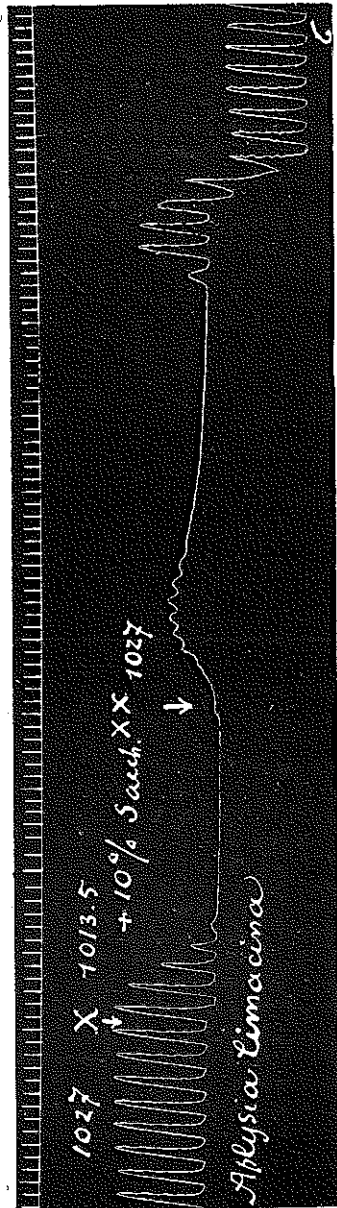


FIG. 6. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina*, irrigué par eau de mer à 1027, puis de X à XX, par eau de mer à 1013.5; additionnée de 10 % saccharose, puis de nouveau par eau de mer à 1027, à partir de XX. Arrêt du cœur par 1013.5 + saccharose. Rétablissement du rythme par eau à 1027 (en XX). Dans la reprise il y a un arrêt temporaire, comme dans la fig. 5. Horloge à secondes.

Fig. 5 et 6 sont deux phases d'une même expérience.

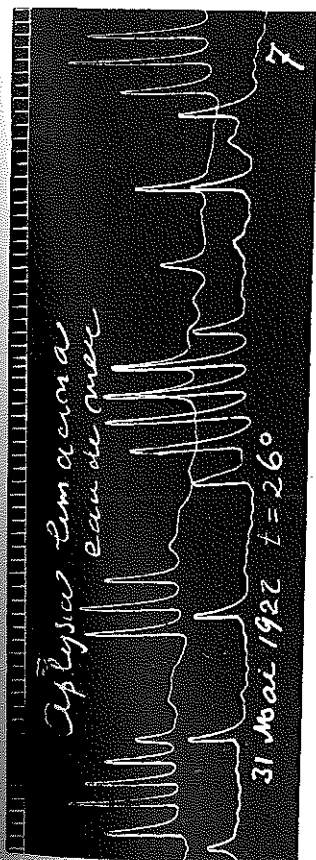


FIG. 7. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina* nourri par eau de mer à 1027. Irrégularités des pulsations et formation de groupes.

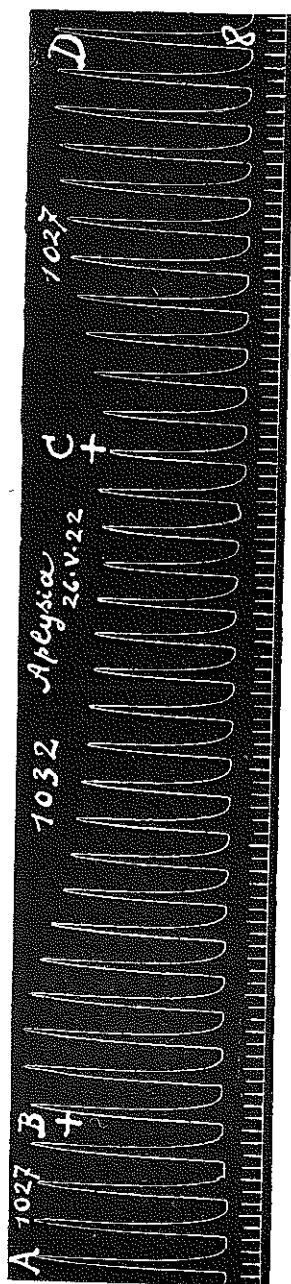


FIG. 8. — Pulsations du cœur d'*Aplysia*, irrigué de
 A en B par de l'eau de 1027
 B en C » » 1032
 C en D » » 1027
 La très légère augmentation de concentration de 1027 à 1032 du liquide d'irrigation, provoque une diminution manifeste de la hauteur des pulsations (après une augmentation très passagère). Cette hauteur se rétablit quand on rend le liquide normal (eau de mer de 1027).

Ce phénomène a nui à beaucoup de mes expériences. Il est devenu extrêmement fréquent en juin 1922, quand la température de l'air a atteint et dépassé 27° (voir fig. 7).

L'augmentation de concentration du liquide de perfusion (par exemple eau à 1052, c'est-à-dire réduite de moitié par évaporation) peut également causer l'arrêt au moins temporaire du ventricule.

Si la dilution ou la concentration n'est pas poussée trop loin, le cœur continue à battre mais avec moins de force (fig. 8).

Optimum. — L'eau de mer ordinaire (dens. 1027 dans les expériences) paraît donc être le liquide le plus favorable pour irriguer le cœur de l'Aplysie, celui qui représente l'*optimum*, c'est-à-dire qui fournit les pulsations les plus amples. Une augmentation ou une diminution de densité, de 1, 2 ou 3 pour mille semble ne pas avoir grande influence. Cela correspond en effet aux variations ordinaires de la concentration de l'eau de mer à l'état de nature. Mais une différence de 5 pour mille en plus ou en moins provoque déjà une altération se traduisant en général par une diminution de hauteur des courbes enregistrées.

La figure 8 nous en offre un exemple. Parfois l'altération porte non sur la hauteur de la courbe, mais sur sa forme, c'est-à-dire sur le mode de contraction du muscle cardiaque (voir fig. 9).

En comparant une série de graphiques pris dans les mêmes circonstances à différents degrés de dilution ou de concentration du liquide d'irrigation, on peut construire la courbe d'énergie des pulsations en fonction du degré de concentration du liquide d'irrigation. On porte les concentrations en abscisses, la hauteur des ordonnées étant proportionnelle à la hauteur relative de la courbe cardiographique. La fig. 10 nous montre une courbe de ce genre.

A quoi est dû l'arrêt du cœur que l'on nourrit au moyen d'eau de mer diluée ? Est-ce le changement de propriétés chimiques du liquide, la proportion trop faible de certains sels que l'on doit incriminer ? Ou faut-il au contraire expliquer l'arrêt par une altération des conditions physiques (concentration moléculaire et pression osmotique) de l'aliment que l'on offre au cœur ? Pour résoudre cette question, j'ai ajouté au liquide dilué, dont l'action arrêta le cœur, des substances organiques, de manière à rétablir la condition de pression osmotique primitive. J'ai donc employé l'eau de mer diluée de

moitié (1013.3) additionnée de 10 % de saccharose, de manière à lui restituer une pression osmotique voisine de celle de l'eau de mer non diluée, mais avec une densité beaucoup plus élevée (1040). Ainsi modifiée, l'eau de mer diluée de moitié peut entretenir pendant longtemps les pulsations cardiaques d'*Aplysia*. Il en est de même si au lieu de 10 % de saccharose, on additionne l'eau de mer d'une quantité équimoléculaire d'urée (2 %). On verra plus loin que l'addi-

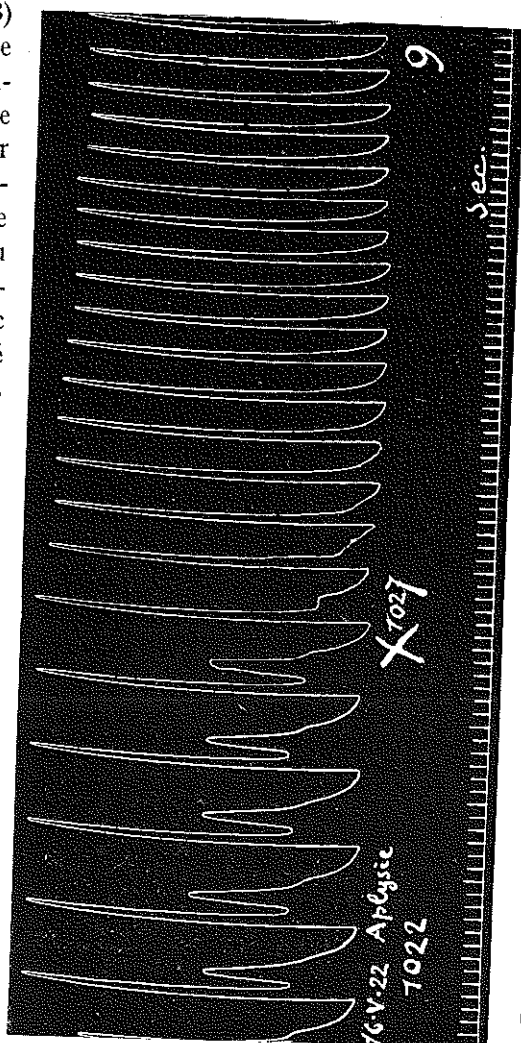


FIG. 9. — Pulsations du cœur d'*Aplysia* irrigué par de l'eau de mer légèrement diluée (1022). A chaque pulsation, le cœur s'arrête dans la diastole pour exécuter une nouvelle contraction légère (pouls alternant si l'on veut). En X, on rend l'eau à 1027 et les pulsations reprennent leur type normal.

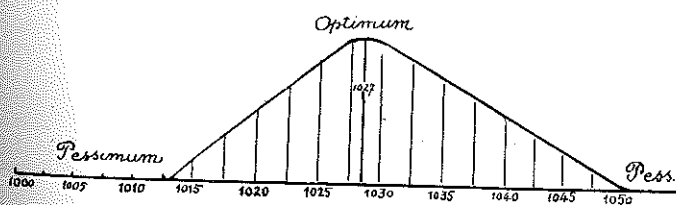


Fig. 10. — Courbe de l'amplitude (ordonnées) des pulsations du cœur isolé d'*Aplysia*, en fonction de la densité (abscisse) du liquide de perfusion (eau de mer diluée ou concentrée).

tion de 5 % de dextrose à l'eau de mer diluée, peut également entretenir les pulsations du cœur des *Céphalopodes*.

Cependant cette modification du liquide nourricier n'est pas entièrement indifférente. Les pulsations sont moins énergiques, et présentent parfois le phénomène des groupes (voir plus loin les graphiques du cœur de *Langouste*). Les figures 11, 12, 13 et 14 en donnent des exemples.

Ces groupes et leurs graphiques rappellent ceux que BOTTAZZI a publiés dans ses recherches sur les mouvements de l'œsophage de l'*Aplysia depilans* (*Arch. ital. Biol.*, 1897, XXVIII, 81-90, fig. 6 et 7).

Enfin il peut arriver que l'addition de 2 % d'urée, ou de 10 % de saccharose à l'eau diluée de moitié, n'arrive pas à contre-balancer les effets de la dilution et que le cœur s'arrête ou reste arrêté sous l'influence de la perfusion de l'eau diluée et additionnée de 2 % d'urée ou de 10 % de saccharose.

La pression osmotique n'est pas le seul facteur qui doit être pris ici en considération. Si je nourris un cœur d'*Aplysie* au moyen d'une solution de NaCl dans l'eau douce (35 ‰ NaCl par litre de liquide), ayant à peu près la même concentration moléculaire que l'eau de mer et les tissus de l'*Aplysie*, le cœur ne s'en contentera pas, les pulsations s'accéléreront, le tonus augmentera et le cœur mourra

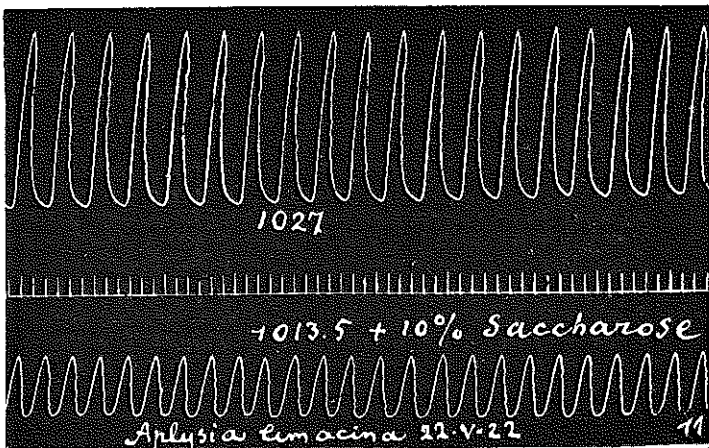


FIG. 11. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina*,
 1^{re} ligne, eau de mer à 1027.
 2^e ligne, eau de mer diluée de moitié (1013.5), additionnée de 10 % de saccharose. Diminution d'amplitude des pulsations.

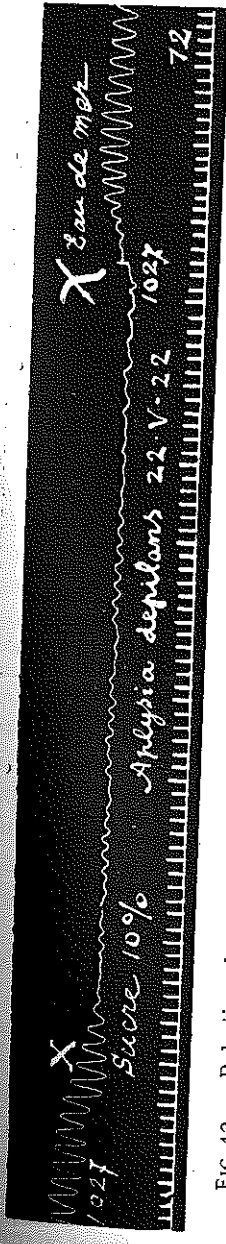


FIG. 12. — Pulsations du cœur d'*Aplysia depilans*, irrigué d'abord par eau de mer à 1027, puis de X en X par eau de mer diluée de moitié 1013.5 mais additionnée de 10 % de saccharose. En X on rend l'eau de mer à 1027. De X en X, diminution de hauteur des pulsations et formation de groupes.

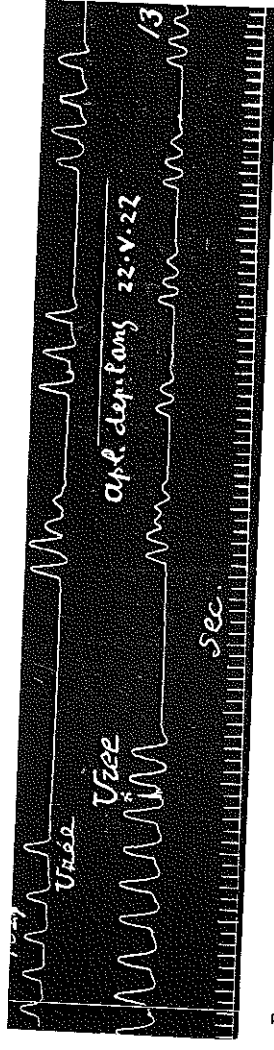


FIG. 13. — Pulsations du cœur d'*Aplysia depilans*. Formation de groupes de pulsations par circulation d'eau de mer diluée de moitié (à partir de *Urée*), additionnée d'urée à 2 %, en remplacement de l'eau de mer 1027 du début. Deux expériences à 3 minutes d'intervalle.



FIG. 14. — Pulsations du cœur d'*Aplysia depilans*. Disparition des groupes (à droite) par retour à l'eau de mer (1027), après irrigation au moyen d'eau à 1013.5 + 2 % urée.

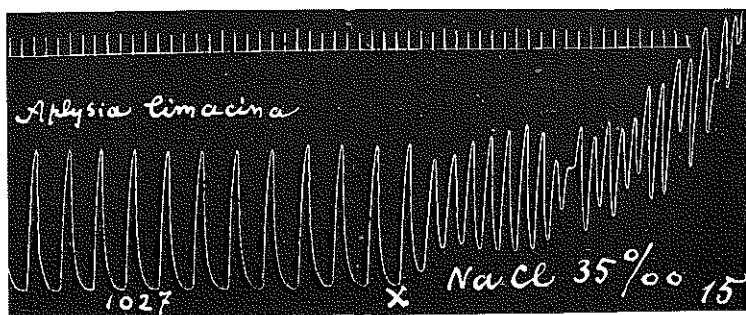


FIG. 15. — Pulsations du cœur d'*Aplysia limacina*, irrigué par l'eau de mer. En X, on fait arriver la solution équimoléculaire de NaCl 3.5 % dans eau douce. Contractions précipitées et augmentation du tonus qui dégénère en contracture.

à l'état de contracture violente. NaCl pur, même en solution isotonique, est donc un *poison* pour le cœur (fig. 15).

J'ajouterai que l'excitation électrique du cœur (perfusé ou non) par des chocs d'induction fréquents, d'intensité suffisante (fournis

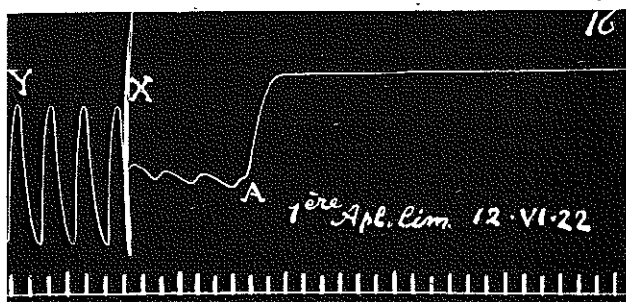


FIG. 16. — 12-VI-22. Pulsations du cœur isolé d'*Aplysia limacina*, soumis à la perfusion au moyen de sang d'*Aplysie*. En X on arrête l'arrivée du sang et on arrête le cylindre enregistreur. Puis au moment où les pulsations faiblissent et sont sur le point de s'arrêter, on remet le cylindre en marche. A partir de A, on excite directement le cœur vide de sang par de forts courants induits. Tétanos cardiaque.

par la bobine secondaire du chariot de du Bois-Reymond) a le plus souvent eu pour effet de provoquer une contraction permanente du ventricule, tant chez l'*Aplysie* que chez le *Poulpe* et le *Homard*. CARLSON affirme au contraire l'effet d'inhibition de la tétanisation du cœur chez les *Invertébrés* en général et chez *Aplysie*, *Octopus* et *Pali-murus* en particulier.

Il n'y a d'ailleurs pas accord sur ce point entre les différents expérimentateurs.

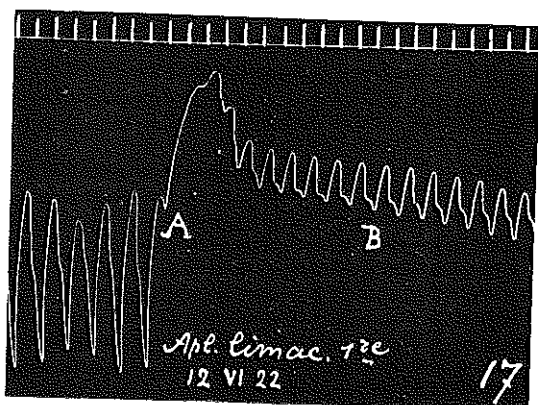


FIG. 17. — 12-VI-22. Pulsations du cœur isolé d'*Aplysia limacina*, nourri par sang d'*Aplysie*. De A en B, forte excitation électrique par courants induits. Effet positif.

Comme STRAUB (1901), j'ai constaté que l'effet de la tétanisation du cœur de l'*Aplysie* varie suivant l'état de vacuité ou de réplétion de l'organe. L'excitation appliquée à un cœur vide de sang et ne battant plus ou battant faiblement, a toujours un effet positif, moteur (tétanos). Si le cœur est rempli de sang et exécute des pulsations normales, il y a fréquemment un effet positif. Parfois l'excitation la plus forte n'est suivie d'aucun effet ou donne lieu à l'inhibition sur laquelle CARLSON a insisté (voir fig. 16, 17 et 18).

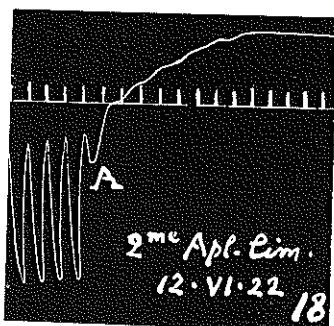


FIG. 18. — 12-VI-22. Pulsations du cœur isolé d'une *Aplysia limacina*, autre que celle de la fig. 17. Sang d'*Aplysie*. A partir de A, forte excitation directe du cœur par chocs d'induction. Tétanos cardiaque.

en proportion isotonique : 10 % sucre, 5 % dextrose, 2 % urée, et les battements reprennent. Nous revenons toujours à la même conclusion : c'est le facteur physique qui est déterminant et non l'influence de la composition chimique, saline du liquide.

Je me borne à reproduire ici quelques graphiques. Ce qui est remarquable dans ces expériences, c'est la rapidité avec laquelle s'exerce l'action nuisible de telle ou telle solution et la rapidité avec laquelle la restauration par circulation d'eau de mer est obtenue.

Le cœur des *Céphalopodes* ne supporte pas mieux que celui de l'*Aplysie* ou celui de la *Langouste*, la perfusion par la solution isotonique de NaCl à 3,5 %. Les pulsations faiblissent et s'arrêtent au bout de quelques minutes (fig. 21).

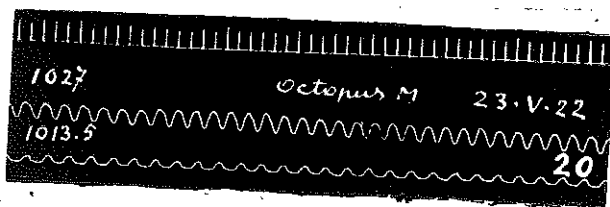


FIG. 20. — Ventricle, *Octopus macropus*. 23-V-22. Diminution d'amplitude des pulsations par substitution d'eau de mer diluée 1013.5 (2^e ligne) à l'eau de mer 1027 (1^{re} ligne) comme liquide de perfusion.

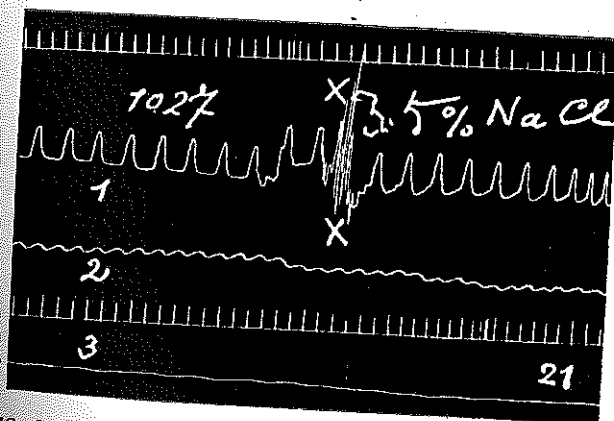


FIG. 21. — 3-VI-22. *Octopus Macropus*. Phases de la mort du ventricule sous l'influence de la perfusion par la solution NaCl 3,5 % dans eau du Serino (à partir de X). Avant X, perfusion par l'eau de mer à 1027. Fragments de graphiques recueillis sans interruption sur trois tours du cylindre enregistreur. Chaque tour représente un peu plus de cinq minutes.

B. Chromatophores des Céphalopodes.

Les *Chromatophores* de la peau des *Céphalopodes* ont été étudiés de la façon suivante. Des lambeaux aussi minces que possible de la peau d'*Eledone*, ou d'*Octopus* sont étalés au moyen de pointes en verre ou d'épingles dans des baquets à dissection, de telle sorte que leurs deux faces soient baignées par le liquide en expérience.

Toutes les heures ou à certains intervalles, on essaie l'excitabilité de la préparation, en laissant momentanément écouler le liquide et en touchant la peau avec les électrodes excitatrices du chariot de du Bois-Reymond. La peau, qui avait pâli fortement dans les solutions hypertoniques, redevient brune sous l'influence de l'excitation électrique, tant que les muscles des chromatophores sont vivants; et l'on peut observer à la loupe l'expansion de chacun des chromatophores.

On peut de cette manière constater que l'eau de mer à 1008, 1012, 1015, 1017, 1019, 1027, 1037, 1039, 1041, 1045 est supportée pendant au moins 12 h. par les chromatophores de la peau. Si on veut les tuer à bref délai, il faut employer de l'eau douce ou presque douce. Ils meurent aussi rapidement dans l'eau à 1055.

En présence de cette résistance qui rappelle celle des muscles de *Sipunculus*, je n'ai pas poursuivi les expériences.

§ X. — Mollusques hétéropodes et ptéropodes.

A. Hétéropodes.

Pterotrachaea mutica a supporté pendant plusieurs heures 1044.5 (moins de 8 h.), a vécu plus longtemps dans 1019 (encore vivant après 10 h.).

B. Ptéropodes.

Hyalaea tridentata ressemble à un papillon dont il a l'élégance et la locomotion saccadée incessante. *H. tridentata* meurt en moins d'une demi-heure dans 1052.5.

§ XI. — Cœur des Crustacés.

Une *Langouste* (*Palinurus vulgaris*) de 500 à 1000 gr., sortant directement de l'aquarium est attachée sur une planche, le dos en haut. On pratique au moyen de forts ciseaux une fenêtre sur la partie postérieure du dessus du céphalothorax. On entame successivement la carapace à droite et à gauche, à 2 ou 3 c. de la ligne médiane et on prolonge les deux incisions longitudinales en avant sur une longueur de 6 à 7 c. Deux incisions transversales, l'une au bord postérieur du céphalothorax l'autre à 6 ou 7 centimètres en avant, limitent un fragment rectangulaire de carapace, qu'on enlève avec pince et ciseaux en détachant quelques adhérences. On a ouvert ainsi le sinus veineux au fond duquel on voit battre le cœur dans un lac de sang qu'on éponge. On isole le ventricule, en détachant ses attaches latérales, et l'on sectionne les vaisseaux qui émanent du ventricule en avant et en arrière.

Le ventricule détaché avec précaution est déposé sur la table pour le placement d'une canule appropriée que l'on introduit par une incision de l'angle postérieur du ventricule, dans le voisinage de l'origine de l'artère abdominale. Le cœur suspendu à la canule est rattaché au tube en caoutchouc qui amène le liquide de perfusion (eau de mer) ⁽¹⁾.

Si le suintement est trop abondant par l'extrémité inférieure de la préparation, on place une petite pince à pression, de manière à ce que l'écoulement soit réduit à quelques gouttes à chaque pulsation.

Ici comme pour le cœur des *Mollusques Céphalopodes* et *Gastéropodes*, l'eau de mer est un excellent liquide de perfusion qui entretient pendant longtemps les pulsations. Ici aussi, l'eau de mer diluée avec son volume d'eau douce (1013,5) ne suffit plus à entretenir les pulsations qui s'arrêtent presque instantanément (fig. 22, 23). Mais

⁽¹⁾ Voir dans YUNG et VOGT, *Traité de Zoologie pratique*, la figure représentant un cœur de Crustacé.

⁽²⁾ Il eut été difficile d'alimenter le cœur avec le sang de l'animal, à cause de la rapidité avec laquelle ce liquide se coagule chez les *Crustacés*. L'eau de mer naturelle à la même teneur saline que le sang. Convenablement oxygénée par une agitation énergique à l'air, elle convient parfaitement comme liquide nourricier. MUSKENS (Een physiologische zoutsolutie voor zeedieren. *Tijdschrift der dierkundige vereeniging*, 1894, IV, 314-321) avait recommandé la solution de NaCl 2,25 % comme liquide convenant au cœur de *Crabe* (le même liquide que pour le cœur des *Sélaciens*); mais il n'était pas très affirmatif.

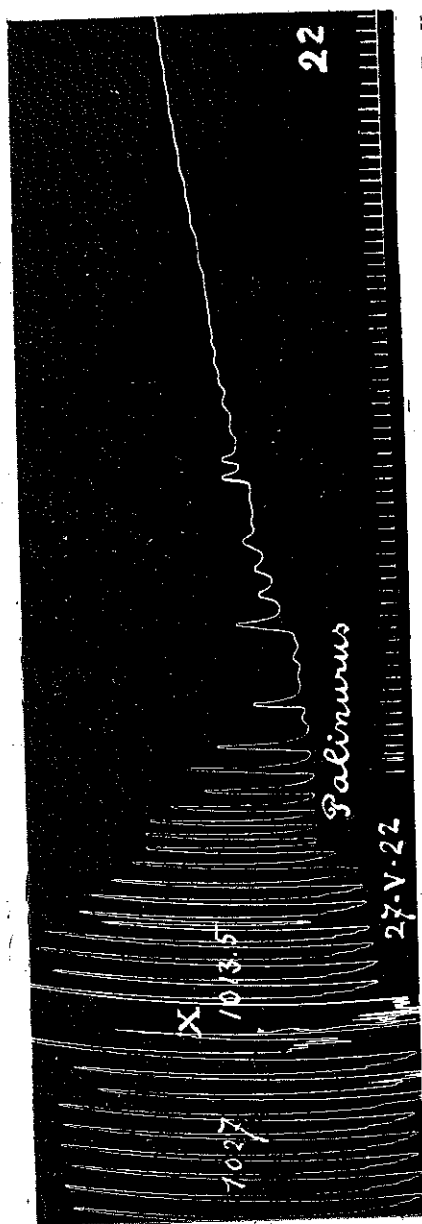


FIG. 22. — Pulsations du cœur de Langoustie. 27-V-22. Liquide de perfusion : eau de mer de 1027 au début. En X on y substitue de l'eau de mer diluée à la moitié (1013.5) sans urée, ni sucre. Arrêt rapide des pulsations,

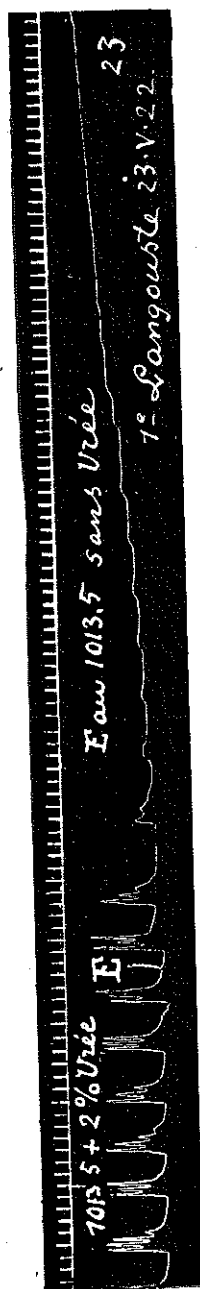


FIG. 23. — Cœur de Langoustie. 23-V-22. A gauche, eau à 1013.5 + 2 % urée. A droite à partir de E, eau à 1013.5, sans urée. Les pulsations cessent rapidement.

l'addition de 10 % de saccharose à l'eau de 1013.5, lui rend ses propriétés osmotiques et lui permet d'entretenir les pulsations du cœur (fig. 24, 25, 26). L'urée à la dose de 2 % produit le même effet (fig. 23, 26, 27).

Comme pour le cœur d'*Aplysia* et celui d'*Octopus*, la perfusion au moyen de la solution isotonique de NaCl (3.5 %) produit la mort rapide du cœur (fig. 28).

Enfin la faradisation directe du cœur donne lieu à un tétanos parfait (fig. 29).

Le cœur de *Langouste* bat souvent d'une façon irrégulière (voir fig. 25) et à une grande tendance aux arrêts périodiques, conduisant à la formation de groupes (fig. 23, 24, 26, 27), rappelant les groupes de contractions de l'œsophage d'*Aplysia* décrits par BORTAZZI et les groupes de pulsations du cœur du même animal observés fréquemment au cours de mes expériences.

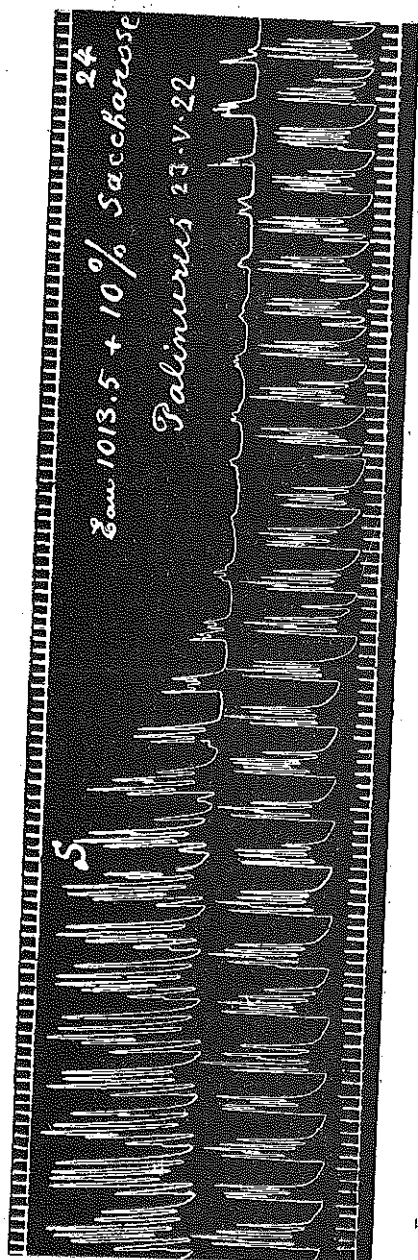


FIG. 24. — Cœur de *Langouste*, 23-V-22. 1^{re} ligne. A gauche, eau à 1027. En S, on substitue à ce liquide de perfusion, de l'eau à 1013.5 + 10 % saccharose. L'effet nuisible du début se dissipe rapidement et au bout de 5 min. (2^e ligne) les pulsations ont presque repris leur ampleur première.

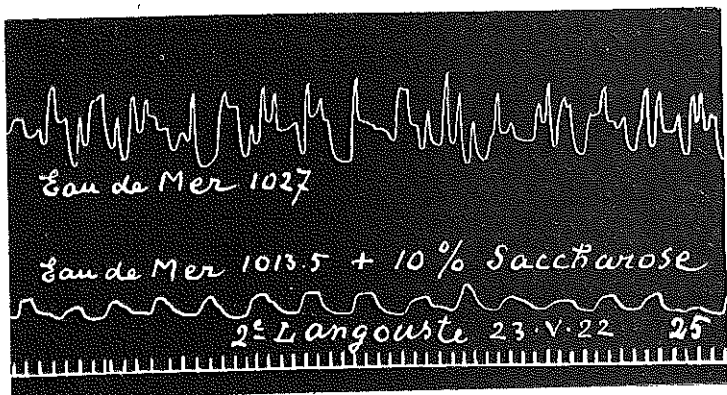


FIG. 25. — Cœur de Langouste. 23-V-22. 1^{re} ligne : eau de mer ; 2^e ligne : eau à 1013.5 + 10 % saccharose.

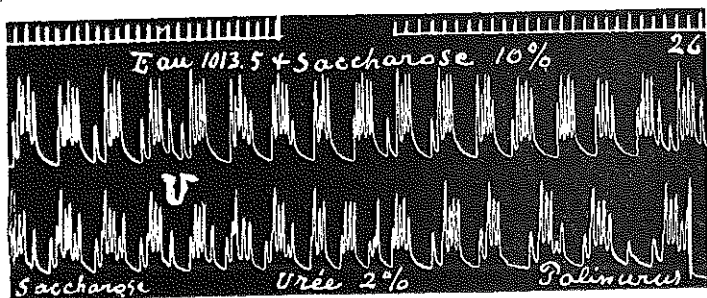


FIG. 26. — Cœur de langouste alimenté par eau à 1013.5, additionnée de 10 % de saccharose. En U, on substitue à ce liquide d'irrigation, de l'eau à 1013.5, additionnée de 2 % urée.

L'effet est le même. On remarquera les pulsations en groupes, rappelant les groupes de contractions de l'œsophage d'*Aplysia* (voir BOTTAZZI).

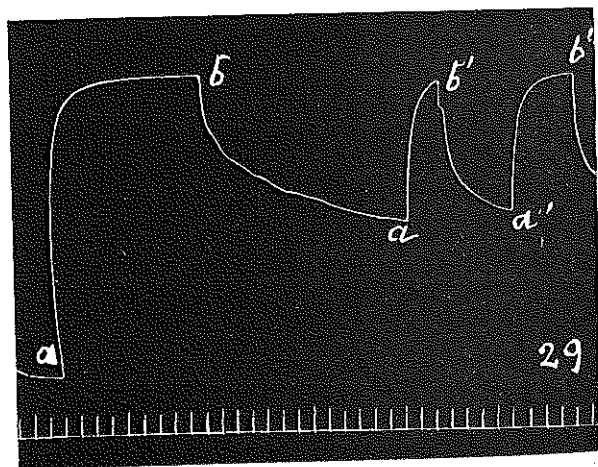


FIG. 29. — Tracé du cœur de *Palinurus* (7-VI-1922). Trois tétanos cardiaques (*ab*, *a'b'*, *a''b''*) par excitation électrique directe du cœur. Temps en secondes.

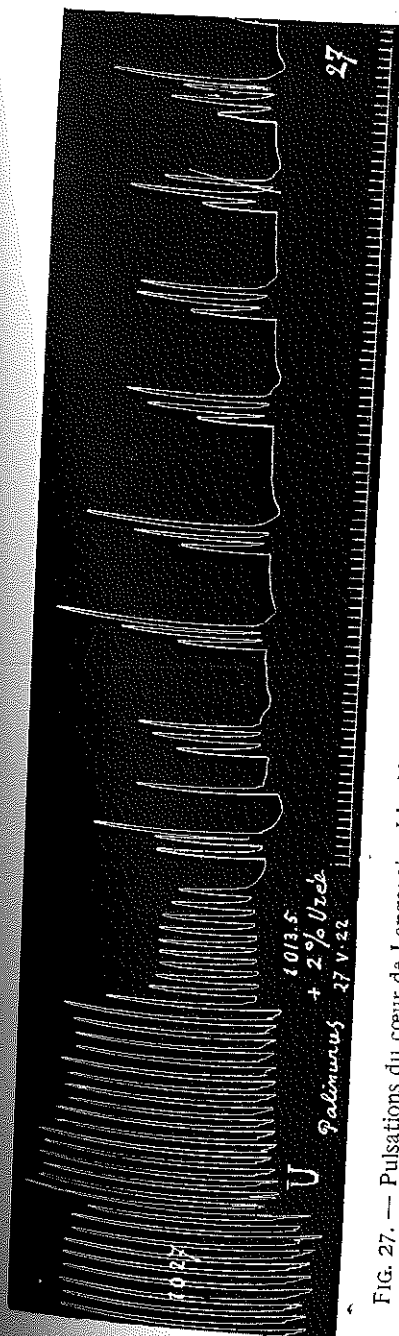


FIG. 27. — Pulsations du cœur de Langouste. Liquide de perfusion : eau de mer de 1027 au début. En U on y substitue de l'eau de mer diluée à la moitié 1013.5, additionnée de 2 % urée. Formation de groupes de pulsations.

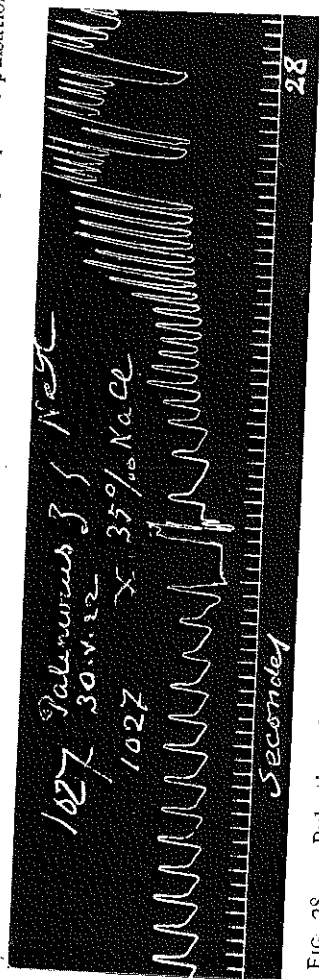


FIG. 28. — Pulsations du cœur de Langouste. 30-V-22. Liquide de perfusion : eau de mer de 1027, au début. En X, on y substitue la solution NaCl 35 ‰, dans eau du Serino. Les pulsations s'accélérent et se transforment en accès tétaniques, puis en contracture amenant l'arrêt en systole.

§ XII. — Conclusions.

Dans l'évolution progressive qui isole finalement l'être vivant du milieu marin dans lequel il vit, j'ai distingué trois étapes ou trois stades A, B, C.

Au stade primitif A, qui caractérise le *milieu intérieur* des *Invertébrés* marins, ce milieu est à la fois en *équilibre osmotique* et en *équilibre salin* avec le *milieu extérieur*, l'eau de mer. Au stade B, qui caractérise les tissus solides des *Invertébrés* marins, et le sang et les tissus des *Poissons plagiostomes*, l'équilibre osmotique global est réalisé, mais non l'équilibre salin. Au stade C, qui caractérise le sang et les tissus des *Vertébrés* (à l'exception des *Plagiostomes*), il y a indépendance complète entre le sang et les tissus, d'une part, et le milieu extérieur de l'autre, tant au point de vue salin qu'à celui de la pression osmotique. L'isolement est parfait.

Mes expériences ont porté sur les *Invertébrés* c'est-à-dire sur les stades A et B.

En faisant varier le degré de concentration saline en plus ou en moins ou la composition qualitative du milieu marin, j'ai constaté que ce milieu peut exercer sur les *Invertébrés* deux actions très différentes, qui parfois se contraient jusqu'à un certain point :

1^o Une action générale, purement physique, dépendant de la concentration moléculaire globale de l'eau de mer, mais indépendante de sa composition qualitative et produisant ses effets uniquement par transport d'eau suivant les lois de l'*Isotonie*. Cette action s'exerce avec une grande rapidité à travers la surface du corps de l'organisme, surface qui fonctionne à la façon d'une *membrane semi-perméable*.

Si l'on place une petite *Méduse* dans de l'eau de mer diluée ou concentrée artificiellement, elle gonfle rapidement par absorption d'eau dans la solution *hypotonique*, elle se ratatine par exsudation d'eau dans la solution *hypertonique* jusqu'à ce que l'*isotonie* soit atteinte, ce qui se produit au bout d'un temps assez court. La *Méduse* se comporte exactement comme un globule rouge de notre sang, placé dans des conditions expérimentales analogues (¹).

Si l'organisme est placé dans de l'eau de mer additionnée d'une quantité exagérée d'eau douce, son milieu intérieur dilué outre mesure

(¹) QUINTON a fait des expériences analogues (Le milieu organique marin. Paris, 1908).

par absorption d'eau, devient impropre à la vie ; l'animal est mafade ou meurt. La limite nuisible varie un peu d'une espèce à l'autre ou d'un organe à l'autre. La dilution de l'eau de mer par un égal volume d'eau douce est déjà fatale à beaucoup de *Crustacés*, de *Mollusques* et d'*Echinodermes*.

Les *Méduses*, les *Moules* supportent des degrés de dilution poussés beaucoup plus loin.

Comme pour les expériences sur les globules rouges du sang des Mammifères, c'est bien une question physique de *concentration moléculaire* qui joue ici le principal rôle. On peut en effet compenser les effets de la dilution, en remplaçant les sels manquants par de la saccharose, de la glycose ou même de l'urée en proportion isosmotique équimoléculaire (10 % saccharose, 5 % dextrose, 2 % urée pour la dilution de l'eau de mer de Naples par un égal volume d'eau douce).

Les organes isolés se comportent de la même façon. Un cœur d'*Aplysie* (*Aplysia limacina*), de *Poulpe* (*Octopus*), de *Langouste* (*Palinurus*) extrait du corps et fixé sur un appareil à perfusion, continuera à battre et à inscrire ses pulsations sur le cylindre enregistreur pendant des heures, si on le soumet à l'irrigation d'eau de mer, qui peut donc remplir le même office que le sang de l'animal. Les pulsations cessent presque instantanément, si on irrigue le cœur avec de l'eau de mer diluée de moitié. Elles reprennent, si on rend au cœur l'eau de mer naturelle ou l'eau de mer diluée de moitié, mais additionnée de 10 % de saccharose, ou de 5 % de dextrose, ou de 2 % d'urée (proportion équimoléculaire), de manière à rétablir la concentration moléculaire primitive.

Des expériences analogues ont été faites avec les mêmes résultats sur un assez grand nombre d'animaux marins ou de parties d'animaux : mouvements des appendices dorsaux des *Gastéropodes nudibranches*, mouvements des piquants et des pédicellaires d'*Oursins*, cils vibratiles des *Mollusques lamelibranches*, etc.

En somme, au point de vue osmotique — sauf quelques exceptions — l'Invertébré marin est en communication avec le milieu extérieur au point de vue du transport de l'eau. Sa surface extérieure fonctionne comme une *membrane semi-perméable* et réalise en un temps fort court l'*isotonie* entre le milieu intérieur et le milieu extérieur, quand on a modifié la concentration moléculaire de ce dernier.

2° A côté de cette action générale purement physique, obéissant

uniquement à la loi de *Pisotomie* et s'exerçant à bref délai par la surface du corps, le milieu extérieur peut exercer sur l'Invertébré marin une action spécifique, dépendant de l'individualité chimique des substances dissoutes, et correspondant à leur absorption qui s'exerce lentement et sans doute dans beaucoup de cas par d'autres voies que celle de la surface extérieure.

En d'autres termes la *semi-perméabilité* de l'*Invertébré* marin n'est pas absolue. A la longue il y a pénétration en petites quantités des substances dissoutes dans l'eau de mer, comme le montrent les expériences faites au moyen de substances étrangères faciles à reconnaître : ferrocyanure ou nitrate de sodium dans mes expériences anciennes, phosphate de sodium. dans les expériences de QUINTON.

Ceci nous explique comment l'urée, la saccharose, la dextrose, qui dans des expériences de courte durée, où l'osmose seule intervient, peuvent servir efficacement à combattre les effets nuisibles de la dilution, comment ces mêmes substances finissent par être absorbées et par empoisonner l'animal, lorsqu'on prolonge l'expérience.

Placer une *Moule* ouverte dans de l'eau de mer diluée avec trois volumes d'eau douce : les cils vibratiles des branchies arrêteront leur mouvement en quelques minutes.

Placez la *Moule* dans de l'eau de mer modérément diluée par addition d'un volume et demi d'eau douce : les cils vibratiles pourront y vivre pendant 24 heures.

Dans le premier cas, l'addition d'urée 2 % agira favorablement et prolongera la survie des cils vibratiles pendant plusieurs heures, et cela en relevant le facteur physique de la pression osmotique.

Dans le second cas, l'addition d'urée sera nuisible. La substance finira par pénétrer par absorption et tuera les cils vibratiles au bout de peu d'heures, alors que les témoins placés dans l'eau diluée sans urée ne sont pas encore morts.

On peut faire des expériences analogues sur les *Méduses*, etc.

* * *

En résumé, l'eau de mer, modifiée dans sa concentration ou sa composition, exerce sur les Invertébrés deux actions différentes : 1° une action physique, consistant en un transport d'eau suivant les lois de l'osmose, à travers la paroi semi-perméable de l'animal. Cette action met rapidement l'intérieur de l'organisme en équilibre osmotique avec le milieu extérieur.

2° Une action lente, spécifique, dépendant de la nature chimique des substances dissoutes et s'exerçant après leur absorption.

* * *

Je tiens à remercier ici mon éminent Collègue, le Professeur BOTTAZZI, Directeur de la Section de Physiologie de la *Stazione zoologica* pour les facilités dont il a entouré mes recherches et pour les renseignements bibliographiques et autres qu'il a bien voulu me fournir.

Je remercie également M. SANTARELLI, conservateur, grâce auquel j'ai toujours été pourvu en abondance de matériel vivant.