

Les animaux à sang chaud à qui l'on a sectionné la moelle se comportent comme les animaux hétérothermes (Regnard, Pflüger), la régulation de la température ne se faisant plus.

Etat de travail ou de repos. — Influence des plus importantes : la plus importante. Lavoisier avait bien vu, et les recherches ultérieures ont montré, que plus l'exercice est violent, et plus les échanges sont actifs, si bien que le travail musculaire de grande intensité détermine une production d'acide carbonique 4 ou 5 fois plus grande que celle qui correspond à l'état de repos. Tétanisez une grenouille dont vous aurez préalablement mesuré les échanges respiratoires à l'état de repos : la production de CO^2 augmente énormément, beaucoup plus que n'augmente l'absorption d'oxygène, d'ailleurs. C. Richet et Hanriot ont vu que, pour un sujet donné, la production de CO^2 est de 3, 5 au repos et de 4, 6 durant le travail. Il est à noter que l'absorption de O augmente beaucoup moins que ne fait la production de CO^2 qui peut doubler et tripler (Richet et Hanriot).

A. Waller donne les chiffres que voici (par kilogramme et par heure) : sommeil, 200 centimètres cubes; repos, 250; travail modéré, 300; travail violent, 500. Les poisons convulsivants — qui par le système nerveux excitent les muscles — augmentent de même cette production. Pettenkofer et Voit ont donné les proportions suivantes de production de CO^2 chez l'homme pour vingt-quatre heures : Repos 695-1 038 grammes
Travail 1 285 . —

On sera surpris au premier abord du peu de différence entre ces deux chiffres 1 038 et 1 285, mais il faut réfléchir que le repos relatif, l'absence de travail manuel suivi, n'est pas le repos absolu; ce dernier n'existe — autant qu'il peut exister — que durant le sommeil — et, d'autre part, il y a un travail énorme accompli par le cœur et les muscles inspirateurs aussi bien durant le sommeil même que durant le travail. N'avons-nous pas vu que le *quart du travail total* fourni par l'homme travaillant manuellement huit heures par jour est fourni par le cœur seul ?

Taille. — Influence surtout évidente chez les espèces homéothermes. Les petits animaux produisent — proportionnellement au poids — plus de CO^2 . Il le faut bien : leur surface est proportionnellement plus grande, et la déperdition thermique se règle sur la surface : à déperdition plus grande, il faut une production thermique — une respiration — plus active.

Lumière. — Si l'on représente par 100 la proportion de CO^2 éliminée à l'obscurité, celle qui s'élimine à la lumière est 132 pour les amphibiens; 134 pour les mammifères, et 138 pour les oiseaux

(Moleschott et Fubini). Il suffit que la lumière agisse sur les yeux seuls, pour que cette augmentation se manifeste : ce qui indique que la lumière agit, en partie au moins, indirectement, par le système nerveux; mais lorsqu'elle agit aussi sur la peau, l'effet est plus grand. Si l'on compare l'action des lumières colorées à celle de la lumière blanche, on voit que l'exhalation de CO^2 augmente sous l'influence des rayons jaunes, et diminue sous celle des rayons violets. Le vert et le bleu agissent comme le jaune, mais plus faiblement de beaucoup; le rouge agit comme le violet, mais avec moins d'intensité (Pott, Selmi et Piacentini). Les différences sont 86 (violet), 100 (blanc), 120-170 (jaune).

Variations horaires. — Par suite de la combinaison des diverses influences ci-dessus énoncées, il y a des variations horaires assez nettes : la différence extrême est de 62 centimètres cubes par minute. Le maximum d'élimination correspond au milieu de la journée (d'après Vierordt) : pour C. Richet et Hanriot, elle va croissant de 8 heures du matin à 6 heures du soir, puis diminue.

Influence de la fièvre et de diverses maladies. — CO^2 augmente dans la fièvre, mais pas autant que l'absorption d'O : ce dernier gaz se fixe sur les produits autres que le carbone, qui s'éliminent par d'autres voies. Toutefois CO^2 augmente. Lilienfeld a vu cette augmentation atteindre les valeurs de 71 p. 100 chez des lapins, mais dès lors le quotient respiratoire (rapport de CO^2 exhalé à O absorbé) ne change pas : il insiste sur ce point. Frankel et Leyden constatent une augmentation de CO^2 de 80 p. 100 dans certains cas.

Ventilation pulmonaire. — Influence nulle. Les tissus ne produisent pas d'autant plus de CO^2 qu'il passe plus d'O par le poumon, ils ne consomment pas *pour le plaisir*; ils produisent d'autant plus de CO^2 qu'ils agissent plus. Ce n'est pas la respiration qui règle les combustions; ce sont les combustions qui règlent la respiration; et ce n'est pas parce que les respirations seront plus rapides ou profondes que les tissus brûleront plus de CO^2 , du moment naturellement où ils reçoivent la quantité d'O qui suffit à leurs besoins actuels. Mais quand les tissus, en activité, ont besoin d'une quantité supérieure d'O, la respiration s'accélère. En un mot, les tissus n'ont faim d'O et ne produisent de CO^2 que proportionnellement à leur activité : au repos ils ne consomment que ce qu'il leur faut exactement : ils ne savent pas « manger sans faim ». S'imaginer accroître la production de CO^2 en accélérant la respiration, c'est mettre la charrue devant les bœufs; on n'augmente cette production qu'en activant la consommation d'oxygène par les tissus; l'accroissement de consommation accélère la respi-

ration. C'est dire que la ventilation demeure parallèle aux échanges, et se règle sur eux.

On remarquera que si l'air expiré est plus riche en CO^2 et plus pauvre en O, il n'y a pas autant de CO^2 produit qu'il y a d'oxygène consommé. Tout l'oxygène consommé ne sert pas en effet à former de l'anhydride carbonique : une partie combine avec de l'hydrogène et forme de l'eau. On appelle *quotient respiratoire* le rapport de CO^2 à O. Il est en moyenne de 0,75 ; c'est-à-dire que CO^2 contient 75 p. 100 de l'oxygène consommé total. Ce quotient varie d'ailleurs selon la nature des aliments, selon leur propre teneur en oxygène. Si ceux-ci sont très riches en O, comme les féculents, le quotient tend à l'unité, tout l'O absorbé se combinant avec du carbone, et l'O des aliments suffisant à la combinaison avec H. Ce quotient respiratoire peut même être supérieur à l'unité, comment l'ont vu Ch. Richet et Hanriot. Par contre, avec les aliments gras, pauvres en O, le quotient diminue : il peut tomber à 0,55 ; beaucoup de l'O absorbé se combinant avec l'hydrogène de ces aliments. Le quotient respiratoire varie donc selon l'alimentation — et selon les espèces par conséquent. — Durant l'inanition il est identique à ce qu'il est chez l'animal nourri de viande ; puisque en ce cas l'animal vit réellement de viande, la sienne propre. En résumé, le quotient respiratoire varie de 1 (alimentation très riche en féculents, riche en O) à 0,86 (alimentation mixte), à 0,76 (inanition), à 0,62 (alimentation animale), et à 0,55 (alimentation grasse).

L'exercice violent augmente le quotient respiratoire qui tend à l'unité ; c'est qu'il se consomme beaucoup de glycogène dans les muscles.

Si l'on considère que les muscles sont de tous les tissus ceux dont la respiration est la plus active — même au repos — on ne sera point surpris si toute variation d'activité réagit fortement sur la production de CO^2 . Comme ces variations

d'activité sont régies par le système nerveux, c'est en définitive par le système nerveux que sont réglés les échanges respiratoires. Ceci est doublement vrai : le système nerveux régit les muscles, consommateurs d'O et producteurs de CO^2 ; il régit aussi la respiration, l'apport mécanique d'air, c'est-à-dire la ventilation du poumon et des tissus. Les nerfs du poumon sont toutefois sans influence directe sur les échanges au repos ; la section des pneumogastriques ne change pas ceux-ci (Gréhant et Quinquaud).

L'air expiré contient plus d'azote que n'en renferme l'air inspiré. — Ce phénomène paraît général, bien que certains auteurs aient cru voir le contraire. Reiset a montré que cette déperdition varie selon les espèces : elle va de 0 gr. 0018 chez la truie, à 0 gr. 152 chez le dindon (par kilogramme et par 24 heures), et Muller, Seegen, etc., ont confirmé ces chiffres. L'homme en élimine de 5 à 6 grammes (4,5-5,5 litres) par jour, en moyenne. *D'où vient cet azote ?* Les uns pensent qu'il provient de la désassimilation ; il compenserait le déficit observé dans la composition des urines et excréments ; pour d'autres, il proviendrait de l'air avalé avec les aliments, et qui aurait passé du tube digestif dans le sang d'où il se dégagerait aisément n'étant pas retenu dans celui-ci par des affinités chimiques, comme CO^2 et O. Pour A. Gautier, il résulterait de la vie anaérobie des tissus, de la destruction de certains principes — les matières grasses, par exemple — sans intervention de l'oxygène, et dans les formations de ce genre l'azote se dégage en partie du moins, des matières albuminoïdes, à l'état libre : l'azote viendrait donc de dédoublements anaérobies des substances protéiques. C'est à l'azote que Hoppe-Seyler attribue les accidents de la décompression. L'azote, simplement dissous, plus aisément libéré, se dégagerait à l'état gazeux, lors de la décompression, d'où des embolies gazeuses. CO^2 et O ont moins de tendance à passer à cet état, étant retenus par

leurs affinités chimiques pour le sang, étant combinés avec des sels de soude et avec l'hémoglobine.

L'air expiré est plus riche en vapeur d'eau, qu'il a empruntée au sang. La quantité d'eau ainsi retirée de l'organisme est à peu près constante, mais la proportion fournie par celui-ci dépend naturellement de celle que contient l'air inspiré. Plus l'air inspiré est renfermé, et moins le poumon peut en excréter; plus l'air est sec, froid, etc., plus le poumon peut en expulser. La quantité totale exhalée par jour est d'environ 500 centimètres cubes; mais elle peut être de beaucoup supérieure. Cette excrétion d'eau par le poumon a une grande importance pour les animaux qui, comme le chien, les oiseaux, etc., ne possèdent pas de transpiration cutanée. Chez eux, en effet, le poumon joue le rôle de la peau, et quand ils ont chaud, c'est par la surface pulmonaire qu'ils transpirent: c'est pour faciliter l'accès de l'air frais, et l'expulsion de l'air chargé de vapeur d'eau, et pour se rafraîchir la gueule, que le chien ouvre largement celle-ci, quand il a chaud, et laisse pendre la langue.

En résumé, nous voyons que *l'air expiré a perdu de l'oxygène et gagné de l'acide carbonique*. C'est là le phénomène essentiel. L'oxygène conservé par l'organisme atteint environ 750 grammes (530 litres); l'acide carbonique exhalé représente 850 grammes (400 litres). Ce fait indique que la quantité d'air expiré doit être un peu moindre que la quantité inspirée. Les deux paraissent égales, mais quand on tient compte de l'accroissement de volume que l'air expiré subit, par suite de la température plus élevée à laquelle il est soumis dans l'organisme, on reconnaît que c'est là une apparence, et qu'en réalité l'air expiré est en *moindre quantité* que l'air inspiré. Parallèlement à ces modifications de l'air, examinons celles du sang qui revient du poumon, par rapport au sang qui s'y rend. Le sang artériel est plus rouge, et il est plus oxygéné; il renferme moins d'acide carbonique; le veineux est plus noir, moins oxygéné, et plus

chargé de CO^2 . En passant par le poumon, le sang se charge d'O, et se débarrasse de CO^2 ; le poumon est l'organe où se font, par l'intermédiaire du sang, les échanges gazeux entre l'atmosphère et les tissus.

Il nous faut maintenant examiner le rôle du poumon, du sang et des tissus mêmes, dans l'acte respiratoire.

Rôle respiratoire du poumon. — Le poumon, avons-nous vu, présente une surface de 200 mètres carrés environ, 90 fois celle de la peau. Les capillaires seuls représentent une surface de 150 mètres carrés et la nappe sanguine qu'ils renferment représente un volume de 2 litres de sang. Ces deux litres s'y renouvelant 10 000 fois par jour, cela fait qu'il y passe 20 000 litres de sang par 24 heures. L'intensité des échanges est favorisée par l'étendue sur laquelle ils peuvent s'opérer, et par le peu d'épaisseur des tissus interposés entre le sang des capillaires et l'air des vésicules. La propriété qu'a le poumon de faciliter les échanges gazeux entre le milieu intérieur — le sang — et le milieu extérieur — l'air — ne résulte aucunement d'un fait spécial à cet organe. La peau, le tube digestif, et toutes les surfaces naturelles ou artificielles du corps, mises en contact avec l'air, respirent avec plus ou moins d'intensité, comme nous l'allons voir. Mais, mieux que tout autre organe le poumon est adapté aux échanges gazeux par la grandeur de la surface que représentent ses vésicules, et par les alternatives de pression et de décompression que subit l'air pulmonaire.

Comment s'opère l'échange entre le sang et l'air? Comment les gaz passent-ils de l'un à l'autre? Rappelons que l'oxygène du sang s'y trouve non pas dissous mais combiné. Le sang, en effet, renferme 3 ou 4 fois plus d'oxygène qu'un égal volume d'eau; le vide ne peut chasser cet oxygène, non plus qu'un gaz quelconque autre que ceux qui sont susceptibles de se combiner avec l'hémoglobine. C'est avec l'hémoglobine que se combine l'oxygène, c'est sous forme d'oxyhé-

moglobine qu'il se trouve dans le sang. Il y a bien un peu d'O dissous dans le sérum, à peu près autant que dans un égal volume d'eau, c'est-à-dire le $\frac{1}{5}^{\circ}$ de la quantité totale d'oxygène du sang. Le sang qui arrive au poumon contient peu d'oxygène, 12 centimètres cubes environ par 100 centimètres cubes de sang (chien); et il se trouve en présence d'une atmosphère qui, si elle n'a la pureté de l'air extérieur, renferme une quantité considérable d'oxygène, 17 volumes sur 100. Si telle est sa proportion dans le mélange d'azote, d'oxygène et d'acide carbonique dont sont remplis les poumons, la tension de ce gaz — qui, à l'exemple des autres gaz en mélange¹, peut être considérée isolément, et possède une part de la pression totale du mélange proportionnelle à son volume comparé avec le volume des autres gaz (ainsi dans l'air, formé de 21 O et 79 Az, la pression de O et de Az est égale à 21 p. 100 et à 79 p. 100 de la pression totale, 760 par exemple), la tension de ce gaz dans les vésicules pulmonaires sera de 129 ou 130 millimètres de mercure. L'oxygène qui reste dans le sang possède une pression beaucoup plus faible : 25 millimètres environ. Il reste donc à l'avantage de l'O de l'air une pression de 104 millimètres, et il passe par diffusion à travers les parois des capillaires, est absorbé par le sérum du sang, et l'hémoglobine réduite des hématies s'empare de cet oxygène dissous, et s'en sature, en raison de son affinité puissante pour l'oxygène, affinité si puissante que même dans une atmosphère ne contenant que 10, 5, 2, 1 ou même $\frac{1}{2}$ p. 100 d'O, l'hémoglobine s'empare de ce gaz (P. Bert), et que le sang renferme 3 ou 4 fois plus

¹ Voici un tableau des tensions partielles de l'oxygène et de l'acide carbonique :

	Oxygène.	Acide carbonique
Dans l'air atmosphérique.	15 cm. Hg.	0,03 cm. Hg.
Dans l'air expiré.	12 —	2,25 —
Dans l'air des vésicules pulmonaires.	6 —	2,50 —
Dans le sang.	3 —	3,00 —
Dans la lymphe.	0 —	4,00 —
Dans les tissus.	0 —	6,00 —

d'O, qu'un égal volume d'eau, et 82 fois plus d'O qu'un égal volume de sérum (Fernet).

De cette façon, le sang se charge d'oxygène, l'hémoglobine en absorbant une quantité fixe, invariable (160 centimètres cubes O pour 100 grammes d'hémoglobine), et le sérum en dissolvant une quantité variable, selon sa composition chimique et la pression extérieure. Voilà pour l'oxygène.

L'acide carbonique, lui, existe dans le sang, en quantité considérable : sur 100 volumes de gaz du sang veineux, il en compose 50. Une partie de ce CO^2 ($\frac{1}{5}^{\circ}$ du total) se trouve dans les globules, faiblement unie à l'hémoglobine; le reste ($\frac{4}{5}^{\circ}$) est dissous dans le plasma, et faiblement combiné avec les sels de soude de celui-ci, avec le phosphate et le carbonate (Fernet). Dans le poumon, la partie simplement dissoute est facilement chassée; elle a une tension faible, et passe dans l'air tandis que l'oxygène prend sa place. Mais comment s'opère la dissociation des carbonates du sérum?

Robin et Verdeil, s'appuyant sur la facile décomposition des carbonates par les acides, ont imaginé un *acide pneumique* qui décomposerait les carbonates et bicarbonates, et se trouverait dans le poumon seul, à l'état libre. « Cet acide se trouve là en petite quantité, mais il est par lui-même assez énergique; aussi le tissu du poumon est-il acide. Il résulte en outre d'expériences présentées par l'un de nous à la Société de Biologie, que le tissu pulmonaire, au contact d'une dissolution de carbonate de soude, décompose ce sel avec dégagement d'acide carbonique. »

L'existence de l'acide pneumique n'a pas été confirmée : toutefois une idée analogue avait été proposée par Mitscherlich, et C. Bohr croit à quelque sécrétion spéciale du tissu pulmonaire¹. Plus récemment, Preyer a émis une hypothèse analogue dans le fond à celle de Robin et Verdeil en ce qu'elle

¹ L. Garnier s'est prononcé dans le même sens en 1886, et peut-être en réalité l'échange des gaz entre le sang et l'air est-il moins mécanique qu'on ne le croit. Le tissu pulmonaire est un tissu vivant, et peut posséder quelque action spécifique.

explique le dégagement de CO_2 par l'intervention d'un acide. Elle repose sur le fait que l'oxyhémoglobine peut jouer le rôle d'un acide en présence d'une solution alcaline, et chasser CO_2 . C'est probablement ce qui a lieu. En somme CO_2 est chassé des hématies par l'oxygène qui arrive pour se combiner avec l'hémoglobine, et les hématies oxygénées, probablement entourées d'une atmosphère d'oxygène agissent sur CO_2 du plasma comme les corps inertes — poudre de lycopode — revêtus d'une petite couche gazeuse, chassent CO_2 du plasma par un processus en partie chimique, en partie mécanique. C'est durant l'inspiration surtout que se fait l'expulsion de CO_2 ; celle-ci s'accélère avec le rythme respiratoire, jusqu'à une certaine limite après laquelle CO_2 n'augmente plus dans l'air expiré, et est d'autant moins abondant que la respiration est plus fréquente. On notera que la diffusion de CO_2 hors du sang étant bien plus un phénomène physique que chimique (alors que l'absorption d'O est surtout un phénomène chimique), cette diffusion cesse d'avoir lieu dès que la tension du CO_2 extérieur fait équilibre à celle de CO_2 sanguin ou lui devient supérieur; dans ce cas, il y a absorption et non exhalation de CO_2 . Ce fait a son importance; et nous voyons en effet que si l'être vivant peut absorber jusqu'aux plus minimes quantités d'O, dans le milieu où il respire, il ne peut continuer à vivre dans un milieu où la proportion (ou tension) de CO_2 dépasse certaines limites; l'air confiné est donc plus nuisible par la présence de CO_2 que par la diminution d'O. En outre, nous avons raison de dire plus haut que les alternatives de compression et de décompression de l'air des vésicules, produites par l'alternance des mouvements respiratoires, représentent un fait important pour les échanges gazeux. En effet la tension de l'air vésiculaire étant faible en inspiration, CO_2 se sépare plus aisément du sang; puis l'expiration augmente la pression du même air, ce qui facilite la pénétration d'O dans le liquide sanguin d'où CO_2 vient de partir.

On sait que Lavoisier a considéré le poumon comme le siège des combustions respiratoires. Si cette manière de voir était exacte, le sang revenant du poumon devrait être le plus chaud de tout le corps (en réalité, il devait être tellement chaud que le poumon ne pourrait résister à pareille chaleur). Cl. Bernard a démontré toutefois que le sang du ventricule gauche (revenant du poumon) est celui de tout le corps dont la température est le moins élevée.

On remarquera en passant que le tissu pulmonaire ne jouit d'aucune propriété spécifique bien établie au point de vue respiratoire : il est seulement mieux adapté pour la respiration parce que sa muqueuse est très étendue, très mince, et très riche en vaisseaux. Toute membrane vivante présentant les mêmes caractères peut rendre les mêmes services : la peau de la grenouille respire (et en hiver, quand les échanges sont naturellement très restreints, cette respiration cutanée lui suffit), les muqueuses respirent, et chez certains animaux, la respiration s'effectue par la muqueuse digestive ou des appendices de celle-ci. Tel est le cas pour la loche d'étang qui avale l'air, et respire par l'intestin, et pour beaucoup d'échinodermes pourvus d'appendices respiratoires rattachés au tube digestif.

Rôle respiratoire du sang. — Le sang sert de véhicule et d'intermédiaire entre le poumon et les tissus : *il va chercher l'oxygène* dans le premier pour le rapporter à ceux-ci, et *se charger* de leur *acide carbonique* qu'il va rendre au poumon. Cependant, étant tissu vivant, il prélève sa part d'oxygène; il respire aussi bien que les autres tissus du corps, comme l'on pouvait le prévoir. La démonstration expérimentale de ce fait est fournie par cette circonstance maintes fois observée, savoir, que l'analyse des gaz artériels faite sur du sang extrait depuis quelque temps, donne une proportion d'O moindre que si elle est faite de suite : le sang a donc consommé de l'oxygène. Mais en somme il en consomme très peu (3 ou 4 centimètres cubes par heure pour 100 grammes de sang,

d'après Schutzenberger), et la plus grande partie de l'oxygène qu'il emprunte à l'air — il en est à peu près saturé — est fidèlement apportée aux tissus. On le voit à la lenteur avec laquelle, à l'abri des tissus, se consomme son oxygène, à la lenteur avec laquelle il oxyde les substances les plus faciles à oxyder (Hoppe-Seyler). De même, à l'acide carbonique que ceux-ci lui abandonnent, il en ajoute une très petite quantité provenant de ses combustions particulières. En somme, *le sang est un tissu de vie très faible*. Le plus vivifiant de tous, il est, de tous, le moins vivant.

Rôle respiratoire des tissus. — Ce sont les tissus généraux qui respirent l'oxygène et qui exhalent l'acide carbonique; ils sont le siège réel de la respiration, et la respiration *interne* dont il s'agit est la seule respiration véritable; la respiration *externe* (fixation de l'O sur le sang) n'est qu'un phénomène d'aération.

La respiration des tissus se met en lumière par des expériences simples imaginées par Spallanzani qui a le premier donné la démonstration nette de ce phénomène. Il suffit d'abandonner dans une cloche contenant de l'air dont la composition est connue, des fragments de muscle, ou d'un autre tissu récemment enlevé au corps: on analyse l'air de la cloche au bout d'un certain temps, et on constate qu'il est plus riche en CO² et plus pauvre en O. La respiration des tissus est un phénomène général. Mais l'intensité de celui-ci varie dans des limites étendues. Spallanzani avait déjà reconnu que les tendons et la graisse ont une respiration beaucoup moins active que la substance nerveuse, et le tissu cellulaire, et que la respiration du muscle est beaucoup plus active que celle du sang. P. Bert a repris ces expériences, en donnant un grand soin aux conditions expérimentales, et voici quelques chiffres tirés de ses expériences.

Bien que les chiffres absolus puissent varier, l'hierarchie respiratoire indiquée par ce tableau ne varie jamais.

100 grammes de muscles	absorbent	50,8 ¹	et exhalent	56,8	CO ²
—	cerveau	—	45,8	—	42,8
—	reins	—	37,0	—	15,6
—	rate	—	27,3	—	15,4
—	testicule	—	18,3	—	27,5
—	os brisés	—	17,2	—	8,1

On a donné à cette respiration interne le nom de *respiration des tissus*, parce que ce sont bien les tissus qui absorbent l'oxygène et produisent CO². Ce n'est pas le sang, comme le croient encore Estor et Saint-Pierre, oubliant que la grenouille salée présente des échanges gazeux presque aussi considérables que la grenouille normale pourvue de son sang. Il est certain toutefois que l'activité respiratoire des différents tissus est très variable. Le sang absorbe fort peu d'oxygène pour lui-même, car une partie de l'O qui disparaît est consommée par les parois des vaisseaux.

On peut encore démontrer la respiration des tissus ou cellules en faisant passer du sang artériel défibriné dans une artère artificielle en baudruche plongée dans une bouillie de levure de bière: il y a réduction de l'oxyhémoglobine (Schutzenberger); ou bien examiner au spectroscope un doigt vivement éclairé avant et après arrêt de la circulation par une ligature serrée: avant, on a le spectre de l'oxyhémoglobine; après, celui de l'hémoglobine réduite (Vierordt).

D'après P. Bert, un même tissu possède une activité respiratoire variable, selon qu'il provient de tel animal ou de tel

¹ Quinquaud (*Soc. Biol.*, 1890) donne les chiffres que voici:

100 grammes de muscles	absorbent en 3 heures (à + 38° c.)	23 cc. oxygène.
—	cœur	—
—	cerveau	—
—	foie et rein	—
—	rate	—
—	poumon	—
—	graisse	—
—	os	—
—	sang	—

Notez la faible respiration du sang, ce messager « fidèle, probe, économique ». Voir (*ibid.*) les précautions à prendre dans les recherches de ce genre.

autre. Les muscles d'animaux à sang froid respirent moins activement que ceux des animaux à sang chaud, et on trouve encore des différences notables dans un même tissu emprunté à différents animaux d'un même groupe. Ainsi les muscles d'adulte respirent plus que ceux du nouveau-né; ceux du canard plus que ceux du poulet. Le muscle actif respire plus activement que le muscle au repos, comme l'a vu P. Bert en comparant la respiration du muscle au repos avec celle du muscle tétanisé, et les muscles séparés des centres nerveux, ou dont les nerfs sont paralysés, ont une respiration moins active que ceux dont les relations normales avec ces centres ont persisté (Röhrig, Zuntz, Pflüger). Cl. Bernard a fait sur ce point des expériences probantes. Nous devons faire remarquer que, d'après Hermann, les modifications que la présence d'un muscle imprime à la composition du milieu gazeux, sont dues à un phénomène de *putréfaction*. Pour lui, le muscle séparé du corps est un muscle mort, fût-il encore contractile. Cette opinion est intenable, et il faut probablement, comme le propose P. Bert, supposer qu'Hermann entend dire, non que le muscle soit mort, mais que les actes physico-chimiques d'un muscle séparé du corps diffèrent de ceux d'un muscle *in situ*¹. Cela est évident, et il est à présumer que la mesure des échanges gazeux du muscle isolé n'est point celle du muscle *in situ*. Mais il est à présumer aussi que les différences sont de degré, non de nature, et les expériences sur la respiration des tissus n'ont pas d'autre prétention que d'élucider la nature de celle-ci : l'intensité, le degré ne peuvent être appréciés pour le muscle *in situ* par des expériences sur le muscle isolé de l'organisme. On remarquera que les tissus — le muscle, par exemple — consomment d'autant plus d'oxygène qu'ils en ont une plus grande quantité à leur disposition (Spallanzani et Bert), du moins dans

¹Quinquaud (*Soc. Biol.*, 1890) a montré qu'on peut dissocier aisément les deux phénomènes de la respiration et de la putréfaction, et insisté sur la nécessité d'opérer sur les tissus les plus frais possible.

certaines limites. Bert a vu que les combustions augmentent jusqu'à ce que la teneur d'oxygène dans l'air soit égale à 50 ou 60 p. 100; si elle augmente au delà, les combustions restent les mêmes, puis diminuent. Ceci est intéressant à noter, par opposition au fait signalé plus haut, que la ventilation pulmonaire est sans influence sur les échanges. Il semble montrer que le sang ne peut apporter aux tissus qu'une quantité d'O inférieure à celle qu'ils consommeraient volontiers.

A l'état physiologique chez les animaux pulmonés, la respiration des tissus est une véritable *respiration aquatique*. Le sang a une respiration aérienne chez l'homme et les vertébrés non branchiaux; aquatique, chez les vertébrés branchiaux et beaucoup d'invertébrés; la respiration des tissus est toujours aquatique parce qu'ils respirent dans le sang. Les insectes, toutefois, par leurs trachées qui amènent l'air jusque dans l'intimité des tissus, semblent avoir une véritable respiration aérienne.

Un phénomène curieux de la respiration des tissus consiste en ce que l'exhalation de CO² ne dépend pas directement de l'apport d'oxygène : des fragments de tissus et même des animaux entiers; comme la grenouille, placés dans une atmosphère absolument dépourvue d'O, dans de l'hydrogène ou azote, continuent à produire du CO². On en a conclu qu'il se fait dans l'organisme et les tissus des réserves d'O, réserves qui s'épuiseraient plus lentement chez les animaux à sang froid que chez les animaux à sang chaud, d'où la résistance plus grande des premiers à l'asphyxie. L'existence de ces réserves a été bien mise en lumière par Chauveau qui a mesuré la quantité d'O absorbée et de CO² produite par le muscle releveur de la lèvre supérieure du cheval, à l'état de repos et de travail. Pendant le travail, il s'exhale *plus* d'O (dans CO²) qu'il n'en est absorbé : le surplus d'O consommé doit venir d'une réserve, et celle-ci doit se faire durant le repos où le muscle, tout en absorbant vingt et une fois

moins d'O qu'au travail, en absorbe pourtant plus qu'il ne s'en exhale dans CO² ; il en absorbe un excédent qui s'emmagasine. Du reste, le même phénomène a lieu durant le sommeil : l'homme en absorbe plus qu'il n'en rend dans CO² ; par contre, de jour, surtout s'il travaille, il exhale plus d'O qu'il n'en absorbe, et la nuit lui sert à refaire sa provision (Voit).

On se demande naturellement où s'accumule la provision d'oxygène. Cette question n'a point encore reçu de réponse satisfaisante. Il ne semble pas que l'emmagasinement se fasse dans le sang, car si l'on *sale* une grenouille à la façon de Cohnheim en remplaçant le sang par une solution salée, on voit persister l'exhalaison de CO², l'animal étant placé dans une atmosphère d'azote ou d'hydrogène. L'O s'est donc accumulé ailleurs, dans les tissus naturellement, et Hermann a fondé sur les faits qui précèdent sa théorie de l'*Inogène*. Il suppose l'existence de quelque substance où l'oxygène se condenserait, pour se dégager selon les besoins des tissus.

La question de la respiration est donc moins simple qu'elle ne le paraît d'abord : l'oxygène absorbé ne se transforme pas immédiatement, directement en acide carbonique, comme on l'a cru d'abord : il y a des processus intermédiaires qui nous échappent encore.

Quels que soient ces processus, on peut néanmoins admettre que le mécanisme de la respiration véritable est à peu près le suivant. Le sang artériel, chargé d'O (tension = 10 p. 100 d'atmosphère), pauvre en CO² (tension = 2,8 p. 100 d'atmosphère), passe par les capillaires entourés de tissus où CO² est abondant, et O relativement rare. L'équilibre tend à s'établir à travers les parois des capillaires, ou par le plasma qui transsude : les tissus absorbent l'oxygène dissous dans le plasma, et l'oxygène de l'oxyhémoglobine se dissocie sous l'influence de la chaleur d'une part, et du départ de l'oxygène du plasma : il va prendre dans le dernier la place de l'oxygène absorbé par les tissus, et passe ensuite à son

tour dans les tissus. Inversement, CO², qui a une forte tension dans les tissus, diffuse dans le plasma qui en renferme très peu ; il y suffit d'une différence de quantité, ou, ce qui est corrélatif, de tension. Du reste, on voit la diffusion de CO² s'opérer partout où elle est possible : on voit ce gaz se dissoudre dans les liquides formés par les tissus — alors que l'O y est très peu abondant : dans la bile où CO² a une tension de 6,6 p. 100 d'atmosphère, dans l'urine ($t = 9$ p. 100), la lymphe ($t = 4,5-5$ p. 100), le liquide péritonéal (7,8 p. 100), la salive, etc. (Pflüger et Strassburg).

Nous avons parlé jusqu'ici de la respiration effectuée dans l'air normal : il sera bon d'ajouter quelques renseignements à l'égard de la respiration dans des mélanges gazeux artificiels ou dans certains gaz purs. Tout d'abord, il n'y a respiration qu'en présence de l'oxygène, et il faut que cet oxygène constitue au moins 15 p. 100 du mélange total (à la pression barométrique) et qu'il ne s'y joigne pas dans le mélange de substances ayant, comme l'oxyde de carbone, des affinités puissantes avec l'hémoglobine, affinités qui l'empêcheraient de se fixer sur celle-ci et d'être transporté aux tissus. Tout mélange gazeux privé d'oxygène est irrespirable et détermine l'asphyxie. L'oxygène pur est naturellement très propre à entretenir la vie ; les inhalations de ce gaz sont, on le sait, souvent employées en thérapeutique. On remarquera que ces inhalations ne changent rien aux échanges des tissus ; nous savons que ceux-ci ne consomment pas d'oxygène au delà de leurs besoins, et que ceux-ci sont réglés par leur degré d'activité ; aussi exercent-elles une influence bienfaisante sans doute par l'emmagasinement d'O qui se produit, par la réserve mise de côté et utilisée plus tard, au fur et à mesure des besoins. Si, au lieu de respirer dans de l'oxygène pur, la respiration se fait dans un mélange où la quantité d'oxygène varie, on constate que tandis que celle-ci s'effectue très bien dans un milieu où l'O forme 20 p. 100 du tout (air normal), il y a des troubles

quand la proportion s'abaisse à 10 p. 100. Ils sont dus à l'insuffisance de l'apport d'oxygène, et sont d'autant plus marqués que l'exercice est plus actif, et que le besoin d'O est plus grand, et nous savons déjà qu'à l'état d'activité, l'apport d'oxygène est insuffisant : l'organisme consomme la réserve faite durant le sommeil et le repos. Si la proportion d'O tombe à 8, 6, 4, la mort survient rapidement pour les animaux supérieurs. Les animaux inférieurs résistent mieux : un escargot dans l'air confiné lui enlève jusqu'à ses dernières traces d'oxygène, alors qu'un mammifère ou oiseau meurt avant que la proportion d'O ait atteint 3 p. 100 (Spallanzani).

L'acide carbonique pur est naturellement impropre à l'entretien de la respiration ; mais en somme le mélange respiré peut contenir une assez grande proportion de CO² sans devenir toxique ; il peut en renfermer jusqu'à 20 p. 100, ce qui est considérable. Il va sans dire qu'en pareil cas, et même quand CO² n'existe que dans la proportion de 2, 4 ou 5 p. 100, il y a accumulation de CO² dans l'organisme jusqu'à équilibre entre la tension de CO² dans l'air et dans le sang ; il se produit une excitation des centres respiratoires et de la dyspnée, et la consommation d'oxygène augmente. Mais à 20 p. 100, CO² agit comme un poison narcotique et tue. Il en résulte donc que les dangers de la ventilation défectueuse doivent être attribués non à l'accumulation d'acide carbonique, mais bien au déficit d'oxygène. En d'autres termes, la vie dans une chambre non ventilée, hermétiquement close, s'éteindra par défaut d'oxygène bien avant que la proportion de CO² ait pu devenir mortelle, comme l'a montré P. Bert. On pratique donc la ventilation moins pour chasser CO² que pour favoriser l'apport d'oxygène (10 mètres cubes d'eau neuf par heure et par individu enfermé dans une chambre).

Rôle de la pression dans la respiration. — Du moment où les échanges respiratoires — entre l'air et le sang, puis entre le sang et les tissus — sont fonction de la tension des

gaz, la pression barométrique — ou tension du mélange respiré, — doit jouer un rôle considérable dans ces échanges, la tension partielle de chaque gaz devant suivre les oscillations de la tension totale. Et, d'autre part, à pression égale, invariable, la tension de chaque gaz d'un mélange, du mélange *air* par exemple, — étant proportionnelle à la quantité de ce gaz dans le mélange, les variations de composition d'un mélange pourront agir exactement comme les variations de pression de celui-ci, à condition toutefois que ces variations aient quelque importance dans les limites d'une atmosphère. C'est ainsi que les choses se passent, en effet, et les belles recherches de Paul Bert, résumées dans sa *Pression barométrique*, ont notablement contribué à l'avancement de nos connaissances à ce sujet. Augmentez la pression atmosphérique, en comprimant l'air — c'est le cas des caissons pneumatiques où les ouvriers travaillent aux piles de pont par exemple, et où pour contre-balancer le poids de l'eau *plus* la pression atmosphérique, il faut développer une pression intérieure de 4 ou 5 atmosphères ; c'est aussi le cas des scaphandres employés pour fouiller les navires coulés, et les gisements d'éponge ou de corail, — augmentez la pression atmosphérique, et la tension des gaz s'accroît proportionnellement autant que la pression de l'air ; à 5, à 10 atmosphères encore il n'y a pas d'accidents. Mais, à partir de 17 atmosphères pour l'air, de 3 1/2 atmosphères pour l'oxygène pur, il se développe des phénomènes formidables, des convulsions analogues à celle de l'empoisonnement strychnique, au milieu desquelles la mort survient bientôt. L'animal et l'homme y succombent, et les plantes, et les ferments figurés eux-mêmes meurent après avoir présenté un ralentissement marqué d'activité fonctionnelle. Que s'est-il donc passé ? Y a-t-il action mécanique, y a-t-il empoisonnement par CO² ? Non : il y a *empoisonnement par l'oxygène*, et ce qui le prouve c'est que les accidents arrivent d'autant plus vite, à pression égale, que l'air est plus riche en oxygène. Le gaz vivifiant