

d'oxygène pèse 1<sup>er</sup>.4). Or, dans l'air expiré des vingt-quatre heures, il n'en reste plus que 1<sup>kg</sup>.750; c'est-à-dire que 750 grammes d'O ont été retenus par le poumon (2500 — 1750 = 750). Nous voyons donc qu'en somme, nous retenons 3/4 de kilogrammes d'oxygène en vingt-quatre heures (750 grammes, ou, en volume, 530 litres).

D'autre part, on sait que l'acide carbonique ne se trouve représenté que par millièmes dans l'air atmosphérique, dans l'air inspiré (1/2500, c'est-à-dire 4 dix-millièmes). Or, dans l'air expiré, il est dans une proportion très considérable. Il suffit, pour le démontrer, d'expirer par un tube de verre dans une solution de chaux ou de baryte et on voit aussitôt se former un précipité qui n'est autre chose qu'un carbonate (de chaux ou de baryte). La quantité en est variable suivant les circonstances, mais on peut dire qu'en moyenne, nous expirons en vingt-quatre heures 850 grammes d'acide carbonique (en volume 400 litres : à rapprocher des 500 litres d'O absorbé pour se rendre compte de la diminution de volume que nous avons signalée entre l'air inspiré et expiré). Tels sont les faits principaux relatifs à l'air; les autres modifications sont insignifiantes. Ainsi l'air contient 4/5 d'azote (21 d'O, 79 d'Az); selon les uns, la quantité inspirée et la quantité expirée de ce gaz sont égales; selon d'autres, ces quantités pourraient varier, et parfois il y en aurait un peu plus de rendu, par suite une certaine quantité en serait excrétée par le poumon. En effet, on trouve assez souvent dans le poumon des traces d'ammoniaque et diverses exhalations provenant des substances azotées, ainsi que des vapeurs de toutes les substances volatiles accidentellement contenues dans le sang, comme l'alcool, l'éther, des produits phosphorés, des gaz paludéens.

B. *Modifications du sang qui a traversé le poumon.* — Que se passe-t-il du côté du sang? Comme la simple induction pouvait le faire prévoir et comme l'expérience l'a démontré, l'acide carbonique expiré provient du sang veineux qui se débarrasse de ce produit d'excrétion, et se charge d'oxygène, de façon à passer à l'état de sang artériel. En effet, nous avons déjà étudié les gaz du sang, et nous avons vu qu'au point de vue de la respiration le sang peut être considéré comme une véritable solution gazeuse, dans laquelle le globule sanguin est le véhicule de l'oxygène, et le sérum celui de l'acide carbonique, et nous avons vu que la différence essentielle entre le sang artériel et le sang veineux est précisément la prédominance de l'oxygène dans le premier, de l'acide carbonique dans le second (p. 205).

Les analyses des gaz contenus dans le sang artériel et le sang veineux donnent<sup>4</sup> :

Pour 100 volumes de sang artériel (chien) :

Oxygène — 20; acide carbonique — 34,8.

Pour 100 volumes de sang veineux :

Oxygène — 12; acide carbonique — 47.

Il y a donc eu au niveau du poumon un échange gazeux entre le sang et l'air introduit par l'inspiration : le sang a abandonné une partie de son acide carbonique et est devenu plus riche en oxygène.

La couleur rutilante du sang artériel dépend sans doute d'une action chimique de l'oxygène sur la matière colorante, ou hématine : mais elle paraît tenir aussi à un changement de forme; sous l'influence excitante de l'oxygène, comme sous celle de plusieurs autres agents (le chlorure de sodium, par exemple), le globule sanguin devient plus plat, plus mince, et il réfracte autrement la lumière, que sous l'influence de l'acide carbonique qui a pour effet de le faire gonfler, en le rapprochant de la forme sphérique.

De plus, en passant par le poumon, le sang dégage, comme nous l'avons vu, une certaine quantité de vapeur d'eau (très variable, mais que l'on peut représenter en moyenne par 300 grammes en vingt-quatre heures). En effet, l'air de l'expiration sort du poumon presque saturé de vapeur d'eau, à une température très voisine de celle du corps, ainsi que l'a démontré Gréhant. Nous avons déjà vu que si l'on inspire 1/2 litre d'air atmosphérique, on rejette par l'expiration qui suit un tiers de ce volume d'air pur mélangé à deux tiers d'air vicié. Or, l'air vicié, qui a séjourné un certain temps au contact des bronches, possède la température des poumons et se trouve saturé d'humidité; le tiers d'air pur qui est rejeté aussitôt n'a pas eu le temps de prendre exactement la température des parois de l'arbre aérien, de sorte que la totalité de l'air expiré ne peut avoir une température égale à celle du corps. Par des recherches expérimentales très exactes, Gréhant a montré que la température de l'air extérieur étant de 22°, celle de l'air expiré est égale à 35°,3 (avec un rythme de dix-sept expirations par minute; V., du reste, ci-dessus, p. 427).

Ainsi le sang doit se rafraîchir au contact de l'air pulmonaire, puisqu'il lui abandonne une certaine quantité de chaleur.

Ce fait a été longtemps contesté; d'abord parce que l'expérience directe semblait lui être contraire : deux thermomètres placés, l'un dans le cœur gauche, l'autre dans le cœur droit, semblaient indiquer un

<sup>4</sup> Ludwig et ses élèves. (*Archives de physiologie* de Pflüger, 1872)

excès de chaleur dans la première cavité, et, par suite, un échauffement du sang à son passage dans le poumon; mais une expérimentation plus exacte a donné des résultats opposés (Cl. Bernard) et montré que dans les premières recherches on n'avait pas tenu compte de l'épaisseur inégale des parois des deux ventricules, d'où une perte de chaleur plus considérable pour le ventricule droit (parois minces) que pour le ventricule gauche (parois épaisses)<sup>1</sup>. En second lieu, l'excès de température, en faveur du sang artérialisé, avait été considéré comme la conséquence de l'hypothèse qu'il se fait dans le poumon une véritable combustion, et que c'est là même que l'oxygène absorbé pendant l'inspiration est utilisé pour brûler le carbone et produire l'acide carbonique exhalé dans l'expiration.

Mais il est prouvé aujourd'hui que l'acide carbonique ne se produit pas dans le sang au niveau de la surface pulmonaire, mais bien dans tout l'organisme, dans tout le torrent circulatoire au niveau des réseaux capillaires. En effet, l'acide carbonique se trouve partout dans le sang veineux, et ne fait qu'augmenter à mesure qu'on se rapproche du sommet du cône veineux. Le phénomène respiratoire pulmonaire consiste simplement en un échange gazeux, plus ou moins identique à un phénomène de diffusion, mais non en une combustion. C'est aux points où les tissus de l'économie sont en contact intime avec le sang, c'est dans l'épaisseur même de ces tissus que se produisent les combustions, et le sang artériel n'est pour ces tissus que le véhicule de l'oxygène, comme le sang veineux est le véhicule qui emporte au loin l'acide carbonique.

C. *Théorie de la respiration.* — Ainsi la respiration, considérée au point de vue, non des échanges gazeux, mais des phénomènes chimiques de combustion, de décomposition et de dédoublement, la

<sup>1</sup> Heidehain et Körner avaient cherché à établir que la différence de température du sang du cœur droit et du cœur gauche ne tient pas à un refroidissement éprouvé par le sang à son passage dans le poumon: pour eux, le sang ne se refroidit ni ne s'échauffe en traversant le poumon. La température plus élevée du ventricule droit tiendrait à ce que ce ventricule repose plus immédiatement sur le centre phrénique et par là se trouve en contact avec les organes contenus dans la cavité abdominale, foie, estomac, intestins, qui présentent tous une température plus élevée que celle des organes thoraciques. Mais Cl. Bernard a opposé à cette conclusion les cas d'ectopie du cœur, où le cœur, sortant librement de la poitrine, ne présentait aucun rapport de contact avec le diaphragme ni avec les viscères abdominaux, et cependant contenait du sang plus chaud dans le ventricule droit que dans le gauche. D'autre part, chez le chien, le cœur, entouré de son péricarpe libre de toute adhérence diaphragmatique, est pour ainsi dire flottant dans la poitrine. En changeant la position du chien, on modifie les rapports du diaphragme avec le ventricule sans changer pour cela les relations de température entre le sang du ventricule droit et celui du ventricule gauche. Enfin les expériences si précises de Cl. Bernard sur la *topographie colorifique* (V. ci-après *Chaleur animale*) ne peuvent laisser subsister aucun doute à ce sujet. (V. Cl. Bernard, *Physiologie opératoire*, Paris, 1879.)

respiration dans son essence intime, en un mot, se passe non au niveau du poumon, mais dans l'intimité des tissus; c'est ainsi que le foie, où s'accomplissent des phénomènes chimiques très importants, quoique encore mal définis, utilise jusqu'aux derniers restes d'oxygène que contient le sang de la veine porte, et que le sang qui sort du foie est celui qui présente en même temps et la température la plus élevée et les caractères les plus accentués du sang veineux typique. Ce qui prouve que, dans le sens chimique, ce sont bien les tissus qui respirent eux-mêmes, c'est que l'on peut observer directement leur respiration, en les plaçant dans un milieu gazeux oxygéné<sup>1</sup>. Ainsi un muscle, isolé d'un organisme et suspendu dans une atmosphère d'oxygène, y consomme de ce gaz et y exhale de l'acide carbonique; cette combustion est encore plus intense si l'on excite la contraction du muscle, ce que l'on comprendra facilement si l'on se reporte à l'étude physiologique du muscle. Dans sa situation normale, dans l'organisme, les phénomènes ne se passent pas autrement pour le muscle et pour les autres tissus; seulement c'est le sang qui joue ici le rôle de milieu auquel l'élément vivant emprunte l'oxygène (sang artériel) et auquel il rend de l'acide carbonique (sang veineux). Aussi le sang de la veine d'un muscle est-il bien plus noir, bien plus veineux, en un mot, quand ce muscle se contracte que lorsqu'il reste dans un repos complet.

La respiration, chez l'homme et les animaux supérieurs, considérée à un point de vue d'ensemble, se compose donc de trois grands actes, de trois phénomènes intimement enchaînés et solidaires les uns les autres: 1<sup>o</sup> respiration des tissus; 2<sup>o</sup> fonctions du sang comme véhicule des agents et des produits gazeux de la respiration des tissus; 3<sup>o</sup> échanges gazeux du sang au niveau de la surface pulmonaire. Les recherches modernes ont jeté un grand jour sur les phénomènes intimes qui composent chacun de ces trois grands actes, et leur étude dans la série des êtres organisés montre nettement leur importance relative.

1<sup>o</sup> *Respiration des tissus.* — Nous avons déjà parlé à plusieurs reprises de la respiration des tissus (V. p. 134); de même que les éléments anatomiques peuvent respirer isolément, de même nous voyons des organismes inférieurs, des animaux mono-cellulaires, respirer directement dans les milieux où ils sont plongés, comme les tissus respirent dans le sang. Mais, chose remarquable, il est des animaux à structure déjà très complexe, dont les éléments histolo-

<sup>1</sup> V. P. Bert, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration*, 1870. Leçons III et IV: *Respiration des tissus*.

riques respirent directement dans l'air, tels sont les *insectes* et les articulés en général. Chez ces animaux, l'air extérieur est amené par une multitude de petits canaux très finement ramifiés (*trachées*) jusqu'au contact de chaque élément histologique, de sorte qu'il n'y a aucun intermédiaire entre les tissus et le milieu gazeux respirable, et chez ces animaux, le sang n'a pas besoin de circuler bien activement; ce n'est plus un milieu affecté à la respiration, c'est simplement un liquide nutritif qui baigne les tissus.

Quant au phénomène intime qui constitue la respiration des tissus, c'est une *oxydation*, une *combustion*, en un mot. Il nous faut d'abord indiquer sous ce rapport la différence fonctionnelle qui semble exister entre la respiration des animaux et celle des végétaux.

La respiration des tissus végétaux consiste en une réduction (du moins pendant le jour et sous l'influence de la lumière solaire); les végétaux absorbent de l'acide carbonique qu'ils réduisent, pour former avec de l'eau des hydrocarbures; en réduisant de plus l'eau absorbée, ils forment des substances grasses; ils absorbent de plus des composés oxygénés du soufre, qu'ils réduisent pour former, par exemple, les sulfures d'allyle (dans l'ail); ils absorbent des composés oxygénés de l'azote ( $AzO^5$ ) qu'ils réduisent pour former des albuminoïdes. Tous ces phénomènes de réduction donnent lieu à un dégagement d'oxygène, et accumulent dans les tissus végétaux ce qu'on appelle des *forces de tension*, c'est-à-dire que ces tissus *emmagasinent la chaleur solaire* qu'ils emploient à produire les réductions précédemment énumérées, chaleur qui pourra se dégager sous la forme de *forces vives* lors de la combustion des tissus végétaux.

C'est précisément là le rôle des animaux<sup>1</sup>. Les tissus de ceux-ci brûlent les éléments fournis par le règne végétal, ils les oxydent et les décomposent en acide carbonique et en eau, et produisent ainsi de la chaleur et des forces (deux mots synonymes ou équivalents). Nos phénomènes intimes de nutrition oxydent le carbone, l'hydrogène, le soufre; l'azote paraît résister davantage à ces oxy-

<sup>1</sup> Il ne faut pas croire cependant qu'il y ait entre le règne végétal et le règne animal un antagonisme si absolu en principe. L'on observe des *réductions* dans les organismes animaux, et des *oxydations* dans les organismes végétaux; les uns et les autres *respirent, vivent* en oxydant (les plantes dégagent  $CO_2$  dans l'obscurité). Mais, au point de vue fonctionnel, les animaux dégagent de la force *par oxydation*, tandis que les végétaux emmagasinent de la force *par réduction* grâce à la *fonction chlorophyllienne*; cette dernière fonction ne s'exerce que sous l'influence de la lumière solaire. Pour la question du dualisme vital (animaux opposés aux végétaux), voy. Cl. Bernard (*De la définition de la vie*, p. 148, de *Science expérimentale*, Paris, 1878).

dations organiques, et l'urée, qui représente le produit ultime de la combustion des albuminoïdes, paraît renfermer de l'azote, sinon libre, du moins non combiné à l'oxygène, car l'on dose l'urée en la décomposant (par le réactif de Millon, Gréhan; V. *Physiologie du rein*) en acide carbonique et en azote.

<sup>2</sup> *Rôle du sang dans la respiration.* — Chez les animaux placés au-dessus des articulés, le sang sert d'intermédiaire entre les tissus et les milieux respirables. Mais on ne peut pas dire que le sang va respirer pour les tissus; il ne consomme pas d'oxygène, il ne produit pas l'acide carbonique; il se charge seulement de ces deux gaz, pour apporter le premier aux tissus, pour emporter le second vers les surfaces où il pourra être dégagé<sup>4</sup>. Chez le fœtus ce rôle intermédiaire est double; le sang du fœtus ne vient pas directement faire les échanges avec l'air extérieur. Quant au mode par lequel les éléments du sang servent de véhicule à l'oxygène et à l'acide carbonique, il a été suffisamment indiqué par toutes nos études précédentes, par celles des globules rouges du sang et de

<sup>4</sup> On peut se demander si le sang, dépositaire de l'oxygène, est, pour ainsi dire, un dépositaire fidèle, c'est-à-dire s'il ne consomme pas pour son propre compte une partie de cet oxygène, en produisant de l'acide carbonique. A *priori*, puisque le sang renferme des éléments anatomiques vivants, des globules blancs et rouges, il n'est aucune raison de refuser à ces globules l'oxygène qu'ils vont porter aux autres éléments de tissus: et, en effet, ils en consomment une partie. On a remarqué, en effet, que si l'analyse du sang artériel extrait des vaisseaux n'est pas rapidement faite, les chiffres obtenus alors et indiquant la teneur du sang en oxygène sont un peu trop faibles, et on a également constaté que cela tient à ce qu'une petite partie de ce gaz est consommée par le sang et lui fait subir une sorte de combustion intérieure pendant la durée même de l'expérience. Cette déperdition d'oxygène est d'ailleurs peu considérable et, d'après Schützemberger, ne s'élève qu'à 3 ou 4 centimètres cubes par heure pour 100 grammes de sang. Elle devient plus rapide lorsqu'on abandonne le sang pendant quelque temps à lui-même. Il noircit alors et laisse dégager, lors de l'extraction du gaz, une quantité d'oxygène de plus en plus faible, l'oxyhémoglobine passant bientôt à l'état d'hémoglobine réduite. Si le sang demeure stagnant dans un vaisseau, cette consommation d'oxygène est plus considérable, mais tient alors à une cause nouvelle: ainsi quand on pose, comme l'a fait Hoppe Seyler, deux ligatures sur une artère, le sang devient très rapidement noir à l'intérieur. Mais il noircit infiniment moins vite si on remplace le segment d'artère lié par un tube de verre. Dans le premier cas, l'oxygène avait donc été consommé par la paroi même du vaisseau. Pour ce qui est du sang en mouvement, si l'on a égard à la rapidité de la circulation, il est évident que, dans le court espace de temps que met le sang hématosé pour aller du poumon jusque dans l'intimité des tissus, la quantité d'oxygène qu'il consomme doit être infiniment peu considérable. Il s'est trouvé cependant deux auteurs, Estor et Saint-Pierre, qui ont avancé que la principale combustion respiratoire se ferait dans le sang lui-même. (V. notre art. RESPIRATION; *Nouv. Dict. de médecine et de chirurg. pratiques*, t. XXXI, p. 268.)

leur hémato-cristalline, par celle du sérum et de ses sels (V. p. 192 et 205).

Le sang étant le véhicule de l'oxygène, plus un animal possédera de sang, plus il contiendra d'oxygène en provision dans son réservoir circulatoire, et, par suite, plus il pourra résister à la privation d'air; inversement un animal ayant perdu beaucoup de sang résistera très peu de temps à la privation d'oxygène, parce qu'il manque de globules sanguins dans lesquels une certaine quantité de ce gaz aurait pu s'accumuler. On a cherché depuis longtemps à expliquer la résistance de certains animaux à l'asphyxie; Paul Bert a démontré que, pour les animaux plongeurs, cette résistance était due tout simplement à une plus grande quantité de sang. Ainsi, à poids égal, un canard renferme environ  $\frac{1}{3}$  ou même  $\frac{1}{2}$  de plus de sang qu'un poulet; aussi ce dernier animal immergé dans l'eau (ou étranglé) périt au bout de 2 ou 3 minutes, tandis que le premier résiste jusqu'à 7 ou 8 minutes. Cette résistance à la privation d'air s'explique par la grande quantité de sang qui constitue comme un *magasin d'oxygène combiné*. (P. Bert, *op. cit.*)

3° *Rôle de la surface pulmonaire*. — Le sang, intermédiaire entre les tissus et le milieu respirable, peut aller accomplir les échanges gazeux au niveau de toute surface qui se trouve en contact avec ce milieu. C'est ainsi que les échanges de la respiration se font chez la grenouille aussi bien par la surface cutanée que par la muqueuse pulmonaire. Quand on étale le mésentère d'un batracien pour en examiner la circulation, on remarque bientôt que le contenu des veines mésentériques, noir au début de l'opération, ne tarde pas à devenir rutilant comme du sang artériel; c'est que, en effet, la surface mésentérique et la surface de l'intestin sont alors devenues expérimentalement un lieu où se fait l'hématose, et la grenouille ainsi préparée respire (dans le sens *pulmonaire* du mot) et par le poulmon, et par la peau, et par le mésentère. Nous avons déjà cité, à propos de l'épithélium pulmonaire, la muqueuse intestinale du *cobitis fossilis* (loche d'étang), comme l'un des points où peut se produire l'hématose. Enfin, chez les animaux supérieurs et chez l'homme même, la peau ne paraît pas étrangère aux échanges de la respiration entre le sang et le milieu extérieur, surtout au point de vue de l'exhalation; nous y reviendrons en étudiant les fonctions de la surface cutanée.

Mais, en général, ces échanges se localisent au niveau d'une surface particulière, qui, chez les animaux placés dans l'air, nous est représentée par le poulmon. Les poulmons sont l'organe de la respiration en tant que lieu d'échanges entre le sang et l'air exté-

rieur; c'est à ce point de vue que l'on étudie en général la *respiration*; mais on voit, en somme, que nos connaissances actuelles nous permettent de regarder la *fonction pulmonaire* non comme le lieu unique de la respiration, mais comme représentant seulement l'un des chaînons, et l'un des chaînons les moins essentiels, parmi les chaînons de cette longue série d'actes qui commencent dans l'intimité des éléments histologiques pour venir se terminer au niveau des surfaces en contact avec le milieu extérieur.

Le rôle de la surface pulmonaire ne pouvait donc être exactement apprécié qu'avec les conquêtes modernes de la physiologie; aussi l'histoire de la respiration nous présente-t-elle à ce sujet les hypothèses les plus curieuses émises par les physiologistes et les médecins. Pour les uns, la respiration pulmonaire n'avait qu'un rôle *mécanique* destiné à permettre le passage du sang à travers les vaisseaux du poulmon, grâce au déplissement de celui-ci; pour d'autres, ce rôle était purement physique, et consistait à *rafraîchir* le sang par le contact de l'air; cette action rafraîchissante se produit, en effet, nous l'avons déjà dit (p. 429), mais elle est secondaire et presque insignifiante (Cl. Bernard). L'air froid, que chaque inspiration amène dans l'arbre respiratoire, ne pénètre jusqu'aux lobules pulmonaires qu'en faible proportion et après s'être déjà réchauffé. La plus grande partie de l'air respiré reste confinée dans les voies respiratoires, dans les fosses nasales, le pharynx et les grosses bronches. — C'est à Lavoisier que nous devons les premières connaissances exactes sur la respiration; confirmant les idées que, un siècle auparavant, J. Mayow<sup>1</sup> avait émises à propos de son *esprit igno-aérien*, Lavoisier identifia la respiration à une *combustion*, mais il resta indécis sur le *siège* précis de cette combustion. Lagrange, Spallanzani, Williams Edwards montrèrent que ces oxydations se font au niveau des tissus, et que le poulmon n'est que le lieu où s'exhalent les produits gazeux de ces combustions intimes.

Cependant ce n'est pas tout encore que de savoir que le sang vient simplement dégager de l'acide carbonique et puiser de l'oxygène au niveau du poulmon; il est encore dans cet échange des conditions qu'il faut préciser.

1° D'abord pour l'oxygène, nous savons qu'il ne s'agit pas là d'une simple dissolution de ce gaz dans le sang, mais bien de son absorption par le globule, et que, dans cette absorption, c'est un fait chimique, la combinaison oxyhémoglobique qui joue le principal rôle. Ce qui le prouve, c'est l'énergie avec laquelle le sang d'un animal respirant enlève l'oxygène à l'air ambiant. Dans les conditions ordinaires nous respirons dans un milieu (air atmosphérique) où l'oxygène possède une tension de  $\frac{1}{5}$  d'atmosphère (puisqu'il y a 21 d'oxygène pour 79 d'azote);

<sup>1</sup> Voy. Gavarret, *Les Phénomènes physiques de la vie*. Paris, 1869.

on pourrait penser que dans un milieu plus pauvre en oxygène, ou dans un espace clos où l'oxygène devient de plus en plus rare à mesure qu'il est pris par l'animal, il arriverait très vite un moment où la tension de ce gaz serait trop faible pour que le sang continuât à s'en charger. Or, on peut dire qu'il n'en est rien, car si l'on fait respirer un animal en espace clos, en ayant soin de soustraire l'acide carbonique exhalé, on constate que les mammifères continuent à vivre jusqu'à ce que l'oxygène que contient cet espace soit réduit à 2, à 1 et même à 0,5 pour 100 (P. Bert). L'absorption de l'oxygène par le sang du poumon se fait donc, alors même que la pression de ce gaz est presque nulle. Müller a même constaté que plus l'espace clos est étroit, plus l'absorption de l'oxygène peut y être poussée loin; ainsi en faisant respirer un animal dans le plus petit espace clos possible, c'est-à-dire dans l'air emprisonné dans ses poumons, alors qu'on l'a étranglé, il épuise la totalité de l'oxygène de cet air. C'est que l'hémoglobine, en vertu de son affinité chimique, s'empare de l'oxygène à mesure que ce gaz se dissout dans le sérum, de sorte que celui-ci, constamment spolié, n'arrive jamais à satisfaire son coefficient d'absorption pour l'oxygène, quelque faible que soit ce coefficient, et quelque faible que soit la tension de l'oxygène dans l'air ambiant.

2° Quant à l'exhalation de l'acide carbonique, elle ne se produit pas d'une manière aussi simple qu'on pourrait le croire *a priori* par une simple diffusion gazeuse, ou par un phénomène de *dégagement d'un gaz dissous* en présence d'une atmosphère qui contient très peu de ce gaz. En effet, l'air des vésicules pulmonaires contient 8 pour 100 de CO<sup>2</sup>, ce qui est une condition peu favorable au dégagement de l'acide carbonique du sang, et, d'autre part, une partie de ce dernier est non dissoute mais combinée avec les sels du sérum (carbonates et phosphates, Emile Fernet, V. p. 191)<sup>1</sup>. Il est donc probable qu'il se passe au niveau

<sup>1</sup> Bien plus, d'après les recherches de P. Bert, il n'y aurait pas d'acide carbonique en dissolution, c'est-à-dire à l'état libre, dans le sérum; tout l'acide carbonique du sang veineux est combiné aux sels du sérum. Le fait que l'acide carbonique sort facilement du sang dans les appareils à vide, dit P. Bert (*Compt. rend. Acad. des sciences*, 28 octobre 1878) ne prouve pas que ce gaz se trouve dans le sang à l'état de solution et non à l'état de combinaison, puisque les bicarbonates et les phosphocarbonates se dissolvent aisément par le vide. Pour juger la question, P. Bert analyse d'abord un échantillon de sang au moyen de la pompe à extraction des gaz; puis il en agite pendant quelques heures un autre échantillon avec de l'acide carbonique pur, jusqu'à ce qu'il ne se fasse plus d'absorption; faisant alors une nouvelle extraction de gaz, l'expérimentateur défalque du nombre alors trouvé la quantité d'acide carbonique qui, d'après les tables de Bunsen (applicables au sang, suivant Fernet), pourrait à la température ambiante se dissoudre dans le sang: si le chiffre obtenu par cette soustraction est supérieur à celui qui exprimait le volume d'acide carbonique contenu naturellement dans le sang, c'est bien évidemment que les alcalis de ce sang n'étaient pas complètement saturés. C'est précisément ce qui est arrivé dans toutes les expériences entreprises avec cette méthode; jamais il ne s'est trouvé d'acide carbonique dissous ni

du poumon une action qui a pour effet de *chasser* vivement l'acide carbonique. Cette action est sans doute de nature chimique, et quelques expériences peuvent faire supposer que c'est une action analogue à celle des acides dégagant l'acide carbonique des carbonates. Ce sont ces faits qui donnèrent lieu à la théorie de Robin et Verdeil d'un *acide pneumique*; l'existence de cet acide n'a pu être constatée, et, du reste, on a vu que toutes les fois que l'oxygène se mêle au sang veineux, même *in vitro* dans les expériences, l'acide carbonique se dégage aussitôt. On est donc porté aujourd'hui à admettre que la combinaison de l'oxygène avec le globule (oxyhémoglobuline, dont nous avons étudié les caractères spectroscopiques, p. 191) joue un rôle analogue à celui d'un *acide* et amène par cela même le dégagement de l'acide carbonique du sang veineux. L'absorption de l'oxygène est donc doublement importante dans la respiration, et comme source d'oxygène et comme cause du départ de l'acide carbonique antérieurement formé. Nous avons vu que, grâce à l'affinité des globules pour l'oxygène, un animal pouvait, par sa respiration, arriver à dépouiller presque complètement d'oxygène un espace clos. Pour l'acide carbonique, on le comprendra facilement d'après les considérations précédentes, le phénomène inverse, mais analogue, ne peut se produire, c'est-à-dire qu'un animal ne peut, dans un espace clos, continuer à exhaler le gaz carbonique jusqu'à en saturer cet espace. Quand la pression du gaz carbonique dans l'air ambiant équilibre celle de ce gaz dans les capillaires pulmonaires, il n'y a plus d'élimination du gaz carbonique du sang; on peut même produire l'inverse, c'est-à-dire que, dans des conditions artificielles, en faisant respirer un animal dans une atmosphère d'oxygène renfermant 30 pour 100 d'acide carbonique, on voit se produire une absorption d'acide carbonique par le sang, la pression de ce gaz dans le poumon étant alors supérieure à celle qu'il a dans le sang.

D. De l'asphyxie. — Les études précédentes nous permettent d'indiquer en quelque mots les divers modes selon lesquels peut se produire l'asphyxie. Il peut y avoir asphyxie par *privation d'air respirable*, ou par *intoxication*, c'est-à-dire par absorption de gaz pernicieux.

a) L'asphyxie par *défaut d'air respirable* peut se produire de deux manières: ou bien parce qu'il n'y a plus d'oxygène à absorber, ou bien parce que l'acide carbonique ne peut plus se dégager.

1° Dans une atmosphère qui ne se renouvelle pas, *les animaux ne meurent que quand ils ont épuisé la plus grande partie de l'oxygène*, pourvu que l'on enlève tout l'acide carbonique formé,

dans le sang artériel, ni dans le sang veineux. Si donc le sang n'est jamais saturé d'acide carbonique, la sortie de ce gaz pendant la traversée des poumons est un phénomène de dissociation.

afin d'éviter les troubles dus à son accumulation; on voit alors que les reptiles meurent après avoir utilisé tout l'oxygène, les mammifères quand il ne reste plus que 2 pour 100 d'oxygène, les oiseaux déjà quand il n'en reste plus que 4 à 3 pour 100 (Paul Bert). Ces faits nous rendent compte des troubles éprouvés par les aéronautes ou par les voyageurs dans l'ascension des hautes montagnes; la diminution de pression extérieure équivaut à une raréfaction de l'oxygène; par suite la respiration se fait mal, l'oxygène manque pour entretenir les combustions, produire de la chaleur et des forces; de là la fatigue, le refroidissement, la tendance au sommeil. Ces troubles sont surtout prononcés pendant les ascensions des montagnes (*mal des montagnes*) et dans les ascensions en ballon. Paul Bert a montré que les modifications de la pression barométrique agissent sur l'organisme par les changements qu'elles apportent dans la tension de l'oxygène ambiant. C'est par ce mécanisme qu'agit la dépression (V. plus loin comment agit la compression). Quoique l'oxygène soit en très faible partie dissous dans le sérum, et en plus grande proportion combiné avec l'hémoglobine du globule rouge, on observe, sur des chiens, que, lorsque la pression du milieu ambiant diminue, la perte d'oxygène éprouvée par le sang suit presque la loi de Dalton, surtout pour les fortes dépressions<sup>1</sup>.

La catastrophe du *Zénith*<sup>2</sup> a rendu cruellement évidente l'influence funeste exercée sur l'organisme humain par la diminution excessive de la pression atmosphérique. M. Jourdanet, qui, après de longues observations recueillies principalement au Mexique, avait mis en avant l'opinion qu'une diminution notable de la pression atmosphérique modifie la composition des gaz qui existent dans le sang, et qu'il en résulterait une sorte d'*anémie* plus ou moins grave selon les climats, a récemment publié ses études sur ce sujet<sup>3</sup>. Selon lui, cet ensemble de sensations douloureuses qui constitue le *mal des montagnes* aurait pour cause principale la diminution de la masse d'oxygène dans le sang, l'anoxyémie, état provenant de la diminution de pression effective de ce gaz dans l'air ambiant. M. Jourdanet indique, comme limite probable des accidents de cette nature, la demi-distance entre le niveau de la mer et le niveau où commencent les neiges éternelles, limite qui sépare les *climats d'altitude* des *climats de montagne*.

Les expériences de Paul Bert ont aussi parfaitement montré que le

<sup>1</sup> Paul Bert, *Acad. des sciences*, 22 mars 1874. *La pression barométrique, recherches de physiologie expérimentale*. Paris, 1877.

<sup>2</sup> Mort de Crocé-Spinelli et Sivel. (Voy. *Acad. des sciences*, 26 avril 1875, la relation de M. G. Tissandier, seul survivant.)

<sup>3</sup> Jourdanet, *Influence de la pression de l'air sur la vie de l'homme*, 2 vol., Paris, 1875.

moyen de combattre les effets de la diminution de pression consiste à respirer de l'oxygène pur; c'est la précaution que prennent aujourd'hui ceux qui s'élèvent en ballon à une grande hauteur. « J'ai la conviction, dit Paul Bert, que Crocé-Spinelli et Sivel vivraient encore, malgré leur séjour si prolongé dans les hautes régions, s'ils avaient pu respirer l'oxygène. Ils auraient malheureusement perdu brusquement la faculté de se mouvoir; les tubes adducteurs de l'air vital aurait subitement échappé de leurs mains paralysées. »

Ces faits, avons-nous dit, nous expliquent l'influence qu'exerce sur l'hygiène et la pathologie des habitants des hautes montagnes la faible pression de l'atmosphère au milieu de laquelle ils sont plongés. Ces hommes, ainsi que l'a montré Jourdanet, sont placés dans des conditions d'oxygénation insuffisante. Ils sont *anoxyémiques*<sup>1</sup>.

<sup>2o</sup> Si l'on fournit à l'animal enfermé dans un espace clos une quantité toujours suffisante d'oxygène, mais qu'on laisse s'accumuler dans cet espace l'acide carbonique produit par la respiration, on voit les animaux périr quand la proportion de ce gaz est devenue trop considérable, dans une mesure très variable selon les espèces. Ce n'est pas que l'acide carbonique soit un *poison*, mais la trop grande quantité de ce gaz (sa trop grande pression) dans le milieu ambiant s'oppose à la sortie de celui qui est dans le sang; par suite, le sang ne peut plus recueillir celui que dégagent les combustions des tissus, et la respiration de ceux-ci se trouve entravée.

Dans l'asphyxie dans une atmosphère confinée, les deux causes précédentes se trouvent réunies. Diminution de l'oxygène, augmentation de l'acide carbonique. Aussi l'arrêt mécanique de la respiration produit-il, comme tout le monde le sait, la mort très rapidement. Les plus habiles plongeurs de perles ne peuvent rester plus de deux minutes sous l'eau, et les noyés ne peuvent généralement, après six ou huit minutes de submersion totale, être rappelés à la vie. Dans ces diverses circonstances d'asphyxie par manque d'air, les deux causes de mort, privation d'oxygène et excès d'acide carbonique, paraissent agir toutes deux, mais dans des proportions différentes et variables. D'après de nombreuses expériences que nous ne pouvons rapporter ici, Paul Bert arrive à cette conclusion que la mort, dans l'air confiné, est déterminée chez les animaux à sang chaud par le manque d'oxygène, et chez les animaux à sang froid par la présence en excès de l'acide carbonique<sup>2</sup>.

Dans la mort naturelle, qu'elle qu'en soit la cause, le sang tant

<sup>1</sup> Jourdanet, *Le Mexique et l'Amérique tropicale*. Paris, 1864.

<sup>2</sup> Voy. Paul Bert, *Leçons sur la respiration*. Leçons XXVII et XXVIII.

artériel que veineux est privé de tout son oxygène. De là cette opinion de P. Bert, un peu paradoxale dans son énoncé, que « l'on meurt toujours d'asphyxie ».

b) *L'asphyxie par intoxication* a pour type l'asphyxie par l'oxyde de carbone; c'est ce gaz qui joue le rôle toxique essentiel dans les asphyxies par la *vapeur de charbon* (Leblanc). Dans ce cas, c'est le globule rouge qui est primitivement atteint; nous avons déjà vu, en étudiant les caractères spectroscopiques du sang (p. 191), comment l'oxyde de carbone venait prendre la place de l'oxygène dans l'hémoglobine, et l'on conçoit facilement que cette hémoglobine oxycarbonée devienne impropre à entretenir la combustion des tissus<sup>1</sup>; aussi dans l'asphyxie par l'oxyde de carbone y a-t-il abaissement de la température (Cl. Bernard). On voit qu'en somme cette asphyxie se réduit à une privation d'oxygène; mais cette privation a un autre mécanisme que précédemment, elle est due uniquement à ce que le globule sanguin ne peut plus être le véhicule de ce gaz<sup>2</sup>.

L'oxyde de carbone n'est pas un agent qui porte directement une action toxique sur les tissus, car Paul Bert a démontré que la présence de ce gaz ne modifie en rien les échanges gazeux qui constituent la respiration élémentaire des tissus au contact de l'oxygène.

Il est des gaz qui vont agir directement comme principes toxiques sur les éléments anatomiques; ces faits ne sont plus des cas d'*asphyxie* proprement dite, au point de vue de la *respiration*; ce sont des empoisonnements produits par un agent gazeux: tels sont, par exemple, les composés du cyanogène.

Les recherches de P. Bert sur l'influence de l'air comprimé l'ont amené à la découverte de ce fait bien singulier et bien inattendu,

<sup>1</sup> La rapidité avec laquelle se fait cette intoxication est très grande; il résulte des expériences que Gréhant a pratiquées sur des chiens, que chez un animal qui respire de l'air contenant 1/10 d'oxyde de carbone, le sang artériel, entre la dixième et la vingt-cinquième seconde, renferme déjà 4 pour 100 d'oxyde de carbone, et seulement 14 pour 100 d'oxygène; qu'entre une minute quinze secondes et une minute trente secondes, l'oxyde de carbone se trouve dans le sang en très forte proportion (18,4 pour 100), tandis que la quantité de l'oxygène a diminué encore davantage et se trouve réduite à 4 pour 100. Il est donc permis de conclure, avec Gréhant, que si un homme pénètre dans un milieu fortement chargé d'oxyde de carbone, le poison gazeux est dès la première minute absorbé par le sang artériel, c'est-à-dire qu'il prend presque instantanément la place de l'oxygène dans le globule, et rend celui-ci incapable d'absorber de l'oxygène.

<sup>2</sup> V. Cl. Bernard, *Leçons sur les anesthésiques et sur l'asphyxie*. Paris, 1875.

que l'oxygène suffisamment condensé exerce une action toxique<sup>1</sup>. Lorsqu'on place un animal, un chien, par exemple, dans de l'oxygène pur à la pression de 5 ou 6 atmosphères, ou, ce qui revient au même, dans de l'air ordinaire à la pression de 20 atmosphères, l'animal présente des symptômes véritablement effrayants, consistant en des attaques de convulsions toniques, analogues à celles que produit la strychnine, et qui alternent avec des convulsions cloniques. Ces accidents débutent dès que le sang artériel du chien, au lieu de la proportion normale de 18 à 20 centimètres cubes d'oxygène par 100 centimètres cubes, en contient 28 ou 30. Si la proportion atteint 35 centimètres cubes, la mort est la règle. Chose remarquable, les accidents convulsifs continuent alors que l'animal est ramené à l'air libre et que son sang ne renferme plus que la quantité normale d'oxygène. L'oxygène est donc un poison du système nerveux qui amène un abaissement notable de température, indice d'un trouble profond dans les phénomènes généraux de la nutrition. Le sang ici joue seulement le rôle d'un véhicule allant porter le poison aux tissus. Cette circonstance explique pourquoi l'empoisonnement apparaît plus lentement par l'effet de la compression, alors que la masse du véhicule qui sert d'intermédiaire, c'est-à-dire du sang, a été diminuée par une saignée copieuse, par exemple.

Cette action sur le système nerveux, exercée par l'oxygène en excès, se produit non seulement chez les vertébrés aériens, mais aussi chez les poissons qu'on voit périr quand l'eau renferme plus de 10 volumes d'oxygène. Les invertébrés eux-mêmes ne jouissent d'aucune immunité relativement à l'action toxique de l'air comprimé. M. P. Bert s'est appliqué à rechercher la nature de l'altération produite dans les phénomènes nutritifs sous l'influence d'un excès d'oxygène. Les manifestations les plus frappantes sont une diminution des phénomènes d'oxydation occasionnée par une moindre absorption d'oxygène pendant l'intoxication, un abaissement de la proportion de l'acide carbonique contenu dans le sang, puis une diminution dans la production de l'urée: L'abaissement de température est un corollaire naturel de cette réduction de tous les processus chimiques consécutifs à la fixation de l'oxygène dans l'organisme. C'est ainsi que P. Bert a constaté, dans une atmosphère d'oxygène comprimé, le ralentissement ou même la cessation d'un grand nombre de phénomènes chimiques du groupe des fermentations, dont le résultat final est soit une oxydation, soit un dédoublement, soit encore une simple hydratation. Paul Bert a donc été amené à cette conclusion générale que l'air comprimé à un certain degré tue rapidement tous les êtres vivants, et que cette action redoutable est due non à la *pression* de l'air considéré comme agent physico-mécanique, mais à la *tension* de l'oxygène comprimé. En effet, il a démontré que sous l'influence de l'oxygène à forte tension, les com-

<sup>1</sup> Paul Bert, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration*. Paris, 1870.