Recherches sur l'influence du système nerveux sur l'échange respiratoire des poumons.

Par

Valdemar Henriques.

Avec deux planches, marquées III et IV.

Introduction.

Des expériences récentes sur la respiration pulmonaire [1]) sont capables de modifier les idées qu'on se faisait de l'échange respiratoire qui a lieu dans les poumons. Auparavant, on considérait généralement le dégagement de l'acide carbonique et l'absorption de l'oxygène comme un phénomène purement physique, dû à une tension différente des gaz sur les deux côtés de l'épithélium des poumons. Mais les expériences de M. Bohr ont montré que l'échange respiratoire dans les poumons ne se fait pas d'une manière aussi simple, l'acide carbonique et l'oxygène, dans leur marche à travers les poumons, se dirigeant parfois d'un point où la tension est plus faible vers un point où la tension est plus forte. S'il en est ainsi, il faut attribuer au tissu pulmonaire la propriété de sécréter des gaz, ou, en d'autres termes, assimiler le poumon à une glande, comme l'a déjà fait M. J. J. Müller [2]), en ce qui concerne l'acide carbonique.

---

[1]) Chr. Bohr: Sur la respiration pulmonaire. Bull. d. l'Acad. Royale danoise d. Sciences et d. Lettres, 1889.

[2]) J. J. Müller: Ueber die Athmung der Lunge. Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig, 1869.

Cette sécrétion des poumons une fois bien établie, il était naturel de chercher à savoir si l'on ne pourrait pas y constater, comme dans les autres glandes du corps, l'existence de nerfs sécréteurs spéciaux. La tâche que je me suis proposée ici est donc de rechercher si l'excitation des nerfs des poumons peut produire, dans la sécrétion des gaz, un changement qui puisse avec certitude être attribué aux poumons eux-mêmes. Les nerfs dont il peut être question ici sont le nerf sympathique et le nerf vague, les seuls, on le sait, qui envoient des filets nerveux dans les poumons. Si, dans ce travail, je n'ai pas examiné l'influence du nerf sympathique sur l'échange respiratoire des poumons, c'est seulement faute de temps; mais des expériences préliminaires semblent indiquer que cette influence est considérable. Je me suis donc borné à étudier l'action que le nerf vague exerce sur la respiration pulmonaire, et, sous ce rapport, j'ai examiné aussi bien l'extrémité périphérique que l'extrémité centrale de ce nerf.

Avant d'exposer la méthode que j'ai employée, je donnerai un court aperçu de mes expériences préliminaires pour montrer comment la méthode s'est peu à peu développée. Lorsqu'on veut étudier l'influence de l'excitation d'un nerf sur l'échange respiratoire, le plus naturel est de procéder par la voie qui a été suivie jusqu'ici pour constater les changements apportés dans cet échange par une cause extérieure. On a alors, pendant un court intervalle, 15 minutes en général, déterminé la quantité d'air inspirée et expirée ainsi que la composition de ce dernier, et, à l'aide de ces données, calculé la quantité d'oxygène absorbée et d'acide carbonique dégagée par kilogramme et par heure. Cela fait, l'animal sur lequel on expérimente est soumis à l'action extérieure dont on veut observer l'effet, après quoi on répète les mêmes déterminations et compare les résultats obtenus avec les premiers. Si l'on voulait appliquer ce procédé à la recherche dont il s'agit ici, il faudrait d'abord étudier la respiration pendant 15 mi-

nutes dans des conditions normales, et puis exciter, par exemple, l'extrémité périphérique du nerf vague également pendant 15 minutes, en déterminant en même temps la respiration. Ce procédé a aussi été essayé, mais a donné des résultats incertains et même complètement contradictoires. La cause doit en être cherchée, entre autres, dans la circonstance que l'excitation d'un nerf, lorsqu'elle se prolonge au delà d'une certaine limite, finit par paralyser ce nerf, en sorte que l'effet produit est l'inverse de celui qu'on a en vue. Par conséquent, si l'on veut que cette excitation se manifeste d'une manière bien nette, il faut que la durée en soit assez courte pour exclure toute possibilité d'une paralysie du nerf. Mais si l'excitation doit être très courte, on sera aussi forcé de réduire dans les mêmes limites la durée de chaque expérience sur la respiration. La méthode a donc été modifiée de façon que la durée des expériences, au lieu d'être de 15 minutes, a été réduite à 10—20 secondes, et que l'intervalle entre chacune d'elles, qui auparavant était de plusieurs minutes, n'est plus que de 2—5 secondes. Mais, par suite de cette forte réduction, chaque expérience sur la respiration ne correspondra qu'à environ cinq inspirations et expirations, et pour que ces expériences soient comparables, toutes les expirations devront être exactement égales, car une petite différence dans leur grandeur produirait nécessairement des variations dans la composition de l'air expiré, et indiquerait ainsi dans l'échange respiratoire un changement qui, en réalité, n'a pas lieu. Lorsque chaque expérience dure 15 minutes, quelques variations dans la grandeur des mouvements respiratoires ne jouent pas un rôle important; mais si la durée en est réduite à 10—20 secondes, il en est tout autrement. Veut-on éviter cette source d'erreurs, on ne peut laisser l'animal respirer lui-même, et il devient nécessaire d'employer le curare et la respiration artificielle; comme nous le verrons plus loin, on obtient par là pour chaque expiration une grandeur parfaitement constante,

tandis que, d'un autre côté, l'emploi du curare affaiblit probablement l'effet de l'excitation du nerf, inconvénient qui cependant ne peut provisoirement être évité.

En opérant par ce procédé, j'avais d'abord supposé que des échantillons de l'air expiré provenant d'un individu normal, et recueillis à de très courts intervalles dans des conditions identiques, avaient une composition analogue. Mais, loin de voir cette supposition se réaliser, j'ai, au contraire, constaté des oscillations tant dans la proportion de l'acide carbonique que dans celle de l'oxygène, et c'est pourquoi la méthode a pris peu à peu la forme que je vais maintenant décrire.

Méthode.

Je commencerai par donner une description de l'appareil qui a été employé pour la respiration artificielle. Les conditions qu'un tel appareil doit remplir sont de produire une respiration appropriée à l'animal sur lequel on opère, et de régler les mouvements respiratoires de manière que la grandeur de chaque respiration demeure exactement la même pendant toute la durée de l'expérience; en outre, il ne doit rien se perdre de l'air expiré, mais ce dernier doit pouvoir être recueilli et mesuré en traversant un gazomètre. Ces différentes conditions sont remplies d'une manière satisfaisante par l'emploi de l'appareil suivant (Fig. A).

Il se compose d'une seringue métallique (*e*) d'une contenance de 300 cent. cub., dont le piston facilement mobile ferme bien exactement. La tige (*d*) du piston communique, par une manivelle (*c*), avec un disque (*a*) qui tourne autour de son axe (*b*), et la manivelle peut, à l'aide d'un mécanisme à coulisse, être fixée à une distance plus ou moins grande de cet axe. La seringue communique par un tube de verre avec le réser-

voir en verre (f), dont le volume est également de 300 cent. cub. environ; elle est, comme ce dernier, remplie d'eau, en sorte qu'il n'y a pas d'air au-dessous du piston ni dans le tube qui relie la seringue au réservoir. Le mouvement de va-et-vient du piston fera donc hausser et baisser le niveau de l'eau dans le réservoir, et une certaine quantité d'air sera alternativement expulsée et aspirée par sa partie supérieure; celle-ci se prolonge en un tube d'où se détache d'abord un tube latéral conduisant au manomètre (m), et qui se divise plus loin en deux branches (g et h), lesquelles se continuent en deux tuyaux de caoutchouc i et k. Ces deux tuyaux passent devant un appareil qui sera décrit plus bas, et qui les comprime alternativement en un point déterminé, de manière que l'un d'eux est complètement fermé pendant que l'autre reste ouvert, et inversement. Le tuyau i aboutit par un tube de verre au gazomètre I, tandis que le tuyau k s'engage dans un tube en T, dont la branche descendante o peut être reliée hermétiquement à la canule introduite dans la trachée de l'animal sur lequel on opère. La troisième branche du tube en T est munie d'un tuyau de caoutchouc, r, qui passe devant le même appareil qui comprime le tuyau i, de sorte que ces deux tuyaux sont fermés et ouverts en même temps. Le tuyau r débouche dans un petit réservoir en verre, s, qui permet de mélanger la première partie, plus pauvre en acide carbonique, de chaque expiration avec la dernière, qui en renferme une proportion plus forte, et comme la capacité en est un peu plus grande que le volume de chaque expiration, l'air expiré qui en sort a une composition similaire. Ce réservoir fait corps avec le tube p, qui porte 28 petits tubes verticaux, auxquels on adapte les réservoirs où sont recueillis les échantillons de l'air expiré. Le circuit se termine enfin au gazomètre E.

Comme on le voit, nous avons ici un circuit d'air complètement fermé, qu'il est facile d'embrasser en suivant le

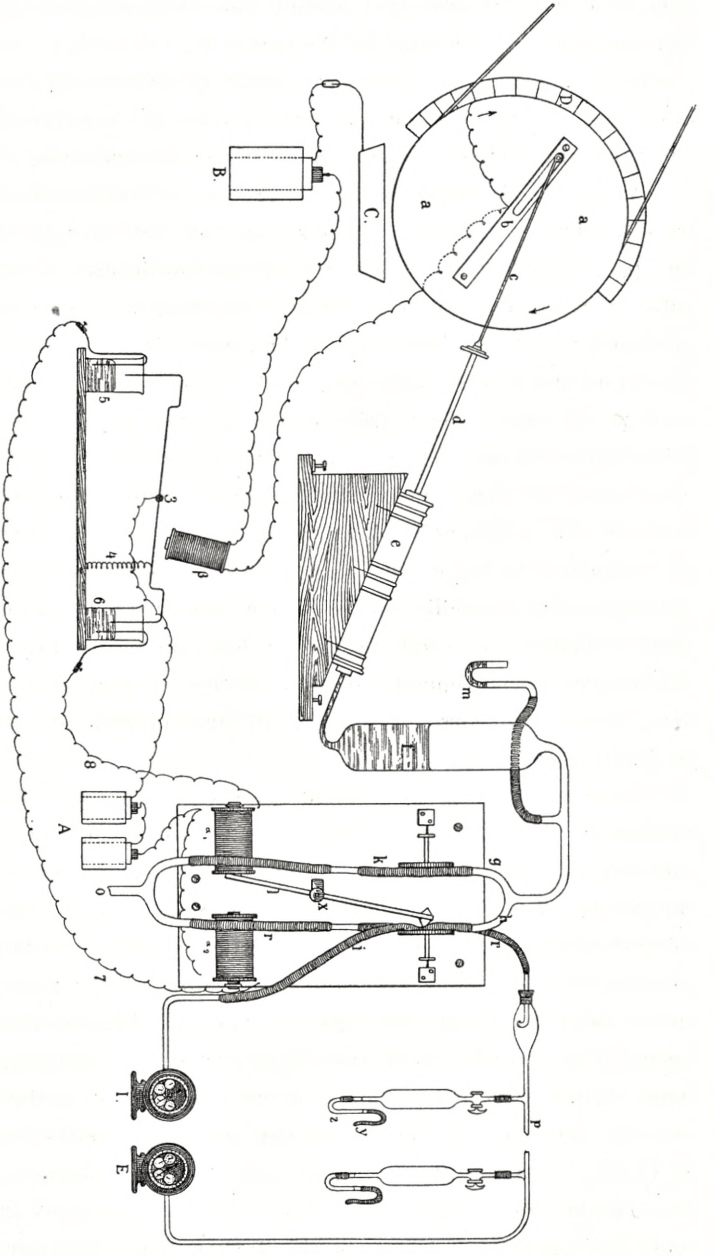


Fig. A.

chemin que l'air parcourt pendant que l'appareil fonctionne; si nous commençons par le gazomètre I, l'air afflue dans le réservoir f, d'où il se rend par g et k au tube o, qui le conduit dans la trachée de l'animal soumis à l'expérience; il passe ensuite par r et p et sort enfin par le gazomètre E.

Voyons maintenant comment se fait la compression des trois tuyaux k, i et r. J'emploie dans ce but (voir la figure) un appareil qui se compose de deux électro-aimants α_1 et α_2, entre lesquels peut osciller, autour d'un axe x, une tige d'acier l qui porte à son extrémité supérieure deux prismes métalliques, dont un de chaque côté, qui sont disposés de manière à tourner en dehors leur arête aiguë horizontale; devant ces prismes est dressée verticalement, de chaque côté, une plaque métallique, de sorte que, la tige d'acier venant à tourner autour de son axe, l'arête des prismes vient frapper la plaque, et comprime le tuyau qui passe entre celle-ci et le prisme correspondant. L'oscillation de la tige d'acier d'une des armatures à l'autre est produite par un courant électrique qu'on fait passer alternativement dans les bobines α_1 et α_2; les armatures deviennent alors alternativement magnétiques et attirent la tige d'acier.

Cette interversion du courant est produite par un électro-aimant β; y fait-on passer un courant, son armature attire l'ancre (3), qui est ramenée à sa place à l'aide du ressort en spirale (4), dès que le courant est interrompu. A chaque extrémité de l'ancre est fixé un fil de platine, dont la pointe peut plonger dans un vase contenant du mercure (5 et 6); la longueur de ces fils est telle que l'un plonge dans le mercure lorsque l'autre reste au-dessus de sa surface, et inversement. Dans chaque vase plonge en outre un autre fil de platine, et ces fils sont mis en communication avec les électro-aimants α_1 et α_2; de l'une des extrémités du fil de α_1 partent enfin deux conducteurs, dont l'un le relie à α_2 et l'autre, dans lequel sont intercalés deux éléments de Bunsen (A), à l'ancre (3).

Dans la situation que représente la figure, on voit facilement que le courant venant de ces éléments est transmis par l'ancre au mercure du vase (6), d'où il revient par le conducteur (8) et la bobine α_1 à son point de départ, et, par suite, que l'armature de α_1 devenant magnétique attire la tige l. Si maintenant on fait passer un courant dans la bobine β, l'ancre (3) sera attirée et le fil de platine du vase (6), relevé au-dessus du mercure en même temps que celui du vase (5) y pénétrera, et le courant de A passant alors dans la bobine α_2, c'est l'armature de cette dernière qui, à son tour, devient magnétique et attire la tige l.

Il nous reste à montrer comment on ouvre et ferme alternativement le courant qui doit passer dans l'électro-aimant β, et voici la disposition que j'ai prise: une des extrémités du fil de la bobine est mise en communication avec l'élément de Bunsen B par un conducteur qui, de là, se rend dans une capsule C remplie de mercure, et l'autre extrémité du fil est reliée également par un conducteur à l'axe du disque (a), lequel communique par un fil métallique avec une plaque de métal D, qui est appliquée sur le disque de manière à en dépasser le bord. La plaque plongera alors dans le mercure de la capsule C lorsque le disque tournera, et elle fermera le courant de B; comme on le voit sur la figure, cette plaque ne recouvre que la moitié du disque, de sorte que le courant sera alternativement fermé et ouvert pendant une demi-révolution du disque.

Après avoir décrit la composition des différentes parties de l'appareil, nous allons maintenant examiner comment se fait la respiration artificielle. Nous supposerons que le disque commence à tourner, en partant de la situation représentée sur la figure. Lorsque le mouvement commence, le piston, en descendant, fera hausser le niveau de l'eau dans le réservoir f et en expulsera de l'air; pendant cette expulsion, le contact entre le mercure de C et la plaque métallique D sera

interrompu, l'ancre (3) ne sera pas attirée et, par conséquent, il passera dans a_1 un courant qui fera comprimer les tuyaux i et r, tandis que le passage à travers k reste libre. Il en résulte donc que l'air du réservoir f est chassé dans le tuyau k, d'où il arrive par o dans les poumons de l'animal soumis à l'expérience, sous une pression qui est en même temps indiquée par le manomètre.

Lorsque le disque a fait une demi-révolution, le piston commence à remonter et détermine une aspiration d'air dans le réservoir f; mais, en même temps, la plaque D plonge dans le mercure de C et l'ancre (3) est attirée par l'électro-aimant β. Le courant passe alors dans a_2 et le tuyau k est par suite fermé, tandis que i et r sont rouverts. Il en résulte un courant d'air qui, par le gazomètre I et le tuyau i, se rend dans le réservoir f. Pendant cette aspiration, les poumons gonflés d'air s'affaissent en vertu de leur élasticité et de celle des parois du thorax, et l'air expiré est par conséquent chassé dans le tuyau r et le tube p, d'où il s'écoule dans l'atmosphère par le gazomètre E.

Après une demi-révolution du disque, l'air aspiré dans le reservoir f sera de nouveau chassé dans les poumons, etc.

Comme on le voit, l'inspiration, avec l'appareil ici décrit, est remplacée par une insufflation d'air dans les poumons, tandis que l'expiration est produite par l'élasticité du thorax et des poumons. Il est en outre évident que la condition imposée à l'appareil, à savoir que la grandeur de chaque inspiration soit exactement la même pendant toute la durée de l'expérience, est remplie, car le niveau du liquide dans le réservoir f devant chaque fois s'élever et s'abaisser jusqu'au même point, la quantité d'air insufflée dans les poumons doit chaque fois être la même. Mais si l'on veut conserver plus longtemps une respiration tout à fait régulière, il faut nécessairement que la rotation du disque soit rigou-

reusement constante. Ce résultat s'obtient en prenant pour moteur un petit dynamo dont l'axe fait 1200 tours par minute. Si cette vitesse considérable est transmise de manière à ne faire faire au disque que 30 tours environ, de petites variations dans la vitesse du dynamo seront sans influence sur les mouvements du piston de la seringue.

L'air expiré est recueilli, comme nous l'avons déjà dit, pendant qu'il passe dans le tube p (voir la figure). Ce tube porte 28 petits tubes verticaux, à chacun desquels peut s'adapter un réservoir de la forme indiquée sur la figure, et dont la capacité est de 40 cent. cub. Il est muni à sa partie supérieure d'un robinet qui ferme hermétiquement, et sa partie inférieure peut être reliée par un caoutchouc à un tube recourbé Z, dont l'extrémité libre est munie d'un caoutchouc Y. Tous les réservoirs sont avant l'expérience remplis de mercure, et l'on en ferme le robinet pour que le mercure ne puisse s'écouler. Dès qu'on en ouvre un, le mercure s'écoule par le caoutchouc Y et l'air expiré afflue dans le réservoir correspondant; quand ce dernier est vide de mercure, on ferme le robinet et, comme il reste toujours un peu de mercure dans le tube Z, l'air ainsi recueilli se trouve isolé de l'extérieur, en haut par le robinet, en bas par une petite colonne de mercure, de sorte que le réservoir peut rester en place jusqu'à ce qu'on en analyse le contenu.

L'analyse de l'air a, dans toutes les expériences, été faite à l'aide des appareils de Petterson[1]), dont les burettes d'air mesuraient 35 cent. cub. L'acide carbonique a, comme d'habitude, été absorbé dans une solution de $NaOH$ (10 %), l'oxygène, au contraire, dans une solution aqueuse d'hydro-

[1]) Pour la construction de ces appareils, je me réfère au mémoire de MM. Petterson et Heyland dans Berichte d. deutsch. chem. Gesell. 28 Jahrgang.

sulfite de soude[1]). Avec un exercice suffisant dans le maniement de ces appareils, on peut obtenir une exactitude telle que l'erreur dépasse à peine 0,01 de centimètre cube.

Il nous reste à examiner comment on procède pour produire l'excitation d'un nerf. J'ai employé ici la méthode recommandée par M. Heidenhain[2]) pour exciter les nerfs sécréteurs des glandes salivaires, et qui consiste en une tétanisation rythmique des nerfs à l'aide d'un appareil inducteur, dans la bobine primaire duquel est intercalé un métronome de Mälzel. Comme les deux nerfs vagues ont été excités en même temps, je me suis servi de deux appareils, un pour chaque nerf, pour mieux isoler les courants induits et éviter ainsi toute contraction tétanique des muscles du cou. Quant à l'intensité du courant, on a ordinairement employé un courant qui produisait une sensation douloureuse bien marquée à l'extrémité de la langue. Les extrémités des nerfs vagues ont en outre été placées dans les électrodes de Ludwig, ce qui a permis de les isoler complètement du tissu environnant.

Conduite des expériences. Dans la plupart des expériences, j'ai employé des lapins et seulement tout exceptionnellement des chiens. Le nerf vague et le nerf sympathique ont été mis à nu sur une assez grande étendue, de chaque côté du cou; comme le sympathique, ainsi que nous l'avons dit plus haut, semble exercer une influence sur l'échange respiratoire des poumons, on a extirpé ce nerf pour supprimer par là une cause possible d'incertitude dans les résultats de l'expérience. En même temps que le sympathique, le nerf dépresseur du cœur a aussi été enlevé, ces deux nerfs étant

---

[1]) La préparation de cette solution n'a pas encore été publiée en entier. J'en ai eu connaissance grâce à la bonté de M. le professeur Petterson, qui, dans une communication provisoire (voir Ber. d. deutsch. chem. Gesell. 22 Jahrgang), a mentionné l'emploi de cette substance pour l'absorption de l'oxygène.

[2]) Voir Hermann: Handbuch der Physiol. Bd. V, p. 37.

difficiles à distinguer l'un de l'autre chez le lapin. On a alors opéré la trachéotomie et introduit dans la trachée une canule en l'y faisant adhérer hermétiquement à l'aide de deux ligatures; une solution de curare a ensuite été injectée dans la veine jugulaire externe, en même temps que la respiration artificielle a commencé à fonctionner. Aussitôt après, l'enceinte où se trouvait l'animal a été chauffée à 30°, température qui a été maintenue constante pendant toute la durée de l'expérience. Peu après l'établissement de la respiration artificielle, les deux nerfs vagues ont été coupé et leurs extrémités, dont on voulait étudier l'action sur la respiration, placés dans les électrodes. On a ensuite laissé l'animal reposer pendant une heure environ, et c'est alors seulement qu'a commencé l'expérience proprement dite, qui consistait simplement en une série de prises d'échantillons de l'air expiré; dès qu'un réservoir était vide, on ouvrait le robinet du suivant et ainsi de suite. Chaque réservoir mettait le plus souvent 10 secondes à se vider, tandis que le temps qui s'écoulait entre la fermeture d'un robinet et l'ouverture d'un autre était de 2 secondes. — A un certain moment, pendant les prises d'air, les nerfs étaient excités, la durée de l'excitation étant égale au temps qu'un réservoir mettait à se vider, et comme le volume de la conduite tubulaire depuis la trachée jusqu'aux différents réservoirs était connu, en même temps que la quantité d'air passant par minute dans la conduite était donnée par le gazomètre E, on pouvait savoir dans quel réservoir était recueilli l'air expiré pendant l'excitation.

Comme on le voit, chaque prise d'air correspond à une expérience complète sur la respiration, puisque, outre la composition de l'air expiré, nous connaissons la quantité d'air expirée pendant les 10 secondes que dure une prise d'air. On pourrait donc bien calculer le volume d'acide carbonique dégagé et le volume d'oxygène absorbé par kilogramme et par heure, mais comme ces calculs ne jouent aucun rôle dans

les expériences dont il s'agit ici, puisqu'on peut aussi bien comparer la composition en centièmes des prises d'air, j'ai jugé inutile de les faire.

Après l'expérience, j'ai enfin examiné si l'excitation de l'extrémité périphérique des nerfs vagues produisait quelque changement dans les mouvements du cœur, s'il n'en avait pas été observé pendant l'expérience même. J'ai en effet constaté qu'il y a un rapport déterminé entre l'effet de l'excitation sur le cœur et sur les poumons; les mouvements du cœur n'étaient ils pas modifiés, on pouvait être sûr que les poumons n'étaient pas influencés, et réciproquement. Ce résultat négatif s'est montré être en relation avec la préparation de la solution de l'espèce particulière de curare qui était à ma disposition. Le curare était-il fraîchement préparé, on constatait toujours une action sur le cœur; la solution datait-elle au contraire de plusieurs jours, le nerf vague était rapidement paralysé par l'injection du poison, et l'effet de l'excitation sur le cœur et les poumons était nul. Je n'ai pas recherché la cause de ce phénomène, mais il est certain qu'une solution de curare abandonnée longtemps à elle-même, devient trouble et opaline, et montre au microscope une quantité de petits grains avec une vive agitation moléculaire, tandis qu'une solution fraîchement préparée est claire et transparente.

Oscillations rythmiques dans la composition de l'air expiré.

Comme nous l'avons déjà fait observer, les expériences ont montré que les échantillons de l'air expiré normal, recueillis par le procédé indiqué plus haut, n'avaient pas la même composition, mais présentaient au contraire des variations très notables, tant en ce qui concerne le volume de l'acide carbonique que celui de l'oxygène.

Pour donner un aperçu plus facile des expériences, j'ai représenté graphiquement les valeurs trouvées pour le dégagement de l'acide carbonique et l'absorption de l'oxygène, en prenant pour abscisses les moments où les échantillons d'air expiré ont été pris, et pour ordonnées les valeurs trouvées pour l'acide carbonique dégagé et l'oxygène absorbé, exprimées en centièmes. Les points ainsi déterminés ont été réunis par des lignes droites, et ce sont les courbes qui en résultent que nous allons maintenant examiner.

Mais, vu la manière dont se fait la prise d'air, il est évident qu'il doit pouvoir se produire une interférence entre le moment de la prise d'air et la véritable courbe des oscillations, en sorte que cette dernière, même si elle est parfaitement régulière, doit pouvoir plus ou moins s'effacer dans une partie de son parcours surtout si la durée d'une prise d'air et la période des oscillations sont à peu près égales. Ainsi, en regardant, par exemple, la courbe V, nous voyons une courbe dont les oscillations sont régulières dans sa plus grande étendue; cette régularité ne cesse qu'en deux endroits, à savoir ceux qui correspondent aux prises d'air 4—6 et 12—14, et où la courbe s'aplatit. Que les oscillations puissent ici réellement diminuer d'intensité, on ne saurait le nier, mais il est bien plus probable que c'est l'interférence ci-dessus mentionnée qui est la cause de leur disparition; l'oscillation régulière des courbes est donc très vraisemblable, ce qui est en outre confirmé par l'examen de la courbe IX de l'acide carbonique.

Relativement à la forme des différentes courbes, on se convaincra facilement, en y jetant un coup-d'œil, qu'il n'y a pas de type déterminé pour les oscillations; elles peuvent au contraire beaucoup varier d'une expérience à l'autre. D'ailleurs, il n'entre pas dans la tâche que nous nous sommes proposée ici de déterminer les différentes formes des oscillations, et il est très probable que nombreux sont les facteurs qui y jouent un rôle; c'est ainsi, par exemple, que le nombre

des respirations et surtout la grandeur du volume d'air expiré par minute semblent avoir une certaine influence, ce que montre, entre autres, l'expérience XII. Ici, en effet, les poumons ont été fortement aérés, ce qui a produit l'état qu'on a appelé apnoe; il en est résulté une disparition complète des oscillations de l'acide carbonique, la courbe étant devenue une ligne droite horizontale, tandis que la courbe de l'oxygène est très plate et allongée. Cette expérience nous montre en outre que les oscillations de l'oxygène sont indépendantes d'un centre cérébral spécial, car les oscillations sont les mêmes dans les expériences XII a et XII b, bien que la moelle épinière ait été coupée dans la seconde, mais non dans la première; par conséquent, puisque après avoir coupé les nerfs vagues, le sympathique et la moelle épinière, nous trouvons encore des oscillations dans la courbe de l'oxygène, celles-ci doivent être dues à une activité qui a son siège dans les poumons mêmes, et qui est peut-être dépendante des cellules ganglionnaires du tissu pulmonaire, ce qui cependant n'exclut pas la possibilité d'une influence régulatrice exercée par les nerfs des poumons.

Bien plus importants que les renseignements tirés de la forme des courbes sont ceux que nous donnent les rapports entre les courbes de l'acide carbonique et de l'oxygène. En général, ces courbes se meuvent dans la même direction ou, en d'autres termes, une augmentation ou une diminution dans le dégagement de l'acide carbonique est accompagnée d'une augmentation ou d'une diminution correspondante dans l'absorption de l'oxygène; mais bien que les oscillations des deux courbes se correspondent, ces dernières cependant ne sont pas parallèles et le mouvement est d'ordinaire plus étendu pour l'oxygène que pour l'acide carbonique. Cela se voit surtout clairement dans l'expérience IX, où la plus grande amplitude des oscillations très régulières de l'acide carbonique est comprise entre 2,73 et 2,94, tandis que l'oxygène oscille entre 4,16 et 4,76.

Outre cette différence dans l'amplitude des oscillations des deux courbes, il y en a encore une autre qui mérite d'appeler l'attention. De temps à autre, en effet, ces courbes se meuvent, chacune de son côté, au lieu de se correspondre; en d'autres termes, en même temps qu'une augmentation dans le dégagement de l'acide carbonique, il peut se produire une diminution dans l'absorption de l'oxygène et réciproquement. En examinant, par exemple, l'expérience XI, on observe, correspondant à la prise d'air 3, une chute notable de la courbe de l'oxygène, tandis que la courbe de l'acide carbonique reste pour ainsi dire telle quelle; par contre, dans la prise d'air 4, la courbe de l'oxygène remonte à sa hauteur primitive, et celle de l'acide carbonique commence seulement alors à descendre.

L'oscillation qui a lieu ici dans l'échange respiratoire ne se produit pas en même temps pour l'oxygène et l'acide carbonique, mais les mouvements descendants des deux courbes correspondent à des abscisses différentes, en sorte que la courbe de l'acide carbonique ne commence à s'abaisser que quand celle de l'oxygène a repris sa valeur primitive.

Cette différence se voit encore mieux dans les oscillations des courbes de l'expérience XIII, qui a été faite pour rechercher si la section des nerfs vagues influençait ou provoquait les oscillations normales, ou, en d'autres termes, si ces oscillations ne se produisaient pas quand on laissait les nerfs intacts. On voit ici que l'abaissement de la courbe de l'acide carbonique est à peu près continu, tandis que la courbe de l'oxygène s'abaisse d'abord, mais remonte ensuite à sa hauteur primitive.

Il résulte clairement de ces expériences que ces deux processus, le dégagement de l'acide carbonique et l'absorption de l'oxygène, ne vont pas toujours ensemble, mais sont au contraire indépendants l'un de l'autre, l'un pouvant diminuer pendant que l'autre augmente et réciproquement; que cela ne soit pas si rare, c'est ce que montrent les autres courbes,

quoique à un bien moindre degré que dans les deux expériences ci-dessus mentionnées.

Quant à la cause des oscillations, nous ne savons à cet égard rien de certain. L'hypothèse la plus simple serait qu'elles sont dues à une variation continuelle dans la quantité de sang qui traverse les poumons dans l'unité de temps, d'autant plus que des oscillations avec une période analogue ont été observées dans d'autres organes, par exemple dans la rate par M. Roy, dans l'oreille du lapin par MM. Schiff et Morat & Dastre. Mais cette explication ne convient pas à tous les cas; car il est évident que, si nous avions seulement affaire à des oscillations dans la quantité de sang qui traverse les poumons, les oscillations de l'acide carbonique et celles de l'oxygène devraient toujours être concomitantes, et se faire simultanément dans la même direction. Mais tel n'est pas le cas; les oscillations des deux courbes se font en effet souvent dans le même sens, mais, à d'autres moments, comme on l'a vu plus haut, les deux courbes se meuvent en sens contraire. Des oscillations dans la quantité de sang qui traverse les poumons ne sont donc pas la seule cause des oscillations de l'échange respiratoire; on ne saurait exclure la possibilité que ces dernières soient dues à une variation périodique de la fonction sécrétrice du tissu pulmonaire, accompagnée peut-être d'une variation dans la quantité de sang qui traverse les poumons.

Influence de l'excitation des nerfs sur l'échange respiratoire.

Par des raisons faciles à comprendre, des recherches sur un organe aussi important pour l'organisme que le poumon doivent être bien plus compliquées que des recherches analogues sur d'autres glandes, par exemple les glandes salivaires.

Ainsi dans les expériences sur le rôle de l'extrémité périphérique du nerf vague dans la respiration, l'excitation, en modifiant les mouvements du cœur, aurait pour résultat de faire varier la quantité de sang qui, dans l'unité de temps, traverse les poumons, et une pareille variation devrait sûrement produire dans la composition de l'air expiré une oscillation indépendante de la fonction du tissu pulmonaire. Mais l'effet dû à un changement dans la circulation doit toujours se manifester dans le même sens; un ralentissement du courant sanguin ne peut pas tantôt diminuer, tantôt augmenter l'échange respiratoire. Or, puisque par l'excitation de l'extrémité périphérique, comme on le verra plus bas, nous obtenons tantôt une diminution et tantôt une augmentation de l'échange respiratoire, il est assez vraisemblable qu'au moins un de ces effets doit être dû à une action sur le tissu du poumon.

I. Changement produit dans l'échange respiratoire par l'excitation de l'extrémité périphérique du nerf vague.

Comme on sait, le nerf vague, outre les poumons, innerve aussi le cœur et tous les grands organes de l'abdomen, circonstance qui, naturellement, doit compliquer l'interprétation de nos expériences sur l'excitation de ce nerf, si, d'une manière ou de l'autre, on ne peut empêcher l'excitation de s'étendre à ces organes; car si elle produit un changement dans la composition de l'air expiré, on ne peut décider avec certitude si ce changement est dû à une action sur les poumons ou sur les autres organes innervés par le nerf vague. En ce qui concerne les organes abdominaux, il est facile d'éliminer leur influence sur le résultat des expériences en coupant les deux nerfs vagues à l'endroit où ils sortent de la cavité thoracique;

nous avons alors seulement affaire à la partie du nerf vague qui s'étend du cou au diaphragme, et il ne reste ainsi que deux organes sur lesquels l'excitation peut agir, à savoir le cœur et les poumons. Mais séparer les nerfs de ces deux organes n'est pas possible, et c'est pourquoi nous sommes forcés d'examiner le résultat obtenu par l'action simultanée de l'excitation du nerf vague sur les poumons et le cœur, en nous rappelant que ce résultat, s'il est dû seulement à un ralentissement dans le mouvement du cœur, doit toujours se manifester dans le même sens.

Relativement à la méthode, nous pouvons, pour tout l'essentiel, nous référer à la description donnée plus haut; nous dirons seulement en peu de mots comment les deux nerfs vagues sont coupés sous le diaphragme. On ouvre d'abord le péritoine dans la ligne médiane, à partir de l'extrémité du processus ensiformis; puis on fait deux ligatures sous l'œsophage, qui est doublement lié et ensuite coupé entre les deux ligatures, après quoi on referme le péritoine; les deux nerfs vagues sont toujours coupés en même temps que l'œsophage.

En outre, comme les variations dans les mouvements du cœur jouent un grand rôle dans nos expériences, il était nécessaire de les marquer sur un cylindre rotatoire, ce qu'on a fait à l'aide de deux tambours de Marey, dont l'un était muni d'une pointe à tracer, tandis que l'autre était disposé de manière que les battements du cœur agissaient sur la membrane du tambour.

Enfin, quant aux expériences elles-mêmes, elles comprennent deux groupes entièrement différents, que nous examinerons chacun à part. Au premier groupe appartiennent les expériences I et II, dont les résultats sont faciles à embrasser sur les courbes correspondantes.

Sur la courbe I a, nous voyons, avant l'excitation, des oscillations en apparence régulières, tant pour l'absorption

de l'oxygène que pour le dégagement de l'acide carbonique; nous constatons, correspondant à l'excitation qui a immobilisé le cœur, une diminution considérable dans l'échange respiratoire, toutefois avec cette différence qu'elle est bien plus grande pour la courbe de l'oxygène que pour celle de l'acide carbonique. L'effet de l'excitation se manifeste aussitôt, toutefois avec un retard possible qui doit être moindre que 10 secondes, temps que dure l'excitation; on voit en outre que cet effet, qui se produit déjà dans la prise d'air 10, est beaucoup plus marqué dans la prise d'air 11, ce qui indique qu'il se prolonge au delà de la durée de l'excitation. Dans la prise d'air 12, les courbes ont atteint la même hauteur qu'avant l'excitation, et dans les deux dernières prises d'air, la courbe de l'oxygène a monté encore plus haut, ce qui est peut-être dû à un effet ultérieur.

La courbe I b nous montre avant l'excitation une ligne à peu près droite tant pour l'oxygène que pour l'acide carbonique; en la comparant à la partie correspondante de la courbe I a, on est conduit à admettre une suspension des oscillations normales après une excitation antérieure, ce qui est confirmé par une relation analogue dans les variations de calibre des artères de l'oreille du lapin[1]). Quant à l'effet de l'excitation, il est complètement analogue à celui qui a été décrit dans l'expérience I a; la chute de la courbe de l'oxygène est beaucoup plus grande que la chute correspondante de la courbe de l'acide carbonique, et elle se poursuit pour les deux courbes au delà de la durée de l'excitation, de même qu'on peut aussi soupçonner ici une espèce d'effet ultérieur, dans ce cas plus nettement marqué pour l'acide carbonique.

L'expérience II se rapproche par ses résultats de l'expé-

[1]) Dastre et Morat: Les nerfs vaso-dilatateurs de l'oreille externe. — Archives de Physiologie, 1882.

rience I. Avant l'excitation, les courbes ne présentent rien de remarquable; nous appellerons seulement l'attention sur les mouvements opposés des deux courbes correspondant aux prises d'air 2 et 3.

Le résultat de l'excitation est encore ici une diminution de l'échange respiratoire qui atteint son maximum en ce qui concerne l'oxygène. Mais il se présente ici cette particularité, que la courbe de l'oxygène, dans la prise d'air 7, s'est beaucoup élevée, tandis que celle de l'acide carbonique a un mouvement descendant, circonstance qui, comme nous l'avons déjà mentionné, prouve l'indépendance mutuelle de ces deux processus.

Ces expériences sont donc caractérisées non seulement par une forte diminution de l'échange respiratoire, mais aussi par la circonstance que la chute de la courbe de l'oxygène dépasse de beaucoup celle de la courbe de l'acide carbonique, ce que montre clairement le grand accroissement du quotient respiratoire pendant l'excitation, quotient qui, par exemple, dans l'expérience I a, de 0,8 environ avant l'excitation, monte pendant celle-ci au-dessus de 1.

Nous examinerons maintenant de plus près les expériences du second groupe, auquel appartiennent les expériences III et IV. Commençant par la première, nous trouvons, avant l'excitation, des oscillations tant dans la courbe de l'oxygène que dans celle de l'acide carbonique, et les deux courbes sont en outre parallèles. Correspondant à l'excitation — qui réduit de 100 à 45 le nombre des contractions du cœur — nous constatons une augmentation considérable de l'échange respiratoire, qui est un peu plus grande pour l'acide carbonique que pour l'oxygène.

L'effet de l'excitation commence aussitôt dans la prise d'air 15, se continue dans la prise d'air 16 et y atteint son maximum, en même temps que les deux courbes s'élèvent exactement jusqu'au même point; en d'autres termes, le quotient respiratoire, qui avant l'irritation était de 0,9, est maintenant

égal à 1. Dans la prise d'air 17, les deux courbes commencent à descendre en restant dans leur chute à peu près parallèles; une seconde excitation augmente de nouveau l'échange respiratoire, cette fois d'une manière égale pour les deux courbes. L'effet produit se maintient ici, comme auparavant, dans deux prises d'air, pour décroître ensuite. Mais comme, dans cette expérience, les nerfs vagues n'avaient pas été coupés au-dessous du diaphragme, on pouvait supposer qu'une action sur les grands organes abdominaux était la cause de cette forte augmentation de l'échange respiratoire; l'expérience IV montre que ce n'est pas le cas. En effet, les nerfs vagues ont ici été laissés intacts pendant la première excitation (courbe IV a), tandis que, dans l'expérience IV b, on les a coupés au-dessous du diaphragme. Dans le premier cas, les deux courbes font de grandes oscillations, plus marquées cependant dans celle de l'oxygène. L'effet de l'excitation se manifeste aussitôt dans la prise d'air 8, mais ne se fait plus sentir dans la prise d'air 9; après l'excitation, les oscillations sont un peu moindres qu'avant. Dans l'expérience IV b, faite après la section des nerfs, les oscillations sont toujours encore petites. L'effet de l'excitation se produit immédiatement dans la prise d'air 21. Après l'excitation, la chute de la courbe de l'acide carbonique se fait en deux temps, tandis que la courbe de l'oxygène tombe aussitôt à son point d'arrêt; les deux courbes descendent après l'excitation plus bas qu'avant, ce qui indique encore une espèce d'effet ultérieur. Cette dernière expérience montre clairement que les organes abdominaux ne sont pas la cause du résultat obtenu, puisque celui-ci reste tel quel, même après la section des nerfs vagues au-dessous du diaphragme. Mais le point essentiel dans ces deux expériences, c'est la forte augmentation de l'échange respiratoire qui est produite par toutes les quatre excitations, augmentation qui est un peu plus grande pour l'acide carbonique que pour l'oxygène.

La différence que les deux groupes des expériences I et II présentent dans l'échange respiratoire, s'expliquerait facilement si nous pouvions admettre que la quantité de sang qui traverse les poumons fût différente dans les deux cas. Mais une pareille supposition rencontre de grandes difficultés; dans le premier groupe, le nombre des battements du cœur était tombé de 100 à 38 et, dans le second, de 100 à 45; que, dans le premier cas, il ait passé moins de sang à travers les poumons, cela paraît vraisemblable; mais, que dans le second groupe il ait passé plus de sang par les poumons, malgré une réduction de plus de moitié du nombre des battements du cœur, c'est fort invraisemblable d'après les recherches déjà faites par d'autres savants. Chaque systole devrait alors fournir plus de deux fois autant de sang qu'avant l'excitation des nerfs vagues; il a bien été constaté chez les chiens par M. Pawlow[1]) et, chez les lapins, par M. William[2]) et MM. Tigerstedt et Johansson[3]), que cette excitation augmente le volume du cœur, mais cette augmentation, d'ailleurs très petite, n'est pas approximativement aussi grande qu'il le faudrait pour que, pendant la réduction du nombre des battements du cœur de 100 à 45, il passât dans les poumons une plus grande quantité de sang. C'est seulement quand le cœur est près de mourir que l'excitation des nerfs vagues détermine une augmentation considérable de son volume, et cette action s'étend assez longtemps au delà de la durée de l'excitation (Pawlow); mais, dans nos expériences, le cœur a toujours battu énergiquement d'une manière régulière. Il me semble donc le plus simple d'expliquer le changement produit dans l'échange respiratoire par l'excitation des nerfs vagues par une action de ces nerfs sur le tissu pulmonaire lui-même.

---

[1]) Archiv für Anat. und Physiol. 1887, p. 451.

[2]) Journal of Physiologie, IX.

[3]) Mittheilungen d. physiol. Laboratorium d. carolinischen Institut, Bd. II.

Mais les résultats certains de ces expériences sont les suivants:

Les nerfs vagues envoient aux poumons et au cœur des filets nerveux dont l'excitation peut produire des effets complètement différents l'un de l'autre, à savoir:

a) Une diminution de l'échange respiratoire, caractérisée par une diminution beaucoup plus forte dans l'absorption de l'oxygène que dans le dégagement de l'acide carbonique.

b) Une augmentation de l'échange respiratoire, caractérisée par une augmentation un peu plus forte dans le dégagement de l'acide carbonique que dans l'absorption de l'oxygène.

II. Changement produit dans l'échange respiratoire par une excitation de l'extrémité centrale du nerf vague.

Les expériences dont nous allons nous occuper ont été exécutées tout à fait comme les précédentes; avant d'y procéder, on a également coupé les deux nerfs vagues et les nerfs sympathiques. Elles ont pour but de rechercher si une excitation de l'extrémité centrale du nerf vague produit, par voie réflexe, dans l'échange respiratoire des changements tels qu'il faille les interpréter comme une action directe sur le poumon. Cette action réflexe devrait alors provenir d'un centre situé dans la moelle allongée, et de là, par la moelle épinière, les rami communicantes et le ganglion stellatum, être transmise au poumon. Quant à l'effet de l'excitation, il se manifeste sous forme d'une augmentation de l'échange respiratoire, mais cette augmentation est beaucoup plus grande pour l'absorption de l'oxygène que pour le dégagement de l'acide carbonique, et

dans une des expériences (V), ce dernier n'a, pour ainsi dire, pas même été influencé; cette différence dans l'augmentation des deux processus se traduit par une forte réduction du quotient respiratoire. L'effet produit par l'excitation est en général de courte durée, c'est-à-dire qu'il ne correspond qu'à une seule prise de l'air expiré; cependant, dans l'expérience VII a et b, il s'étend à deux prises d'air. Enfin, dans l'expérience VIII, il se produit une augmentation qui est de plus longue durée, car elle s'étend depuis la prise 17 jusqu'à la fin de l'expérience. Cet effet semble, dans ce cas, être d'une nature tétanique. Dans aucune des expériences, on ne trouve rien qui puisse être interprété comme un effet ultérieur.

Relativement au temps que l'effet de l'excitation met à se manifester, nous trouvons, pour ainsi dire, dans toutes les expériences, un retard de plus de 10 secondes, l'augmentation qui se produit ne correspondant pas au réservoir où est recueilli l'air expiré pendant l'excitation, mais seulement au suivant.

Dans un cas seulement (expérience VI b), l'effet de l'excitation se manifeste immédiatement, de même que cette expérience se distingue de toutes les autres par la grande augmentation que l'excitation produit dans le dégagement de l'acide carbonique.

Le long retard ci-dessus mentionné semble indiquer que nous n'avons pas affaire ici à une action sur les poumons, car l'augmentation de l'échange respiratoire se produirait alors plus rapidement; il faut plutôt expliquer l'effet produit par une excitation des nerfs vaso-moteurs qui se rendent dans le tête, mais comme je n'ai pas encore réussi à résoudre cette question, je n'insisterai pas davantage sur l'interprétation de ces expériences.

Pour ce qui régarde les détails des différentes expériences, je dois me référer au procès-verbal où ils sont consignés.

Outre les expériences dans lesquelles l'excitation de l'extrémité centrale du nerf vague a exercé une action sur l'échange respiratoire, il y en a encore trois autres qui n'ont produit aucun effet. Dans deux d'entre elles (expériences IX et X), ce manque s'explique par la circonstance, que l'excitation de l'extrémité périphérique du nerf vague après l'expérience n'a provoqué aucun changement dans les mouvements du cœur, parce qu'on avait employé la solution trouble de curare mentionnée plus haut. Enfin, dans la troisième expérience (XI), l'échange respiratoire n'a pas non plus été influencé, bien que l'excitation de l'extrémité périphérique du nerf vague ait très fortement réagi sur le cœur; nous ne pouvons donc nous expliquer ce résultat négatif par une paralyse du nerf vague. Mais en examinant la courbe de l'oxygène, on voit que, dans sa forme, elle ne ressemble à aucune des autres courbes du même gaz; elle se compose en effet d'une partie médiane très peu oscillante, et présente à son origine comme à sa terminaison une chute subite très considérable; la courbe de l'acide carbonique a aussi une forme analogue, mais bien moins marquée. D'ailleurs, on trouve ici, comme précédemment, cette particularité, que la première descente de la courbe de l'acide carbonique (correspondant à la prise d'air 4) a lieu plus tard que la descente correspondante de la courbe de l'oxygène.

Ces recherches ayant été faites au laboratoire de physiologie de l'Université, je me fais un devoir, en terminant, de présenter mes sincères remerciements à M. le professeur Bohr pour la précieuse assistance qu'il a bien voulu me prêter pendant le cours de ce travail.

Procès-verbal des expériences.

Dans les expériences, R indique le nombre des respirations dans 1 minute, et V le volume d'air expiré dans le même temps.

Les nombres dans les rubriques % CO_2 et % O_2 indiquent respectivement la proportion pour cent de l'acide carbonique et de l'oxygène dans les échantillons d'air recueillis.

% opt. O_2 signifie la quantité d'oxygène absorbée, exprimée en centièmes. Ces nombres sont calculés dans l'hypothèse où la quantité d'azote est la même dans l'air inspiré et expiré.

L'air inspiré pendant l'excitation des nerfs est recueilli dans les prises d'air marquées d'un astérisque.

Dans les expériences V, X et XI, les prises d'air ont duré chacune 16 secondes environ, tandis que l'intervalle entre les différentes prises d'air était de 5 secondes environ. Dans toutes les autres expériences, la durée des prises d'air était de 10 secondes environ, et l'intervalle entre chacune d'elles de 2 secondes environ.

A. Expériences sur les changements produits dans l'échange respiratoire par l'excitation de l'extrémité périphérique des nerfs vagues.

Expérience I a et b. Lapin. Poids = 1750 gr.

On a d'abord injecté le curare et puis coupé les deux nerfs vagues, tandis que les nerfs sympathiques n'ont été coupés qu'après l'injection du curare. $R = 31$. $V = 290$ ctm. cub. A 6 h. 25′, on a coupé l'œsophage. Les prises d'air ont commencé à 7 h. 10′.

Expérience I a.				Expérience I b, commencée à 7 h. 20′.			
Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	4,01	16,29	4,86	15	4,03	16,40	4,71
2	4,03	16,29	4,85	16	4,01	16,39	4,73
3	4,03	16,26	4,89	17	4,01	16,39	4,73
4	4,07	16,23	4,92	18	4,04	16,36	4,76
5	4,01	16,27	4,88	19	4,01	16,37	4,75
6	3,96	16,40	4,73	20	4,01	16,37	4,75
7	4,00	16,34	4,79	21	4,03	16,37	4,75
8	4,10	16,21	4,93	22	4,01	16,34	4,79
9	4,06	16,24	4,91	23	4,03	16,37	4,75
*10	3,77	16,89	4,16	*24	3,70	17,17	3,82
11	3,47	17,54	3,42	25	3,83	17,07	3,92
12	4,00	16,44	4,67	26	4,10	16,44	4,64
13	4,11	16,13	5,03	27	4,14	16,30	4,81
14	4,13	16,16	4,99	28	4,11	16,29	4,83

Pendant les deux excitations, le cœur est, pour ainsi dire, resté tranquille, car on n'a observé que deux contractions durant les 10 secondes que l'excitation a duré.

A l'autopsie, on a trouvé les deux nerfs vagues coupés au-dessous du diaphragme.

Expérience II. Lapin. Poids = 1900 gr.

On a d'abord coupé les nerfs sympathiques. La respiration artificielle a commencé à 7 h. 10′. Peu après, les nerfs vagues ont été coupés et placés dans les électrodes. L'effet sur le cœur a été constaté avant l'expérience. $R = 34$. $V. =$ 290 ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 8 h. 50′. L'œsophage a été coupé à 8 h. 5′.

Le nombre des contractions du cœur est, par l'excitation, tombé de 100 à 38.

A l'autopsie, on a trouvé les nerfs vagues coupés ensemble avec l'œsophage.

Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	4,41	15,39	5,89
2	4,43	15,33	5,96
3	4,46	15,39	5,87
4	?	?	?
5	4,43	15,41	5,86
*6	4,26	15,80	5,41
7	4,24	15,67	5,58
8	4,37	15,51	5,75
9	4,44	15,44	5,82

Expérience III. Lapin. Poids = 2350 gr.

La respiration artificielle a commencé à 5 h. 30'. Peu après, on a coupé les nerfs vagues et sympathiques. A 6 h. 50', les extrémités périphériques ont été placées dans les électrodes. $R = 35$. $V = 275$ ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 7 h. 20'.

Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,29	17,59	3,40	*15	3,97	16,91	4,08
2	3,29	17,59	3,40	16	4,27	16,70	4,27
3	3,31	17,56	3,43	17	3,83	17,20	3,75
4	3,36	17,51	3,48	18	3,70	17,31	3,65
5	3,29	17,59	3,40	19	3,54	17,44	3,52
6	3,29	17,59	3,40	20	3,47	17,50	3,47
7	3,37	17,50	3,49	21	3,44	17,54	3,42
8	3,37	17,50	3,49	22	3,30	17,67	3,30
9	?	?	?	23	3,34	17,60	3,37
10	3,34	17,53	3,46	24	3,40	17,59	3,37
11	3,38	17,49	3,50	*25	4,11	16,89	4,07
12	?	?	?	26	4,08	16,97	3,98
13	3,34	17,51	3,49	27	3,59	17,44	3,51
14	3,40	17,46	3,54	28	3,56	17,46	3,49

L'excitation a, chaque fois, fait tomber de 100 à 45 le nombre des contractions du cœur. On n'a pas réussi, en la renforçant, à en réduire davantage le nombre.

Expérience IV a et b. Lapin. Poids = 2550 gr.

On a d'abord coupé les nerfs sympathiques. La respiration artificielle a commencé à 7 h. 10'. Peu après, les extrémités périphériques des nerfs vagues coupés ont été placées dans les électrodes. $R = 36$. $V = 300$ ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 7 h. 55'. L'œsophage a été coupé à 8 h. 5'.

Expérience IV a.				Expérience IV b, commencée à 8 h. 25'.			
Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	Nr.	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,97	16,77	4,26	14	2,73	18,56	2,32
2	4,00	16,80	4,21	15	2,66	18,60	2,29
3	3,87	16,87	4,16	16	2,76	18,53	2,35
4	4,00	16,74	4,29	17	2,71	18,57	2,31
5	3,99	16,81	4,20	18	2,73	18,56	2,32
6	3,89	16,90	4,11	19	2,71	18,57	2,31
7	3,99	16,86	4,14	20	2,66	18,63	2,25
*8	4,59	16,27	4,73	*21	3,24	18,19	2,65
9	4,04	16,84	4,15	22	2,81	18,71	2,11
10	3,97	16,87	4,13	23	2,57	18,76	2,11
11	3,97	16,84	4,17	24	2,66	18,66	2,21
12	4,00	16,81	4,20	25	2,59	18,73	2,14
13	3,97	16,87	4,13	26	2,64	18,66	2,22

L'excitation a, chaque fois, fait tomber de 100 à 45 le nombre des contractions du cœur, et on n'a pu, en la renforçant, en réduire davantage le nombre. A l'autopsie, on a trouvé les nerfs vagues coupés ensemble avec l'œsophage.

B. Expériences sur les changements produits dans l'échange respiratoire par l'excitation des extrémités centrales des nerfs vagues.

Expérience V. Lapin. Poids = 1650 gr.

La respiration artificielle a commencé à 12 h. 45'. On a ensuite coupé les nerfs sympathiques et les nerfs vagues.

Les extrémités centrales des nerfs vagues ont été placées dans les électrodes à 1 h. 30'. $R = 30$. $V = 240$ ctm. cub.

N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,30	16,25	5,09	15	3,23	16,33	5,01
2	3,20	16,27	5,09	16	3,37	16,20	5,14
3	3,40	16,12	5,23	17	3,17	16,39	4,95
4	3,27	16,33	5,00	18	3,40	16,17	5,17
5	3,24	16,31	5,03	19	3,19	16,33	5,02
6	3,30	16,30	5,03	20	3,43	16,20	5,12
7	3,16	16,37	4,98	21	3,23	16,34	5,00
8	3,39	16,17	5,17	22	3,41	16,14	5,20
9	3,16	16,43	4,90	*23	3,26	16,33	5,00
10	3,34	16,23	5,11	24	3,46	15,97	5,41
11	3,19	16,37	4,97	25	3,37	16,21	5,13
12	3,30	16,27	5,07	26	3,30	16,14	5,23
13	3,29	16,29	5,05	27	3,43	16,13	5,21
14	3,34	16,24	5,10				

A la fin de l'expérience, on a constaté que l'excitation des extrémités périphériques des nerfs vagues agissait distinctement sur le cœur.

Comme il a été dit, la courbe de l'oxygène ne s'élève pas tout de suite; celle de l'acide carbonique n'est, pour ainsi dire, pas influencée. L'expérience montre du reste des oscillations très régulières des deux courbes; les courbes correspondant aux prises d'air 4—5 et 25—26 se meuvent en sens contraire.

Expérience VI a et b. Lapin. Poids = 2450 gr.

On a d'abord coupé les nerfs sympathiques et les nerfs vagues. La respiration artificielle a commencé à 2 h. 35'.

Les extrémités centrales des nerfs vagues ont été placées dans les électrodes à 3 h. 10'. $R = 20$. $V = 290$ ctm. cub.

A 3 h. 40', le nombre des respirations a été porté à 30. $V = 435$ ctm. cub.

Expérience VI a			3 h. 35′.	Expérience VI b, commencée à 3 h. 55′.			
N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,93	15,59	5,76	11	3,16	17,01	4,17
2	3,94	15,60	5,75	12	3,16	16,97	4,22
3	3,97	15,54	5,82	13	3,19	16,96	4,23
4	4,01	15,50	5,86	14	3,17	16,97	4,22
5	4,01	15,52	5,83	15	3,24	16,91	4,28
6	4,01	15,52	5,83	16	3,21	16,91	4,28
7	4,03	15,53	5,81	*17	3,30	16,80	4,40
*8	3,99	15,52	5,84	18	3,20	16,94	4,25
9	4,04	15,40	5,97	19	3,21	16,91	4,28
10	4,03	15,49	5,86				

Après l'expérience, l'excitation des extrémités périphériques des nerfs vagues agissait distinctement sur le cœur.

Les oscillations qui précèdent l'excitation ne sont pas très fortes. L'effet de l'excitation se manifeste aussitôt dans l'expérience VI b, et influe de la même manière sur les deux courbes. Dans l'expérience VI a, il y a au contraire un retard de 10 secondes. Le dégagement de l'acide carbonique n'a, pour ainsi dire, pas augmenté par l'excitation.

Expérience VII a et b. Lapin. Poids = 1500 gr.

On a d'abord coupé les nerfs sympathiques. La respiration artificielle a commencé à 2 h. 20′. Les nerfs vagues ont été coupés et placés dans les électrodes à 2 h. 45′. R = 35. V = 270 ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 3 h.

A 3 h. 10′, la respiration s'est modifiée de manière que R = 35 et V = 585 ctm. cub.

Après l'expérience, l'excitation des extrémités périphériques a exercé une forte action sur le cœur.

Expérience VII a.				Expérience VII b, commencée à 3 h. 40′.			
N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,59	16,10	5,21	14	2,43	18,04	3,06
2	3,59	16,09	5,22	15	2,44	18,04	3,11
3	3,59	16,07	5,25	16	2,44	18,03	3,07
4	3,60	16,07	5,24	17	2,44	18,01	3,09
5	3,60	16,09	5,22	18	2,44	18,03	3,07
6	3,59	16,10	5,21	19	2,43	18,04	3,06
7	3,59	16,07	5,25	20	2,40	18,07	3,03
8	3,60	16,09	5,22	21	2,39	18,07	3,03
*9	3,59	16,09	5,22	22	2,37	18,13	2,96
10	3,67	15,91	5,43	*23	2,36	18,10	3,00
11	3,64	15,91	5,43	24	2,37	18,17	2,91
12	3,59	16,00	5,33	25	2,43	17,99	3,12
13	3,54	16,10	5,22	26	2,46	17,91	3,22

Expérience VIII. Lapin. Poids = 2450 gr.

La respiration artificielle a commencé à 2 h. 50′, après quoi on a coupé les nerfs. Les nerfs vagues ont été placés dans les électrodes à 3 h. 30′. $R = 32$. $V = 320$. Les prises d'air ont commencé à 3 h. 55′.

N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,92	15,89	5,39	13	3,88	15,93	5,35
2	3,90	15,87	5,42	14	3,90	15,93	5,34
3	3,91	15,91	5,36	15	3,91	15,87	5,41
4	?	?	?	16	3,90	15,93	5,34
5	3,87	15,94	5,34	*17	3,96	15,83	5,45
6	3,93	15,90	5,37	18	3,96	15,76	5,54
7	3,88	15,94	5,33	19	4,01	15,73	5,56
8	3,96	15,87	5,40	20	3,96	15,84	5,44
9	3,87	15,96	5,31	21	4,01	15,74	5,55
10	3,93	15,90	5,37	22	4,04	15,64	5,67
11	3,88	15,90	5,38	23	4,03	15,64	5,67
12	3,90	15,94	5,33				

Après l'expérience, l'excitation des extrémités périphériques des nerfs vagues a exercé une très forte action sur le cœur, qui est resté complètement tranquille.

Expérience IX. Lapin. Poids = 2000 gr.

La respiration artificielle a commencé à 2 h. 45′, et les nerfs ont été coupés peu après. On a placé les nerfs vagues dans les électrodes à 3 h. 15′. R = 36. V = 290 ctm. cub.

N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	2,89	16,79	4,52	15	2,89	17,00	4,28
2	2,76	16,89	4,43	16	2,73	17,11	4,16
3	2,81	16,74	4,60	17	2,83	16,96	4,32
4	2,87	16,66	4,69	18	2,93	16,74	4,57
5	2,94	16,59	4,76	19	2,86	16,86	4,44
6	2,86	16,69	4,65	20	2,83	16,84	4,47
7	2,84	16,69	4,66	21	2,87	16,77	4,55
8	2,87	16,66	4,69	*22	2,91	16,76	4,55
9	2,94	16,63	4,71	23	2,91	16,76	4,55
10	2,90	16,66	4,68	24	2,87	16,77	4,55
11	2,83	16,84	4,47	25	2,86	16,81	4,50
12	2,81	16,87	4,44	26	2,93	16,77	4,54
13	2,87	16,81	4,50	27	2,94	16,71	4,61
14	2,91	16,74	4,58	28	2,83	16,90	4,40

Par suite de l'aspect trouble de la solution de curare employée, on n'a obtenu aucun effet sur le cœur en excitant les extrémités périphériques des nerfs vagues.

Expérience X. Lapin. Poids = 1650 gr.

La respiration artificielle a commencé à 6 h. et peu après on a coupé les nerfs. R = 23. V = 225 ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 6 h. 55′.

N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	5,17	15,13	6,01	7	5,21	15,11	6,03
2	5,13	15,20	5,94	8	5,26	15,03	6,12
3	5,26	15,00	6,16	9	5,18	15,16	5,97
4	5,09	15,17	5,99	10	5,20	14,99	6,18
5	5,17	15,11	6,04	*11	5,18	15,10	6,05
6	5,27	15,01	6,14	12	5,27	15,00	6,15

Expérience XI. Lapin. Poids = 1500 gr.

La respiration artificielle a commencé à 1 h. 30'. A 2 h. 25', on a coupé les nerfs sympathiques et les nerfs vagues, et, à 2 h. 35', placé dans les électrodes les extrémités centrales des nerfs vagues. $R = 24$. $V = 320$ ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 2 h. 50'.

N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	2,68	17,53	3,65	8	2,67	17,61	3,54
2	2,67	17,57	3,59	9	2,63	17,61	3,55
3	2,66	17,82	3,28	10	2,70	17,54	3,62
4	2,53	17,61	3,58	*11	2,71	17,61	3,53
5	2,66	17,64	3,50	12	2,71	17,49	3,68
6	2,66	17,64	3,50	13	2,63	17,81	3,30
7	2,64	17,66	3,48	14	2,63	17,77	3,35

L'excitation des extrémités périphériques des nerfs vagues a agi très fortement sur le cœur.

Expérience XII a et b. Lapin. Poids = 1700 gr.

La respiration artificielle a commencé à 7 h. 25', et, peu après, on a coupé les nerfs sympathiques. A 7 h. 55', obturation de l'aorte thoracique. A 8 h. 15', on a coupé les nerfs vagues. $R = 30$. $V = 315$ ctm. cub. Les prises d'air ont commencé à 8 h. 55'.

Expérience XII a.				Expérience XII b, commencée à 9 h. 55′.			
N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2	N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	1,01	20,19	0,72	12	0,67	20,39	0,55
2	1,01	20,19	0,72	13	0,68	20,39	0,55
3	1,01	20,17	0,74	14	0,68	20,36	0,59
4	1,01	20,19	0,72	15	0,68	20,36	0,59
5	1,01	20,19	0,72	16	0,68	20,36	0,59
6	1,01	20,14	0,78	17	0,67	20,39	0,55
*7	1,00	20,16	0,76	18	0,67	20,37	0,58
8	1,01	20,16	0,75	19	0,67	20,36	0,59
9	1,01	20,16	0,75	20	0,67	20,37	0,58
10	1,01	20,14	0,78	*21	0,67	20,39	0,55
11	?	?	?				

A 9 h. 20′ on a coupé la moelle épinière. Après l'expérience, l'excitation des extrémités périphériques a exercé une faible action sur le cœur.

Expérience XIII. Lapin. Poids = 1300 gr.

La respiration artificielle a commencé à 10 h. 50′. Les nerfs sont restés intacts. $R = 28$. $V = 300$ ctm. cub.

N°	% CO_2	% O_2	% opt. O_2
1	3,64	16,81	4,30
2	3,61	16,95	4,13
3	3,60	16,99	4,08
4	3,54	17,03	4,04
5	3,54	16,89	4,22
6	3,47	16,96	4,15
7	3,44	16,81	4,35
8	3,41	16,89	4,26

Explication des Courbes.

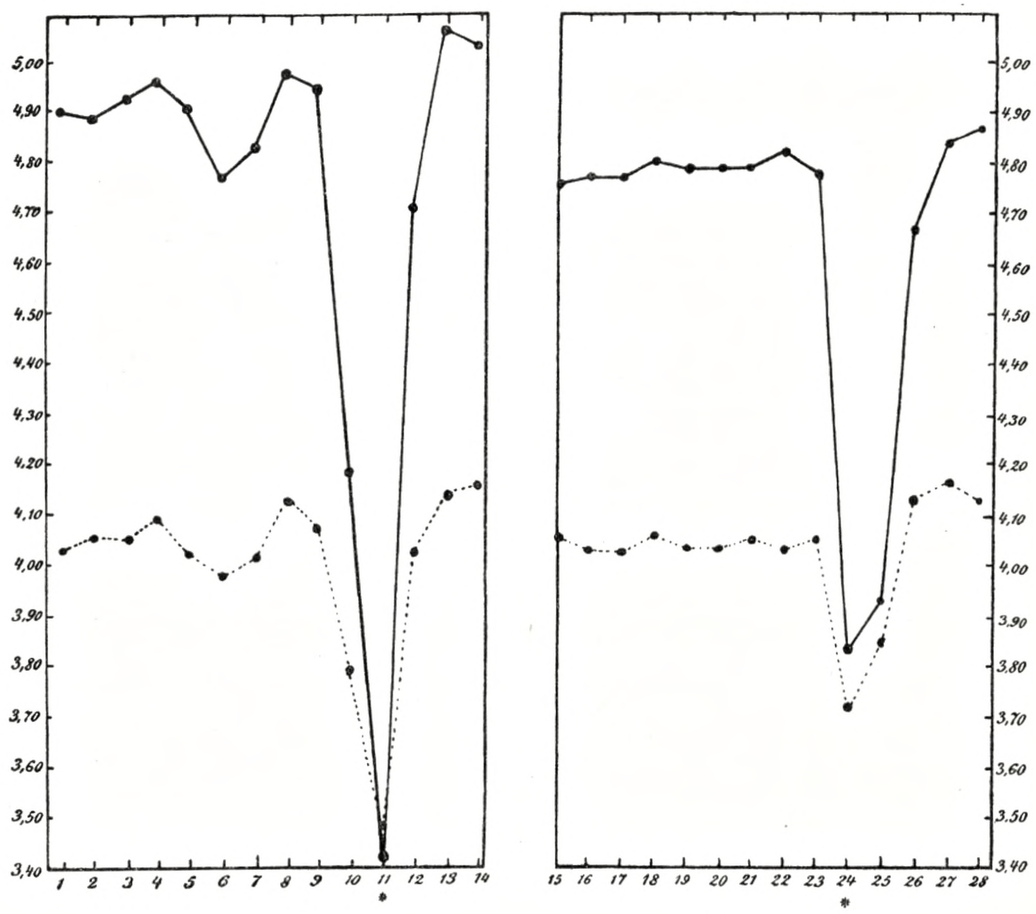
Les abscisses indiquent les moments où les prises d'air ont été faites, et les ordonnées, les valeurs trouvées pour l'oxygène absorbé et l'acide carbonique dégagé.

Les premières valeurs sont inscrites à droite des courbes et les secondes à gauche.

Les déterminations correspondant à l'excitation des nerfs vagues sont marquées d'un astérique.

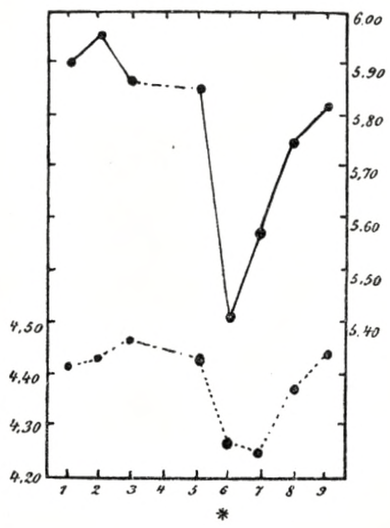
Les lignes pleines représentent les courbes de l'oxygène, et les lignes ponctuées, celles de l'acide carbonique.

Les numéros des courbes correspondent à ceux des expériences.

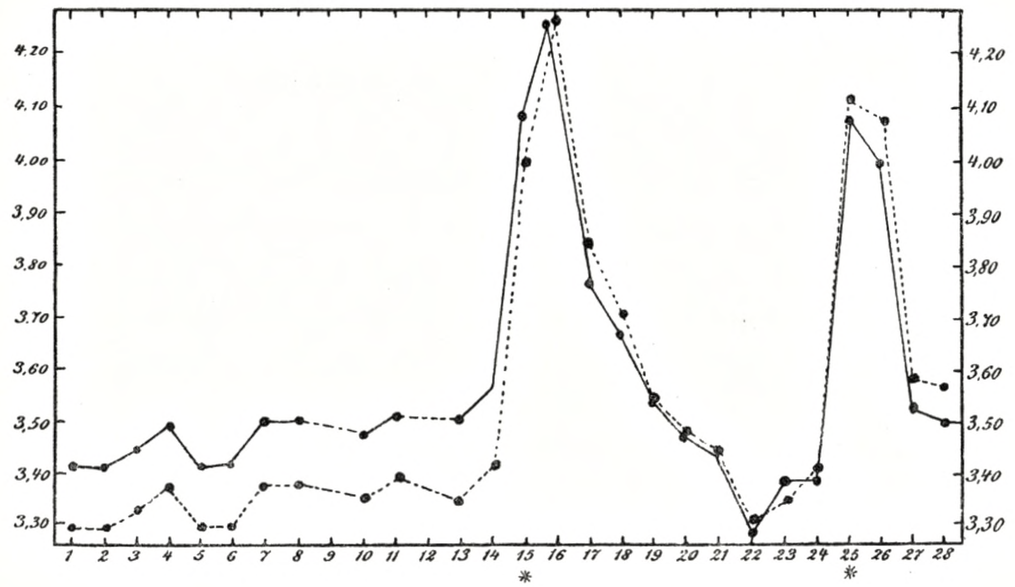


Courbe I a.

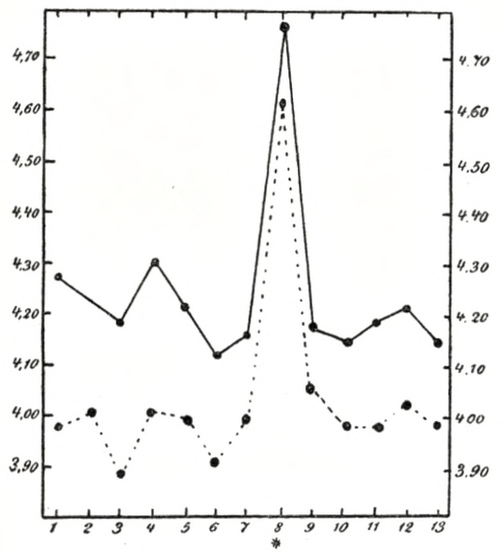
Courbe I b.



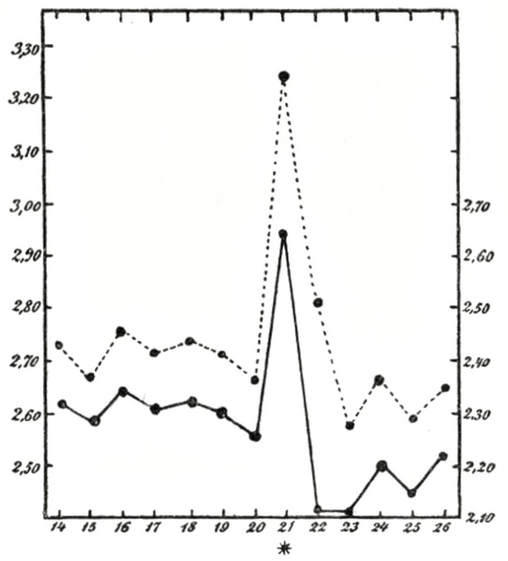
Courbe II.



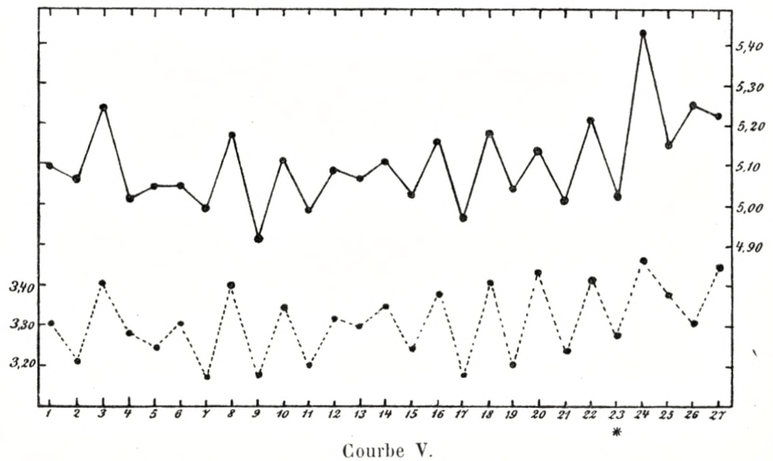
Courbe III.



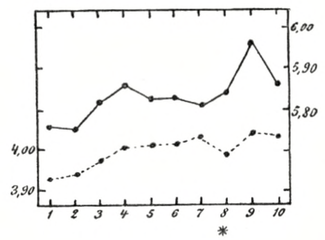
Courbe IV a.



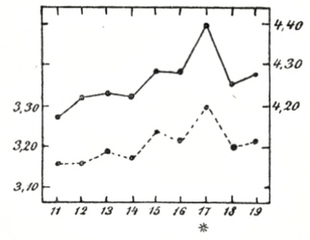
Courbe IV b.



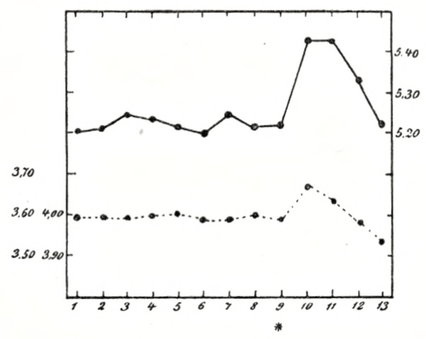
Courbe V.



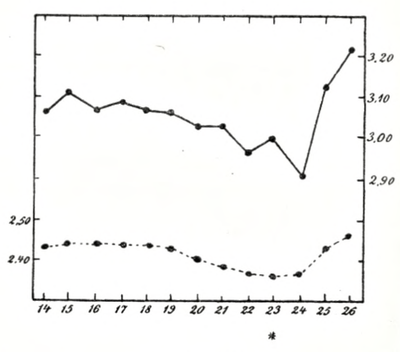
Courbe VI a.



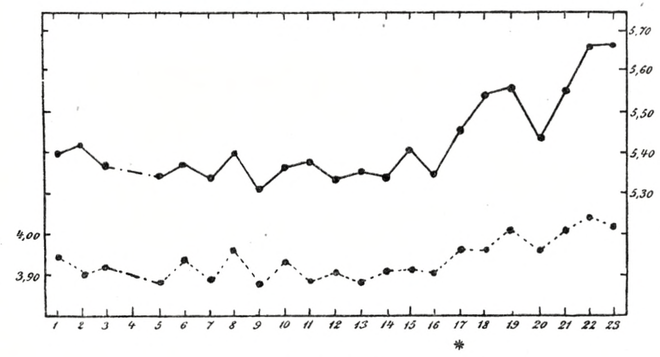
Courbe VI b.



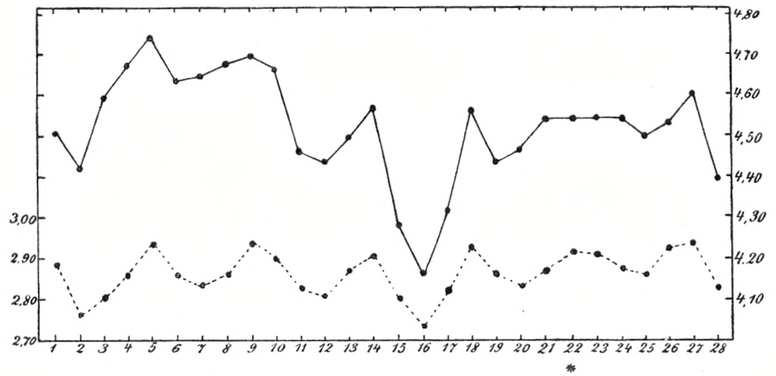
Courbe VII a.



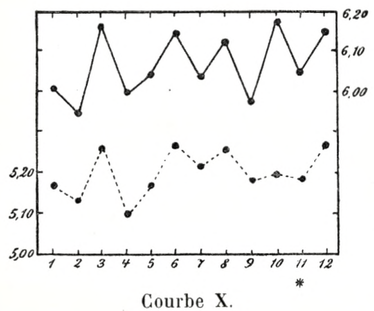
Courbe VII b.



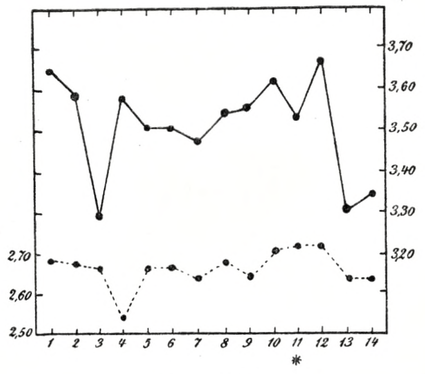
Courbe VIII.



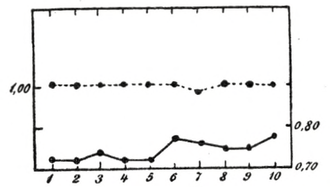
Courbe IX.



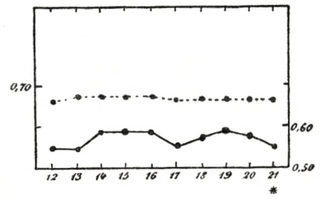
Courbe X.



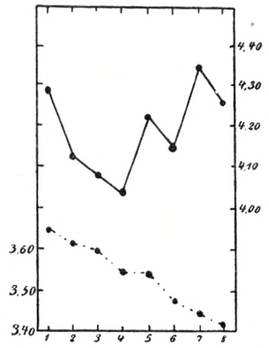
Courbe XI.



Courbe XII a.



Courbe XII b.



Courbe XIII.