

Sur la teneur spécifique du sang en oxygène.

Par

Christian Bohr.

(Communiqué dans la séance du 9 mai 1890.)

Dans les mémoires précédents sur l'hémoglobine cristallisée, nous avons vu que, les conditions extérieures restant les mêmes, elle n'absorbe pas toujours par gramme la même quantité d'oxygène. Nous montrerons dans ce mémoire que la substance colorante encore contenue dans les globules du sang se comporte d'une manière analogue.

Si, après avoir secoué le sang avec de l'air atmosphérique, nous mesurons la quantité d'oxygène qu'il a absorbée, ou, comme on l'appelle souvent, sa capacité respiratoire, et déterminons en même temps la quantité de matière colorante, nous trouvons que le rapport entre ces deux grandeurs n'est pas constant comme on l'admet généralement. On constate au contraire que ce rapport, que nous appellerons la teneur spécifique du sang en oxygène, est très variable chez les individus de même espèce qu'on a l'occasion d'examiner. On voit en outre que cette teneur spécifique en oxygène, chez un individu donné, se laisse modifier par des influences de diverse nature, et enfin le sang extrait en même temps, chez le même animal, de différents systèmes de vaisseaux, n'est pas non plus identique sous ce rapport. Les changements, jusqu'ici non observés,

que subit la matière colorante constituent un côté essentiel de la respiration, car, comme nous le montrerons plus en détail au chapitre II, la tension des gaz du sang dépend aussi bien de l'état momentané de la matière colorante que de la quantité des gaz. Mais avant d'examiner de plus près cette question, nous décrirons dans le chapitre I les expériences sur lesquelles est basée l'opinion que je viens d'émettre.

Chapitre I.

Méthodes. Pour déterminer dans le sang le rapport entre l'oxygène absorbé à la pression atmosphérique et la quantité de matière colorante, j'ai procédé comme il suit.

De l'animal soumis à l'expérience on extrait 100 cent. cub. de sang, qu'on filtre après les avoir secoués pour les défibriner. Le sang filtré est ensuite, pendant 20 minutes, secoué sans interruption dans un ballon à travers lequel est aspiré un fort courant d'air atmosphérique, à la température de 15°, qui sature le sang d'oxygène sous une pression partielle de 150 mm. environ. Cela fait, on évacue un échantillon de sang et analyse l'air obtenu. Dans les expériences décrites plus loin sur l'analyse des gaz on a, dans la moitié des cas environ, employé une modification de la méthode de Bunsen, et, dans les autres, la méthode de Petterson. Dans le reste du sang, on a ensuite déterminé la teneur en fer, l'absorption de la lumière et le résidu, et, pour rendre possibles les transformations de poids en volumes nécessitées par les analyses, on a en même temps pris la densité du sang; quant aux méthodes employées, je me réfère au mémoire sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène. L'analyse spectrale quantitative a aussi été exécutée ici en partie avec l'appareil de Glan, en partie avec celui de M. Vierordt-Krüss; le hasard ayant fait qu'on

n'a pas, avec les deux appareils, opéré tout à fait dans la même région du spectre, les résultats ont d'autant plus besoin d'une correction pour être comparables.

Le fer n'a été dosé deux fois dans le même échantillon de sang que dans certains cas où les résultats paraissaient singuliers; en revanche, on a en général procédé à une série d'expériences analogues sur divers individus de la même espèce.

Pour déduire de ces déterminations la quantité de matière colorante, on a auparavant pris pour base en partie la teneur du sang en fer, en partie son absorption de la lumière, dans l'idée que ces deux espèces de déterminations, exactement faites, devaient donner des valeurs concordantes.

Mais, par nos recherches sur l'hémoglobine dans les mémoires précédents, nous avons d'abord appris que la teneur en fer et le rapport d'absorption spectrale ne sont pas constants dans l'hémoglobine; par suite, le calcul de la quantité absolue d'hémoglobine effectué à l'aide de ces deux grandeurs manque de certitude; mais, et c'est encore plus important, nous pouvons tout aussi peu employer la détermination du fer et de l'absorption spectrale comme méthodes équivalentes dans nos recherches sur la matière colorante des globules du sang que dans celles qui concernent les différentes espèces d'hémoglobine; ici comme là, les deux méthodes peuvent tout au plus être employées comme se suppléant mutuellement. Le rapport entre la teneur en fer du sang et son absorption de la lumière n'est en effet pas constant. Ce rapport est représenté par α_{fe} dans l'équation $Fe = \alpha_{fe} \epsilon$, où ϵ désigne le coefficient d'extinction et Fe , le fer contenu dans 100 cent. cub. de sang¹⁾. Par conséquent, il n'y a pas non plus de rapport simple entre les quantités d'oxygène qui correspondent respectivement dans le sang à 1 gr. de fer et à une unité de la lumière absorbée, cette dernière grandeur

¹⁾ Voir: Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène p. 221.

ayant pour expression α_{ox} , qui se déduit de l'équation $O = \alpha_{ox} \varepsilon$, où ε est le coefficient d'extinction et O la quantité d'oxygène absorbée par 100 cent. cub. de sang.

Puisque donc les rapports entre le fer et l'oxygène, de même qu'entre l'oxygène et la lumière absorbée, sont l'un et l'autre variables dans le sang, et qu'en outre, comme nous l'avons vu dans un mémoire précédent et le verrons encore plus loin, l'hémoglobine retirée de différents échantillons de sang n'est pas non plus constante sous ces rapports, il faut renoncer à l'idée que la matière colorante du sang est constante quant à la quantité d'oxygène absorbée, comme étant en opposition avec les résultats de toutes les expériences. Autant que je sache, il n'existe dans la littérature aucune série d'expériences ayant pour but d'éclaircir la question dont il s'agit; aussi ne peut-il y avoir d'opposition entre les résultats auxquels je suis arrivé et les travaux qui ont été publiés par d'autres auteurs sur l'hémoglobine.

Pour savoir maintenant ce que nous devons prendre pour mesure de la teneur spécifique du sang en oxygène, ou de la quantité d'oxygène qui, à la pression atmosphérique, est absorbée par 1 gr. de matière colorante, il devient nécessaire d'examiner à part chacune des deux méthodes (détermination du fer et analyse spectrale).

Détermination du fer. Nous trouvons que le rapport entre la quantité d'oxygène absorbée par le sang, à la pression atmosphérique et à 15°, et la quantité de fer qu'il renferme en même temps, est très variable chez des individus différents, et aussi chez le même individu quand les circonstances extérieures viennent à varier. Chacun peut facilement se convaincre que le dosage du fer et de l'oxygène dans le sang, moyennant quelque exercice, se fait avec une grande exactitude; les grandes variations que présente le rapport entre l'oxygène et le fer (oxygène par gr. de fer) ne peuvent donc être attri-

buées à des erreurs d'analyse. Si nous voulons maintenant en chercher l'explication, nous avons tout d'abord à nous demander si tout le fer qui se trouve dans le sang est renfermé dans la matière colorante; au cas qu'il en soit autrement et qu'il y ait, ailleurs dans le sang, du fer en quantité suffisante pour exercer une influence sur la valeur du rapport entre l'oxygène et le fer, le calcul de ce rapport n'a plus la moindre importance, puisqu'il n'existera peut-être aucune espèce de relation entre une partie du fer et l'oxygène entré en combinaison lâche avec le sang.

Mais les auteurs antérieurs n'ont trouvé dans le plasma¹⁾ du sang que des quantités de fer si petites, qu'elles ne pourront avoir aucune influence sur nos recherches; ce n'est toutefois pas une raison pour regarder comme impossible que le plasma puisse une seule fois renfermer des combinaisons de fer en plus forte proportion, bien qu'on ne l'ait jamais constaté jusqu'ici. Or, comme nos recherches, pour la plupart, ne sont pas des exemples isolés, mais constituent de grandes séries qui se suivent avec la plus grande régularité, cela doit, semble-t-il, déjà suffire pour exclure l'idée que nos résultats pourraient être dus à la présence accidentelle, dans le plasma, de combinaisons de fer inconnues jusqu'à présent. Mais ce qui tranche la question, c'est qu'il résulte des expériences exposées plus loin que les différences constatées, pour divers échantillons de sang, dans le rapport de l'oxygène au fer, se retrouvent dans l'hémoglobine en cristaux retirée de ces échantillons.

En raison de ce résultat, nous devons, ce qui aussi de prime abord paraîtra juste, attribuer à un changement dans le rapport entre l'oxygène et le fer la même signification pour le

¹⁾ On n'a pas constaté la présence du fer dans le stroma des globules du sang; renfermât-il d'ailleurs une trace de fer, cela serait sans influence sur nos recherches, à cause de la faible quantité de stroma que le sang contient.

sang que nous avons déjà attribuée à un changement analogue dans l'hémoglobine en cristaux extraite du sang. Mais relativement à cette dernière substance, nous avons trouvé¹⁾ qu'elle est un mélange de plusieurs hémoglobines — les hémoglobines α , β , γ et δ ou d'autres espèces analogues — qui, à une pression donnée, absorbent des quantités différentes d'oxygène en proportion de leur teneur en fer. Une augmentation ou une diminution de la quantité d'oxygène par gramme de fer devra par suite être regardée, tant dans le sang que dans le mélange d'hémoglobines, comme le signe d'un mélange plus abondant d'hémoglobines absorbant respectivement plus ou moins d'oxygène. L'importance que nos recherches acquièrent par là pour la théorie de la respiration sera exposée dans le 2^e chapitre de ce mémoire.

C'est ici le lieu de mentionner une lacune dans mes recherches sur les différentes hémoglobines. Leur teneur en fer pouvant être différente, il pourra se présenter ce cas, que deux mélanges différents d'hémoglobines absorbent la même quantité d'oxygène par gramme du résidu, mais une quantité différente par gramme de fer. On peut ici être en doute sur la question de savoir si deux pareilles hémoglobines, par rapport à la tension qu'elles donnent à une certaine quantité d'oxygène absorbée, sont identiques (d'après la détermination du résidu) ou différentes (d'après la détermination du fer). Que cette dernière alternative soit la vraie, cela me semble vraisemblable, puisque le noyau coloré qui fixe l'oxygène renferme en même temps le fer, et que la quantité du résidu dépend en partie de la portion non colorée de l'hémoglobine, qui ne prend aucune part à la fixation de l'oxygène. Je n'ai pas encore étudié expérimentalement cette question. On pourrait peut-être procéder à cette étude en déterminant le rapport entre l'oxygène fixé et le fer avant et après la précipitation partielle de la portion non colorée de la molécule de l'hémoglobine; mais il reste à savoir si, par suite des changements qui pourraient se produire en même temps dans la portion colorée, on arriverait par cette voie à un résultat certain.

Pour les recherches dont nous nous occupons dans ce mémoire, cette question a un moindre intérêt pratique, en tant que l'oxygène fixé par gramme du résidu et par gramme de fer dans les hémoglobines que nous aurons à comparer varie dans le même sens, bien que, dans un seul cas, cette variation soit d'une grandeur très différente.

¹⁾ Voir Bohr, Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène.

Analyse spectrale. La quantité d'oxygène qui, dans le sang, correspond à une unité de la lumière absorbée, et qui se mesure par α_{ox} (voir plus haut), est tout aussi variable que celle qui est fixée par gramme de fer. Mais les changements dans ces deux grandeurs ne suivent pas la même loi. Cela concorde avec nos recherches sur les différentes hémoglobines cristallisées; car lorsque, comme en ce qui concerne les hémoglobines γ et β , nous avons pu établir entre elles une comparaison exacte, nous avons vu que l'oxygène par unité de lumière absorbée (α_{ox}) n'est, dans les différentes hémoglobines, nullement proportionnel à l'oxygène fixé par gramme de fer (voir: Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène p. 222 et suiv.). Or, comme une quantité différente d'oxygène par gramme de fer dans le sang, ainsi que nous l'avons vu, provient de la quantité variable des différentes hémoglobines qu'il contient, il est tout à fait conforme à nos expériences que α_{ox} et l'oxygène par gramme de fer ne soient pas non plus proportionnels dans le sang. Par contre, il y a lieu de s'attendre que, dans différents échantillons de sang, on trouve, entre le fer et l'absorption de la lumière, la même relation que nous avons constatée dans les hémoglobines qui fixent des quantités différentes d'oxygène (α_{fe} croît lorsque l'oxygène par gramme de fer diminue; voir: Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène, p. 222). Cela résulte aussi, quant aux traits principaux, des parties de nos recherches qui comprennent des expériences nombreuses. Mais le précieux supplément que cette relation nous fournit pour nos déterminations du fer présente cette grande lacune, que la régularité qui distingue ces dernières fait défaut dans les recherches spectrales; on constate en effet ici beaucoup d'écarts notables des règles générales que nous sommes en état d'établir, ce qui sans doute est en étroite connexion avec les irrégularités dans l'absorption de la lumière que nous rencontrons aussi de temps à autre dans les expériences sur l'hémoglobine (voir l'hémo-

globine β , l. c. p. 225). La recherche des causes de ces écarts est d'autant plus difficile que, en opposition à ce que nous avons vu pour l'oxygène absorbé par gramme de fer, nous ne retrouvons pas dans l'absorption de la lumière les différences que les divers échantillons de sang présentent dans l'hémoglobine qui en est extraite; des échantillons de sang qui, par rapport à l'oxygène et au fer, ont produit la même absorption de lumière, peuvent donner des hémoglobines qui, sous ce rapport, présentent de très grandes différences, et réciproquement.

Peut-être que quelques-unes des irrégularités dans l'absorption de la lumière sont dues à des difficultés techniques dans les expériences; nous y reviendrons tout à l'heure. Mais une pareille explication n'est souvent pas admissible, par exemple dans le cas singulier très exactement étudié où le sang artériel, et celui-là seulement, par un empoisonnement par la cocaïne, est modifié dans son absorption de la lumière d'une manière que je n'ai pas observée dans mes recherches sur l'hémoglobine. Des faits de ce genre nous rappelleront au besoin que les recherches que nous publions ici dans une série de mémoires sur les propriétés des différentes espèces d'hémoglobines, sont très incomplètes, et que plus d'un facteur important a sans doute échappé à notre attention.

Quant aux difficultés techniques ci-dessus mentionnées, j'ai moins en vue la détermination même de l'absorption de la lumière, qui pourra toujours être faite assez exactement, que l'observation faite par M. Torup¹⁾, que l'addition d'un peu de carbonate de soude dans une solution aqueuse d'hémoglobine en modifie le spectre, en ce sens que le lieu de la plus forte absorption y est un peu déplacé. Ce fait, que M. Torup a vérifié par une série de mesures exactes prises avec le photomètre de Glan, est d'une importance fondamentale pour l'emploi

¹⁾ Blodets Kulsyrebinding. Kbhvn. 1886.

pratique de l'analyse spectrale dans les recherches sur le sang. Il en résulte en effet qu'un changement insignifiant dans l'hémoglobine, qui n'a aucune influence sur le poids moléculaire (voir: Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène, chapitre II, tableau p. 229, en bas) ni sur la quantité d'oxygène absorbée, peut nous donner une valeur tout autre pour l'absorption de la lumière, et cela non parce que celle-ci a été modifiée dans son caractère principal, mais parce que le spectre d'absorption a été un peu déplacé. J'ai cherché à obvier à cet inconvénient en opérant toujours sur une solution qui renfermait $\frac{1}{20}$ % de carbonate de soude. Mais il va de soi que je n'ai pu, par ce moyen, remédier à l'influence que peuvent avoir sur le spectre d'absorption la quantité et la nature, peut-être très variables, des sels alcalins contenus dans les divers échantillons de sang; il s'ouvre par là, semble-t-il, un vaste champ à des écarts dans l'absorption de la lumière qui ont l'air d'être dus à des changements notables dans l'hémoglobine, tandis qu'en réalité ils proviennent de changements insignifiants et sans influence sur la teneur spécifique du sang en oxygène. Il faut toujours se préoccuper de l'éventualité de pareils écarts lorsqu'on opère avec l'appareil spectral; M. Torup (l. c. p. 48) fait ainsi observer, par exemple, qu'il ne convient pas, dans des expériences sur le sang dilué avec Na^2CO^3 , de se servir de constantes obtenues à l'aide de solutions aqueuses d'hémoglobine, comme on le fait ordinairement.

Une observation que nous avons faite dans le cours de ces recherches semble indiquer que le temps qui s'écoule entre la forte dilution du sang, en vue de l'analyse spectrale, et cette analyse elle-même, n'est pas non plus sans influence sur le spectre de l'absorption; mais je ne saurais rien dire de certain sur ce point, n'ayant pas encore eu l'occasion d'entreprendre là-dessus aucune recherche systématique.

Il résulte de ce que nous avons dit plus haut de la détermination du fer et de l'analyse spectrale, que nous devons prendre pour mesure de la teneur spécifique du sang en oxygène le rapport entre l'oxygène et le fer, tandis que l'analyse spectrale ne pourra provisoirement être employée que comme une méthode qui supplée la détermination de fer. C'est pourquoi quand, dans ce qui suit, il sera question de la teneur spécifique en oxygène, il faudra entendre par là la quantité d'oxygène absorbée par gramme de fer à 15° et à une pression d'oxygène de 150 mm.

Nous avons réuni dans le tableau général qu'on trouvera ci-après toutes les expériences qui ont été faites pour éclaircir les questions dont il s'agit ici. Ce tableau comprend 2 divisions *A* et *B*; *A* renferme les expériences sur l'organisme vivant, et *B* les expériences in vitro. Dans la division *A*, on trouve pour chaque échantillon de sang les rubriques suivantes: poids de l'animal, poids % du résidu, grammes de fer par 1000 cent. cub. de sang, volumes % d'oxygène et d'acide carbonique à 0° et 760 mm., centimètres cubes d'oxygène par gramme de fer (teneur spécifique en oxygène) et, en ce qui concerne l'analyse spectrale, les valeurs de α_{ox} et de α_{fe} tirées des équations $O = \alpha_{ox}\varepsilon$ et $Fe = \alpha_{fe}\varepsilon$, où ε est le coefficient d'extinction, et *O* et *Fe* désignent respectivement le nombre de cent. cub. d'oxygène et de grammes de fer contenus dans 100 cent. cub. de sang. Comme quelques-unes des analyses spectrales ont été faites avec l'appareil de Glan dans la région du spectre $\lambda = 544$, et les autres avec celui de Vierordt-Krüss dans la région $\lambda = 545$, et que les expériences appartenant à chacun de ces groupes ne sont comparables qu'entre elles, les valeurs trouvées avec l'appareil de Glan sont imprimées en italique et les autres en types ordinaires.

Pour chaque échantillon de sang se trouve indiqué comment il a été obtenu; les échantillons qui appartiennent à la

même expérience forment un groupe à part séparé des autres par un intervalle. Les animaux dont on s'est servi et qui sont tous des chiens, sont désignés par des chiffres romains.

Lorsque, sans autre indication, il est fait mention dans le tableau de sang artériel ou veineux, c'est du sang provenant d'individus normaux; les échantillons de sang artériel et de sang veineux qui se suivent immédiatement dans le même groupe ont, autant que possible, été tirés en même temps. Le sang de la veine cave, en l'absence d'autre indication, est tiré à la partie inférieure de cette veine à l'aide d'un cathéter élastique ordinaire introduit par la veine fémorale, sans que la circulation dans la veine cave soit troublée. L'obturation de la veine cave ou de l'aorte thoracique a été pratiquée à l'aide d'un ballon en caoutchouc fixé à l'extrémité d'un mince cathéter métallique, qu'on a introduit dans ces vaisseaux respectivement par la veine et l'artère fémorale; le ballon a ensuite été rempli d'eau injectée avec une seringue dans le cathéter jusqu'à ce que les vaisseaux fussent obturés.

Là où il est dit qu'on a pratiqué une saignée suivie d'une injection de chlorure de sodium à 0,7 %, cela signifie qu'on a injecté dans une veine un volume de ce liquide correspondant à la quantité de sang tirée, et chauffée à la température du corps.

Le tableau général est disposé comme nous venons de l'indiquer pour que le lecteur puisse embrasser aussi complètement que possible les détails des expériences; mais il n'en donne pas un bon aperçu, les expériences étant groupées dans l'ordre où elles ont été faites, et non d'après leur nature. C'est pourquoi, ce tableau sera suivi d'une série d'autres tableaux dans chacun desquels sont réunies les expériences de même nature, et qui sont accompagnés des remarques auxquelles ils peuvent donner lieu.

La division *B* du tableau comprend les expériences faites sur du sang dilué ou additionné de substances toxiques, le

tout en dehors de l'organisme; on y trouvera en outre des recherches sur des échantillons d'hémoglobine extraits de certains échantillons de sang de la division A du tableau. Le mode de préparation de l'hémoglobine a été décrit dans un mémoire précédent (Combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène, Chap. 2). Dans plusieurs endroits de la division B, on

Tableau A. Expériences

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
N ^o	Résidu %	Densité.	% de Fer.	Vol. % de O ₂ .	Vol. % de CO ₂ .	Oxygène par gr. de Fe.	<i>a_{ox.}</i>	<i>a_{g.}</i>	N ^o et poids de l'animal en kilog.
1	20,7	1,058	0,6674	21,91	16,20	328,3	0,2591	0,7892	I. 14,5
2	18,9	1,052	0,5911	20,49	18,56	346,7	0,2665	0,7689	"
3	21,1	1,058	0,6112	22,82	17,66	373,3	0,2939	0,7871	"
4	16,1	1,043	0,4443	14,03	23,57	315,7	0,2702	0,8562	"
5	16,9	1,045	0,4336	14,63	25,04	337,4	0,2620	0,7764	"
6	13,3	1,037	0,3349	9,95	20,61	303,8	0,2743	0,9237	"
7	13,2	1,036	0,2994	9,78	21,62	326,4	0,2663	0,8154	"
8	20,9	1,057	0,6520	22,31	14,30	342,2	0,2709	0,7916	II. 15,9
9	20,4	1,056	0,6144	20,59	16,22	335,0	0,2539	0,7576	"
10	16,1	1,045	0,4274	14,65	24,61	342,6	0,3062	0,8934	"
11	16,4	1,046	0,4498	15,66	22,50	348,3	0,2634	0,7564	"
12	15,9	1,044	0,4186	14,83	22,08	354,3	0,2767	0,7812	"
13	15,7	1,043	0,5643	"	"	"	"	1,0710	"
14	17,1	1,047	0,4796	16,62	17,01	346,4	0,2796	0,8070	"
15	14,1	1,039	0,3731	13,20	20,03	353,6	0,2800	0,7919	"
16	23,2	1,065	"	28,22	18,07	"	0,2882	"	III. 4,7
17	18,95	1,052	0,5790	18,32	24,56	316,4	0,2491	0,7874	"
18	16,0	1,044	0,4384	13,92	21,41	317,5	0,2577	0,8115	"

s'est servi de la quantité de fer contenue dans les différents liquides pour en déduire la quantité d'hémoglobine qu'ils renferment, la teneur en fer de l'hémoglobine étant supposée égale à 0,37 %; cette déduction, dans les expériences dont il s'agit, ne peut donner lieu à aucun malentendu, et c'est une manière de faire plus usitée.

sur les animaux.

Sang art.

Même sang, mélangé avec une infusion de sangsues.

Sang de l'extrém. périph. de la veine fémorale coupée.

Sang art., tiré 4 jours après le sang 1.

Sang de l'extrém. périph. de la veine fémorale coupée.

Sang art., tiré 4 jours après le sang 4.

Sang de l'extrém. périph. d'une veine cervicale coupée.

Sang art.

Sang tiré en même temps de la veine cave } puis une saignée.

Sang art., tiré 6 jours après le sang 9.

Sang tiré en même temps de la veine cave.

Sang art., tiré 6 jours après le sang 10.

Sang de l'extrém. périph. d'une veine cervicale coupée.

Sang art.; puis un saignée suivie d'une injection de *ClNa* à 0,7 %.

Sang art., tiré $\frac{3}{4}$ d'heure après l'inj.

Sang art.; puis une saignée.

Sang art., tiré 4 jours après le sang 16.

Sang art., tiré 2 jours après le sang 17.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
N ^o	Résidu %.	Densité.	$\frac{1}{100}$ de Fer.	Vol % de O_2 .	Vol. % de CO_2 .	Oxygène par gr. de Fe.	α_{ox} .	α_{fe} .	N ^o et poids de l'animal en kilog.
19	21,2	1,059	0,6860	22,70	5,99	330,9	0,2881	0,8705	III. 4,7
20	13,2	1,037	0,4677	10,50	9,95	224,5	0,2451	1,0920	"
21	20,3	1,057	0,6297	21,20	"	336,7	0,2739	0,8134	IV. 3,6
22	15,4	1,043	0,5486	13,36	17,19	243,6	0,2360	0,9692	"
23	21,5	1,059	0,5981	23,32	16,41	389,8	0,2594	0,6654	V. 31
24	14,3	1,039	0,4074	11,99	14,50	294,3	0,2352	0,7991	"
25	19,5	1,053	0,5097	20,43	20,70	400,9	0,2694	0,6722	VI. 3,2
26	12,2	1,034	0,3816	11,50	11,59	301,4	0,2606	0,8648	"
27	20,1	1,055	0,5900	20,81	20,41	352,9	0,2790	0,7909	VII. 10,6
28	12,9	1,036	0,3886	12,20	15,80	314,0	0,2779	0,8851	"
29	25,4	1,071	0,7444	28,71	11,01	385,7	0,1547	0,4010	VIII. 54
30	25,4	1,070	0,7361	28,66	12,61	389,3	0,1479	0,3798	"
31	20,9	1,058	0,6285	22,68	13,76	360,8	0,1378	0,3820	"
32	21,0	1,058	"	22,73	12,75	"	0,1536	"	"
33	22,6	1,062	0,5564	24,30	17,18	436,8	0,1414	0,3238	IX. 7,2
34	23,8	1,068	0,6993	24,04	21,62	343,8	0,1464	0,4078	"
35	17,3	1,048	0,5462	17,85	18,09	326,8	0,1464	0,4478	"
36	22,78	1,066	0,6852	26,25	20,58	383,0	0,1538	0,4015	X. 30,7
37	23,60	1,064	0,6810	21,81	19,81	320,6	0,1305	0,4074	"
38	23,1	1,066	0,7110	25,44	23,50	357,8	0,1668	0,4663	XI. 30
39	22,7	1,064	0,6972	23,05	24,70	330,6	0,1668	0,5046	"
40	22,0	1,061	0,5803	23,54	14,37	405,7	0,1519	0,3745	XII. 18,3
41	21,5	1,061	0,5982	23,09	17,33	386,0	0,1473	0,3816	"
42	21,9	1,061	0,5888	22,86	15,17	388,2	0,1439	0,3706	"
43	21,2	1,059	0,6016	23,43	19,22	389,4	0,1601	0,4112	"
44	23,8	1,067	0,7404	27,60	8,00	372,8	0,1786	0,4791	XIII. 29,6
45	24,6	1,067	0,8004	27,33	7,14	341,5	0,1576	0,4614	"

Sang art., 29 jours après le sang 18; puis une saignée suivie d'une inj. de *ClNa* à 0,7 ‰.
Sang art., tiré 1/2 heure après l'inj.

Sang art.; puis une saignée suivie d'une inj. de *ClNa* à 0,7 ‰.
Sang art., tiré 1/2 heure environ après l'inj.

Sang art.; puis saignée avec inj. de *ClNa* à 0,7 ‰.
Sang art., tiré 1/2 h. après.

Sang art.; puis saignée avec inj. de *ClNa* à 0,7 ‰.
Sang art., tiré 3/4 d'h. après.

Sang art.; puis saignée avec inj. de *ClNa* à 0,7 ‰.
Sang art., tiré 3/4 d'h. après.

Sang art. } puis saignée avec inj.
Sang de l'extrém. périph. d'une veine cervicale coupée } de *ClNa* à 0,7 ‰.
Sang art. } tiré environ 1 h. après
Sang de l'extrém. périph. d'une veine cervicale coupée } 29—30.

Sang art.; puis obturation de la veine cave entre les veines iliaque et rénale.
Sang de la partie obturée de la veine cave, tiré 4' après l'obturation.
A la fin de l'obturation, saignée avec inj. de *ClNa* à 0,7 ‰; sang art., tiré 20' après.

Sang art.
Sang art., 15' après inhalation d'un air renfermant $O = 8,6\%$, $CO^2 = 0,7\%$, $Az = 90,7\%$.

Sang art.
Sang art., 12' après inhalation d'un air contenant $O = 8,9\%$, $CO^2 = 0,3\%$, $Az = 90,8\%$.

Sang art.
Sang vein., tiré en même temps de la veine cave.
Sang art. } après inhal. d'en air contenant $O =$
Sang vein., tiré en même temps de la veine cave } $8,3\%$, $CO^2 = 0,4\%$, $Az = 91,3\%$.

Sang art., tiré pendant une crampe résultant d'une suffocation.
Sang art., 5' après la cessation de la suffocation.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
N ^o	Résidu %.	Densité.	% de Fer.	Vol. % de O ₂ .	Vol. % de CO ₂ .	Oxygène par gr. de Fe.	acx.	afe.	N ^o et poids de l'animal en kilog.
46	24,6	1,071	0,7431	28,52	23,38	383,8	0,1645	0,4287	XIV. 37
47	25,1	1,071	0,7539	29,42	20,39	395,9	0,1688	0,4264	"
48	18,9	1,053	0,5582	19,07	26,99	341,7	0,3152	0,9225	XV. 26
49	24,5	1,069	0,6477	28,14	16,68	434,6	0,1382	0,3180	XVI. 27,2
50	24,5	1,066	0,6930	28,16	10,23	406,4	0,1491	0,3668	"
51	24,6	1,070	0,7808	27,91	19,20	357,5	0,1350	0,3776	XVII. 46,2
52	24,6	1,069	0,7748	27,75	14,00	358,1	0,1333	0,3723	"
53	23,6	1,067	0,5773	26,65	8,71	461,7	0,1937	0,4195	XVIII. 13
54	22,2	1,063	0,6576	24,74	7,51	376,1	0,2125	0,5648	"
55	21,6	1,061	0,7024	24,01	26,79	341,9	0,1491	0,4360	XIX. 29,5
56	21,6	1,060	0,6881	23,60	19,07	343,1	0,1670	0,4870	"
57	21,5	1,059	0,6799	23,63	20,10	347,5	0,1596	0,4594	"
58	22,9	1,061	0,6696	24,53	17,78	366,4	0,1726	0,4709	"
59	22,2	1,063	0,6991	24,65	8,81	352,6	0,1679	0,4761	"
60	21,3	1,060	0,6466	24,13	14,44	373,1	0,1796	0,4812	XX. 15,5
61	20,7	1,058	0,6356	22,17	6,50	348,7	0,1781	0,5106	"
62	19,9	1,055	0,6308	20,68	22,68	327,8	0,2730	0,8327	XXI. 34,8
63	19,7	1,055	0,7343	20,14	14,67	274,3	0,2826	1,030	"
64	23,0	1,064	0,8161	26,8	11,52	328,6	0,2713	0,8259	XXII. 6
65	24,5	1,068	0,6994	28,13	5,34	402,2	0,2734	0,6797	"
66	23,4	1,066	0,7271	27,22	14,32	374,3	0,1870	0,4996	XXIII. 17,5
67	21,8	1,062	0,6308	23,97	24,52	379,9	0,1265	0,3329	XXIV. 26
68	22,1	1,063	0,5994	24,39	25,30	407,0	0,1379	0,3389	"
69	22,0	1,063	0,6113	24,35	"	398,4	0,1366	0,3430	"
70	24,7	1,068	0,7528	28,08	13,82	373,0	0,1374	0,3683	XXV. 20
71	24,1	1,068	0,7124	27,30	17,14	383,2	0,1365	0,3561	"
72	24,6	1,069	0,7783	28,12	11,54	361,3	0,1339	0,3706	"
73	"	1,068	"	28,84	6,58	"	0,1413	"	"

Sang art.

Sang art., tiré dans la dernière phase de la suffocation. L'animal est mort pendant l'opérat.

Sang art.

Sang art.

Sang tiré en même temps de la veine cave.

Sang art.

Sang tiré en même temps de la veine cave } Curare.

Sang art.; puis obturation d'abord de l'aorte et ensuite de la veine cave.

Sang de la veine cave obturée, 4' après l'obturation.

Sang art.

Sang tiré en même temps de la veine cave; puis obturation de l'aorte.

Sang de la veine cave, 3' après l'obturation de l'aorte.

Sang de la veine cave, 30' après l'obturation de l'aorte.

Sang art., 2' après la fin de l'obturation.

Sang art.; puis obturation de l'aorte.

Sang art. pendant l'obturation, 1 h. après 60.

Sang art.; puis obturation de l'aorte.

Sang art. pendant l'obturation, 1 h. après 62.

Sang art.

Sang de la veine porte après qu'elle avait été liée pendant peu de temps.

Sang art. Empoisonnement par le curare.

Sang art.; puis inj. successive de 40 centig. morphine.

Sang art., tiré pendant la narcose morphinique 3 h. après 67.

Sang de la veine cave, tiré en même temps que 63.

Sang art.

Sang tiré en même temps de l'extrém. périph. d'une veine cervicale coupée.

Puis inj. intravein. d'une culture pyocyan. stéril. Coma, aucune élévat. de tempér. Sang art.

Sang tiré en même temps que 72 de l'extrém. périph. d'une veine cervicale coupée.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
No	Résidu %	Densité.	‰ de Fer.	Vol. ‰ de O_2 .	Vol. ‰ de CO_2 .	Oxygène par gr. de Fe .	α_{ox} .	α_{fe} .	No et poids de l'animal en kilog.
74	22,1	1,062	0,6226	23,59	24,42	379,0	0,1566	0,4116	XXVI. 41,5
75	21,7	1,062	0,6404	23,43	23,84	365,9	0,1650	0,4510	" "
76	21,5	1,061	0,6041	23,15	21,73	383,3	0,1282	0,3346	" "
77	21,8	1,063	0,6492	23,53	16,83	362,4	0,1560	0,4305	" "
78	20,3	1,058	0,5641	20,94	12,80	371,2	0,1252	0,3374	" "
79	21,9	1,060	0,4866	22,75	19,03	467,5	"	"	XXVII. 27
80	21,6	1,059	0,5414	22,71	12,86	419,6	"	"	"
81	21,6	1,060	0,4200	23,07	19,81	549,4	"	"	"
82	21,3	1,060	0,5427	23,16	14,29	426,8	"	"	"

Tableau B. Expé

Dilu

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
No	Résidu %.	Hgb %.	Oxygène total.	Oxygène absorbé par l'eau.	Oxygène absorbé par Hgb.	Oxygène par 100 gr. Hgb.
83	14,1	9,17	10,69	0,20	10,49	114
84	2,47	1,246	1,974	0,50	1,474	118
85	1,75	1,172	2,061	0,50	1,561	133
86	19,45	15,81	20,58	0,20	20,38	129
87	2,738	1,714	2,620	0,50	2,120	124
88	24,61	17,38	26,10	0,20	25,90	149
89	8,09	5,417	8,375	0,40	7,975	147
90	7,35	5,191	8,265	0,40	7,865	152

-
-
- Sang art. Tempér. de l'animal, 39° } puis inj. de 16 centig. cocaïne.
Sang tiré en même temps de la veine cave } Crampes.
- Sang art. pendant l'empoisonnement par la cocaïne, $\frac{3}{4}$ d'h. après 74—75.
Sang tiré en même temps de la veine cave. Tempér. de l'animal, 39°,9.
- Sang art. tiré comme dernière portion d'une hémorragie mortelle survenue aussitôt
après 76—77.
- Sang art. Tempér. 39°,6 } puis inj. successive de 10 cc. d'une
Sang tiré en même temps de la veine cave } culture pyocyanique stérilisée.
- Sang art. tiré pendant l'empoisonnement pyocyanique, 2 h. $\frac{3}{4}$ après 79.
Sang tiré en même temps de la veine cave. Tempér. 40°,6.
-
-

riences in vitro.

tions.

Sang d'un chien anémique.

Même sang, dilué environ 8 fois avec une solution de $ClNa$ à 0,7 %.

Même sang, dilué environ 8 fois avec une solution de Na^2CO^3 à 0,05 %.

Sang d'un chien.

Même sang, dilué 10 fois avec une solution de $ClNa$ à 0,7 %.

Sang art.

Même sang, dilué environ 3 fois avec une solution de $ClNa$ à 0,7 %.

Même sang, dilué environ 3 fois avec de l'eau.

I.	II.	III.	IV.	Poi
N ^o	Hgb %.	Oxygène Vol. %.	Oxygène par 100 gr. Hgb.	
91	16,0	22,09	138	30 cent. cub. sang art. + 1 cc. <i>ClNa</i>
92	16,0	22,01	138	30 cc. même sang + 1 cc. cocaïne
93	16,0	22,03	138	30 cc. même sang + 1 cc. morphine
94	13,15	22,75	173	Sang art.
95	11,16	21,23	190,2	40 cc. même sang + 5 cc. d'une culture

Hémoglo									
I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
N ^o	Hgb %.	Densité.	Fer par 100 gr. Hgb.	Oxygène. Vol. %.	Oxygène par 100 gr. résidu.	Oxygène par gr. de fer.	<i>a_{ox}</i> .	<i>a_{fe}</i> .	<i>a_r</i> .
96	13,54	1,034	0,359	17,82	131,6	366,5	0,1841	0,5023	0,1399
97	14,11	1,035	0,364	17,41	123,4	339,0	0,1594	0,4704	0,1293
98	9,62	1,023	0,367	12,66	131,6	358,7	0,1413	0,3938	0,1073
99	9,58	1,023	0,357	13,42	140,1	392,5	0,1899	0,4826	0,1352
100	15,75	1,039	0,351	20,54	130,4	371,6	0,1563	0,4207	0,1199
101	15,32	1,038	0,362	19,69	128,6	355,6	0,1486	0,4187	0,1155
102	16,22	1,040	0,380	21,41	132,0	347,5	0,1737	0,4999	0,1316
103	13,52	1,034	0,364	17,34	128,2	354,6	0,1394	0,3978	0,1100

Pour examiner d'une manière plus méthodique les expériences sur la teneur spécifique du sang en oxygène mentionnées dans le tableau qui précède, nous les diviserons dans les groupes suivants :

sons.

à 0,7 ‰ }
 à 4 ‰ } séjour de 1 h. dans un thermostat à 38°.
 à 5 ‰ }

pyocyannique } séjour de 1 h. dans un thermostat à 38°.

bines.

Hémoglobine extraite du sang 38.
 — — — 39.

Hémoglobine extraite du sang 67.
 — — — 68.

émoglobine extraite du sang 29.
 — — — 31.
 — — — 32.

Hémoglobine extraite du sang 53.

I. Expériences sur le sang artériel normal de différents individus.

II. Comparaison entre le sang artériel normal et le sang veineux normal tirés simultanément chez le même individu,

sans que la circulation du sang dans les vaisseaux en soit troublée.

III. Expériences sur la teneur spécifique du sang en oxygène avant et après une saignée.

IV. Expériences sur le changement apporté dans cette teneur spécifique par l'inhalation d'un air pauvre en oxygène et par la suffocation.

V. Expériences sur l'influence de diverses substances toxiques (curare, morphine, cocaïne, culture pyocyanique) sur la teneur spécifique du sang en oxygène.

VI. Ce groupe comprend un mélange d'expériences de diverse nature qu'on a surtout entreprises pour s'orienter dans des recherches subséquentes. Telles sont les expériences faites sur du sang tiré en partie d'une grosse veine obturée; en partie de l'extrémité périphérique d'une plus petite veine coupée. On trouve en outre dans ce groupe des expériences sur les changements apportés dans le sang artériel par l'obturation de l'aorte, et une autre sur le sang de la veine porte.

VII. On a, dans ce groupe, établi une comparaison entre divers échantillons de sang et les hémoglobines qui en ont été extraites.

Dans l'expérience XIX, le sang des nos 57, 58 et 59 a été tiré dans des conditions très incertaines. Celui des nos 57 et 58 a été tiré à l'aide d'un cathéter introduit par la veine fémorale dans le haut de la veine cave; l'aorte était obturée, et on voulait en même temps obturer la veine cave au-dessus du point d'où le sang était tiré, mais cela n'a pas réussi. Le sang veineux n'est donc pas celui d'une veine obturée, mais provient surtout de la partie antérieure du corps, dont le système artériel n'était pas obturé. Le sang du no 59 devait être du sang artériel tiré pendant une obturation de l'aorte, mais l'obturation a fait défaut quelques minutes avant la prise de sang.

Dans les tableaux spéciaux qui suivent, les expériences portent des numéros correspondant à ceux du tableau général, et les rubriques y sont aussi les mêmes; on a seulement, pour éviter les fractions, multiplié par 1000 les nombres des rubriques α_{ox} et α_{fe} . En outre, de même que dans le tableau

général, les résultats obtenus avec l'appareil de Glan sont imprimés en italique. Dans les tableaux, *A* signifie sang artériel et *V* sang veineux.

I. Sang artériel normal.

Le tableau suivant renferme toutes les expériences faites sur le sang artériel normal de différents individus.

Tableau I.

No d'ordre.	No du tableau.	Oxygène par gr. <i>Fe</i> .	<i>α_{ox}</i> .	<i>α_{fe}</i> .	<i>Fe</i> dans 100 c. cb. sang en millig.	Poids de l'animal.
1	79	468	"	"	49	27
2	33	437	141	324	56	7
3	49	435	138	318	65	27
4	40	406	152	375	58	18
5	25	401	<i>269</i>	<i>672</i>	51	3
6	23	390	<i>259</i>	<i>665</i>	60	31
7	29	386	155	401	74	54
8	46	384	165	429	74	37
9	36	383	154	402	68	31
10	67	380	127	333	63	26
11	74	379	156	412	62	42
12	60	373	180	481	65	16
13	70	373	137	368	75	20
14	38	358	167	466	71	30
15	27	353	<i>279</i>	<i>791</i>	59	11
16	8	342	<i>271</i>	<i>792</i>	65	16
17	48	342	<i>315</i>	<i>923</i>	56	26
18	21	337	<i>274</i>	<i>813</i>	63	4
19	19	331	<i>288</i>	<i>871</i>	69	5
20	64	329	<i>271</i>	<i>826</i>	82	6
21	1	328	<i>259</i>	<i>789</i>	67	15
22	62	328	<i>273</i>	<i>833</i>	63	35

La teneur spécifique en oxygène présente des différences allant de 328 à 468; le plus grand écart est donc de 140, soit de 30 % environ. L'écart le plus grand pour α_{ox} (la quantité d'oxygène par unité de lumière absorbée) est donné par les expériences faites avec l'appareil de Vierordt-Krüss, où le maximum est de 180 et le minimum de 127; il est donc de 53, soit 30 % environ.

Le rapport entre la teneur spécifique du sang en oxygène et son absorption de la lumière se conçoit le mieux à l'aide d'une représentation graphique comme celle de la Fig. 1, où l'on a pris pour abscisses les numéros d'ordre des 22 expériences du tableau et pour ordonnées, en partie la teneur spécifique en oxygène (O par gramme de Fe), ce qui donne la courbe tracée avec un trait plein, en partie les valeurs de α_{fe} ; on obtient pour α_{fe} deux courbes dont l'une, pointillée, représente les expériences faites avec l'appareil de Glan, et l'autre, formée de traits et de points, celles faites avec l'appareil de Vierordt-Krüss. Les nombres inscrits le long de l'axe des ordonnées indiquent respectivement les quantités d'oxygène par gramme de fer et les valeurs de α_{fe} d'après le tableau; toutefois celles de ces dernières valeurs qui se rapportent à l'appareil de Glan sont divisées par 2 pour rendre la représentation graphique plus claire. La courbe de la teneur spécifique en oxygène est bien régulière depuis son maximum jusqu'à son minimum, ce qui prouve que les grandes variations de ce facteur ne sont pas dues à quelques déterminations anormales. Les courbes de α_{fe} présentent de grandes irrégularités; cependant il semble certainement résulter de ces deux courbes cette règle générale, que α_{fe} et, par conséquent la quantité de fer par unité de lumière absorbée, sont d'autant plus grands que la teneur spécifique en oxygène est plus faible. En d'autres termes, moins il y a d'oxygène par gramme de fer, moins est grande l'absorption de la lumière

par gramme de fer. Nous savons par un mémoire précédent¹⁾ que précisément la même règle est applicable à des hémoglobines dont la teneur en oxygène est différente. L'opinion à laquelle nous avons été conduit

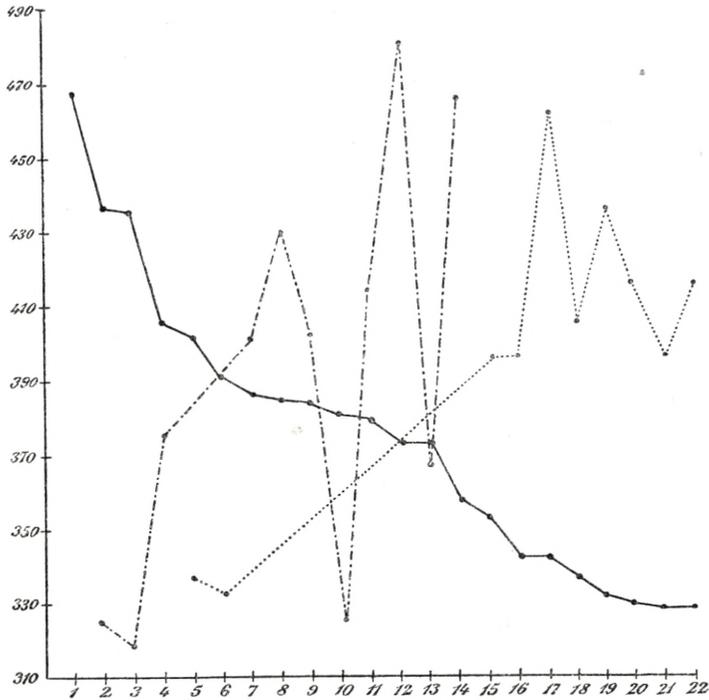


Fig. 1.

dans l'introduction de ce mémoire, à savoir que la différence de la teneur spécifique en oxygène était due à la présence dans le sang d'hémoglobines plus ou moins riches en oxygène, trouve ainsi sa confirmation dans nos recherches sur l'absorption de la lumière par le sang. Lorsque, dans ce qui suit,

¹⁾ Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène.

nous disposerons d'un nombre suffisant d'expériences, nous retrouverons le même rapport entre l'oxygène, le fer du sang et son absorption de la lumière; mais si les expériences sont en petit nombre, nous ne pourrons donner aucun éclaircissement sur cette question à cause des nombreux écarts de la règle que nous rencontrons partout. Les causes possibles de ces écarts ont été suffisamment exposées dans l'introduction de ce mémoire (p. 248).

En résumé, la teneur spécifique du sang en oxygène dans le sang artériel normal de différents individus est très variable.

II. Sang artériel et sang veineux à l'état normal.

Le tableau ci-contre comprend 10 expériences faites sur 5 individus différents. Le sang artériel a été tiré d'une carotide ou d'une artère fémorale, en même temps que le sang veineux l'a été, comme il suit, de la partie inférieure de la veine cave, à sa bifurcation dans la veine iliaque: un cathéter élastique ordinaire a été introduit par une des veines fémorales dans la veine cave, un peu au-dessus de la bifurcation; puis, à travers le cathéter, on a, à l'aide d'une seringue, tiré lentement un échantillon de sang. On a ainsi, dans ces expériences, comparé le sang artériel avec du sang veineux coulant librement et provenant en majeure partie des veines musculaires.

La teneur spécifique en oxygène est partout plus faible dans le sang veineux que dans le sang artériel correspondant; les différences sont respectivement de 48, 28, 20, 13 et 7 et (voir le tableau) d'autant plus grandes que la valeur absolue de la teneur spécifique en oxygène est elle-même plus grande. En outre on remarquera que, dans aucune des expériences, la proportion pour cent du fer n'est la même dans le sang

Tableau II.

N° du tableau général.	Oxygène par gr. Fe.	α_{ox} .	α_{fe} .	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Vol. % d'oxygène dans le sang.	
79	468	"	"	"	"	A.
80	420	"	"	"	"	V.
49	435	138	318	65	28,1	A.
50	406	149	367	69	28,2	V.
40	406	152	375	58	23,5	A.
41	386	147	382	60	23,1	V.
74	379	157	412	62	23,6	A.
75	366	165	451	64	23,4	V.
8	342	271	792	65	22,3	A.
9	335	254	758	61	20,6	V.

artériel et le sang veineux, et qu'il n'y a pas de rapport simple entre le fer et le résidu, circonstance que nous constaterons encore à un plus haut degré dans les expériences sur les effets de la saignée. Par contre, la capacité respiratoire du sang (vol. % d'oxygène) présente dans presque tous les cas une très grande conformité dans le sang artériel et le sang veineux.

L'absorption de la lumière (voir α_{ox} et α_{fe}) n'est pas la même dans les deux espèces de sang; α_{fe} est, en général, maximum dans le sang veineux, où la quantité d'oxygène par gramme de fer est moindre; nous en avons donné l'explication dans le groupe I.

En résumé, la teneur spécifique en oxygène est plus faible dans le sang veineux de la partie inférieure de la veine cave que dans le sang artériel tiré simultanément chez le même individu.

III. Effet de la saignée.

Après avoir constaté dans ce qui précède que la teneur spécifique en oxygène du sang chez différents individus n'a pas besoin d'avoir la même valeur, nous allons considérer ici des expériences qui tendent à produire un changement dans cette grandeur chez le même individu.

Les saignées fournissent un bon moyen pour provoquer de pareils changements. L'effet en a été étudié sur 9 individus; chez 8 d'entre eux, dont quelques-uns ont été, à plusieurs reprises, l'objet de cette étude, elles ont constamment produit un effet de même nature. Le neuvième seul ne s'est pas laissé influencer par des saignées; on a fait en tout 8 déterminations sur des échantillons de sang tirés chez cet individu et, dans tous, l'hémoglobine n'a pour ainsi dire éprouvé aucun changement.

Ces expériences n'ont guère été faites que sur du sang artériel; suivant la manière dont on a procédé, elles se divisent en 2 groupes. Dans le premier, après avoir tiré un échantillon de sang pour en déterminer la teneur en oxygène et, au besoin (chez de grands animaux), pratiqué une saignée, on a abandonné l'animal à lui-même pendant quelques jours, et fait ensuite une nouvelle détermination; dans un cas, on a laissé les éléments du sang se régénérer pendant 1 mois, et puis procédé à un nouvel examen du sang. Les expériences de ce groupe sont réunies dans le tableau III a. Dans celles du second groupe, que comprend le tableau III b, après avoir tiré un échantillon de sang et en outre pratiqué une saignée, on a, d'une solution de chlorure de sodium à 0,7 % et chauffée à 38°, injecté une quantité correspondant au sang perdu par l'animal, et, au bout d'une demi-heure ou d'une heure, tiré de nouveau un échantillon de sang.

A l'exception des expériences n° 8—15 faites sur le chien II, où la teneur spécifique en oxygène du sang artériel s'est

Tableau III a.

N° du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	a _{ox.}	a _{fe.}	N° de l'animal.	
16	23,2	"	"	288	"	III.	A. Normal.
17	19,0	58	316	249	787	"	A. 4 jours après 16.
18	16,0	44	318	258	812	"	A. 6 — — —
19	21,2	69	331	288	871	"	A. 29 — — —
1	20,7	67	328	259	789	I.	A. Normal.
4	16,1	44	316	270	856	"	A. 4 jours après 1.
6	13,3	33	304	274	924	"	A. 8 — — —
8	20,9	65	342	271	792	II.	A. } Normal.
9	20,4	61	335	254	758	"	V. }
10	16,1	43	343	306	893	"	A. } 6 jours après 8.
11	16,4	45	348	263	756	"	V. }
12	15,9	42	354	277	781	"	A. 12 jours après 8.
14	17,1	48	346	280	807	"	A. 16 — — —

Tableau III b.

N° du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	a _{ox.}	a _{fe.}	N° de l'animal.	
25	19,5	51	401	269	672	VI.	A. normal.
26	12,2	38	301	261	865	"	A. anémique.
23	21,5	60	390	259	665	V.	A. normal.
24	14,3	41	294	235	799	"	A. anémique.
29	25,4	74	386	155	401	VIII.	A. normal.
31	20,9	63	361	138	382	"	A. anémique.
27	20,1	59	353	279	791	VII.	A. normal.
28	12,9	39	314	278	885	"	A. anémique.
21	20,3	63	337	274	813	IV.	A. normal.
22	15,4	55	244	236	969	"	A. anémique.
19	21,2	69	331	288	871	III.	A. normal.
20	13,2	47	225	245	1092	"	A. anémique.
14	17,1	48	346	280	807	II.	A. normal.
15	14,1	37	354	280	792	"	A. anémique.

maintenue à peu près constante ou a augmenté un peu, la saignée, dans toutes les autres, a déterminé une décroissance quelquefois très considérable de cette grandeur.

En même temps (excepté dans 29—30), la valeur de α_{fe} a augmenté, parfois même tellement que α_{ox} n'a pas varié, comme cela arrive aussi en certains cas, dans le passage d'une solution d'hémoglobine de la modification γ à la modification β^1 . En général, cependant, α_{ox} (oxygène par unité de lumière absorbée) décroît par l'effet de la saignée, entre autres, par exemple, dans les expériences 16—19, où l'on voit en outre que les changements dus à la régénération du sang agissent en sens contraire de ceux qui sont produits par la saignée.

Les différences qui ont été observées dans la teneur spécifique en oxygène entre les échantillons de sang 29—31, se sont à peu près reproduites dans les hémoglobines qui en proviennent (voir le groupe VII).

Comme nous l'avons mentionné dans le groupe précédent, la quantité de fer contenue dans le sang avant et après la saignée n'est pas toujours proportionnelle au poids du résidu (voir, par exemple, n° 1 et 6).

La perte de sang qui est nécessaire pour produire dans le sang les changements mentionnés plus haut n'est pas considérable. Dans aucun cas elle n'a dépassé la moitié de la quantité totale de sang; une perte de $\frac{1}{5}$, dans 21—22, a produit un effet très marqué, et, dans une autre expérience, cet effet était encore sensible après une perte de $\frac{1}{7}$ (voir 29—31). Mais il faut ici s'attendre à rencontrer de grandes différences individuelles, comme le montrent les expériences faites sur le chien II. Ces expériences présentent bien une grande régularité, mais le résultat comparé avec celui qu'ont donné les autres individus est tout différent; d'un autre côté, un pareil

¹⁾ Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène, p. 222, Exp. I.

écart constant chez un individu déterminé tend à confirmer l'exactitude de notre méthode.

Les expériences 9—11 sont les seules où, en même temps que le sang artériel, on ait examiné le sang veineux en circulation; mais elles ont été faites sur le chien II, qui était insensible à l'action de la saignée.

Les changements apportés par une saignée dans la matière colorante du sang ne sont pas dus à la simple dilution du sang, mais doivent être attribués à des réactions qui s'opèrent dans l'organisme, car on ne peut les produire par des dilutions correspondantes faites *in vitro*. Les expériences relatives à cette question portent dans le tableau général les n^{os} 83—90. Les dilutions doivent naturellement être telles que les globules du sang ne soient pas altérés, puisque autrement la concentration de l'hémoglobine serait modifiée¹⁾. En diluant 1 volume de sang avec 2 volumes de *ClNa* à 0,7 %, on a trouvé dans un cas (n^o 88—89) que la quantité d'oxygène par 100 gr. d'hémoglobine est seulement tombée de 149 à 147 cent. cub.; dans les n^{os} 83—85, la dilution avec 7 volumes de *ClNa* l'a fait croître de 114 à 118 cent. cub.; mais si l'on dilue le même sang avec une solution de *Na²CO³* à 1/20 %, qui dissout l'hémoglobine, la quantité d'oxygène absorbée est bien plus grande, sans doute parce que la concentration de l'hémoglobine était alors beaucoup plus faible que lorsqu'elle était renfermée dans le stroma des globules du sang.

En résumé, la saignée diminue la teneur spécifique en oxygène du sang artériel.

¹⁾ Relativement à l'influence d'un changement de concentration sur l'absorption de l'oxygène, voir: Sur les combinaisons de l'hémoglobine avec l'oxygène p. 216.

IV. Effet de l'inhalation d'un air pauvre en oxygène
et de la suffocation.

Dans les expériences du tableau IV a on a d'abord tiré un échantillon de sang de l'animal, puis, pendant $\frac{1}{4}$ d'heure ou $\frac{1}{2}$ heure, on lui a fait, par une soupape, respirer un air à 9 % environ d'oxygène venant d'un grand spiromètre; enfin, pendant l'inhalation de cet air pauvre en oxygène, on lui a tiré un nouvel échantillon de sang.

Tableau IV a.

N° du tableau général.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	art.	ate.	
36	69	383	154	402	A. normal.
37	68	321	131	407	A. inhalation de 8,6 % O.
38	71	358	167	466	A. normal.
39	70	331	167	505	A. inhalation de 8,9 % O.
40	58	406	152	375	A. } normal.
41	60	386	147	382	V. }
42	59	388	144	371	A. } inhalation de 8,3 % O.
43	60	389	160	411	V. }

La teneur spécifique en oxygène dans le sang artériel est diminuée par l'inhalation d'un air pauvre en oxygène. La quantité de fer se maintient pour ainsi dire constante; la capacité respiratoire est donc modifiée.

Dans les expériences 40—43, le sang artériel et le sang veineux de la veine cave ont été examinés en même temps (comme dans le groupe II, p. 266). Tandis que la teneur spécifique en oxygène, dans le sang artériel, est descendue de 406 à 388, elle s'est, pour ainsi dire, maintenue constante dans le sang veineux (386—389).

Relativement à l'absorption de la lumière, qui, pas plus que dans les autres expériences n'a été constante ici, nous n'avons pu déduire aucune règle spéciale de nos déterminations.

Des échantillons de sang 38—39 on a extrait des hémoglobines qui, relativement à leur teneur spécifique en oxygène, présentent la même différence (voir groupe VII) que le sang des numéros correspondants (28 d'une part et 27 de l'autre).

Le tableau IV b comprend 2 expériences relatives à l'influence de la suffocation sur les changements dont il s'agit ici dans le sang. Dans le premier cas, on a d'abord tiré un échantillon de sang pendant les crampes résultant de la suffocation, et un autre 5 minutes après que l'animal respirât de nouveau librement et tranquillement. Dans le dernier, après avoir tiré un échantillon de sang artériel et obturé ensuite la trachée de l'animal, on en a tiré un second un moment avant que la mort survint.

Tableau IV b.

N ^o du tableau général.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	<i>a_{ox.}</i>	<i>a_{fe.}</i>	
44	74	373	179	479	A. suffocation.
45	80	342	158	461	A. normal.
46	74	384	165	429	A. normal.
47	75	396	169	426	A. suffocation.

En résumé:

1) Dans l'inhalation d'un air pauvre en oxygène, la teneur spécifique en oxygène diminue dans le

sang artériel, tandis qu'elle se maintient constante dans le sang veineux.

2) Pendant la suffocation, la teneur spécifique du sang en oxygène est augmentée.

V. Empoisonnements.

Relativement aux expériences que contient le tableau V, nous ferons les remarques suivantes. Dans l'expérience avec le curare, n° 53, la respiration artificielle était très incomplète à cause d'une fuite survenue dans une des soupapes. Dans l'expérience avec la morphine, l'animal, qui pesait 21 kilog., a reçu en tout, dans l'espace de 3 heures, une injection sous-cutanée de 40 centig. de morphine. L'animal employé dans l'expérience avec la cocaïne pesait 42 kilog. et on lui a injecté sous la peau 16 centig. de ce poison; il s'est produit de fortes crampes et la température s'est élevée de 39°,6 à 39°,9. Après la cessation des crampes, on a tiré simultanément un échantillon de sang artériel (76) et de sang veineux de la veine cave (77); puis on a fait périr l'animal par hémorragie, et recueilli la dernière partie du sang (78) pour l'analyser; il ne renfermait que 56 de fer, tandis que le sang tiré d'abord en contenait 60, et la teneur spécifique en oxygène du dernier échantillon (78) présentait le changement que produit l'anémie (voir groupe III). L'empoisonnement même n'a, pour ainsi dire, apporté aucun changement dans la teneur spécifique en oxygène du sang veineux et du sang artériel; mais, dans ce dernier, à l'inverse du sang veineux circulant en même temps dans la veine cave, l'absorption de la lumière a subi un grand changement, car la valeur de α_{ox} est tombée de 156 à 128; l'exactitude de ce singulier résultat, qui provisoirement doit rester sans explication, a été confirmée par le fait qu'il s'est reproduit dans 78, bien que les deux échantillons aient été analysés indépendamment l'un de l'autre. Quant à

l'empoisonnement par une culture pyocyanique stérilisée, il en a d'abord été injecté dans une veine une assez forte dose dans 70—72, et il en est résulté un état comateux, mais sans élévation de température. Dans les expériences 79—82, on a, dans un autre animal, injecté successivement sous la peau 10 cent. cub. d'une nouvelle culture stérilisée, et la température s'est élevée de 39°,6 à 40°,6. L'animal n'était pas lié, mais est resté librement debout, de sorte que les échantillons de sang artériel et de sang veineux ont été tirés dans des conditions aussi normales que possible. J'ai constaté après l'empoisonnement une forte diminution de la teneur en fer du sang artériel, tandis que le résidu n'a pas varié. La proportion du fer dans le sang veineux circulant en même temps dans la veine cave s'est maintenue constante. Pour plus de certitude, on a alors repris la détermination du fer dans 81—82, mais est arrivé au même résultat.

Tableau V.

No du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	aor.	arte.	
53	23,6	58	462	194	420	A. Curare.
66	23,4	73	374	187	500	A. Curare.
51	24,6	78	358	135	378	A. } Curare.
52	24,6	77	358	133	372	V. }
55	21,6	70	342	149	436	A. } Curare.
56	21,6	69	343	167	487	V. }
67	21,8	63	380	127	333	A. normal.
68	22,1	60	407	138	339	A. } Morphine.
69	22,0	61	398	137	343	V. }
74	22,1	62	379	156	412	A. } normal.
75	21,7	64	366	165	451	V. }
76	21,5	60	383	128	335	A. } Cocaine.
77	21,8	65	362	156	431	V. }
78	20,3	56	371	125	337	A. anémique. Cocaine

N° du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	<i>cor.</i>	<i>afe.</i>	
70	24,3	75	373	137	368	A. normal.
72	24,6	71	361	134	356	A. Pyocyan. intra-veineux.
79	21,9	49	468	"	"	A. } normal.
80	21,6	54	420	"	"	V. }
81	21,6	42	549	"	"	A. } Pyocyan. inj. sous-
82	21,3	54	427	"	"	V. } cutanée.

Les changements apportés dans le sang par la morphine se retrouvent dans les hémoglobines extraites de 67 et 68 (voir groupe VII). Tandis que la différence dans la teneur spécifique en oxygène était de 27 pour les échantillons de sang, elle est de 34 pour les hémoglobines.

J'ai fait quelques expériences *in vitro* (voir le tableau général n° 91—95) pour déterminer l'action de la morphine, de la cocaïne et d'une culture pyocyanique stérilisée sur le sang. Les deux premiers poisons n'ont exercé aucune influence sur l'absorption de l'oxygène par le sang; le changement constaté plus haut dans la teneur spécifique en oxygène n'est donc pas dû à une action directe sur le sang. Par contre, la culture pyocyanique a donné au sang une teneur spécifique plus grande en oxygène. Mais ce résultat a besoin d'être contrôlé par une nouvelle recherche, non pas tant parce qu'il est dû à une expérience isolée, que parce que j'ai négligé d'examiner si la culture pyocyanique ne fixait pas elle-même de l'oxygène dissociable. J'aurai donc, dans un prochain travail, à revenir sur cette question.

En résumé:

1) Dans l'empoisonnement par le curare, la différence normale dans la teneur spécifique en oxygène,

entre le sang artériel et le sang veineux circulant en même temps dans la veine cave, disparaît. Le sang artériel et le sang veineux sont sous ce rapport identiques.

2) Dans l'**empoisonnement par la morphine**, la teneur spécifique en oxygène du sang artériel augmente; le sang artériel et le sang veineux présentent sous ce rapport des différences du même genre que dans l'état normal.

3) Dans l'**empoisonnement par la cocaïne**, la teneur spécifique en oxygène n'est que légèrement modifiée; mais comme elle augmente un peu dans le sang artériel et diminue un peu dans le sang veineux, la différence à cet égard entre le sang artériel et le sang veineux est plus grande après l'empoisonnement (21) qu'avant (13). L'absorption de la lumière est modifiée essentiellement dans le sang artériel et l'est seulement dans celui-ci.

4) Dans l'**empoisonnement par une culture pyocyanique**, le sang veineux n'est que légèrement modifié; par contre, la teneur spécifique en oxygène augmente beaucoup dans le sang artériel, d'où il suit que la différence, sous ce rapport, entre le sang artériel et le sang veineux est bien plus grande après l'empoisonnement qu'avant.

VI. Expériences diverses.

Le tableau VI a contient 2 expériences sur les changements produits dans le sang par l'obturation d'une grosse veine. Dans les deux cas, la teneur spécifique en oxygène du sang veineux de la partie obturée subit une forte diminution, α_{ox} augmente un peu ou ne varie pas. Dans l'expérience 34, après avoir mis fin à l'obturation, on a pratiqué une saignée

et tiré ensuite un échantillon de sang artériel. Comme dans tous les cas accompagnés d'hémorrhagie, la teneur spécifique en oxygène diminue tandis que α_{fe} augmente. Le rapport entre la teneur du sang en fer et le poids du résidu est surtout à remarquer dans ces expériences; après l'obturation de la veine cave, la proportion % du résidu dans le sang de la partie obturée reste à peu près la même, tandis que sa teneur en fer croît fortement. Dans l'expérience 35, le poids du résidu a diminué à la suite d'une saignée, mais la teneur en fer du sang artériel a conservé la valeur qu'elle avait au commencement de l'expérience. Les déterminations du fer ont été faites deux fois dans les nos 33 et 35, et elles ont donné des résultats concordants.

Tableau VI.a.

N° du tableau général.	% du résidu	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	α_{ox} .	α_{fe} .	
53	23,6	58	462	194	420	A. Curare
54	22,2	66	376	213	565	V. Obturation de la veine cave.
33	22,6	56	437	141	324	A. normal.
34	23,8	70	344	146	408	V. Obturation de la veine cave.
35	17,3	55	327	146	448	A. anémique.

Dans le tableau VI b sont réunies les expériences qui permettent d'établir une comparaison entre le sang artériel et le sang tiré de l'extrémité périphérique d'une petite veine. La teneur spécifique en oxygène est ici partout plus grande dans le sang veineux que dans le sang artériel; mais, conformément aux expériences sur l'hémoglobine (voir le groupe I), α_{fe} (fer par unité de lumière absorbée) est plus petit dans le sang veineux.

Tableau VI b.

N° du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb. sang, en millig.	Oxygène par gr. Fe.	art.	ve.	
29	25,4	74	386	155	401	A. normal.
30	25,4	74	389	148	380	V. Extrm. périph. d'une v. cervicale.
70	24,3	75	373	137	368	A. normal.
71	24,1	71	383	137	356	V. Extrm. périph. d'une v. cervicale.
1	20,7	67	328	259	789	A. normal.
3	21,1	61	373	294	787	V. Extrm. périph. d'une v. fémorale.
4	16,1	44	316	270	856	A. anémique.
5	16,9	43	337	262	776	V. Extrm. périph. d'une v. jugulaire.
6	13,3	33	304	274	924	A. anémique.
7	13,2	30	326	266	815	V. Extrm. périph. d'une v. jugulaire.

En résumant tous les résultats de la comparaison entre le sang artériel et le sang veineux, nous avons trouvé: 1) que, dans le sang artériel normal, la teneur spécifique en oxygène est plus grande que dans le sang veineux circulant en même temps dans la partie inférieure de la veine cave (voir groupe II); 2) que le sang d'une grosse veine obturée comparé avec le sang artériel présente la même différence que le sang veineux normal, mais à un bien plus haut degré, et 3) que le sang de l'extrémité périphérique d'une petite veine coupée a toujours une teneur spécifique en oxygène plus grande que le sang artériel correspondant.

A l'occasion de ces deux derniers résultats, nous rappellerons que les circonstances qui accompagnent l'obturation d'une grosse veine et la ligature d'une petite veine sont en réalité bien différentes. Les 100 cent. cub. de sang que nous employons pour nos recherches, lorsqu'on les tire de l'extrémité périphérique d'une petite veine (la jugulaire externe, par

exemple), viennent d'une région où le sang, à cause des nombreux vaisseaux collatéraux, circule toujours, quoique non normalement; si, au contraire, on les tire, par exemple, de la veine fémorale après obturation de la veine cave, le sang ainsi obtenu a en réalité séjourné assez longtemps dans les vaisseaux.

Si l'on obture l'aorte thoracique à l'aide d'un ballon en caoutchouc, comme il a été indiqué plus haut, le sang artériel subit un changement par suite duquel (entre autres) sa teneur spécifique en oxygène diminue; a_{ox} reste à peu près le même.

Tableau VI c.

N° du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	a_{ox} .	a_{fe} .	
60	21,3	65	373	180	481	A. normal.
61	20,7	64	349	178	511	A. Obturation de l'aorte.
62	19,9	63	329	273	833	A. normal.
63	19,7	73	274	283	1030	A. Obturation de l'aorte.

Une expérience a été faite avec du sang de la veine porte; il a été tiré quelque temps après qu'elle avait été obturée, ce qui peut bien avoir eu de l'influence sur le résultat. La teneur spécifique en oxygène est bien plus grande dans la veine porte que dans le sang artériel tiré en même temps.

Tableau VI d.

N° du tableau général.	% du résidu.	Fe dans 100 ccb. sang en millig.	Oxygène par gr. Fe.	a_{ox} .	a_{fe} .	
64	23,0	82	329	271	826	A. normal.
65	24,5	70	402	273	680	V. veine porte.

VII. Comparaison entre les hémoglobines et les échantillons de sang correspondants.

Comme nous l'avons exposé dans l'introduction de ce mémoire, les différences dans la teneur spécifique en oxygène qui ont été constatées dans les échantillons de sang, se retrouvent dans les hémoglobines qui en sont extraites. Par contre, tel n'est pas le cas des différences dans le rapport entre l'absorption de la lumière, l'oxygène et le fer; les causes possibles de ce désaccord sont mentionnées dans l'introduction.

Le tableau VII comprend les expériences auxquelles la comparaison dont il s'agit a donné lieu. On y trouve clairement constaté, pour les échantillons de sang du même individu, le parallélisme ci-dessus mentionné entre le sang et l'hémoglobine; mais on voit en même temps que la valeur absolue de la teneur spécifique en oxygène peut varier dans l'hémoglobine. C'est ainsi que, dans les échantillons 96—97, elle a une teneur spécifique en oxygène un peu plus grande que dans le sang correspondant, et il en est de même dans 103; dans d'autres cas, au contraire, c'est l'inverse. Ces différences sont encore inexplicables.

Tableau VII.

N° du tableau général.	Hémoglobine dans 100 ccb.	Oxygène par gr. <i>Pc.</i>	<i>a_{ox.}</i>	<i>a_{fe.}</i>	<i>a_{r.}</i>	Oxygène par 100 gr. résidu.	
38	19,2	358	167	466	"	"	A. normal.
96	13,5	367	184	502	140	132	Hémogl. de 38.
39	18,8	331	167	505	"	"	A. air pauvre en oxygène.
97	14,1	339	159	470	129	123	Hémoglb. de 39.
67	17,1	380	127	333	"	"	A. normal.
98	9,6	359	141	394	107	132	Hémoglb. de 67.
68	16,2	407	138	339	"	"	A. Morphine.
99	9,6	393	190	483	135	140	Hémoglb. de 68.

N° du tableau général.	Hémoglobine dans 100 ccb.	Oxygène par gr. Fe.	car.	acé.	ar.	Oxygène par 100 gr. résidu.	
29	20,1	386	155	401	"	"	A. normal.
100	15,8	372	156	421	120	130	Hémoglb. de 29.
31	17,0	361	138	382	"	"	A. anémique.
101	15,3	356	149	419	116	129	Hémoglb. de 31.
32	20,4	"	154	"	"	"	V. anémique.
102	16,2	348	174	500	132	132	Hémoglb. de 32.
55	19,0	342	149	436	"	"	A. Curare.
103	13,5	355	139	398	110	128	Hémoglb. de 55.

Nous avons montré dans un mémoire précédent que l'acide carbonique, tout aussi bien que l'oxygène, peut former avec l'hémoglobine des combinaisons d'ordre différent. On est donc naturellement conduit à penser que les combinaisons de l'acide carbonique avec l'hémoglobine dans le sang en circulation varient aussi bien que les oxyhémoglobines. Mais on ne saurait tirer, sous ce rapport, des conclusions certaines des indications que fournit le tableau général sur la quantité d'acide carbonique contenue dans le sang, parce que ce gaz, à l'inverse de l'oxygène, se combine avec plusieurs des principes du sang. Toutefois il sera peut-être possible de vérifier par une autre voie l'existence des différentes carbo-hémoglobines, et j'espère pouvoir plus tard publier des recherches sur cette question, en même temps qu'une étude plus détaillée sur le rapport entre la teneur spécifique en oxygène du sang artériel et du sang veineux.

Chapitre II.

I. Sur l'influence de la teneur spécifique en oxygène sur les tensions de l'oxygène dans le sang.

Nous avons vu dans le chapitre précédent, par un grand nombre d'exemples, que la teneur spécifique du sang en oxygène n'est pas constante. Pour comprendre quelle influence cette circonstance exerce sur les tensions de l'oxygène dans le sang, concevons deux échantillons de sang *A* et *B* ayant la même température, qui renferment tous deux la même quantité d'hémoglobine et ont absorbé chacun la même quantité d'oxygène, mais dont la teneur spécifique en oxygène est différente. Supposons que ce dernier facteur soit moindre dans *B*, ou, en d'autres termes, que *B*, à une pression donnée d'oxygène, absorbe moins de ce gaz que *A*; il est alors évident que les tensions de l'oxygène dans nos deux échantillons doivent être différentes, bien qu'ils contiennent tous deux la même quantité d'oxygène par gramme d'hémoglobine, et que la tension doit être plus grande dans *B*, dont la teneur spécifique en oxygène est la plus faible. Toutes choses égales d'ailleurs, la tension dans un échantillon de sang croîtra donc lorsque sa teneur spécifique en oxygène diminue.

En outre, nous avons vu dans le chapitre précédent que la teneur spécifique en oxygène peut être, et est très souvent différente dans les divers systèmes de vaisseaux chez le même animal, et qu'elle se laisse modifier par des interventions (saignée, poisons) qui, in vitro, n'exercent, sous ce rapport, aucune action sur le sang. Nous devons donc considérer les changements dans la teneur spécifique en oxygène comme le résultat de processus particuliers dans les tissus de l'organisme.

De ce qui précède se déduit la proposition suivante, qui n'est pas sans importance pour la théorie de la tension des gaz dans le sang.

Les tensions de l'oxygène dans le sang, à une température donnée, ne dépendent pas seulement de la quantité d'oxygène fixée par gramme d'hémoglobine dans le sang; les tissus de l'organisme peuvent en effet, par un changement apporté dans la teneur spécifique en oxygène, donner à une certaine quantité de gaz absorbée par le sang une tension différente, et une tension d'autant plus grande que la teneur spécifique en oxygène est plus faible.

Il y a lieu de croire que ces variations dans la tension jouent un rôle dans la régulation de l'échange respiratoire, et nous trouverons cette supposition confirmée dans ce qui suit.

II. Sur la relation entre les tensions de l'oxygène dans le sang et la quantité d'oxygène qui, dissoute dans le plasma, est, à chaque instant, à la disposition des cellules des tissus.

D'après ce que nous avons vu dans le chapitre précédent, les variations dans la teneur spécifique en oxygène servent à régulariser les tensions de l'oxygène dans le sang. Avant de mieux spécifier, dans ce qui suit, la nature de cette régulation à l'aide d'exemples tirés de nos expériences, nous chercherons à déterminer, aussi brièvement que possible, le rôle des tensions de l'oxygène du sang dans l'échange respiratoire. D'abord il est possible que ces tensions exercent une action sur la marche de l'oxygène entre les tissus et le sang; ce n'est pas qu'elles déterminent cette marche ni même seulement sa direction¹⁾, mais on peut bien admettre qu'elles l'accélèrent ou la retardent suivant les circonstances. Ensuite il est vraisemblable que la grandeur de ces tensions a une influence sur les réactions chimiques qui ont lieu dans le sang même; mais nous ne savons rien de positif à cet égard, pas

¹⁾ Bohr, Compt. rend. CX, p. 198.

plus que nous ne connaissons avec quelque certitude quelle est la portion grande ou petite de l'échange respiratoire qui est due à ces réactions. Notre connaissance du rôle des tensions, sous ces deux rapports, se réduit donc à peu de chose.

Par contre, nous sommes à même de connaître plus exactement ce rôle en ce qui concerne un autre point très essentiel pour l'échange respiratoire. On peut en effet constater qu'il a une importance décisive pour la proportion % d'oxygène contenue dans le plasma, qui est la source directe de ce gaz pour les cellules des tissus. Cette relation, qui jusqu'ici, que je sache, n'a pas suffisamment attiré l'attention, mérite d'être examinée de plus près. Le plasma, qui entoure les globules du sang et constitue un intermédiaire indispensable entre eux et les cellules des vaisseaux, ne renferme lui-même aucune substance dissociable fixant de l'oxygène; aussi absorbe-t-il ce gaz de la même manière que l'eau, c'est-à-dire proportionnellement à la tension et en petite quantité. Par suite de cette dernière circonstance, la plasma ne contient aucune provision d'oxygène de quelque importance; à mesure que les cellules des vaisseaux lui prennent son oxygène, ce dernier doit être remplacé par celui de l'oxyhémoglobine contenu dans les globules du sang, et ce remplacement est pour ainsi dire instantané à cause des conditions favorables de diffusion entre le plasma et les globules sanguins, ceux-ci présentant une grande surface. La tension de l'oxygène dans le plasma dépend donc, à chaque instant, de cette même tension dans les globules du sang; or, le plasma, comme nous l'avons vu, ne renfermant pas de substances qui fixent de l'oxygène, il en résulte que la quantité de ce gaz contenue dans le plasma est directement proportionnelle à la tension que l'oxygène a en tout temps dans le sang. La quantité d'oxygène qui est mise, à chaque instant, à la disposition des cellules, dépend ainsi directement et dans un rapport simple de la tension de ce gaz dans le sang, mais, et il importe de le

remarquer, seulement de la quantité totale d'oxygène contenue dans le sang, en tant que celle-ci influe sur la tension; comment et dans quelle étendue s'exerce cette influence, c'est ce que nous examinerons dans le paragraphe suivant.

Le rôle important que les tensions jouent ainsi dans l'apport de l'oxygène aux cellules est, comme on voit, basé sur la circonstance que la substance qui, dans le sang, fixe l'oxygène, est renfermée dans des réservoirs spéciaux, les globules du sang; les choses se passeraient tout autrement dans une solution d'hémoglobine. Les considérations qui précèdent ne s'appliquent donc pas non plus à l'acide carbonique du sang, puisque et le plasma et les globules du sang renferment des substances qui fixent ce dernier gaz.

III. Sur le rapport entre la quantité totale d'oxygène contenue dans le sang et sa tension en oxygène.

Tant que l'hémoglobine ne subit aucune nouvelle modification, il y a toujours un rapport déterminé entre la tension de l'oxygène dans le sang et la quantité totale d'oxygène qu'il renferme. La nature de ce rapport nous est donnée par la courbe de dissociation de l'hémoglobine¹⁾, car l'oxygène contenu dans le sang provient en majeure partie de celui qui, dans les globules sanguins, est fixé par l'hémoglobine, le plasma n'en renfermant en comparaison qu'une quantité insignifiante. Mais lorsque l'hémoglobine passe d'une modification à une autre, ce rapport fixe entre la quantité d'oxygène et sa tension cesse d'exister, comme on l'a vu dans le paragraphe I de ce chapitre.

A quel degré et de quelle manière la tension de l'oxygène dépend-elle de sa quantité, c'est là une question de grande importance pour la théorie de la respiration; car les tensions, qui sont proportionnelles en tout temps à la quantité d'oxygène contenue dans le plasma qui entoure immédiatement les cellules, sont par là une mesure de l'oxygène offert aux cel-

¹⁾ La courbe qui a pour abscisses les tensions de l'oxygène et pour ordonnées les quantités d'oxygène fixées par 1 gr. d'hémoglobine.

lules. Par contre, la quantité totale d'oxygène contenue dans le sang à chaque instant de son passage dans les capillaires, est, toutes choses égales d'ailleurs, une fonction de l'oxygène déjà consommé. La question du rapport entre la tension et la quantité de l'oxygène revient donc à celle de savoir comment l'oxygène offert dépend de la consommation qui a été faite de ce gaz.

Considérons d'abord le cas où l'hémoglobine, dans la circulation, ne passe pas d'une modification à une autre. Pendant que le sang absorbe et perd constamment de l'oxygène, ce qui est une de ses principales fonctions, l'oxygène contenu dans l'hémoglobine varie sans cesse en oscillant entre un maximum (dans le sang artériel) et un minimum (dans le sang veineux), et par suite les tensions croissent et décroissent comme nous allons le voir. Construisons (Fig. 2) la courbe de dissociation de l'hémoglobine; peu importe ici la forme exacte

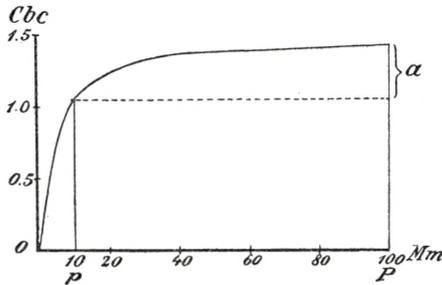


Fig. 2.

de cette courbe; ce qui nous intéresse, ce sont les traits qu'elle a de commun pour les différentes hémoglobines à diverses températures, à savoir que la courbe s'élève d'abord rapidement avec une tension croissante, et qu'ensuite, à partir d'une certaine pression peu élevée, elle croît lentement et d'une manière uniforme. Pendant le passage à travers le système capillaire, l'hémoglobine perd de l'oxygène; représentons par la ligne α (Fig. 2) la grandeur de cette perte, la ten-

sion de l'oxygène décroîtra alors de OP à Op ; dans le poumon, une absorption correspondante d'oxygène fera croître la tension. Par suite de la faible montée de la courbe à des pressions plus élevées, la diminution de la tension est grande par rapport à la perte d'oxygène; dans des conditions normales, le sang veineux renfermera encore les $\frac{2}{3}$ environ de l'oxygène du sang artériel, et la perte d'oxygène sera le $\frac{1}{3}$ de la quantité totale; mais la tension dans les artères sera de 100 mm. environ et dans les veines de 10 à 20 mm., ce qui constitue un abaissement des $\frac{9}{10}$ ou des $\frac{4}{5}$ de la tension primitive. Dans le passage à travers le système capillaire, la quantité d'oxygène contenue dans le plasma, qui est proportionnelle à la tension de ce gaz, diminuera donc jusqu'à ce qu'elle se réduise à $\frac{1}{10}$ ou à $\frac{1}{5}$ de sa valeur primitive, de sorte que la densité de l'oxygène autour des cellules, pendant ce passage, décroîtra peu à peu dans une forte proportion.

Quand la tension dans le sang artériel est beaucoup plus faible que la normale, on en vient à employer une partie de la courbe de dissociation autre que celle dont nous avons fait usage dans la Fig. 2; mais comme nous n'avons en vue ici que la question principale, nous n'examinerons pas ce cas de plus près.

Dans cet exposé des variations de l'oxygène pendant le passage du sang dans les capillaires, nous avons supposé que sa tension dépend exclusivement de la quantité totale, et celle-ci exclusivement de la consommation de l'oxygène par les cellules. Ces suppositions sont exactes tant que l'hémoglobine ne change pas de modification, et tant qu'il passe toujours dans les capillaires la même quantité de sang dans l'unité de temps. Mais si l'hémoglobine passe d'une modification à une autre, il n'y a plus de rapport déterminé entre la tension et la quantité de l'oxygène, comme nous l'avons vu au paragraphe I; et si la quantité de sang qui traverse les vaisseaux dans l'unité de temps vient à varier, la quantité d'oxygène, comme nous le

verrons tout à l'heure, ne dépend plus exclusivement de sa consommation par les cellules. L'organisme dispose donc des moyens nécessaires pour rendre, dans certaines limites, les tensions de l'oxygène dans les capillaires indépendantes de la quantité de ce gaz qui y est consommée, et ces moyens sont entre autres: 1) un changement dans la quantité d'hémoglobine qui, dans l'unité de temps, traverse les capillaires, et 2) un changement survenant pendant la circulation dans la teneur spécifique du sang en oxygène.

Relativement au premier moyen de régulation, il est évident que plus est grande la quantité d'hémoglobine qui, dans l'unité de temps, traverse les capillaires, plus est petite — la consommation d'oxygène étant supposée constante — la fraction de la perte totale d'oxygène qui tombe sur chaque gramme d'hémoglobine, et plus faible est donc aussi la diminution de la tension. Une augmentation de la quantité d'hémoglobine qui, dans l'unité de temps, passe dans un organe peut être due, partie à une richesse plus grande du sang en hémoglobine, partie à la circulation d'un volume de sang plus considérable. Une augmentation de la quantité absolue d'hémoglobine ne saurait se faire soudainement; elle pourra par contre agir comme une espèce de régulateur lent, si l'organisme est amené peu à peu dans des conditions nouvelles, comme, par exemple, par le séjour dans des régions montagneuses¹⁾. Mais la quantité de sang qui, dans l'unité de temps, traverse les capillaires peut momentanément augmenter, soit dans un organe isolé par suite de la dilatation de ses vaisseaux, soit dans l'ensemble de la circulation par un accroissement de l'activité du cœur; dans tous les cas, une augmentation de la quantité de sang en circulation a pour résultat que les cellules, toutes choses égales d'ailleurs, et la nature du sang artériel restant par conséquent

¹⁾ Viault, *Compt. rend.* CXI, pag. 917.

aussi la même, se trouvent placées dans des conditions plus favorables pour l'absorption de l'oxygène, car le plasma perd alors moins de sa teneur en oxygène qu'il n'en aurait perdu autrement pour la même consommation de ce gaz par les tissus. Il faut cependant observer que lorsque l'activité du cœur augmente, la circulation devient aussi plus rapide dans les poumons; il est donc bien possible que l'accroissement de la vitesse ait pour résultat une saturation moins complète du sang par l'oxygène et, par suite, une diminution de la tension de ce gaz dans les artères; mais c'est seulement l'expérience qui pourra, dans chaque cas, éclaircir cette question.

Cette régulation, à l'aide de changements dans la circulation, agira rarement seule; car, comme nous l'avons vu dans le chapitre I^{er}, il se produit normalement un changement continu dans la teneur spécifique en oxygène, qui n'est pas la même dans les divers systèmes de vaisseaux. Si, comme c'est souvent le cas, la teneur spécifique en oxygène est différente dans le sang artériel et le sang veineux et, par suite, subit un changement dans le passage à travers les capillaires, par là même est donné un moyen de faire varier la tension de l'oxygène indépendamment de la quantité totale d'oxygène contenue dans le sang, par conséquent un moyen de régulariser la quantité d'oxygène contenue dans le plasma indépendamment de la consommation qu'en font les cellules; en outre, puisque les variations de la teneur spécifique en oxygène, comme nous l'avons vu dans le paragraphe I de ce chapitre, proviennent d'une action des tissus sur le sang, les cellules peuvent elles-mêmes, par ce moyen, exercer une influence régulatrice sur la densité de l'oxygène dans le milieu qui les entoure immédiatement. Par suite de l'élévation, en partie faible, de la portion de la courbe de dissociation qui d'ordinaire trouve un emploi dans l'organisme (voir Fig. 2), une petite diminution de la teneur spécifique en oxygène peut occasionner un changement notable dans la

tension ; si, comme dans l'exemple qui sert de base à la Fig. 2, la teneur spécifique en oxygène diminuait d'une valeur égale à la ligne a , il n'y aurait aucune diminution de tension pendant le passage à travers les capillaires, et le plasma conserverait tout le temps sa proportion % d'oxygène malgré la consommation qui est faite de ce gaz.

Nous ferons ici remarquer que les petites variations dans la teneur spécifique en oxygène que nous trouvons souvent dans nos expériences, n'empêchent nullement que les hémoglobines qui, par leurs transformations, produisent ces variations, ne diffèrent beaucoup par leur faculté d'absorber l'oxygène, comme c'est le cas, par exemple, des hémoglobines γ et β ; car chaque globule sanguin offrant un champ limité aux variations, et le nombre des globules étant très grand, la teneur spécifique en oxygène peut présenter toutes les gradations possibles.

En résumé :

L'apport de l'oxygène aux cellules des tissus dépend de la quantité d'oxygène contenue dans le plasma, et celle-ci de la tension de l'oxygène dans le sang. Cette tension est, dans certaines limites, indépendante de la quantité totale d'oxygène contenue dans le sang et, par suite, de la consommation que les cellules font de ce gaz.

IV. Quelques exemples de régulation à l'aide d'un changement dans la teneur spécifique en oxygène.

Nos expériences ont en grande partie eu pour objet la simple constatation des variations régulières de la teneur spécifique en oxygène. Aussi n'ont-elles, dans beaucoup de cas, pas été poussées assez loin pour nous donner une idée nette du mode de régulation, en particulier parce que le sang artériel a seul été examiné, tandis que le rapport entre le

sang artériel et le sang veineux joue un rôle important dans cette régulation. Il aurait aussi été très désirable qu'on eût pu, en même temps que la teneur spécifique en oxygène, déterminer la quantité réelle d'oxygène contenue dans le sang artériel et le sang veineux en circulation, et la grandeur de l'échange respiratoire; comme j'espère pouvoir bientôt combler ces lacunes, je me bornerai ici à discuter deux séries d'expériences qui, par les renseignements qu'elles fournissent, peuvent servir d'exemple pour la manière d'appliquer les propositions qui sont développées dans ce chapitre.

Sang artériel et sang veineux (voir Chap. I, groupe II). Pendant la circulation du sang dans les muscles des membres postérieurs, la teneur spécifique en oxygène décroît normalement, ce qui tend à contre-balancer, dans la tension et, par suite, dans la quantité d'oxygène contenue dans le plasma, la diminution qui, nous l'avons vu, est une conséquence de la consommation d'oxygène par les tissus. Supposons que les courbes 1 et 2 (Fig. 3) représentent respectivement les courbes

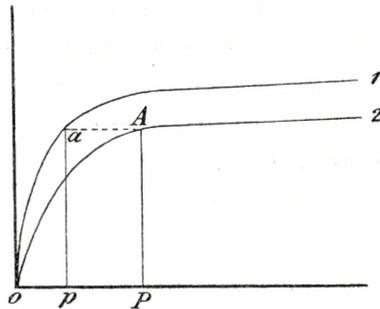


Fig. 3.

de dissociation de l'hémoglobine du sang artériel et du sang veineux, et désignons par $pa = PA$ la quantité d'oxygène qui reste par gramme d'hémoglobine après le passage à travers les capillaires. Cette quantité d'oxygène exercerait une pression p si le sang artériel conservait sa teneur spécifique en

oxygène, mais par suite du changement que celle-ci subit dans les capillaires, elle exerce une pression P , qui est bien plus grande. Cette régulation de la tension se produit dans de larges limites; la diminution de la teneur spécifique en oxygène que subit le sang artériel en devenant du sang veineux, s'élève normalement jusqu'à $\frac{1}{10}$ de la valeur totale; mais l'empoisonnement par le curare fait disparaître cette différence (v. p. 276), et l'empoisonnement par une culture pyocyannique détermine une diminution de la teneur spécifique en oxygène comprise entre $\frac{1}{4}$ et $\frac{1}{5}$ de la valeur totale (v. p. 277).

Expériences avec inhalation d'un air pauvre en oxygène (n° 40—43). La teneur spécifique en oxygène, qui, avant l'expérience, était de 406 dans le sang artériel et de 386 dans le sang veineux, après l'inhalation d'un air ne renfermant que 8 % d'oxygène, avait les valeurs suivantes: 388 dans le sang artériel et 389 dans le sang veineux; elle a donc subi une diminution dans le sang artériel et est devenue la même que celle du sang veineux. Pour comprendre la signification de ces changements, nous devons rappeler que, d'après les expériences de Paul Bert et d'autres savants, l'activité du cœur augmente pendant l'inhalation d'un air pauvre en oxygène, tandis que la quantité d'oxygène absorbée par les poumons dans l'unité de temps diminue. Si nous pouvons appliquer ces résultats à l'animal sur lequel nous avons opéré¹⁾, il a passé dans les poumons, pendant l'inhalation dont il s'agit, un plus grand volume de sang, en même temps qu'ils ont absorbé moins d'oxygène, ce qui a eu pour conséquence que chaque gramme d'hémoglobine a fixé une plus petite quantité d'oxygène, et il en est résulté, toutes choses égales d'ailleurs, une tension plus faible dans le sang artériel avec ce qui s'ensuit pour le plasma; mais cet abaissement de la tension a été en

¹⁾ Il n'est guère douteux que cette application ne soit bien fondée; mais je crois cependant devoir ajouter que mes recherches n'ont pas porté sur l'activité du cœur, ni sur la grandeur de l'échange respiratoire.

réalité plus ou moins contre-balancé par une diminution de la teneur spécifique en oxygène dans le sang artériel. En même temps a disparu la différence, mentionnée plus haut, qui existait entre le sang artériel et le sang veineux avant l'inhalation d'un air pauvre en oxygène; cela constitue aussi une régulation, car la circulation, en devenant plus active, doit toujours augmenter la quantité d'oxygène contenue dans le plasma (v. p. 289), et par là favoriser l'apport de ce gaz aux cellules, alors que n'existe plus la différence ci-dessus entre le sang artériel et le sang veineux, laquelle favorisait également cet apport.

Les variations que nous avons constatées dans le sang et dans la circulation, font donc l'office d'une régulation qui tend à rendre l'apport de l'oxygène aux tissus aussi indépendant que possible des changements survenus dans la composition de l'air inspiré.

En terminant, j'appellerai encore l'attention sur l'étroite liaison qui, dans la régulation ici décrite des conditions de la respiration des tissus, se manifeste entre tous les organes du corps. La teneur spécifique en oxygène, que les différents organes ont fait varier dans le sang qui les traverse, est après chaque mouvement circulatoire ramenée à sa valeur primitive; on ne sait pas encore si ce changement s'effectue dans le sang de la partie supérieure de la veine cave ou dans les poumons; en tout cas, cette régulation ne peut produire son effet que par un concours constant et bien combiné de tous les organes.
