ÉLECTROCARDIOLOGIE
CHEZ LES POISSONS TÉLÉOSTÉENS :
INFLUENCE
DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

par R. LABAT.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	5
CHAPITRE I. — MATERIEL ET CONDITIONS EXPERIMENTALES.	
1.1. — MATÉRIEL DE RECHERCHES	7
1.2. — CONDITIONS TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES	9
CHAPITRE II. — L'ÉLECTROCARDIOGRAPHIE CHEZ LES POISSONS	10
2.1. — LE CŒUR DES POISSONS	10
2.1.1. — Considérations anatomiques	10
2.1.2. — Innervation cardiaque chez les Poissons	14
2.1.3. — Innervation cardiaque chez la Carpe	15
2.2. — LES TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT	16
2.3. — L'ÉLECTROCARDIOGRAMME NORMAL	19
L'onde P. Le complexe QRS. L'onde T. Rythme. Fréquence. Quelques données sur l'E.C.G. normal. Anomalies de l'électrocardiogramme	23
2.4. — ÉTUDE DE QUELQUES RÉFLEXES CARDIAQUES CHEZ LES POISSONS	25
2.4.1. — Le réflexe aéro-cardiaque	26
2.4.2. — Le réflexe d'approche	26
2.4.2.1. — Chez les Poissons homochromiques	28
2.4.2.2. — Chez les Poissons non homochromiques ..	34
2.5. — LA VAGOTOMIE CHEZ LES POISSONS	37
2.6. — L'ANESTHÉSIE CHEZ LES POISSONS	41

CHAPITRE III. — EFFETS DE LA LUMIERE SUR LA FREQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TELEOSTEENS	47
3.1. — INTRODUCTION	47
3.2. — POISSONS HOMOCHROMIQUES : CAS DE LA SOLE	50
3.2.1. . . Réactions cardio-respiratoires déterminées par une stimulation lumineuse intense	50
3.2.2. --- Influence des variations de l'intensité de l'excitant lumineux	51
3.2.3. -- Réactions à l'obscurisation	51
3.3. — POISSONS NON HOMOCHROMIQUES : CAS DU MAIGRE	52
3.3.1. — Réactions cardio-respiratoires déterminées par des stimulations lumineuses intenses	52
3.3.2. — Influence des variations de l'intensité de l'excitant lumineux	54
3.3.3. — Réactions à l'obscurisation	54
CHAPITRE IV. — EFFETS DE LA SALINITE DU MILIEU SUR LA FREQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TELEOSTEENS	56
4.1. — INTRODUCTION	56
4.2. — ETUDE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS MARINS	58
4.2.1. --- Etude de la fréquence cardiaque	59
4.2.2. — Influence des variations brusques de salinité	61
4.3. — ETUDE CHEZ LA CARPE	65
4.4. — ETUDE CHEZ L'ANGUILLE	68
4.5. — RÉACTIONS CARDIAQUES AUX VARIATIONS DE LA MASSE SANGUINE	70
CHAPITRE V. — EFFETS DU TAUX D'OXYGENE DISSOUS DANS LE MILIEU SUR LA FREQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TELEOSTEENS	75
5.1. — INTRODUCTION	75
5.2. — EFFETS DE L'ABAISSEMENT PROGRESSIF DU TAUX D'OXYGÈNE DISSOUS	77
5.3. — ETUDE COMPARATIVE DE L'ANOXIE CHEZ QUELQUES TÉLÉOSTÉENS D'EAU DOUCE	82
5.3.1. --- Effets d'une anoxie lente	82
5.3.2. — Effets d'une anoxie moyenne	83
5.3.3. — Effets d'une anoxie forte	83
5.3.4. --- Effets d'une anoxie aiguë	84
5.3.5. — Modifications de l'E.C.G. au cours de l'anoxie ..	87
5.4. — L'ENSABLEMENT CHEZ LA SOLE	93
5.4.1. — L'ensablement chez la Sole intacte	99
5.4.2. — L'ensablement chez la Sole vagotomisée	100

(3)	ÉLECTROCARDIOLOGIE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS	3
CHAPITRE VI. — EFFETS DE LA TEMPÉRATURE DU MILIEU SUR LA FREQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TELEOSTEENS		
		102
6.1.	INTRODUCTION	102
6.2.	INFLUENCE DES VARIATIONS RAPIDES DE LA TEMPÉRATURE.	105
6.2.1.	Chez les Carpes adaptées à la température de 10° C	108
6.2.2.	Chez les Carpes adaptées à la température de 20° C	109
6.2.3.	Chez les Barbeaux adaptés à 10° C	109
6.2.4.	Chez les Barbeaux adaptés à 15° C	110
6.3.	INFLUENCE DES VARIATIONS LENTES : ÉTUDE DE L'ACTION DES TEMPÉRATURES SAISONNIÈRES ANNUELLES	117
6.3.1.	Chez les Carpes intactes	117
6.3.2.	Chez les Carpes vagotomisées	119
6.4.	INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR L'E.C.G.	121
CHAPITRE VII. — EFFETS DES VARIATIONS DE LA PRESSION DU MILIEU SUR LA FREQUENCE CARDIA- QUE CHEZ LES TELEOSTEENS		
		126
7.1.	INTRODUCTION	126
7.2.	EFFETS DE LA CYSTECTOMIE	132
7.2.1.	Chez les Carpes	132
7.2.2.	Chez les Perches	133
7.3.	EFFETS D'UNE AUGMENTATION DE LA PRESSION EXTÉRIEURE.	
7.3.1.	Sur la fréquence cardiaque chez les Carpes in- tactes	133
7.3.1.1.	Effets d'une augmentation brutale de la pression	133
7.3.1.2.	Effets de l'intensité de la pression	134
7.3.1.3.	Effets des pressions progressives	135
7.3.2.	Sur la fréquence cardiaque chez les Carpes cyst- ectomisées	136
7.3.3.	Sur la fréquence cardiaque chez les Carpes vago- tomisées	138
7.3.3.1.	Vagotomies totales	138
7.3.3.2.	Vagotomies partielles	138
7.3.4.	Sur la fréquence cardiaque chez les Perches intactes	139
7.3.5.	Sur la fréquence cardiaque chez les Perches cystectomisées	140
7.4.	EFFETS DE LA DÉCOMPRESSION	140
7.5.	EFFETS DE LA DÉPRESSION	141
7.5.1.	Chez les Carpes intactes	141
7.5.2.	Chez les Carpes vagotomisées	142

CHAPITRE VIII. — LES CORRELATIONS CARDIO-RESPIRATOIRES CHEZ LES TELEOSTEENS	151
8.1. — INTRODUCTION	151
8.2. — OBSERVATIONS PERSONNELLES	152
8.2.1. — Poissons peu oxyphiles	152
8.2.2. — Poissons plus oxyphiles	154
RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES	157
SUMMARY	160
ZUSAMMENFASSUNG	162
TRAVAUX CITES	164

INTRODUCTION

De par sa structure relativement simple, le cœur des Poissons semble être tout désigné pour des investigations cardiologiques. Cependant, l'analyse des différents travaux expérimentaux parus, met en relief les difficultés inhérentes aux études électrocardiographiques pratiquées sur un tel matériel.

La plupart des résultats obtenus, même les plus récents, l'ont été sur des Poissons observés hors de leur milieu, ce qui ne pouvait qu'altérer leur comportement physiologique.

L'emploi d'une technique originale, mise au point et utilisée par M. le Professeur A. SERFATY, nous a permis d'entreprendre des recherches électrocardiologiques chez le Poisson maintenu dans son biotope, ou placé dans des conditions expérimentales se rapprochant le plus possible du milieu naturel. Ainsi, avons-nous pu prendre la fréquence cardiaque comme indice discriminatoire biologique, pour étudier, chez les Poissons, l'influence des variations des principaux facteurs écologiques.

Depuis de nombreuses années, des tracés électrocardiographiques avaient été effectués chez des sujets en émergence, ou sur des cœurs isolés de Téléostéens. ZWAARDEMAKER et NOYONS [1910] ont enregistré les premiers l'activité électrique du ventricule isolé de l'Anguille. En 1910 également, DE MEYER, disposant des électrodes sur les parois cardiaques de la Roussette, obtint un tracé électrocardiographique. Chez la même espèce, HOFFMANN [1911] analysa l'électrocardiogramme (E.C.G.) du cœur isolé. BAKKER [1913] étudia les potentiels d'action du cœur d'Anguille et de ses différentes cavités prises séparément. Plus récemment, ARVANIKATI et CARDOT [1934] ont confirmé ces résultats sur le cœur isolé de la Torpille. Cependant, GITTER [1933] réussit à enregistrer de faibles potentiels d'action, par application d'électrodes cutanées chez des Anguilles intactes émergées. C'est alors que, dans un important mémoire, SKRAMLICK [1935] présenta une mise au point essentielle sur le cœur et l'appareil circulatoire des Poissons. Néanmoins, les recherches électrocardiographiques entreprises après parution de ce mémoire, se sont toujours poursuivies selon des techniques déjà employées. Ainsi, en utilisant des électrodes sous-cutanées, KIRSCH [1948], OETS [1950] ainsi que CHIUNI et AISA [1959] obtinrent des E.C.G. chez différents Poissons émergés.

L'analyse de ces travaux nous montre les difficultés inhérentes aux recherches électrocardiographiques, chez les Poissons maintenus hors de leur biotope. En toute objectivité, il est donc naturel

de concevoir qu'une telle étude électrocardiographique, pour être valable, doit être pratiquée chez le sujet maintenu sans contrainte dans son milieu habituel.

Nous avons eu la chance, grâce à un procédé simple et peu traumatisant, de nous rapprocher des conditions naturelles dans la limite des possibilités expérimentales.

En effet, la technique de SERFATY et RAYNAUD [1956] nous a permis d'obtenir le maximum de résultats valables. Au cours de nos recherches, nous avons simplifié cette technique en supprimant la contention du Poisson. En utilisant des localisations anatomiques précises, nous avons réussi à fixer, sur l'animal, des électrodes le laissant libre d'évoluer dans son milieu.

Nous avons donc pu ainsi comparer l'E.C.G. des Poissons avec celui des Mammifères.

Ce travail préliminaire terminé, l'étude des réactions cardiaques chez certains Téléostéens marins et d'eau douce a été entreprise, en faisant varier un à un quelques facteurs écologiques importants (lumière, salinité, concentration en oxygène, température et pression).

Notre travail sur un tel sujet n'a pas la prétention d'être complet. Nous avons cru, en l'occurrence, devoir suivre des directives simples, axées vers un but déterminé, sans dépasser le cadre strict que nous nous étions proposé. Aussi considérons-nous ces recherches comme un point de départ et non comme une fin en soi.

CHAPITRE I

MATÉRIEL ET CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

1.1. — MATÉRIEL DE RECHERCHES.

Nous avons surtout utilisé, au cours de nos expériences, des Poissons Téléostéens d'eau douce (Carpes, Barbeaux, Perches, Poissons-chats, Anguilles) ainsi que quelques espèces marines (Muges, Grisets, Soles).

Parmi les Poissons dulcicoles, nous nous sommes adressé aux Cypriniformes, dont la Carpe est l'un des types principaux. La Carpe commune (*Cyprinus carpio* L.) est un Poisson robuste, facile à se procurer et à élever. D'origine asiatique, elle peuple en général les eaux calmes et tempérées. Elle fréquente surtout les eaux dormantes ou faiblement courantes, capables de se réchauffer rapidement; aussi la trouve-t-on rarement dans les rivières rapides et froides. Omnivore, la Carpe présente cependant une légère préférence pour les petites proies vivantes.

L'activité biologique de la Carpe, comme d'ailleurs celle de la majorité des Téléostéens d'eau douce qui peuplent nos régions, se divise en deux périodes, correspondant aux variations de la température des eaux. Pendant la saison chaude, ces Poissons sont actifs, s'alimentent bien et accomplissent leur croissance pondérale. Les phénomènes de reproduction, qui se produisent vers le mois de mai, correspondent à un maximum d'activité, en particulier lorsque les eaux atteignent une température suffisamment stable, se situant aux environs de 20° C.

Au contraire, au cours de la saison froide, lorsque la température s'abaisse au-dessous de 10° C, ils montrent une activité très réduite ou même nulle, s'alimentant peu ou pas du tout, et demeurent dans un état semi-léthargique jusqu'à ce que les eaux redeviennent plus chaudes.

La variété Carpe-miroir, qui semble encore plus rustique que la précédente, a été utilisée elle aussi.

Chez les Cypriniformes, une particularité d'ordre anatomique consiste en la présence d'une chaîne d'osselets reliant l'oreille interne à la vessie natatoire : les osselets de Weber (Poissons du groupe des Ostariophyses). Le comportement physiologique de cette chaîne d'osselets de Weber, encore mal connu, ses rapports avec la vessie et l'oreille interne, nous ont paru intervenir dans l'adaptation du Poisson aux variations de pression du milieu.

Nous avons utilisé aussi un autre Cypriniforme, le Barbeau commun (*Barbus fluviatilis* L.). Ce poisson fréquente de préférence les rivières limpides, à fond de sable ou de gravier; il aime les eaux courantes et fraîches. Sa reproduction a lieu vers le mois d'avril, lorsque les eaux atteignent 14 à 15° C. En aquarium, le Barbeau s'alimente peu et sa conservation est donc plus difficile : c'est pourquoi nous avons réalisé nos expériences dès que possible après la capture.

Dans l'ordre des Perciformes, nous avons utilisé la Perche commune (*Perca fluviatilis* L.). Cet Acanthoptérygien, assez délicat à manipuler et à conserver, fréquente les eaux stagnantes ou faiblement courantes, à condition qu'elles soient assez pures et fraîches. C'est une espèce carnivore et vorace; sa reproduction s'effectue vers le mois de mars, quand la température de l'eau atteint environ 12° C.

Parmi les Siluriformes, nous avons utilisé le Poisson-chat (*Ameiurus nebulosus* LESUEUR). Ce Poisson fréquente les eaux douces, stagnantes ou peu courantes. Très robuste, il supporte parfaitement les plus délicates manipulations expérimentales, mais sa voracité le rendant indésirable, il est systématiquement détruit et de ce fait difficile à se procurer depuis quelques années dans nos régions.

Parmi les Téléostéens marins, nous avons rencontré chez les Pleuronectes un matériel très intéressant. Ces Poissons, d'origine très ancienne, sont profondément modifiés par la vie démersale, leur corps est fortement comprimé latéralement. Ils vivent généralement sur les fonds sableux, couchés sur un côté.

La Sole (*Solea solea* L.) et le Flet (*Pleuronectes flesus* L.) font partie de ce groupe. Ils sont tous les deux couchés sur le côté gauche qui, de ce fait, a perdu toute pigmentation; leur côté droit, au contraire, fortement pigmenté, est susceptible de présenter une homochromie variant du brun au gris, avec des marbrures sombres plus ou moins accentuées. Cette homochromie a pour origine des chromatophores, dont l'étalement ou la contraction permet une imitation parfaite des teintes du fond sur lequel le Poisson cherche à se confondre.

L'étalement des chromatophores ou leur rétraction résulterait d'une régulation neurohumorale. Ce mécanisme, très perfectionné chez les Poissons plats, leur assure une protection relative durant leur longue pose sur le fond. C'est sans doute pour cette raison qu'ils s'ensablent légèrement pendant le jour, ne laissant dépasser que leurs deux yeux pédonculés. Au contraire, la nuit, ils deviennent très actifs et se déplacent à la recherche de leur nourriture.

Nous avons aussi expérimenté sur des Poissons appartenant à l'ordre des Mugiliformes. Les Muges, Poissons marins susceptibles de vivre en eau saumâtre, sont toujours à la recherche d'eaux plus chaudes. Vivant au large pendant l'hiver, ils se rapprochent des

rivages l'été. Cependant, selon les espèces, les Muges s'adaptent plus ou moins aisément aux variations de la salinité. Ainsi le Muge doré (*Mugil auratus* Risso) se cantonne-t-il, en général, dans les eaux marines ou saumâtres. Le Muge céphale (*Mugil cephalus* L.) et le Muge capito (*Mugil capito* CUV. et VAL.) s'acclimatent, eux, particulièrement bien dans les eaux douces et remontent loin dans les fleuves et les canaux. C'est pourquoi ces deux dernières espèces présentent une catadromie bien marquée. Ces Poissons, en effet, vivent en eau douce depuis le printemps jusqu'en automne; à ce moment, ils redescendent vers la mer pour y pondre, tout en observant une pause de quelques jours dans les estuaires, afin de s'adapter à nouveau aux eaux saumâtres.

Parmi les Perciformes marins, nous avons expérimenté sur le Grisot (*Cantharus cantharus* CUV. et VAL.) qui supporte assez mal les variations brusques de salinité.

Enfin, dans l'ordre des Anguilliformes, nous avons utilisé l'Anguille d'Europe (*Anguilla anguilla* L.).

1.2. — CONDITIONS TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES.

Au cours des expériences sur ces différentes espèces piscicoles, il a été tenu compte d'un certain nombre de conditions qui nous ont paru indispensables à une bonne réalisation.

Les expérimentations doivent toujours être pratiquées sur des Poissons adaptés aux différents facteurs constituant le milieu. En effet, toute modification thermique brusque provoque des réactions qui interfèrent sur une bonne réalisation expérimentale. De même, le Poisson réagit à des changements soudains de luminosité ainsi qu'à des facteurs d'ordre psycho-physiologique (présence ou approche de l'expérimentateur). Il est aussi conseillé d'opérer dans le silence, car le Poisson se montre très sensible aux moindres vibrations.

C'est pourquoi le sujet est mis en place au moins douze heures avant chaque expérience, dans un aquarium à parois opaques, faiblement éclairé et alimenté par de l'eau à température constante. Ces conditions permettent alors d'obtenir une stabilisation des fréquences cardiaques et respiratoires, indispensable à toute étude faisant intervenir les variations d'un seul facteur du milieu.

CHAPITRE II

L'ÉLECTROCARDIOGRAPHIE CHEZ LES POISSONS

2.1. — LE CŒUR DES POISSONS.

2.1.1. — Considérations anatomiques.

Le cœur des Poissons a une disposition anatomique relativement simple, qui se retrouve dans le cœur embryonnaire des Vertébrés supérieurs. Il est situé en arrière des branchies et logé dans une cavité qui se termine au niveau de la ceinture scapulaire. Cette cavité péricardique, vaste chez les Elasmobranches, est plus réduite chez les Téléostéens. Chez ces derniers, les parois latérales et leur plancher sont constitués par deux arcs de la ceinture scapulaire, qui viennent se souder suivant une ligne médio-ventrale, formant ainsi des parois arciformes rigides, indéformables. En arrière, cette cavité se trouve limitée par un septum musculaire tendu transversalement, dont les mouvements ont très peu d'amplitude. Quant au plafond de la cavité péricardique, il est uniquement constitué par le plancher buccal mobile. En effet, les mouvements d'abaissement et de relèvement de ce plancher, lors de la respiration, vont provoquer une variation de la pression régnant dans la cavité péricardique, ce qui a fait dire à RIPPLINGER [1950] que ces mouvements respiratoires, sans être absolument nécessaires à la propulsion cardiaque, allègent le travail du cœur.

Le cœur est petit, comparé à la masse pondérale de l'animal : 1/900 à 1/400 du poids total [BRUNINGS 1899], alors que chez les Mammifères ce rapport est d'environ 1/220.

Le système circulatoire est cios comme chez tous les Vertébrés. Très tôt chez l'embryon, le cœur présente une structure tubulaire, puis par dilatation et modification des parois, ce tube se différencie en trois ou quatre chambres successives et impaires qui sont, de la région postérieure vers la région antérieure : le sinus veineux, l'oreillette ou atrium, le ventricule, le cône artériel ou bulbe cardiaque (*fig. 1*).

Le sinus veineux est relativement petit avec des parois minces et extensibles. Il reçoit latéralement les canaux de Cuvier et dans sa région postérieure les veines sus-hépatiques. L'orifice sino-auriculaire se trouve dans la région antérieure du sinus, il est garni de deux valvules orientées vers l'oreillette, et entouré d'un sphincter.

L'oreillette ou atrium est généralement grande, souvent même la plus importante des cavités cardiaques. Elle déborde, sur les côtés du ventricule, par deux expansions latérales (auricules) se trouvant de part et d'autre du canal auriculaire central; sa paroi est mince et peu extensible. Les travées musculaires qui la composent font saillie dans sa lumière; cependant, les plus importantes siègent autour de l'orifice auriculo-ventriculaire. Celui-ci, dorso-ventral chez l'adulte, est toujours garni de valvules (généralement au nombre de deux) et entouré d'un sphincter.

Le ventricule, piriforme ou pyramidal, se rétrécit antérieurement avant de déboucher dans le bulbe. Il est séparé de l'oreillette par un sillon externe auriculo-ventriculaire. Sa paroi musculaire épaisse est constituée d'une couche corticale, généralement réduite chez les Téléostéens, et d'une couche interne plus épaisse. Les faisceaux musculaires de la couche externe sont circulaires; ceux de la couche interne forment un réseau trabéculaire d'allure spongieuse, chez les Téléostéens en particulier.

Le cône artériel ou bulbe cardiaque (fibres striées) se distingue du bulbe aortique (fibres lisses) qui n'est qu'une différenciation de l'aorte ventrale. Seul le cône artériel présente des valvules, disposées en général sur plusieurs rangées longitudinales.

Chez les Sélaciens, on ne trouve plus que le cône artériel. Par contre, chez les Téléostéens, il est très réduit alors que le bulbe aortique est très développé.

Chez la plupart des Poissons, le cœur n'est parcouru que par du sang veineux, chez les Dipneustes et chez quelques Téléostéens (*Gymnarchus*, *Erythrinus*) on y trouve à la fois du sang artériel et du sang veineux. STEEN [1962] a montré d'ailleurs que le sang veineux des Poissons Téléostéens est encore riche en oxygène.

En général, chez les Poissons, le muscle cardiaque est irrigué par du sang veineux, il reçoit en outre, dans la plupart des cas, des artères coronaires qui sont soit des branches de l'aorte dorsale ou de l'artère sous clavière, soit des rameaux issus des artères branchiales efférentes du quatrième arc. Des veines coronaires leur font suite et vont se jeter, soit dans le sinus, soit dans l'oreillette ou le ventricule.

Le sang veineux, après avoir traversé le cœur, est propulsé dans l'aorte ventrale qui le répartit au niveau des branchies par quatre paires d'artères branchiales. Une fois hématosé, le sang est collecté par quatre paires d'artères épibranchiales, dont la fusion donne naissance à deux racines aortiques, origines de l'aorte dorsale.

Le sang veineux est ramené vers le sinus cardiaque par les veines cardinales postérieures, les veines cardinales antérieures (dont la fusion constitue le canal de Cuvier) et par les veines sus-hépatiques.

FIG. 1. — Etude de la région cardiaque chez la Carpe (Ac. : artère coronaire. — Av. : aorte ventrale. — B. : bulbe. — C. ant. : artère cardiaque antérieure. — C. post. : artère cardiaque postérieure. — N. c. : nerf cardiaque. — N. v. : nerf viscéral. — O. : oreillette. — S. : sinus. — Sept. : septum. — V. : ventricule. — V. c. : veine céphalique. — V. sh. : veine sus-hépatique).

FIG. 2. — Etude du réseau vagal péricardiaque chez la Carpe (B. lat. : branche latérale. — B. ph. : branche pharyngienne. — B. visc. : branche viscérale. — C. ant. : veine cardiaque antérieure. — C. post. : veine cardiaque postérieure. — F. br. : faisceaux nerveux branchiaux. — N. c. : nerf cardiaque. — Sept. : septum transverse. — V. sh. : veine sus-hépatique).

Ces rapides considérations anatomiques nous permettront de mieux comprendre et d'expliquer certains des phénomènes que nous rencontrerons au cours de nos recherches.

De même, il nous semble indispensable de considérer quelques faits histo-physiologiques importants.

Chez tous les Vertébrés, le muscle cardiaque a une structure histologique particulière. Il était classique de considérer le myocarde comme étant constitué par des fibres striées syncytiales, réticulées et en nombre réduit; ce qui, pensait-on, contribuait à favoriser la diffusion des excitations au sein de la masse myocardique. Cependant, des recherches récentes en microscopie électronique [KISCH 1954 et 1963, SJOSTRAND et ANDERSON 1954 — COUTEAUX et LAURENT 1958] conduisent à penser que le muscle cardiaque possède une structure cellulaire et non syncytiale. Il serait constitué de cellules polynucléées jointes au niveau des disques intercalaires. Cette importante donnée morphologique peut amener à reconsidérer certains points de la physiologie cardiaque.

On trouve aussi, dans le cœur, des fibres à caractères morphologiques et à propriétés fonctionnelles spéciales, dont le type correspond au tissu nodal du cœur des Mammifères. Ces fibres semblent avoir perdu leur caractère contractile (pauvres en fibrilles) et ressemblent à des cellules myocardiques embryonnaires ou peu différenciées. Elles sont parfois associées à des cellules ganglionnaires nerveuses.

Chez les Poissons, au niveau des valvules sino-auriculaires et auriculo-ventriculaires, entre l'endocarde et l'épicarde, on trouve des fibres annulaires que KEITH et MACKENZIE [1910] et KULBS [1913] ont assimilées à des éléments du tissu nodal.

D'après SKRAMLICK [1935], il existerait chez les Téléostéens deux formations nodales qui seraient responsables de l'automatisme cardiaque :

- l'une au niveau de la jonction sino-auriculaire et sur la face ventrale du canal auriculaire, l'autre au niveau de la jonction auriculo-ventriculaire.

D'après certains auteurs [KEITH et MACKENZIE, 1910] ces formations nodales correspondaient au nœud de Keith et Flack et à celui d'Aschoff-Tawara des Mammifères.

En fait, LAURENT [1962] a montré chez le Poisson-chat que ces régions cardiaques ne présentaient pas une structure typiquement nodale. Chez les Poissons, la distribution des éléments responsables de l'automatisme cardiaque se répartirait en îlots plus ou moins importants, disséminés dans le tissu myocardique banal. Il n'y aurait donc pas, chez eux, de localisations du tissu spécifique, comparables à celles observées chez les Vertébrés supérieurs.

D'ailleurs, les données évolutives et physiologiques semblent corroborer ces nouvelles précisions anatomiques. De ce fait, la thèse

de SKRAMLICK [1935] selon laquelle la répartition de ces éléments, responsables de l'automatisme cardiaque, serait différente selon les groupes de Poissons, semble controversable. BAKKER [1913] et OETS [1950] firent aussi état d'un complexe sinusal indépendant chez l'Anguille, mais LAURENT [1962] n'a pas trouvé de preuves histologiques relatives à ces faits. Au cours de nos expériences sur les Anguilles, nous n'avons jamais mis en évidence un complexe électrocardiographique différent de celui des autres Poissons.

L'automatisme est donc la fonction qui permet au cœur d'élaborer son propre stimulus et de se contracter en l'absence de toute excitation extra-cardiaque. Ce sont les éléments spécifiques qui, par leur activité excitatrices (pace-maker), entraînent l'ensemble de l'organe. De nombreuses expériences ont montré que l'automatisme initial provenait de la région sino-auriculaire, qui impose son rythme au cœur tout entier (rythme sinusal). Devant cet automatisme intrinsèque quelle est l'importance de l'innervation cardiaque?

2.1.2. — Innervation cardiaque chez les Poissons.

Chez tous les Vertébrés, le cœur embryonnaire se contracte toujours quelques jours avant l'apparition de toute innervation propre et pendant cette période, la régulation réflexe du rythme cardiaque ne peut se produire. Cet état est définitif chez quelques Vertébrés inférieurs (Myxines).

STANNIUS [1849] a montré que le cœur des Téléostéens est innervé par deux rameaux symétriques provenant, soit de la branche œsophagienne, soit de la branche pharyngienne du parasympathique; HOFFMANN [1860] et CHEVREL [1889] ont précisé que ces rameaux pénétraient dans le cœur en suivant les canaux de Cuvier. L'innervation vagale cardiaque semble donc générale chez les Vertébrés, à l'exception de quelques Cyclostomes (Myxines) [JENSEN 1961] dont le cœur est éterné.

Jusqu'à présent, personne n'a pu découvrir ou confirmer une quelconque innervation ortho-sympathique du cœur chez les Poissons. Nous n'aurons donc, en principe, que des réflexes inhibiteurs vagues.

Cependant, OUDELNOV [d'après RODIONOV 1959], VOLIALES [1957] et RODIONOV [1959] ont montré que selon l'intensité des excitations au niveau du vague on pouvait obtenir, soit un freinage du rythme pour une forte excitation, soit une augmentation de la fréquence pour une faible excitation. Au cours de nos recherches expérimentales, nous n'avons jamais pu observer de faits permettant de confirmer réellement cette donnée.

Tout récemment, LAURENT [1962], dans une étude histologique de l'innervation du cœur des Téléostéens, montre que cette innervation est uniquement parasympathique et que les rameaux cardiaques du

vague comportent des fibres myélinisées, dont les plus grosses fournissent une innervation afférente et les plus fines une innervation efférente.

Ayant aussi constaté la présence de fibres amyéliniques, il les assimile à des axones de cellules postganglionnaires erratiques localisées tout au long du vague.

Ce même auteur a signalé l'augmentation de la fréquence des influx nerveux efférents, après stimulation des zones réflexogènes cardio-inhibitrices, alors que l'innervation afférente témoigne de la présence d'influx qui coïncident chronologiquement avec les contractions cardiaques. Il n'a pu enfin démontrer un rôle chronotrope positif possible du parasympathique.

Toutes ces constatations expérimentales nous ont amené à concevoir l'importance de l'innervation vagale cardiaque chez les Poissons. C'est pour cette raison que nous avons basé une partie de notre expérimentation sur le rôle principal du vague, après avoir envisagé une étude anatomique détaillée de ce nerf.

2.1.3. — Innervation cardiaque chez la Carpe.

Chez la Carpe, les deux nerfs pneumogastriques forment, en sortant de la région bulbaire, un véritable réseau en éventail, dont la partie proximale innerve les quatre arcs branchiaux. La partie distale de ce réseau comprend un tronc commun qui se divise, donnant un rameau, origine du nerf de la ligne latérale postérieure, et trois autres branches : une viscérale qui se dirige vers l'intestin antérieur, origine du rameau cardiaque, une seconde pharyngienne et une troisième qui se ramifie avant d'innerver le cinquième arc branchial (*fig. 2 et 4*). Ces différentes branches s'épanouissent d'ailleurs en de véritables petits faisceaux nerveux.

Si l'on considère le trajet de la branche intestinale, on s'aperçoit qu'un de ces faisceaux suit le canal de Cuvier, pénètre dans la paroi du sinus veineux pour se ramifier dans le myocarde au niveau des valvules sino-auriculaires (*fig. 3*). Ce faisceau se résout en de nombreux filets nerveux, denses au niveau du canal auriculaire ainsi que dans la région auriculo-ventriculaire, moins nombreux dans la région ventriculaire.

En l'absence de toute action sympathique accélératrice, cette innervation exclusivement vagale du cœur des Poissons, nous permet de prévoir, si nous la comparons à celle des autres Vertébrés, des différences fonctionnelles sur le plan des mécanismes régulateurs.

Plus particulièrement, il apparaît que le cœur des Poissons va subir surtout des influences inhibitrices. Néanmoins, JULLIEN et RIPPLINGER [1950] ont démontré, chez la Tanche, que les nerfs car-

diaques droit et gauche n'avaient pas la même équivalence fonctionnelle; cette différence étant due à l'inégale répartition des fibres chronotropes et tonotropes. Ces auteurs ont insisté sur le fait que le nerf gauche contient des fibres tonotropes en grande majorité, alors que le nerf droit serait formé de fibres chronotropes et tonotropes en même proportion.

En résumé, le cœur des Poissons est caractérisé par trois faits essentiels :

- une anatomie relativement simple,
- une structure histologique montrant le tissu spécifique diffus dans le myocarde, plus dense cependant au niveau des valvules sino-auriculaires et auriculo-ventriculaires,
- enfin, une innervation uniquement parasymphatique.

L'activité régulatrice du bulbe, origine des influx moteurs du vague, est fonction des excitations périphériques transmises par les fibres afférentes de ce nerf. Pour étudier ce fonctionnement cardiaque, au cours de nos recherches, nous avons utilisé une technique électrocardiographique qui nous a permis de laisser le Poisson en « relative liberté » dans son milieu.

2.2. — LES TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT.

Des infratechniques (enregistrements au moyen d'électrodes endocellulaires, emploi d'ions marqués) ont permis d'étudier soigneusement les phénomènes chimiques, électriques et mécaniques de l'activité au niveau de la fibre musculaire.

Les données concernant l'application de telles techniques à la fibre myocardique demeurent encore fragmentaires. Les travaux de WEIDMANN [1941] et de CORABŒUF et coll. [1949] sur la répartition et les échanges d'ions de part et d'autre de la membrane fibrillaire, semblent prouver l'origine des phénomènes électriques enregistrés.

Cependant, le problème posé par les relations entre activité électrique et activité mécanique cardiaque reste encore en grande partie non résolu. Certains auteurs admettent l'indépendance des deux phénomènes; d'autres pensent que les accidents lents de l'E.C.G. sont en relation avec la contraction. Pour CURTIS [1949], il existerait un rapport entre la durée des deux phénomènes. Il ne semble pas y avoir actuellement d'arguments pour imposer l'une ou l'autre de ces deux théories.

De même, il n'existe pas de conceptions définitivement admises sur la signification exacte des tracés électrocardiographiques. L'accord n'est pas encore établi au sujet de la nature du phénomène électrique fondamental.

FIG. 3. — Dissection de la région thoracique chez la Carpe commune montrant le nerf cardiaque qui pénètre au niveau de la région sinusale (B. v. : branche viscérale. — N. c. : nerf cardiaque).

FIG. 4. — La partie supérieure de cette dissection montre la disposition du réseau parasympathique, depuis sa sortie crânienne, chez la Carpe commune (F. b. : faisceaux branchiaux. — B. l. : branche latérale. — B. v. : branche viscérale. — N. c. : nerf cardiaque).

Dans nos expériences, les enregistrements ont été obtenus en utilisant deux sortes de dérivations : unipolaires et bipolaires. Ces dernières comportent deux électrodes précordiales qui sont toutes les deux exploratrices (leurs variations de potentiel étant du même ordre de grandeur). Elles ont été utilisées principalement pour les Poissons dulçaquicoles.

Les dérivations unipolaires comprennent une seule électrode exploratrice; l'autre, dite indifférente, est simplement plongée dans le milieu ambiant et demeure ainsi à un potentiel constant. Cette technique a surtout été employée pour les Poissons marins.

Dans les deux cas, les électrodes auxiliaires sont court-circuitées et plongées dans le milieu ambiant, ce qui évite l'action de courants parasites.

Nous avons essayé d'employer des électrodes fixées sous le tégument, mais les résultats obtenus n'ont pas paru satisfaisants; en effet, quel que soit l'emplacement de ces électrodes, nous n'avons pu enregistrer que de très faibles oscillations cardiaques, souvent masquées par de grandes oscillations respiratoires. Il en fut de même après pénétration plus profonde dans la masse musculaire précordiale. Les oscillations ne deviennent nettes que lorsque la région voisine du péricarde est atteinte. Ceci semble dû, chez les Poïkilothermes, à ce que les potentiels électriques du cœur sont assez faibles. En effet, chez la Grenouille [SAMOJLOFF 1908] et plus récemment chez la Lamproie [TEN CATE et PUNT 1960], de telles constatations avaient été faites.

Néanmoins OETS [1950] a pu obtenir des électrocardiogrammes en fixant les électrodes sur le tégument d'Anguille. En effet, chez ce Poisson, le cœur, de volume important, est très superficiel; on peut même compter les battements cardiaques, visiblement perceptibles dans la région précordiale. Cette disposition anatomique permet de repérer le cœur avec précision et d'enregistrer plus facilement les potentiels électriques, si l'on prend toutefois la précaution d'enlever le mucus tégumentaire dont la résistivité est grande. A cet effet, OETS utilisa deux électrodes (deux disques d'argent chloruré de 3 mm de diamètre) qu'il plaquait directement sur la peau débarrassée de son mucus. L'électrode active était disposée dans la région cardiaque, l'électrode indifférente dans la région caudale.

Nous avons eu l'avantage de pouvoir utiliser, dans nos premières expériences, une technique électrocardiographique nouvelle et originale, mise au point dès 1956 par SERFATY et RAYNAUD. Cette technique, maintenant classique, a pour base le maintien et la contention non traumatisante du Poisson, dans son milieu. Les tracés électrocardiographiques étaient obtenus en utilisant deux électrodes disposées à droite et à gauche de la région précordiale du Poisson en expérience. Ces électrodes, fines aiguilles en acier inoxydable, recouvertes d'un vernis isolant, étaient dénudées à leur extrémité et

implantées dans la région scapulaire à droite et à gauche de la masse cardiaque. Un oscillographe cathodique enregistreur permettait de s'assurer d'une mise en place efficace.

Une des originalités de cette technique consistait en un moyen de contention particulier, constitué par une gouttière faite d'un grillage à larges mailles en fil de fer galvanisé, épousant le corps du Poisson sans le contraindre. Cette gouttière, une fois mise en place, était isolée électriquement par mise à la terre.

Nous avons aussi utilisé des gouttières grillagées en matière plastique, particulièrement pratiques dans l'expérimentation chez les Anguilles.

Par ces procédés originaux, de nombreuses mesures graphiques ont pu être enregistrées, aussi bien chez les Poissons dulçaquicoles que marins.

À l'usage, nous nous sommes aperçu que cette technique présentait, malgré d'immenses avantages, quelques inconvénients mineurs, en particulier l'immobilisation de l'animal par contention n'étant pas absolument parfaite, pouvait parfois perturber les tracés. C'est pourquoi ultérieurement, après de nombreux essais, nous avons [LABAT et SERFATY 1963] supprimé tout moyen de contention. Dans cette nouvelle technique, l'application des électrodes nécessitait une légère anesthésie des Poissons en expérience. Pour ce faire nous avons utilisé, dissous dans l'eau, le M.S. 222 Sandoz à la concentration de 1/10 000, concentration suffisante pour une courte intervention, sans être pour autant nocive à l'égard du sujet. Le Poisson est laissé dans ce milieu anesthésiant jusqu'à la disparition presque complète des mouvements respiratoires, puis il est immédiatement placé sur une table d'opération. Les électrodes sont constituées par deux fils de cuivre gainé de 1 mm de diamètre; ces fils sont dénudés à environ 10 cm de leur extrémité sur 10 à 15 mm de longueur. Cette partie dénudée peut être argentée ou étamée, en vue d'éliminer toute oxydation secondaire perturbatrice au contact de la région péricardique. Les deux électrodes sont introduites l'une après l'autre, dans le sens ventro-dorsal, de chaque côté du cœur, à l'aide d'une aiguille courbe. La partie dénudée de l'électrode est ainsi placée au voisinage immédiat du péricarde, les extrémités libres de chaque fil demeurant hors du corps du Poisson. Une telle intervention ne s'improvise pas et doit être, auparavant, pratiquée à titre d'essai sur un Poisson de même espèce, cavité péricardique ouverte, pour permettre une localisation très précise; afin d'éviter toutes causes d'hémorragies, le cheminement de l'aiguille doit être très lent. Après divers essais permettant d'observer de bonnes déflexions électrocardiographiques, les électrodes sont définitivement fixées du côté ventral et du côté dorsal, de façon à éviter tout déplacement entre la partie dénudée du fil et la région cardiaque. Pour immobiliser ces électrodes, leurs terminaisons extracorporelles sont nouées sur la région dorsale et

FIG. 5 a. — Appareillage électrocardiographique comprenant un oscillographe et un amplificateur pour la graphie (aq. : aquarium. — Osc. : oscillographe. — Cuv. : cuves. — Az. : azote).

FIG. 5 b. — Carpe munie des deux électrodes fixes, dont on aperçoit le départ sur la région dorsale. Le Poisson nage librement dans son aquarium (élec. : électrodes).

ventrale du sujet, chaque nœud reposant directement sur un petit rectangle de caoutchouc mousse isolant intercalé entre lui et le tégument. Les extrémités dorsales de ces fils sont reliées aux dérivations D₁ de l'électrocardiographe (fig. 5 a).

Cette technique de mise en place des électrodes est très rapide et peut être habituellement réalisée en moins de dix minutes. Le Poisson, remis ensuite dans son élément, ne tarde pas à reprendre un comportement normal (on ne doit pas bien entendu placer deux sujets ainsi préparés dans le même aquarium afin d'éviter tout enchevêtrement de leurs électrodes respectives). Nous avons ainsi étudié, pendant plus d'une année, quelques sujets conservant une constance remarquable dans la netteté et la stabilité de l'E.C.G. (fig. 5 b).

Afin d'éviter l'enregistrement des potentiels parasites, l'aquarium dans lequel se trouvait le Poisson en expérience était relié à la fois à la masse de l'électrocardiographe et à la terre, au moyen d'électrodes auxiliaires. Tous les autres appareils susceptibles d'intervenir dans le cours de nos expériences étaient mis à la terre. Une cage de Faraday fut même utilisée dans les cas, peu nombreux, où il nous fut impossible d'éliminer les parasites.

En outre, au cours de certaines expériences, nous avons obtenu simultanément l'E.C.G. et les mouvements operculaires du sujet, les derniers étant enregistrés par l'intermédiaire d'un ballonnet rempli d'eau, placé au contact d'un des opercules; les pressions exercées sur ce ballonnet par les mouvements operculaires, sont transmises par l'intermédiaire d'un cathéter à la membrane élastique d'un capteur électromagnétique. Une parcelle métallique non ferromagnétique, solidaire de cette membrane, se déplace au voisinage de la self d'un circuit oscillant dont les constantes se trouvent ainsi modifiées; il en résulte, dans le circuit, des variations de fréquences qui sont transformées en variations d'intensité d'un courant, et enregistrées graphiquement grâce à une plume solidaire d'un galvanomètre à cadre mobile.

2.3. — L'ÉLECTROCARDIOGRAMME NORMAL.

Les caractéristiques du champ électrique cardiaque dépendent de plusieurs facteurs et notamment de la structure même du cœur, de sa position dans la région thoracique, de la distance qui le sépare des électrodes exploratrices et du mode de progression du stimulus au cours de la systole.

Alors que, dans le tracé électrocardiographique humain, le ventricule gauche prend une part prépondérante dans la constitution du champ électrique, chez les Poissons, c'est le ventricule unique,

homologue du ventricule droit des Vertébrés supérieurs, qui seul y participe. L'électrocardiogramme est relativement identique chez tous les Vertébrés, que la conduction ventriculaire se fasse au sein du tissu nodal de Purkinje (Mammifères, Oiseaux) ou dans l'ensemble du muscle (Poïkilothermes).

Typiquement, l'électrocardiogramme se compose d'une série d'ondes ou accidents positifs (c'est-à-dire situés au-dessus de la ligne iso-électrique) appelés *P*, *R* et *T*, et d'accidents négatifs, disposés au-dessous de la ligne iso-électrique et appelés *Q* et *S* (fig. 6), l'intervalle *P-Q* représente le délai de fonction auriculo-ventriculaire et le complexe *Q R S*, la conduction dans le ventricule.

Au cours de la révolution cardiaque normale, la systole auriculaire se produit la première et l'onde *P* s'inscrit sur l'E.C.G. Un peu avant la systole ventriculaire, prend naissance l'onde rapide ou complexe *Q R S*, séparée de l'onde *P* par un court segment iso-électrique. Pendant la systole ventriculaire, apparaît sur le tracé l'onde *T* ou onde de repolarisation ventriculaire. Chez les Poissons, la durée de l'onde *T* est un caractère particulièrement important de l'E.C.G.

FIG. 6. — A) E.C.G. de Carpe (T° : 13° C). On remarquera son allure pentaphasique caractéristique constatée chez tous les Vertébrés.
B) Schéma théorique de l'E.C.G. avec ses différentes ondes et accidents.

L'Onde P.

Premier accident de la révolution cardiaque, elle correspond au passage de l'excitation née dans la région sinusale. La repolarisation de l'oreillette se traduit par une onde *Ta*, analogue à l'onde *T* de la repolarisation ventriculaire. L'onde *Ta* se distingue rarement chez le Poisson, car elle est masquée par le complexe *QRS*.

L'onde *P* est souvent négative. L'intervalle *PQ* ou *PR* indique le temps que met l'excitation pour aller du sinus au ventricule. La durée de l'intervalle *PR* dépend principalement de la température, secondairement aussi de certaines conditions et caractéristiques physiologiques propres à chaque espèce de Poissons (vivacité, lenteur, etc...).

Le complexe QRS.

Il est déterminé par l'arrivée de l'excitation dans la zone ventriculaire. L'onde *Q* est toujours négative, l'onde *R* toujours positive et l'onde *S* généralement peu marquée.

L'onde *R* est parfois légèrement crochétée; elle peut être variable dans sa forme selon les individus. La durée du complexe *QRS* correspond au temps mis par l'onde d'excitation pour activer l'ensemble du ventricule. Elle dépend donc de la conductibilité des éléments myocardiques ventriculaires.

Chez les Mammifères, il a été constaté que l'hypertrophie ventriculaire allonge la durée du complexe et augmente son amplitude; ce phénomène serait déterminé à la fois par une augmentation de la surface épicaudique ventriculaire et par un changement dans le diamètre des fibres myocardiques. Normalement, chez les Poissons, nous ne l'avons pas observé, mais expérimentalement, des injections intracardiaques de liquide de Ringer nous ont donné des résultats analogues à ceux obtenus chez les Mammifères.

La durée du complexe est aussi fonction de la température du milieu.

L'onde T.

Elle traduit la repolarisation ventriculaire. L'onde *T* est une déflexion lente, arrondie et asymétrique. Elle est le plus souvent positive. Il semble que ce soit la partie de l'E.C.G. la plus caractéristique chez les Poissons, car l'amplitude de l'onde *T* a un rapport avec la vagotonie cardiaque. La température intervient aussi dans la forme et la durée de l'onde *T*, le froid en particulier, comme nous le verrons, provoque un allongement spectaculaire de l'espace *QT* (fig. 58).

FIG. 7. — Rythme périodico-cyclique cardiaque chez la Carpe (T° : 20° C). Chaque période tachycardique correspond à une période respiratoire — chaque période bradycardique correspond à une apnée.

A — Electrocardiogramme.

B — Temps en secondes.

Rythme.

Le rythme cardiaque des Poissons d'eau douce ou marins est en règle générale sinusal. Il est caractérisé par une onde *P* visible avant chaque complexe rapide, l'intervalle *PR* étant de longueur constante dans tous les tracés, pour des conditions données.

Néanmoins, nous avons pu observer chez les Poissons en expérience, la présence d'irrégularités dans le rythme intéressant les distances qui rejoignent les sommets des complexes successifs *R*. Ceci permet de constater la présence d'une arythmie qui pourrait être d'origine vagale. Celle-ci est surtout visible lorsque la fréquence cardiaque est faible, c'est-à-dire lorsque la vagotonie serait forte. Elle tend au contraire à s'atténuer lorsque le rythme cardiaque s'accélère (fig. 8, tracés n° 1, 2 et 3).

Il faut signaler des phénomènes importants constatés dans certaines conditions chez quelques Cypriniformes utilisés, ainsi que chez le Poisson-chat et l'Anguille. Chez ces Poissons, il existe un rythme cardio-respiratoire périodique et cyclique, qui semble être en relation avec la teneur en oxygène dissous dans le milieu, en dehors de toutes stimulations nociceptives (fig. 7). Ces phénomènes furent signalés, chez la Carpe, par MEUVIS et HEUTS [1957] et étudiés par PEYRAUD et SERFATY [1962], nous y reviendrons à propos des corrélations cardio-respiratoires chez les Téléostéens (chapitre VIII).

Fréquence.

Le cœur isolé présente une fréquence plus élevée que celle du cœur « in situ » qui est soumis à l'action freinatrice du vague.

Il existe de nombreuses données sur la fréquence cardiaque chez les Poissons [BROWN 1957], mais ces observations sont assez divergentes, car les conditions et les modalités expérimentales sont mal précisées.

En général, et dans des conditions identiques, la valeur de la fréquence cardiaque est plus faible chez les Poissons à nage peu active

(Tanche, Carpe) que chez les Poissons à nage vive (Truite, Perche). Pour une espèce donnée, la fréquence varie peu avec le sexe et la taille (entre 13 à 40 cm), du moins dans les limites des sujets utilisés au cours de nos expériences.

Le tableau I indique, en secondes, la durée des différents accidents électro-cardiographiques chez quelques Téléostéens expérimentés dans les mêmes conditions de température (18°C).

On peut remarquer aussi que les espaces *P R* et *Q T* sont plus courts chez les Poissons actifs et vifs (Muges, Anguille) que chez les Poissons calmes et lents (Tanche, Carpe). Ceci montre que la conduction auriculo-ventriculaire *P R* et la repolarisation ventriculaire *S T* sont plus rapides, dans les cas considérés, chez les Poissons à nage active que chez les Poissons à nage lente.

En fait, nous avons constaté que la moindre perturbation dans le milieu extérieur, se traduit par une altération de la fréquence cardiaque du Poisson; ce qui nous a permis, pour la suite de notre travail, de considérer cette fréquence comme étant un reflet du métabolisme général, et de la choisir comme référence biologique dans nos expérimentations.

Tableau I : Variations de l'électrocardiogramme chez quelques Téléostéens à 18° C (Moyennes sur 100 mesures).

	Tanche	Carpe	Sole	Anguille	Muge	Poisson-Chat
<i>P</i>	0,08 s ± 0,01	0,06 s ± 0,01	0,06 s ± 0,01	0,04 s ± 0,01	0,04 s ± 0,01	0,08 s ± 0,01
<i>PR</i>	0,16 s ± 0,01	0,14 s ± 0,01	0,12 s ± 0,01	0,08 s ± 0,01	0,08 s ± 0,01	0,24 s ± 0,02
<i>QT</i>	0,46 s ± 0,02	0,40 s ± 0,02	0,24 s ± 0,02	0,20 s ± 0,02	0,20 s ± 0,02	0,45 s ± 0,02

Anomalies de l'électrocardiogramme.

La figure 8 est illustrée par quelques-unes des anomalies électrocardiographiques constatées au cours de nos expériences.

- 1) le tracé n° 4 nous montre des courbes de lésions monophasiques, provoquées par un traumatisme consécutif au contact des électrodes avec le myocarde.

- 2) le tracé n° 5 caractérise les troubles de la conduction auriculo-ventriculaire observés en particulier chez le Barbeau, après la mise en place des électrodes. Ils se manifestent par la rétroversion de l'onde *P* qui ne s'inscrit qu'après l'onde *R*.
- 3) le tracé n° 6 nous montre, chez la Perche, des troubles de la polarisation ventriculaire caractérisés par des inversions de l'onde *R*, au cours de l'anoxie.

Enfin nous avons observé, lors des variations de facteurs importants du milieu (oxygène, salinité), des blocs auriculo-ventriculaires totaux ou partiels (*fig. 23*). Ces altérations de l'E.C.G. sont bien sou-

FIG. 8. — Tracé n° 1 — E.C.G. chez la Carpe à 18° C. — Remarquer le rythme périodico-cyclique.
 Tracé n° 2 — E.C.G. chez le Barbeau à 15° C. — Remarquer l'arythmie cardiaque.
 Tracé n° 3 — E.C.G. chez la Perche à 12° C. — L'arythmie cardiaque est peu visible (fréquence rapide).
 Tracé n° 4 — E.C.G. chez la Carpe montrant une onde de lésion due au contact de l'électrode avec le myocarde.
 Tracé n° 5 — E.C.G. chez le Barbeau montrant la rétroversion de l'onde *P* qui se manifeste après l'onde rapide *R*.
 Tracé n° 6 — E.C.G. chez la Perche montrant des inversions complètes de l'onde *R*.

vent irréversibles chez les Vertébrés supérieurs, alors que chez les Poissons, au contraire, le rythme normal réapparaît dès que les causes du blocage ont disparu.

Conclusion

Malgré de notables différences dans l'anatomie et la physiologie cardiaque, on obtient, chez les Poissons, un tracé électro-cardiographique relativement identique à celui des autres Vertébrés.

Dans le tracé pentaphasique de l'E.C.G. chez les Poissons, l'onde T a une amplitude et une durée caractéristique. Si le rythme est généralement sinusal, on peut néanmoins constater la présence d'une arythmie qui pourrait avoir une origine vagale.

Dans des conditions identiques, la valeur de la fréquence cardiaque est plus faible chez la Tanche et la Carpe (nage lente) que chez la Truite et la Perche (nage vive).

On peut évidemment se demander comment, chez les Poissons, un organe de l'importance du cœur peut avoir une régulation efficace, avec la seule innervation vagale?

Mais n'admet-on pas, chez les Vertébrés, une évolution anatomique et cytophysiologique du cœur, ce qui viendrait confirmer l'existence d'une évolution dans les mécanismes de la régulation cardiaque.

2.4. — ÉTUDE DE QUELQUES RÉFLEXES CARDIAQUES CHEZ LES POISSONS.

Les recherches entreprises chez les Poissons, nous ont permis d'observer et d'étudier quelques réflexes cardiaques; il nous a paru utile, en effet, de les envisager au cours de nos expériences, dans le but d'en éliminer les causes.

De nombreux réflexes inhibiteurs ont été mis en évidence chez les Poissons. L'augmentation de pression au niveau des capillaires branchiaux, provoquant une bradycardie suivie d'une chute de la pression artérielle, a permis à LUTZ et WYMAN [1932] de montrer l'existence d'un réflexe d'origine branchiale. D'après MOTT [1951] il y aurait, de ce fait, stimulation des récepteurs sensoriels branchiaux. LAURENT [1962] montrait que les voies afférentes de ce réflexe passent par la neuvième et la dixième paire de nerfs crâniens. En effet, en stimulant les branchies par de l'eau acidulée, ou en perfusant l'aorte ventrale sous une pression élevée, Laurent enregistrerait une augmentation des influx efférents avec réaction cardio-inhibitrice. De même, nous avons pu montrer que des pressions artificiellement exercées au niveau de certaines zones corporelles périphériques, bien localisées chez le Poisson, provoquaient

une bradycardie importante; ce sont les régions superficielles, où viennent aboutir les terminaisons des lignes latérales antérieures et postérieures, qui réagissent à de telles pressions [SERFATY et LABAT 1959 et 1960 a]. Nous avons pu constater aussi l'existence d'un réflexe analogue à celui observé par GOLTZ chez la Grenouille et décrit ultérieurement chez les Mammifères. Ce réflexe bradycardique viscéro-cardiaque peut être obtenu par des stimulations pratiquées tout au long du tube digestif.

Nous allons envisager l'étude plus approfondie de deux mécanismes cardio-inhibiteurs qui nous paraissent importants.

2.4.1. — Le réflexe aéro-cardiaque.

SERFATY et RAYNAUD [1957] mirent en évidence, chez la Truite (*Salmo fario* L.) émergée, une réaction bradycardique nette et durable qui aboutit, après un temps relativement court, à l'arrêt complet des mouvements respiratoires et des battements cardiaques. Ces auteurs [1958] constatèrent, en étudiant ce même réflexe chez la Carpe commune, qu'une excitation vagale (bradycardie) est conditionnée par une réaction asphyxique.

En effet, une Carpe dont la tête est émergée pendant une heure, présente très rapidement une bradycardie importante suivie d'une augmentation fugace de la fréquence cardiaque, précédant une nouvelle crise bradycardique de moindre importance, persistant jusqu'à l'immersion du Poisson. Le premier phénomène est d'ordre strictement nerveux, les deux autres ont une origine asphyxique (voir chapitre V sur l'influence du taux d'oxygène dissous dans le milieu). Nous avons confirmé l'origine nerveuse du phénomène en supprimant, par une double vagotomie, la première phase bradycardique [LABAT et SERFATY 1963].

Dans une étude ultérieure consacrée exclusivement au réflexe aéro-cardiaque, chez plusieurs espèces de Poissons, SERFATY et WAITZENEGGER [1963] confirment qu'une telle bradycardie, d'origine parasympathique, est dans ce cas renforcée par une anoxie myocardique (fig. 9).

Il faut donc éviter d'émerger les Poissons au cours des expériences; d'importantes et longues perturbations cardio-respiratoires peuvent altérer la valeur des résultats.

D'autres précautions doivent être prises, comme nous le montre le phénomène suivant.

2.4.2. — Le « réflexe d'approche »¹.

Des réactions cardio-respiratoires particulièrement importantes, chez certains Pleuronectes, ont été étudiées lors du déclenchement

1. Le nom de ce réflexe provient de sa découverte lors de l'approche de l'expérimentateur vers un aquarium contenant une Sole munie d'électrodes.

FIG. 9. — D'après SERFATY et WAITZENEGGER [1963].

Réactions aéro-cardiaques observées chez une Carpe intacte (courbe 1) et chez une Carpe bivaotomisée (courbe 2). (T° : 15° C).

— en a, émersion de la région céphalique.

— en b, réimmersion du sujet dans son milieu.

du « réflexe d'approche » [LABAT, PEYRAUD et SERFATY 1962, LABAT 1963 et 1964].

Nous avons, à cet effet, expérimenté sur une centaine de Poissons Téléostéens marins, dont une vingtaine nous servirent de témoins. Nos recherches ont porté sur des Pleuronectes homochromiques (Soles et Flets) et sur des Poissons non homochromiques (Maigres et Muges).

Tous ces animaux, de poids variant entre 200 et 800 g, sont maintenus, sans contrainte, dans un grillage galvanisé épousant la forme de leur corps. Dans le cas des Pleuronectes, les sujets reposent à plat, sur une couche de sable qui tapisse le fond de l'aquarium.

La bonne oxygénation du milieu est assurée par une circulation continue d'eau de mer (débit 150 l/h). La température, constante pendant chaque expérience, oscille entre 18°C et 23°C au cours des mois de juillet et d'août. Les enregistrements électrocardiographiques et operculaires sont effectués grâce à l'emploi de techniques déjà décrites.

La vagotomie, mise au point pour les Téléostéens d'eau douce, est appliquée aux Pleuronectes avec quelques légères modifications. Une incision de 5 mm environ, portant sur la voie d'accès vagale, doit être pratiquée en arrière du crâne. Après avoir dégagé la musculature et sectionné les gros tendons operculaires, les branches du nerf vague (br. du cinquième arc, br. pharyngienne et br. cardio-intestinale) apparaissent et sont alors facilement accessibles au thermocautère. Tous les animaux opérés, le sont environ trois à quatre semaines avant d'être mis en expérience.

Le réflexe d'approche est provoqué par des objets placés en permanence au-dessus de l'aquarium et qui peuvent être mis en mouvement sur commande (disque — rubans, etc...). Cependant, nos meilleurs résultats ont été enregistrés à la suite de l'apparition soudaine d'un objet dans le champ visuel du Poisson : la main de l'expérimentateur par exemple. Tous nos sujets sont préparés au moins douze heures avant l'expérience.

2.4.2.1. — *Chez les Poissons homochromiques.*

Dès le début des stimulations visuelles (chacune ayant une durée de 30 secondes) on observe une très forte bradycardie, en même temps qu'une longue apnée pouvant se poursuivre pendant près d'une minute. Progressivement, les rythmes cardiaque et ventilatoire reprennent leur fréquence et leur amplitude normale. La reprise des mouvements respiratoires, se faisant par ondes successives, donne aux tracés une allure caractéristique. Cette phase dure de trois à sept minutes selon les individus (*fig. 10*).

Ces réactions immédiates et prolongées, nous ont conduit à supposer qu'un double mécanisme nerveux et humoral pouvait être à l'origine de ces phénomènes. Nous avons donc pratiqué à cet effet deux séries d'expériences, afin de déterminer le point de départ du réflexe et la part qui revient à une action vagale.

Les sujets énucléés par cautérisation des globes oculaires ne présentent plus de réactions aux stimulations. Il s'agit donc, dans ce cas, de réflexe à point de départ oculaire, exclusion faite de l'intervention d'une quelconque sensibilité dermatoptique.

Après la section bilatérale des nerfs vagues, à leur émergence du tronc cérébral, nous avons obtenu une altération de ces réflexes.

Ces observations ont attiré notre attention sur la possibilité d'existence d'un mécanisme humoral complémentaire. Nous avons soupçonné qu'un médiateur chimique, en particulier l'adrénaline ou l'un de ses proches dérivés, pouvait être à la base de ce mécanisme. L'adrénaline, en effet, intervient dans les phénomènes de stress comme dans tous les états conditionnés par l'émotivité.

FIG. 10. — Réflexe cardio-respiratoire obtenu par effet d'approche (30 s) chez la Sole. La reprise des fréquences normales se fait par ondes successives (T° : 20° C).

- A --- Electrocardiogramme.
B --- Mouvements operculaires.
C --- Temps en secondes.

Chez les Poissons, il n'existe pas de médullo-surrénale bien individualisée. Chez les Téléostéens en particulier, on observe des amas de cellules chromaffines dispersés au niveau des reins céphaliques et médians, et disséminés dans l'adventive des veines cardiaques postérieures. OLIVEREAU [1959] a mis en évidence, chez la Roussette, la présence d'adrénaline dans le tissu chromaffine. Il nous a donc paru nécessaire d'essayer de démontrer l'action possible d'une telle substance. Dans ce but, deux séries d'expériences ont été réalisées.

Dans un premier temps, nous avons utilisé un adrénolytique, l'yohimbine, susceptible d'atténuer l'action adrénalinique du réflexe. Nous provoquons d'abord un réflexe d'approche (durée de l'excitation 20 secondes) chez une Sole (fig. 11, tracé n° 1) : nous enregistrons sur nos graphiques une forte bradycardie et une apnée, qui se prolongent au-delà du temps d'excitation. Chez les individus en bon état physiologique, ces réflexes peuvent être répétés à intervalles réguliers, sans être modifiés dans leur intensité.

Cependant, un grand nombre d'excitations subintrantes, comme des excitations prolongées, provoquent des réactions atténuées.

Après stabilisation des fréquences cardiaques et respiratoires, nous pratiquons une injection abdominale de 1 ml de chlorhydrate d'yohimbine en solution dans le liquide de Ringer ($1 \mu\text{g/kg}$). Le Poisson est maintenu dans l'eau pendant l'injection.

Les résultats obtenus après emploi de l'yohimbine sont illustrés par les tracés n° 2, 3 et 4 de la figure 11. Sur ces tracés, nous pouvons suivre l'action progressive de cette substance jusqu'à 30 minutes après l'injection. Cette action est marquée par une atténuation

de plus en plus nette du réflexe et se manifeste, dans le tracé n° 4, par une légère modification du rythme cardiaque et de l'amplitude des mouvements operculaires. L'action de l'yohimbine persiste, suivant les individus, de quatre à cinq heures environ, au cours desquelles nous obtenons des réflexes identiques à celui du tracé n° 4. Puis, peu à peu, les réflexes du Poisson se normalisent.

L'action de l'yohimbine se traduit aussi, chez le sujet, par une altération de l'E.C.G., l'amplitude de l'onde *T* augmente considérablement (fig. 11, tracés n° 5 et 6). En outre, les mélanophores s'étalent et le Poisson prend alors une teinte très sombre.

Les injections de 1 ml de Ringer seul, ne provoquent aucune réaction chez les témoins.

Comparativement, il est intéressant de remarquer que nous avons obtenu chez les Soles traitées par l'yohimbine, un réflexe d'approche comparable à celui obtenu chez les Téléostéens non homochromiques (tels que : Maigres, Muges, Tanches ou Carpes). Chez les Soles, ce réflexe d'approche serait donc intensifié par des décharges adrénaliniques plus ou moins importantes (effet additif).

Dans un deuxième temps, pour étayer cette donnée, une injection intracardiaque d'un ml de soluté d'adrénaline (1 $\mu\text{g/kg}$) est pratiquée sans que le Poisson soit émergé.

Une telle injection d'adrénaline provoque (fig. 11, tracés n° 7 et 8) :

- une bradycardie pouvant durer 5 à 10 minutes,
- une diminution assez fugace de l'amplitude et de la fréquence des mouvements operculaires,
- une rétraction des mélanophores : le Poisson prend alors une teinte claire.

Dans toutes ces expériences, l'innervation cardiaque respectée, nous nous sommes demandé si une telle bradycardie résultait d'une activation des fibres cardio-modératrices, déclenchée par des modifications vasculaires d'origine adrénalinique, ou d'une action directe de l'adrénaline sur les éléments myocardiques responsables de l'automatisme cardiaque.

C'est pourquoi nous avons étudié plus particulièrement les effets de l'injection intracardiaque d'adrénaline sur des Poissons vagotomisés.

Nos résultats sont nettement en faveur d'une action directe de l'adrénaline sur le cœur et plus spécialement sur le tissu responsable de l'automatisme cardiaque. En effet, on constate que :

1° l'action bradycardique est encore observée chez le Poisson vagotomisé. Elle est en fait beaucoup plus marquée que chez l'animal à parasympathique intact.

Un exemple de la bradycardie persistante, consécutive à l'injection intra-sinusoïdale d'un ml de soluté d'adrénaline (1 $\mu\text{g/kg}$), est illustré par le tracé 5 de la figure 12 b. Cette injection provoque tout d'abord

une tachycardie fugace due à l'augmentation de la pression endosinusal, phénomène que nous avons déjà signalé chez d'autres Téléostéens. Puis apparaît rapidement une bradycardie très nette

FIG. 11. — Tracé n° 1 — Réflexe inhibiteur cardio-respiratoire, obtenu par effet d'approche chez la Sole (*Solea solea* L.) (T° : 19° C).

Tracé n° 2 — Réflexe inhibiteur 10 minutes après l'injection d'yohimbine (1 ml de soluté $1 \mu\text{g/kg}$).

Tracé n° 3 — Réflexe inhibiteur 20 minutes après l'injection d'yohimbine.

Tracé n° 4 — Réflexe inhibiteur 30 minutes après l'injection d'yohimbine.

Tracé n° 5 — Electrocardiogramme normal d'une Sole, avant l'injection d'yohimbine.

Tracé n° 6 — Electrocardiogramme de cette Sole 10 minutes après l'injection d'yohimbine.

Tracé n° 7 — Tracé cardio-respiratoire normal d'une Sole, avant l'injection d'adrénaline

Tracé n° 8 — Tracé cardio-respiratoire de cette Sole, 15 minutes après l'injection intracardiaque d'adrénaline (1 ml de soluté $1 \mu\text{g/kg}$).

Dans : 1 — 2 A = temps (1 division = 1 s).

3 — 4 B = électrocardiogramme.

7 — 8 C = mouvements operculaires.

(fréquence moyenne 16 battements/minute pendant 30 à 45 minutes) qui se maintient beaucoup plus longtemps que chez un Poisson à vague intact. La ventilation respiratoire n'est guère modifiée. On remarque toutefois, au début, un affaiblissement de l'amplitude des mouvements operculaires.

FIG. 12 a. — Bradycardies provoquées par l'injection d'adrénaline (ad.) intracardiaque (1 ml de soluté $1 \mu\text{g/kg}$) chez les Pleuronectes ($T^\circ : 20^\circ \text{C}$).
 Tracé n° 1 — L'injection a été faite dans le ventricule (V.) d'un Flet (*Pleuronectes flesus* L.), la bradycardie est temporaire et modérée.
 Tracé n° 2 — L'injection a été faite dans le sinus (S.) cardiaque. — Chez le Flet la bradycardie est plus importante et plus durable.
 Tracé n° 3 — L'injection a été faite dans le ventricule (V.) d'une Sole (*Solea solea* L.).

2° les injections intra-auriculaires et intra-ventriculaires provoquent des bradycardies modérées et de courte durée, tandis que les injections intra-sinuales entraînent toujours des bradycardies plus importantes et plus durables.

Ces actions différentes de l'adrénaline dépendent du lieu d'injection (cavités cardiaques), elles sont illustrées par les tracés 1, 2, 3 et 4 de la figure 12 a. Les tracés n° 1 et 3 ont été obtenus après injection d'un ml de soluté d'adrénaline ($1 \mu\text{g/kg}$) intra-ventriculaire.

Chez une Sole à nerfs vagues intacts, on observe une légère bradycardie d'une durée de deux minutes environ. Par contre, lorsque l'adrénaline est injectée dans le sinus veineux, où se trouvent en grande partie les éléments myocardiques responsables du rythme cardiaque, on observe (tracé n° 2) une bradycardie persistante très marquée (fréquence moyenne 34 battements/minute pendant 5 à 10 minutes chez un Poisson intact).

Cet effet direct, chronotrope négatif, de l'adrénaline sur le cœur des Pleuronectes, peut paraître paradoxal. Pourtant LUTZ [1930] avait constaté, sur le cœur isolé de Raies, un ralentissement cardiaque et des arrêts en diastole pour des concentrations d'adrénaline de l'ordre de 10^{-4} . Ces résultats sont confirmés par FÄNGE et ÖSTLUND [1954], sur le cœur isolé d'autres Sélaciens. Par contre,

FIG. 12 b. — Tracé n° 4 — L'injection a été faite dans le sinus (S.) d'une Sole. Tracé n° 5 — Bradycardie consécutive à l'injection intracardiaque endosinusale (s.) d'adrénaline (ad.) (1 ml de soluté $1 \mu\text{g/kg}$) chez une Sole vagotomisée (vag.).

Tracé n° 6. — Réflexe d'approche ($r = 20 \text{ s}$) sur cette Sole vagotomisée et en bradycardie adrénalinique. — Seuls les mouvements operculaires réagissent par une apnée.

A — Temps en secondes.

B — Electrocardiogramme.

C — Mouvements operculaires.

BRINLEY [1935] a remarqué une action accélératrice de l'adrénaline sur le cœur des jeunes embryons de *Fundulus* âgés de huit jours seulement. D'autre part, FÄNGE et ÖSTLUND [1954] ont observé aussi un effet chronotrope positif de l'adrénaline sur le cœur isolé d'*Anguilla vulgaris* et de *Gadus callarias*, Téléostéens non homochromiques. Ces résultats, qui paraissent contradictoires, pourraient avoir pour cause déterminante l'influence de la température sur les effets de l'adrénaline. Des expériences préliminaires [LABAT et LAFFONT 1964] effectuées sur des Carpes, ont montré qu'à 20° C l'injection intra-sinuale d'adrénaline (1 µg/kg) ne produit aucun effet, alors qu'à 7° C elle provoque une forte bradycardie (fig. 13).

On peut donc concevoir que l'adrénaline possède une action chronotrope négative, non seulement sur le cœur isolé des Sélaciens, mais aussi sur le cœur « in situ » des Téléostéens (Pleuronectes).

Il est d'ailleurs intéressant de noter que la bradycardie déclenchée après injection intracardiaque d'adrénaline, est renforcée par la double vagotomie. Peut-être s'agit-il d'une sensibilisation des éléments responsables de l'automatisme cardiaque, sensibilisation consécutive à la suppression de leur innervation parasympathique. D'autre part, la présence des cellules chromaffines, dans l'adventive des veines cardinales postérieures et au niveau des reins céphaliques, semble souligner le rôle important joué par l'adréalinosecrétion dans la physiologie des Téléostéens. Ceci vient d'être confirmé par les travaux de FONTAINE et de MAZEAUD M. et F. [1963] chez le Saumon. Le problème se pose donc de savoir pourquoi l'action accélératrice cardiaque de l'adrénaline ne se manifeste, d'une façon nette, parmi les Vertébrés, que chez ceux possédant une double innervation du cœur, sympathique et parasympathique.

2.5.2.2. — Chez les Poissons non homochromiques.

Des expériences comparatives ont été effectuées chez quelques Poissons Téléostéens marins non homochromiques comme les Maigres, les Muges et chez quelques Téléostéens d'eau douce comme les Carpes et les Barbeaux. Chez ces derniers, nous avons obtenu un réflexe d'approche inhibiteur cardio-respiratoire très peu accentué et très fugace, qui rétrocede rapidement avant la fin de la stimulation (fig. 14). Ce réflexe, peu accentué chez ces Téléostéens non homochromiques, semble être uniquement vagal, puisqu'il disparaît chez les sujets vagotomisés.

Ainsi, en général, le réflexe d'approche provoque chez les Poissons, une action inhibitrice cardio-respiratoire, caractérisée par une diminution simultanée de la fréquence cardiaque et de l'amplitude des mouvements operculaires. Cependant, ce réflexe est beaucoup plus accusé et plus soutenu chez les Pleuronectes.

A/T. 20°C

B/T. 7°C

FIG. 13. — *Tracé A* — Carpe adaptée à 20° C. — L'injection sinusale (10 μ g/kg) en *Ad.*, ne provoque pas de changements sur la fréquence cardiaque.

Tracé B — Carpe adaptée à 7° C. — L'injection sinusale d'un ml d'adrénaline (10 μ g/kg) en *Ad.*, provoque une bradycardie importante qui dure plusieurs minutes.

Entre les deux tracés, le temps en secondes.

Chez ces derniers, on a pu mettre en évidence un double mécanisme nerveux et humoral. D'une part, les sujets vagotomisés présentent un réflexe peu accusé, démonstration de l'importance vagale dans le mécanisme nerveux, d'autre part, l'action de l'yohimbine l'atténue, mettant ainsi en relief le rôle de l'adrénaline dans le mécanisme humoral. L'étude du réflexe d'approche a aussi montré que, chez les Pleuronectes, les injections intracardiaques d'adrénaline provoquent une bradycardie encore plus accentuée et plus durable chez les sujets vagotomisés que chez les témoins. De plus, l'efficacité des injections intra-sinuales montre que, chez les Pleuronectes, cette bradycardie est due à une action directe de l'adrénaline sur les éléments responsables de l'automatisme cardiaque.

Les réflexes que nous venons d'étudier montrent combien le cœur des Poissons peut être influencé par des actions inhibitrices, d'origine à la fois nerveuses et humorales.

FIG. 14. — Réflexe d'approche chez le Maigre pendant 30 secondes (A). Le réflexe inhibiteur cardio-respiratoire cesse avant la fin de la stimulation. — T° : 18° C.

A — Temps en secondes.

B — Electrocardiogramme.

C — Mouvements operculaires.

Ainsi, on assistera souvent, chez ces animaux, à une diminution globale de l'intensité vitale, qui semble être une réponse de l'organisme face aux agressions du milieu. En effet, l'indépendance de l'être vivant vis-à-vis de son biotope, devient de plus en plus grande en remontant l'échelle animale. La mise en jeu du système sympathique adrénérergique semble jouer un rôle important dans cette indépendance.

En effet, on peut constater que parallèlement à l'évolution anatomique du cœur, il existe, chez les Vertébrés, une évolution de la physiologie cardiaque. Chez les Vertébrés supérieurs, la régulation cardiaque s'effectue par l'intermédiaire des deux voies nerveuses, parasympathique et sympathique. La stimulation des fibres vagales aboutit à l'émission d'acétylcholine qui provoque une bradycardie, tandis que la libération de catécholamines, au niveau des terminaisons sympathiques cardiaques, détermine une tachycardie. Or, parmi les Cyclostomes, on sait que les Myxines ont un cœur énérvé [JENSEN 1961]. En effet, chez tous ces animaux, la régulation cardiaque ne paraît pas s'effectuer sous un contrôle neuro-humoral [AUGUSTINSSON et coll. 1956, BLOOM et coll. 1961], les Poissons semblent donc être les premiers Vertébrés dont le cœur est seulement innervé par le système parasympathique. Mais chez eux, alors que l'acétylcholine provoque toujours une bradycardie, l'adrénaline semble avoir des effets contradictoires [LUTZ, 1930]. Evolutivement, l'innervation cardiaque par le système parasympathique est plus primitive que l'innervation sympathique. Ce n'est qu'à partir des Batraciens, que les deux substances neuro-humorales ont des effets analogues à ceux que nous leur connaissons chez les Mammifères. Il semble donc y avoir une évolution nette dans la physiologie de la régulation cardiaque neuro-humorale, des Cyclostomes aux Mammifères.

Chez les Poissons, pour contrebalancer les effets cardio-inhibiteurs du parasympathique, nous avons pu mettre en évidence, d'une part, les variations du tonus vagal d'après les expériences de vagotomie, d'autre part, une accélération cardiaque provoquée par l'augmentation de la pression sanguine au niveau du sinus.

2.5. -- LA VAGOTOMIE CHEZ LES POISSONS.

L'action bradycardique du vague chez de nombreuses espèces de Poissons ne fait plus actuellement aucun doute : STANNIUS [1849], CADIAT [1879], WILLIAM [1885], GITTER [1933], JULLIEN et RIPPLINGER [1956], SERFATY et RAYNAUD [1957], GAREY [1962], SERFATY et WAITZENEGGER [1964]. Ainsi avons nous basé en grande partie nos expérimentations sur son action.

Après une étude anatomique, il nous a été possible d'effectuer la vagotomie chez les Téléostéens. La double vagotomie fut réalisée sur une cinquantaine de sujets : Carpes, Barbeaux ou Poissons-chats [LABAT et SERFATY, 1963].

Le Poisson est d'abord anesthésié au M.S. 222 Sandoz (1/10 000), l'intervention chirurgicale commence dès que la ventilation operculaire de l'animal cesse. L'opercule est alors soulevé au moyen d'un écarteur palpébral, et une incision longitudinale de 1 cm environ est effectuée en arrière du cinquième arc branchial; en incisant légèrement la musculature, au niveau du plan sous-jacent, on aperçoit le tronc vagal constitué par ses branches : viscérale, pharyngocardiaque et branchiale. A l'aide d'un thermocautère, ou d'un scalpel à iridectomie, on peut effectuer, soit une vagotomie totale du tronc commun de ces trois branches, soit la section d'un des trois faisceaux. Un traumatisme des veines cardinales situées dans cette région peut se produire assez facilement, et déterminer une forte hémorragie nuisant à la bonne marche de la technique opératoire. La réussite de ces vagotomies sans hémorragie s'obtient néanmoins neuf fois sur dix. Quelques minutes à peine sont nécessaires pour effectuer une telle intervention. La musculature tend à maintenir fermées les lèvres de l'incision, et une bonne irrigation de cette région favorise la régénération rapide des tissus, qui s'effectue généralement en dix à quinze jours, quand la température de l'eau est de 10 ou 11°C. Il est cependant préférable de maintenir les Poissons opérés à une température de 10°C. Aux environs de 20°C, une infection généralisée peut se déclarer rapidement, malgré les mesures d'aseptie prises. Cette infection se caractérise par un soulèvement des écailles et une exophtalmie très prononcée, provoquée par des œdèmes importants des régions céphalique et abdominale.

Nos expériences ont été réalisées principalement sur dix Carpes, dont certaines ont pu être suivies pendant plus d'un mois. Les résultats ainsi obtenus nous ont permis d'établir les graphiques n° 1 et 2 (fig. 15). Leur lecture fait apparaître chez la Carpe intacte, ayant une fréquence cardiaque bien stabilisée, un rythme de 20 à 25 battements par minute, à la température de 17 à 18°C.

La double vagotomie provoque immédiatement une importante tachycardie (fréquence 55 à 80 battements par minute). Une heure ou deux après l'intervention, la fréquence cardiaque accuse une légère chute (10 à 15 %); puis elle va ensuite décroître progressivement pendant huit à dix jours, pour atteindre une valeur qui se maintiendra constante, bien que légèrement supérieure à celle constatée chez les Poissons intacts.

Ces résultats corroborent en partie les conclusions de LAURENT [1962], à savoir que, dans des conditions normales, les fréquences cardiaques des individus intacts et de ceux qui ont subi une double vagotomie, arrivent à être comparables, quinze jours à trois semaines après l'intervention.

FIG. 15. — *Graphique 1* — Expérience type. En trait plein : fréquence cardiaque chez la Carpe bivagotomisée. En tirets : fréquence cardiaque de la Carpe témoin (T° : 18° C).

Graphique 2 — Résultats obtenus sur un lot de 7 Carpes bivagotomisées (croix) et sur un lot de 3 Carpes témoins (ronds) (T° : 17° à 18° C).

C'est uniquement dans des conditions extra-physiologiques, comme celle de la suppression brusque de l'inhibition vagale, que l'on provoque une augmentation temporaire de la fréquence cardiaque. En effet, chez la Carpe, la lecture du graphique permet de distinguer deux phases; la première correspond à la tachycardie post-opératoire, la deuxième montre une adaptation du Poisson, qui présente alors une fréquence légèrement supérieure à la normale. Ceci indique qu'il existe, chez le Poisson, une tonicité vagale permanente, qui ne disparaît ou ne s'accroît que dans des conditions extra-physiologiques ou anormales. Nous avons montré, à différentes reprises, que la fréquence cardiaque du Poisson se déplaçant librement dans son milieu, demeure assez stable, et qu'il faut, pour la modifier, des stimulations d'ordre nociceptif. Les résultats des expériences que nous venons d'exposer montrent que les réponses vagales sont plus ou moins importantes selon les espèces envisagées. Les Salmonidés, par exemple, peuvent être considérés comme des hypervagotoniques par rapport aux Siluridés, les Cyprinidés étant intermédiaires. Nous avons d'autre part constaté précédemment (tableau II) que des vagotomies effectuées chez le Poisson-chat, déterminent une tachycardie consécutive au choc opératoire et à la suppression brutale de l'inhibition vagale, puisque très rapidement, quelques heures après, la tachycardie rétrocede progressivement et le sujet retrouve une fréquence cardiaque légèrement supérieure à la normale. Nous pouvons ainsi inférer que la tonicité vagale cardiaque du Poisson-chat est moins accentuée que celle de la Carpe ou du Barbeau (tableau II).

Tableau II : Tableau comparatif des fréquences cardiaques obtenues après bivagotomie chez le Barbeau et chez le Poisson-chat ($T^{\circ} = 15^{\circ} C$).

	Barbeaux F.C./mn moyennes sur 3 sujets	Poissons-chats F.C./mn moyennes sur 10 sujets
Avant vagotomie	31 ± 2	22 ± 3
1 h après vagotomie	92 ± 4	34 ± 3
2 h après vagotomie	90 ± 4	27 ± 2
3 h après vagotomie	87 ± 3	26 ± 2

Au cours de ces expériences nous avons aussi noté des faits importants :

- chez les Poissons vagotomisés, on n'observe plus de bradycardie immédiate provoquée par le réflexe aéro-cardiaque, ce qui vient confirmer une fois encore l'origine vagale de ce réflexe.

- la vagotomie totale bilatérale entraîne une paralysie du fonctionnement de la vessie natatoire. Aussi, lors des variations de la pression atmosphérique, les Carpes vagotomisées maintiennent leur équilibre hydrostatique, soit en venant gober l'air à la surface de l'eau, soit en crachant des bulles de gaz.
- enfin les sujets vagotomisés ne présentent pas d'arythmie cardiaque apparente, ce qui implique aussi la disparition du rythme périodico-cyclique.

2.6. — L'ANESTHÉSIE CHEZ LES POISSONS.

Lors de nos premières expériences, le facteur « immobilisation », toujours au premier plan de nos préoccupations, nous a amené à étudier le problème posé par les appareils de contention et par les anesthésiques généraux. En effet, il y avait lieu de se demander quelles seraient les répercussions de ces derniers sur la fonction cardiaque des Téléostéens [SERFATY, LABAT et QUILLIER, 1959].

Les anesthésiques généraux tels que l'éther, le chloroforme, l'uréthane, le sonéryl, le penthotal, la tricaïne et ses dérivés (le M.S. 222 Sandoz plus particulièrement) ont été utilisés surtout à des fins chirurgicales et, à notre connaissance, aucune étude particulière n'a été réalisée dans le sens que nous avons envisagé.

Au cours des recherches bibliographiques, notre attention a été attirée plus spécialement par la tricaïne. C'est ainsi que SANDOZ et STRYZOWSKI [1920] ont montré qu'une solution de tricaïne au 1/10 000 produit, au bout de quelques minutes, chez *Carassius auratus*, à 16°C, une anesthésie pouvant se poursuivre pendant plus d'un quart d'heure, tandis qu'une solution à 1/1 000 provoque après une minute de contact un effet qui peut durer six heures. Par contre, un séjour de 12 à 24 heures dans une telle solution entraîne la mort de l'animal. Au cours de cette action, il n'y a pas d'agitation très violente, ni de convulsions, mais on observe rapidement l'arrêt des fonctions respiratoires et locomotrices. Lorsque l'anesthésie s'établit, les sujets perdent leur équilibre et s'inclinent sur le côté.

Si l'animal est retiré de la solution anesthésiante, puis plongé successivement dans deux ou trois eaux fraîches de lavage, il finit par retrouver progressivement ses fonctions vitales : des mouvements intermittents des nageoires ventrales apparaissent, ainsi qu'une reprise irrégulière de la respiration.

Notre choix s'est porté sur le méthane sulfonate de l'éther éthylique de l'acide méta-amino-benzoïque ou M.S. 222 Sandoz, dérivé de la tricaïne ou phosphate de l'éther éthylique de l'acide méta-amino-benzoïque. L'action du M.S. 222 Sandoz a été étudiée, principalement chez la Carpe, à la concentration de 0,1/1 000. L'action de

ce dernier, à la concentration de 1/1 000 est trop brutale; le sujet, placé dans une telle solution, s'agite d'abord quelque peu, puis successivement, s'immobilise, présente de la dyspnée et perd son équilibre. Si le séjour se prolonge pendant plusieurs heures, la mort survient rapidement. A un taux de 0,1/1 000, la narcose s'établit lentement (30 à 60 minutes) à la température de 16°C. C'est donc cette concentration moyenne que nous avons choisie.

Le sujet, muni de ses électrodes, est placé dans un bac d'une contenance de 10 litres, à une température comprise entre 16° et 22°C, selon l'expérience. Après un temps d'adaptation nécessaire à la stabilisation de la fréquence cardiaque, le courant d'eau alimentant l'aquarium est coupé, et l'on verse dans le bac 10 ml d'une solution de M.S. 222 à la concentration de 1 %. Une légère aération du milieu, au moment du mélange, favorise ce dernier. Nos expériences ont été réalisées sur 21 Carpes-miroir pesant environ 350 grammes.

La courbe de la figure 16 donne une idée précise de l'ensemble de nos résultats.

Dans une première phase, une tachycardie fugace et importante se manifeste dès les premières minutes de contact avec le M.S. 222, la courbe traduit ce phénomène (a). Le retour à sa valeur initiale apparaît après un laps de temps variant de 3/4 d'heure à une heure.

Chez certains sujets, cette tachycardie précoce caractéristique peut être moins importante, en particulier lorsqu'on opère à des températures égales ou supérieures à 20°C, la vitesse de diffusion de l'anesthésique étant fonction de la température.

FIG. 16. — Expérience type montrant les réactions cardiaques chez la Carpe anesthésiée au M.S. 222 (T° : 20° C).

a : tachycardie primaire.

b : tachycardie secondaire.

c : dissociation auriculo-ventriculaire.

Dans une deuxième phase, plus ou moins tardive, apparaît une seconde période tachycardique moins importante (b) que la précédente, et que l'on peut qualifier de « secondaire », parce qu'elle est moins brutale, plus prolongée.

Faisant suite à cette seconde phase, une dissociation auriculo-ventriculaire (c) s'établit, soit au cours de la tachycardie secondaire, soit nettement après. Cette dissociation, ou « bloc », va toujours en s'accroissant avec la durée du temps d'anesthésie. La fréquence ventriculaire s'effondre ensuite rapidement, alors que celle de l'oreillette peut se maintenir encore pendant un certain temps. Le phénomène de la dissociation auriculo-ventriculaire est réversible, jusqu'en deçà d'une certaine limite. En effet, replacé dans un bac à eau courante, un animal présentant une dissociation peut recouvrer, après quelques heures, son rythme cardiaque normal. Il semble cependant qu'un tel sujet soit particulièrement sensible à une nouvelle expérience effectuée dès le lendemain : il y aurait alors un « phénomène d'addition ».

C'est au cours de cette dernière phase qu'apparaît une arythmie considérable, déjà observée avec une intensité bien moins importante chez l'animal normal. Cette arythmie se traduit fréquemment par un arrêt cardiaque d'une minute environ, il est suivi de trois ou quatre contractions auriculo-ventriculaires, d'apparences normales. Ces dernières précèdent plusieurs contractions auriculaires n'ayant aucun rapport avec le type « flutter ».

Notons que les mouvements respiratoires buccaux et operculaires sont très rapidement bloqués, généralement dès le premier quart d'heure de l'anesthésie. Ils le sont d'autant plus vite que la température de l'eau est plus élevée.

L'étude des réflexions électrocardiographiques fait apparaître deux faits caractéristiques :

- Un allongement du segment *PR* pouvant atteindre jusqu'à 3 fois sa valeur normale. Cet allongement semble être le signe précurseur de la dissociation auriculo-ventriculaire.
- Une augmentation de la longueur du segment *RT*, au début de la dissociation auriculo-ventriculaire.

Ainsi, l'étude électrocardiologique permet de suivre la progression de l'anesthésie au M.S. 222 à 1/10 000, à savoir :

- une phase tachycardique fugace, précoce et généralement élevée,
- une phase de tachycardie secondaire moins forte, généralement persistante et tardive,
- un allongement de *PR*,
- une phase importante et constante de dissociation auriculo-ventriculaire avec très forte arythmie,
- un allongement de *RT*.

Envisageons successivement chacun des cinq points énumérés ci-dessus :

La première phase de tachycardie fugace et importante paraît aisée à expliquer. On sait en effet, qu'il existe au début de toute anesthésie générale, une phase encéphalique qui se manifeste par une agitation plus ou moins marquée, selon les sujets. Cette agitation, très visible chez les Carpes expérimentées, présente des intensités variables selon les individus considérés. Conséquence d'un effort musculaire, elle est donc responsable de cette première crise de tachycardie.

En opérant à différentes températures et notamment à 22°C, nous avons observé une anesthésie plus rapide par augmentation de la vitesse de diffusion de l'anesthésique. Ce phénomène a été d'ailleurs bien étudié. Dans ces conditions, les diverses phases de l'anesthésie se poursuivant rapidement, on conçoit aisément que l'atteinte des centres céphaliques soit très rapide, et la première phase tachycardique d'autant moins nette que la température du milieu est plus élevée. Dans ce cas, la courbe, normalement très ascendante au départ, est remplacée par une courbe en cloche écrasée, ou en dôme, caractéristique de la période de tachycardie secondaire.

Si donc on opère sur des sujets ayant déjà été fortement anesthésiés la veille, on concevra qu'une nouvelle anesthésie puisse aussi faire disparaître la courbe en flèche. Il y a « sommation des effets ».

La tachycardie secondaire est beaucoup plus complexe à discuter. Nous devons envisager :

- 1° l'effet sympathique,
- 2° l'origine adrénalinogène,
- 3° l'anoxie anoxémique de stase et histo-toxique.

1° En effet, chez les Vertébrés supérieurs, le contact direct des solutions de procaine avec les fibres vagales rend inefficace l'excitation des fibres centrifuges, freinatrices du cœur. Cette paralysie du pneumogastrique peut s'observer, lorsque l'on injecte la procaine à dose suffisante par voie intra-veineuse. Par analogie, il est possible d'admettre que le M.S. 222, dérivé chimique voisin de la procaine, possède une action similaire. L'absence de l'innervation autonome orthosympathique dans le cœur des Poissons, élimine l'action sympathicomimétique de la cocaïne et de ses dérivés. Le cœur n'étant plus soumis à des effets parasymphatiques, par absence de ces derniers, est donc amené à battre, tout au moins pendant une partie de l'anesthésie, suivant son rythme propre.

2° D'autre part, toute action adrénalinogène est, semble-t-il, à écarter, car la cocaïne ou ses dérivés, la procaine notamment, a un effet négatif.

3° Si nous considérons le problème de l'anoxie, deux faits sont à rapprocher : d'une part, cette tachycardie secondaire et d'autre part, la diminution de la consommation d'oxygène observée par BAUDIN [1932 a-d] lors de l'anesthésie des Poissons à la tricaine.

En effet, l'arrêt rapide des mouvements respiratoires au cours de l'anesthésie, détermine une anoxie anoxémique, se traduisant très certainement par une saturation insuffisante de l'hémoglobine. Un fléchissement de la fréquence cardiaque, succédant à la tachycardie précoce et fugace, peut aussi aboutir à une anoxie circulatoire dite de stase. Enfin, l'anoxie tissulaire, conséquence d'un arrêt des mouvements respiratoires, déterminerait des lésions des tissus nobles et en particulier des centres bulbaires. L'ensemble de ces faits permet d'expliquer cette tachycardie secondaire. On peut donc admettre, comme chez les Vertébrés supérieurs, que la tachycardie du besoin d'oxygène peut être due à la diminution du tonus vagal. Il semble bien que les fortes arythmies observées soient en rapport avec le besoin d'oxygène. En effet, c'est surtout au moment de la dissociation auriculo-ventriculaire, lors d'une anesthésie profonde, que l'arythmie est la plus forte et il ne paraît pas, comme certains auteurs le pensent, que cette arythmie disparaisse chez les Poissons, tout au moins si la narcose s'approfondit.

Nous avons vu que si l'anesthésie se prolonge, l'intervalle *PR* s'allonge, puis la dissociation auriculo-ventriculaire apparaît et devient de plus en plus forte. Cette constatation est en faveur d'une anoxie histo-toxique provoquée par une intoxication du myocarde.

En effet, RIPPLINGER [1951] a montré que la cocaïne, appliquée en un point des voies de propagation, en provoque la paralysie. Cette zone, dit l'auteur, « devenue imperméable à l'onde d'excitation, arrête les contractions émanant du centre ». Il semblerait donc, dans le cas qui nous intéresse, que l'action de l'anesthésie se fasse sentir au niveau du canal auriculaire qui, intoxiqué, livrerait passage, de temps à autre, à une contraction émanée d'un « *primum movens* » localisé, d'après RIPPLINGER, dans la commissure ventrale des valvules sinuso-auriculaires.

Certains auteurs supposent que la valeur du segment *QT* est liée à la capacité du cœur et à la vitesse d'évacuation du sang vers les artères, plutôt qu'à la fréquence cardiaque; de plus, un espace *Q T* court ne signifie pas corollairement un segment *R* court, mais il concrétise la rapidité avec laquelle la contraction ventriculaire s'effectue.

D'après nos expériences, nous pensons que l'allongement de *RT*, notamment au cours de la phase de dissociation auriculo-ventriculaire, est le reflet d'une chute du tonus ventriculaire.

Ainsi, en milieu aquatique et à la concentration de 1/10 000, le M.S. 222 Sandoz provoque chez la Carpe une excellente anesthésie,

accompagnée dans le temps de réactions cardiaques importantes. Il semble que l'on puisse distinguer 3 phases :

- a) une tachycardie précoce, fugace et importante, correspondant à la phase de pénétration encéphalique,
- b) une tachycardie secondaire moins bien localisée dans le temps, plus complexe, due très certainement à une diminution du tonus vagal et à une anoxie.
- c) une dissociation auriculo-ventriculaire due à une atteinte du système intra-cardiaque.

CONCLUSIONS

Nous avons pu mettre en évidence, dans le « réflexe d'approche », un mécanisme vago-humoral provoquant une inhibition cardio-respiratoire, très accentuée chez les Soles et les Flets (Poissons homochromiques), plus fugace chez les Maigres, les Muges, les Carpes et les Barbeaux (Poissons non-homochromiques).

Les expériences de vagotomie cardiaque, montrent que la vagotonie varie, chez les Poissons, avec les individus, mais surtout suivant les espèces. La tonicité vagale cardiaque est relativement forte chez le Barbeau, moyenne chez la Carpe, faible chez le Poisson-chat.

L'étude de l'anesthésie, chez la Carpe, a montré l'efficacité du M.S. 222 Sandoz à la concentration de 1/10 000.

Ainsi, la connaissance et l'étude de ces réflexes nous ont permis d'une part, d'améliorer les conditions expérimentales dans lesquelles nous avons travaillé, et d'autre part, d'étayer l'existence possible d'une évolution neuro-humorale de la régulation cardiaque, qui s'effectuerait parallèlement à une évolution anatomique et cytophysiologique du cœur, depuis les Cyclostomes jusqu'aux Mammifères.

CHAPITRE III

EFFETS DE LA LUMIÈRE SUR LA FRÉQUENCE CARDIAQUE
CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS

3.1. — INTRODUCTION.

Les techniques électrocardiographiques appliquées au Poisson « libre » dans son milieu, nous ont conduit à utiliser l'E.C.G. comme référence biologique, en faisant varier un par un certains éléments écologiques essentiels. En effet, il nous fallait mettre en relief l'importance capitale des variations de ces différents facteurs, en montrant successivement l'influence de la lumière, de la salinité de la température, de l'oxygénation et de la pression du milieu extérieur sur la fréquence cardiaque des Poissons.

Dans les eaux marines, les facteurs du milieu sont relativement homogènes, ce qui permet aux êtres qui les peuplent de trouver généralement des conditions assez stables. Au contraire, dans les eaux douces, les variations de ces facteurs peuvent être considérables. Les êtres qui y vivent, plus particulièrement les Poissons, doivent, pour s'y maintenir, mener une lutte continuelle afin de pouvoir franchir les nombreux obstacles qui leur sont imposés. Cette accommodation incessante a permis à ces animaux de conserver, et dans certains cas d'améliorer, une souplesse et une plasticité biologique qui restent parmi leurs qualités primordiales. Les mécanismes qui régissent ces adaptations sont certainement complexes.

Nous nous sommes efforcé, dans la suite de notre travail, d'apporter une modeste contribution aux recherches déjà faites dans cette voie.

La lumière est un facteur important intervenant dans le milieu aquatique; la visibilité dans l'eau est très variable, elle dépend des habitats, on ne peut comparer en effet le milieu vaseux d'un étang aux eaux limpides d'un torrent. Cependant, même en pénétrant dans les eaux claires, la lumière subit des modifications quantitatives et qualitatives importantes. Une grande partie des rayons lumineux obliques sont réfléchis, donc ne pénètrent pas. Il est admis qu'à la profondeur de dix mètres, 50 % de la lumière totale a déjà disparu. Les radiations sont absorbées par l'eau en raison directe de leur longueur d'onde. Elles disparaissent dans l'ordre suivant :

rouge, orangé, jaune, vert, bleu, indigo, violet. Chez les Poissons dulçaquicoles, la zone aphotique n'est atteinte que très rarement, puisque c'est vers 800 mètres que commence le noir absolu. Néanmoins, dans les eaux limoneuses, la visibilité est très atténuée dès que l'épaisseur de l'eau atteint quelques mètres. Mais avant toute discrimination, que sait-on sur l'œil et la vision des Poissons qui sont, en grande majorité, plus ou moins lucifuges?

L'œil des Poissons diffère de celui des Vertébrés supérieurs, par sa forme ovale, son cristallin globuleux non déformable et sa large pupille. Il possède cependant des organes caractéristiques, comme la campanule qui relie le cristallin au globe oculaire, et la poche séreuse qui se trouve entre la sclérotique et la rétine, ce qui fait dire à ROCHON-DUVIGNEAU [1943] que cet œil est à soufflet. En effet, pour régler l'accommodation, le cristallin indéformable serait déplacé par la campanule, et d'autre part, il y aurait une déformation du globe oculaire qui permettrait, au moyen de la poche séreuse, un déplacement de la rétine.

Chez les Poissons, l'accommodation se ferait donc à la fois par déplacement du cristallin et de la rétine, alors que les Vertébrés supérieurs accommodent par une simple déformation du cristallin.

D'après VERRIER [1928], la vision du Poisson resterait toujours plus ou moins floue, car il existerait une hypermétropie permanente, ainsi que NICOL [1960] l'a confirmé. La rétine n'a pas de fovea et contient moins d'éléments récepteurs que celle des Vertébrés supérieurs. De plus, les cellules réceptrices que sont les cônes et les bâtonnets, sont souvent groupées sur un seul conducteur nerveux, alors que l'acuité est maximale quand chaque élément possède son propre conducteur. Les bâtonnets sont peu sensibles aux couleurs alors que les cônes le sont. VILTER [1950] ne trouve dans la rétine des Poissons abyssaux que des cellules à bâtonnets, ce qui les rapproche des Vertébrés supérieurs nocturnes. C'est donc grâce au fonctionnement des cônes que se fait la vision diurne. D'ailleurs, les cônes et les bâtonnets migrent dans la rétine, pour occuper l'emplacement le plus favorable à leur activité, suivant que l'œil s'adapte à la vision nocturne ou crépusculaire. Mais y a-t-il vraiment chez les Poissons une différenciation si poussée des cellules rétinienne? Certains auteurs ne le pensent pas [PEYRAUD 1965].

En expérimentant sur des Vairons, VON FRISCH [1911] a mis en évidence l'adaptation de la rétine aux conditions de la luminosité. Cependant, tout observateur peut se rendre compte qu'il n'y a que peu de réactions chez les Poissons, lorsque les objets qui les entourent demeurent immobiles, alors qu'ils réagissent à tout ce qui est mouvant, comme nous l'avons remarqué lors de l'étude du réflexe d'approche. Ceci met en valeur l'efficacité de l'immobilité utilisée comme moyen de défense par les Poissons homochromiques, qui doivent alors posséder une sensibilité visuelle très développée.

GRUNDFEST [1932] a pu déceler des réactions chez des Perches-soleil du genre *Lepouris*, en les soumettant aux radiations monochromatiques de basse intensité (1×10^6 millilambert)¹, ce qui

FIG. 17. — Comparaison des réflexes inhibiteurs cardio-respiratoires provoqués par stimulation lumineuse et par effet d'approche chez la Sole ($T^{\circ} : 19^{\circ} C$).
 Tracé n° 1 .. Un flux lumineux d'intensité 20 000 lux est appliqué pendant trente secondes au niveau des yeux du Poisson (L).
 Tracé n° 2 — Un disque sombre est approché pendant 30 secondes au-dessus de l'aquarium d'expérience, à la verticale des yeux du Poisson (ap.).
 A — Electrocardiogramme.
 B — Mécanique operculaire.
 C — Temps en secondes.

FIG. 18. — Réaction cardiaque d'une Sole à un flux lumineux d'une intensité de 2 000 lux pendant 30 secondes ($T^{\circ} : 19^{\circ} C$).
 A — Temps en secondes.
 B — Electrocardiogramme.

1. Le millilambert correspond à la luminescence d'une surface qui émet un flux total d'un lumen par cm^2 .

correspond à la luminosité régnant à environ 450 m de profondeur. D'après cet auteur, l'acuité visuelle dépendrait donc de l'intensité lumineuse, et augmenterait proportionnellement avec le carré de la luminosité, c'est-à-dire qu'il y aurait un discernement deux fois plus net pour une lumière quatre fois plus forte.

SCOTT [1955], étudiant l'écologie d'une Perche, *Perca flavescens*, remarque que son activité est liée aux variations de l'intensité lumineuse, et c'est pourquoi, les Perches de cette espèce demeurent inactives la nuit. D'une manière générale, il existe chez les Poissons deux grands types éthologiques : les carnassiers qui sont surtout visuels et qui chassent à vue, et les omnivores qui sont surtout des olfactifs.

Cependant, la lumière peut provoquer des réactions diverses ainsi que OTIS, CERF et THOMAS [1957] l'ont montré, en réalisant chez le Cyprin doré, une inhibition conditionnée de la respiration et du cœur, par décharges électriques et éclairagements simultanés.

Enfin, plus récemment, PEYRAUD et SERFATY [1961] ont signalé, chez la Tanche, l'existence d'un réflexe d'inhibition respiratoire consécutif à une stimulation lumineuse visuelle.

Faisant suite à ces travaux, nous avons recherché [LABAT, PEYRAUD et SERFATY 1962] quelle serait l'influence de la lumière sur la fréquence cardiaque chez les Téléostéens marins homochromiques (Soles et Flets), chez les Poissons marins non homochromiques (Maigres et Muges) et chez les Poissons d'eau douce (Carpes et Perches).

Nous avons expérimenté dans les mêmes conditions que lors de notre étude du réflexe d'approche : une lampe à incandescence de 100 W placée dans une lanterne à projection constitue la source lumineuse stimulatrice; la position de ce dispositif d'éclairage, par rapport aux yeux des Poissons en expérience, demeure dans tous les cas rigoureusement constante. Un photochronorupteur électronique, mis au point par PEYRAUD et BASTIEN [1961], permet de faire varier à volonté la durée et l'intensité des stimulations lumineuses.

3.2. — POISSONS HOMOCHROMIQUES :

CAS DE LA SOLE.

3.2.1. — Réactions cardio-respiratoires déterminées par une stimulation lumineuse intense.

Le sujet, au repos depuis plus de cinq heures, est stimulé toutes les deux heures par un faisceau lumineux d'une intensité équivalente à 20 000 lux, appliqué au niveau des yeux pendant 30 secondes.

De telles stimulations engendrent aussitôt, et simultanément, une diminution notable de l'amplitude des mouvements operculaires, associée à une bradycardie (*fig. 17*, tracé n° 1).

L'examen des tracés électrocardiographiques et operculaires permet de dégager certaines caractéristiques de la réponse réflexe. Tout d'abord, il existe dans ce cas une corrélation étroite entre les variations de la fréquence cardiaque et celles de l'amplitude respiratoire; en effet, dès que l'amplitude des mouvements operculaires diminue, la fréquence cardiaque s'abaisse parallèlement. Il faut cependant souligner que l'amplitude des déflexions ventriculaires reste inchangée. En outre, comme nous l'avons remarqué lors de l'étude du réflexe d'approche, la fréquence cardiaque et l'amplitude des mouvements operculaires ne retrouvent leurs valeurs normales que peu à peu et par ondes successives : ainsi, l'effet vagal inhibiteur semble s'estomper très progressivement. Nous avons noté que cette phase intermédiaire précédant la normalisation, est d'autant plus prolongée que les réactions bradycardiques et apnéiques sont plus intenses.

3.2.2. — Influence des variations de l'intensité de l'excitant lumineux.

La réaction réflexe cardio-respiratoire est d'autant plus importante que l'intensité de l'excitant lumineux est plus élevée. D'ailleurs, PEYRAUD et SERFATY [1961] ont montré, chez les Téléostéens dulçaquicoles, que la valeur de la réponse réflexe variait linéairement comme le logarithme de l'intensité lumineuse. Avec des intensités lumineuses de l'ordre de 2 000 lux, nous enregistrons une réponse peu marquée (*fig. 18*). En outre, des intensités inférieures à 25 lux ne déterminent pas d'altérations notables des tracés électrocardiographiques et operculaires. Seules, des intensités très élevées, de l'ordre de 20 000 lux, nous permettent d'obtenir une phase d'apnée et une bradycardie importantes.

3.2.3. — Réactions à l'obscuration.

Afin de préciser les caractéristiques de la photoréception chez les Téléostéens marins, il nous a paru intéressant de rechercher si une diminution brusque de l'éclairement, pouvait également provoquer une réaction inhibitrice cardio-respiratoire.

Nous utilisons pour cela deux types différents de stimulations.

1° Passage d'un éclairement intense à un éclairement très faible :

Le sujet, maintenu pendant quelques heures sous un éclairement intense (de l'ordre de 20 000 lux) présente, après avoir échappé à l'action inhibitrice initiale de la lumière, un tracé cardio-respira-

toire analogue à celui qui était enregistré avant l'expérience, ce qui indique une adaptation à ces nouvelles conditions d'éclairement.

La diminution brusque de l'intensité du flux lumineux, de l'ordre de quelques lux, ainsi que l'extinction immédiate de la source lumineuse, se sont chaque fois traduites, sur nos enregistrements, par une altération nette mais très brève des tracés cardiaque et respiratoire.

2° Passage brusque d'un éclairage diffus à l'obscurité :

La source lumineuse est constituée par un tube au néon placé latéralement et à quelques mètres de l'aquarium d'expérience. Elle n'est pas perçue directement par le Poisson, qui se trouve ainsi dans des conditions d'éclairement non plus direct, mais diffus.

Le passage brusque en obscurité totale, par extinction de la lampe, ne nous a pas permis de noter l'apparition de réactions cardio-respiratoires, même chez des sujets adaptés pendant quelques heures à un tel éclairage.

Nous pouvons aussi noter que ce réflexe inhibiteur cardio-respiratoire, provoqué par des stimulations lumineuses, ressemble au réflexe d'approche avec la seule différence que, pour une stimulation de même durée, le réflexe lumineux est moins intense et moins accusé que le réflexe d'approche (*fig. 17*). Il est probable que le réflexe lumineux a une origine en grande partie vagale, tandis que le réflexe d'approche est du type neuro-humoral.

3.3. — POISSONS NON HOMOCHROMIQUES : CAS DU MAIGRE.

3.3.1. — Réactions cardio-respiratoires déterminées par des stimulations lumineuses intenses.

En nous plaçant dans des conditions expérimentales identiques aux précédentes, nous n'avons obtenu de réactions cardio-respiratoires qu'en utilisant de très fortes intensités lumineuses (20 000 lux). Parallèlement, ainsi que nous l'avons mis en évidence chez de nombreux Téléostéens d'eau douce, le Maigre présente un réflexe du même ordre mais moins accusé, lorsque cesse la stimulation (*fig. 19*, tracé n° 2).

Chez ce poisson, même en utilisant de très fortes intensités lumineuses, nous n'avons jamais réussi à obtenir une apnée caractérisée.

FIG. 19. — Réactions cardio-respiratoires provoquées par une stimulation lumineuse de 20 000 lux appliquée pendant 30 secondes au niveau de l'œil droit du poisson (T° : 20° C).

Tracé n° 1 — Chez la Carpe.

Tracé n° 2 — Chez le Maigre.

Tracé n° 3 — Chez la Perche.

A — Temps en secondes.

B — Electrocardiogramme.

C — Mouvements operculaires.

3.3.2. — Influence des variations de l'intensité de l'excitant lumineux.

L'importance de la réponse réflexe semble liée également à l'intensité de l'excitant lumineux; mais le seuil réactionnel paraît être très élevé, des intensités lumineuses de plusieurs centaines de lux n'ayant engendré aucune réponse réflexe.

3.3.3. — Réactions à l'obscurité.

La cessation brutale d'un éclairage très intense, pour un sujet qui s'y est accoutumé durant quelques heures, permet seulement de constater une faible réponse cardio-inhibitrice, très vite estompée. Par contre, le passage brusque d'un éclairage diffus, à l'obscurité, n'engendre pas de réactions observables.

Nous venons de voir, dans des conditions expérimentales identiques, que les Poissons homochromiques réagissent aux stimulations lumineuses d'une façon plus intense et plus prolongée que les Poissons non homochromiques. En outre, chez les premiers, le réflexe d'approche déclenche une inhibition cardio-respiratoire marquée et plus soutenue que celle provoquée par une stimulation lumineuse intense.

En effet, les sujets énucléés par cautérisation ne présentent plus de réactions à aucun des deux types de stimulation : il s'agit donc de réflexes à point de départ oculaire. Parallèlement, les sujets vagotomisés ont des réactions très atténuées qui nous renseignent sur les mécanismes de ces réflexes. Cependant, nous remarquons que dans ce cas, le réflexe d'approche est relativement moins atteint que le réflexe dû à l'excitant lumineux.

Un éclairage lumineux constitue un stimulus net très caractérisé et très mesurable dans son intensité : par contre, l'approche d'un objet paraît agir comme un stimulus complexe. La majorité des Poissons, surtout les prédateurs, ne semblent réagir que lorsqu'ils aperçoivent des objets en mouvement; ils restent le plus souvent sans réaction devant un objet ou une proie immobile. Ce comportement particulier n'est pas l'indice d'une vision déficiente, mais il semble plutôt que la présence d'un ennemi ou d'une proie ne devient perceptible, qu'en raison d'un mouvement ou d'un déplacement qui perturbe le milieu.

Nous avons vu plus haut que le réflexe d'approche participe à la fois d'un mécanisme vagal et humoral (adrénalinique). Il semble que le réflexe provoqué par des excitations d'un flux lumineux soit uniquement d'origine vagale, puisqu'il disparaît totalement chez le sujet vagotomisé.

Chez les Poissons marins ou dulçaquicoles, il existe une différence nette entre les réactions aux stimulations lumineuses de la Perche (carnassier), qui chasse à vue, et celles de la Carpe (olfactif). Le

Maigre, qui semble se situer entre ces deux groupes, représente ainsi une réaction moyenne (*fig. 19*).

CONCLUSIONS

Les stimulations lumineuses, au niveau des globes oculaires, provoquent chez les Poissons un réflexe d'inhibition cardio-respiratoire. Ce réflexe, de nature vagale, est particulièrement intense chez les Pleuronectes homochromiques (Soles, Flets), alors que chez les Poissons non homochromiques le réflexe est très atténué. Néanmoins, il est plus net chez les Perches (Carnassiers) que chez les Carpes (Omnivores).

CHAPITRE IV

**EFFETS DE LA SALINITÉ DU MILIEU
SUR LA FRÉQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS**

1.1. — INTRODUCTION.

Dans l'étude du comportement physiologique des Poissons, la notion de salinité joue un rôle des plus importants. En effet, un Poisson peut être comparé à un osmomètre dont les branchies seraient les membranes semi-perméables. Aussi, la préadaptation à l'osmorégulation a-t-elle déterminé, en grande partie, ceux qui étaient capables de passer du milieu marin dans les habitats saumâtres ou en eau douce, et inversement. Il est possible d'envisager qu'au cours du lent déroulement des ères géologiques, les variations progressives du milieu extérieur sont intervenues, sans doute, dans la répartition géographique des espèces. Les auteurs admettent généralement que les eaux marines se concentrent depuis la formation des océans et des mers; ils en ont déduit que la concentration en sels du sang chez les Poissons, correspondrait à la salinité du milieu dans lequel ils ont apparu. Puis, la concentration saline des mers et océans augmentant, ces animaux auraient maintenu une certaine indépendance de leur milieu intérieur grâce à ces mécanismes régulateurs de plus en plus complexes.

Les Poissons d'eau douce ont un milieu intérieur fortement hypertonique ($\Delta = 0,50^\circ \text{C}$ en moyenne) par rapport au milieu extérieur. Selon les lois de l'osmose, l'eau ambiante ($\Delta = 0,20^\circ \text{C}$) pénètre constamment dans l'organisme, principalement par les branchies, et secondairement au niveau de la peau et des muqueuses de l'appareil digestif. Les Poissons dulçaquicoles sont donc continuellement envahis par un lent courant d'eau qu'il est nécessaire d'éliminer. Ces animaux n'éprouvent donc pas le besoin de boire [SMITH, 1930] et d'autre part, leurs reins glomérulaires interviennent d'une manière efficace, en excréant une urine abondante (100 à 200 ml par kg et par jour).

Bien que très diluée, cette urine est hypertonique par rapport à l'eau douce, d'où une perte continue de sels par excrétion. Pour compenser cette déminéralisation, un apport est indispensable : alimentation, jeûne par l'autophagie, sélection au niveau de certaines cellules de l'épithélium branchial [KEYS et WILMER, 1932].

Dans le cas des Poissons marins, il faut distinguer les Téléostéens des Sélaciens. Les Téléostéens marins se trouvent dans des condi-

tions inverses de celles des Poissons d'eau douce. En effet, la pression osmotique de leur milieu intérieur ($\Delta = 0,70^\circ \text{C}$) est très inférieure à celle du milieu ambiant ($\Delta = 2^\circ \text{C}$); aussi, ces Poissons marins doivent-ils lutter contre une déshydratation permanente.

Pour faire face à cette soustraction continue d'eau, les Poissons éprouvent la nécessité de boire abondamment. Naturellement, cette eau de mer absorbée par le tube digestif est très hypertonique. Les Poissons luttent contre cette hyper-minéralisation, par deux mécanismes essentiels. D'abord, par une sélection des ions au niveau de la paroi de l'intestin [SMITH, 1932]: une partie des ions bivalents est éliminée par la voie intestinale, l'autre partie par la voie urinaire. Les ions monovalents pénétrant dans l'organisme sont éliminés au niveau des branchies. Les reins, dont la structure devient progressivement aglomérulaire, sécrètent une urine peu abondante (3 ml par kg et par jour) et isotonique par rapport au milieu intérieur.

Les phénomènes osmotiques rapprochent les Sélaciens marins des Téléostéens d'eau douce. En effet, chez les Poissons cartilagineux, le milieu intérieur ($\Delta = 2,2^\circ \text{C}$) est légèrement hypertonique par rapport au milieu extérieur ($\Delta = 2^\circ \text{C}$). Cette particularité est due à la faculté curieuse d'accumuler dans le sang un produit de déchet: l'urée (20 à 25 g par litre); de ce fait, il tend à s'établir un faible courant d'eau, du milieu extérieur vers le milieu intérieur, les reins ne réalisant qu'une faible déshydratation qui aboutit à la sécrétion d'une petite quantité d'urine, légèrement hypotonique par rapport au sang.

En rapport avec ce comportement, l'écologiste distingue :

— les sténohalins, qui vivent toujours dans des eaux dont la teneur en sels ne varie qu'entre des limites très étroites : on y rencontre la majorité des Poissons d'eau douce, et bon nombre de Poissons marins.

— les euryhalins, qui peuvent passer de l'eau douce dans l'eau salée ou inversement; ce sont les Poissons des estuaires et les Poissons migrateurs amphibiotiques.

De nombreux auteurs ont étudié les relations entre la salinité et le milieu intérieur, et ils ont reconnu la complexité des mécanismes qui assurent l'osmorégulation, en mettant en jeu des facteurs externes et internes.

Il n'est pas dans notre intention d'analyser les principaux travaux parus depuis BERT [1883] et relatifs à la physiologie des Poissons sténohalins et euryhalins. Nous nous contenterons de citer chronologiquement les thèses et mémoires consultés sur ce sujet : GUEYLARD [1924], DUVAL [1925], KEYS [1931], RAFFY [1932], BOUCHER-FIRLY [1935], FONTAINE et CALLAMAND [1936], SECONDAT [1953], CORDIER et LEBLANC [1955], PICKFORD [1957], VESELOV [1958], LELOUP-HATEY [1959].

Malgré le grand nombre de travaux effectués jusqu'à présent sur ce sujet, les mécanismes cardio-respiratoires n'ont pas fait l'objet d'études approfondies.

Toutefois, LHOTTE [1945] observa chez les Civelles subissant un brusque transfert d'un milieu hypotonique dans un milieu hypertonique, un ralentissement du rythme cardiaque par augmentation du tonus vagal. La technique utilisée était assez rudimentaire, puisque l'auteur mesurait la fréquence des battements cardiaques par observation directe, grâce à la transparence relative des tissus.

L'étude de ce problème a été reprise par nos soins, en utilisant la technique électrocardiographique [SERFATY et LABAT 1960 et 1961].

Notre travail comprend :

- une étude sur les Téléostéens marins,
- une étude sur la Carpe (Téléostéen d'eau douce),
- une étude sur l'Anguille (Téléostéen migrateur amphibiote).

4.2. — ÉTUDE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS MARINS.

Nous avons expérimenté sur des Muges et des Grisets, Poissons communs dans le bassin d'Arcachon. Selon les espèces, les Muges ou Mulets s'adaptent plus ou moins aisément aux variations de salinité; on peut les trouver dans les eaux marines, les eaux saumâtres et même les eaux douces.

Nous avons utilisé notamment : le Mulet ramada, qui s'acclimata fort bien dans les eaux douces et remonte au printemps les fleuves et les canaux; le Mulet doré, qui reste en général dans les eaux marines et saumâtres, et enfin le Griset, qui supporte mal les variations de salinité.

C'est avec des Muges et des Grisets fournis par les soins de la Station de Biologie marine d'Arcachon, que nous réalisâmes (juillet et août 1959) nos expériences. Elles ont porté sur 28 Muges et 8 Grisets. Le poids des Muges oscillait entre 200 et 500 g, celui des Grisets entre 100 et 175 g.

Les laboratoires de cette station, possédant des installations en eau douce (eau de ville) et en eau de mer, nous avons eu toutes facilités pour effectuer les mélanges désirés. La valeur de la mesure de salinité totale, après correction de température, est donnée par densimétrie. Des dosages chimiques de la salinité, par la technique au nitrate d'argent, révèlent des différences d'environ 1 à 2 pour 1 000 entre les valeurs obtenues par ce procédé et celles lues au densimètre, différences pratiquement négligeables.

Les mélanges eau de mer - eau douce se font dans l'aquarium même où se trouve le sujet à expérimenter, afin d'éviter tout réflexe

FIG. 20. — *Mugil capito*. Passage eau de mer - eau douce — T° : 24° C.
En trait plein : fréquence cardiaque. — En pointillé : fréquence respiratoire.
— d : dissociation auriculo-ventriculaire.

du type aérocardiaque. Le passage brutal en eau douce se réalise en 7 à 10 minutes. Les sujets sont maintenus dans un grillage, sans contrainte, et reliés par des électrodes à l'électrocardiographe. L'ensemble des expériences est réalisé à des températures variant entre 22° et 24° C. Les mesures du pH nous ont donné :

- pour l'eau de mer (bassin d'Arcachon) pH = 8,1
- et pour l'eau douce (eau de ville) pH = 7,9.

L'oxygénation du milieu, déterminée par la technique Nicloux-Winkler à 22° C, correspondait :

- pour l'eau de mer à 4,7 ml par litre,
- et pour l'eau douce à 4,9 ml par litre.

Les différences obtenues entre les deux milieux sont trop faibles, pour que le facteur pH ou l'oxygénation intervienne dans une action chronotrope ou tonotrope quelconque. Dans nos expériences, seul le facteur « dessalure » doit être pris en considération.

4.2.1. — Étude de la fréquence cardiaque.

Dans ces conditions expérimentales, et avant de faire varier la salinité, nous avons observé l'E.C.G. et la fréquence cardiaque des différentes espèces étudiées.

FIG. 21. — *Mugil auratus*. Passage eau de mer - eau douce — T° : 20° C.
En trait plein : fréquence cardiaque. — En pointillé : fréquence respiratoire.

L'E.C.G. possède les caractéristiques communes à tous les Téléostéens : le tracé pentaphasique, l'onde *T* espacée du complexe *QRS*. et la légère arythmie.

La fréquence cardiaque, évaluée à la température de $22-24^{\circ}$ C, après repos des sujets placés dans un aquarium marin à eau courante, est :

- pour *Mugil capito*, en moyenne 47 ± 6 (valeurs extrêmes 42-58, nombre d'individus expérimentés : 10),
- pour *Mugil auratus*, en moyenne 69 ± 4 (valeurs extrêmes 63-72, nombre d'individus expérimentés : 11),

— pour *Cantharus cantharus*, en moyenne 94 ± 8 (valeurs extrêmes 70-112, nombre d'individus expérimentés : 5).

Entre les limites de poids comprises entre 200 et 500 g, il ne semble pas y avoir, chez les Muges, de corrélations entre la fréquence cardiaque et le poids de l'animal.

Notons que le réflexe aéro-cardiaque est fortement positif chez les trois espèces étudiées.

4.2.2. — Influence des variations brusques de salinité.

La durée de la résistance, lors d'un passage rapide de l'eau de mer à l'eau courante douce, est :

— pour *Mugil capito*, en moyenne $9 \text{ h } 28 \pm 2 \text{ h } 15$ (chiffres extrêmes 5 h 15 à 14 h 25, nombre d'individus 10),

— pour *Mugil auratus*, en moyenne $4 \text{ h } 04 \pm 1 \text{ h } 40$ (chiffres extrêmes 2 h 10 à 8 h 07, nombre d'individus 11),

— pour *Cantharus cantharus*, en moyenne $1 \text{ h } 32 \pm 20$ minutes (chiffres extrêmes 1 h 32 à 1 h 56, nombre d'individus 5).

Ces résultats sont parfaitement en accord avec le mode de vie de ces Poissons, *Mugil capito* étant le plus euryhalin, *Cantharus cantharus* le plus sténohalin.

Ainsi qu'en témoignent les figures 20, 21, 22 et 23, le passage rapide de l'eau de mer à l'eau douce produit des modifications électrocardiographiques importantes, qui permettent de distinguer trois phases :

Dans une première phase, une tachycardie apparaît en même temps qu'une polypnée. La fréquence cardiaque passe en moyenne :

— de 47 à 103 chez *Mugil capito*, soit une augmentation de 123 %.

— de 69 à 102 chez *Mugil auratus*, soit une augmentation de 47 %.

— de 94 à 126 chez *Cantharus cantharus*, soit une augmentation de 33 %.

Au cours de cette première phase, notre attention a été plus particulièrement attirée par les relations pouvant exister entre : la tachycardie potamotoque, la tonicité vagale et l'augmentation pondérale des sujets.

Les résultats ainsi obtenus semblent être en rapport avec l'euryhalinité des sujets, c'est-à-dire avec leur osmo-régulation, ce qui invite à se demander dans quelle mesure le système nerveux peut intervenir.

Il est bien établi que chez les Téléostéens, le système vagal régit une grande partie de la physiologie cardiaque, avec une tonicité vagale plus faible chez les Grisets (sténohalins) que chez les Muges (euryhalins).

Cependant, au cours de ces « dessalures », il ne semble pas que ces inhibitions vagales soient entièrement à l'origine des modifications cardiaques : en effet, après action d'un anesthésique

FIG. 22. — *Cantharus cantharus*. Passage eau de mer - eau douce — T° : 22° C.
En trait plein : fréquence cardiaque. — En pointillé : fréquence respiratoire.

(M.S. 222 - Sandoz à la concentration de 1/10 000) pendant deux minutes et à la température de 22° C, un *Mugil capito* réagit encore très nettement aux variations brutales de salinité. Une tachycardie « potamotique » apparaît, malgré l'anesthésie.

L'augmentation de poids observée chez ces Poissons, lorsqu'ils sont immergés en eau douce, est très probablement due à une pénétration de l'eau par les branchies. Ce courant d'eau pourrait augmenter le volume sanguin et déterminer une distension sino-auriculaire. Si ces faits sont réels, l'existence d'un réflexe analogue au réflexe de Bainbridge et Mac Dowal se poserait. En effet, rappelons qu'en 1915 BAINBRIDGE montra, chez le Chien, que l'injection de solutions salines ou sanguines dans le bout central de la veine jugulaire, provoque une augmentation de la pression veineuse, suivie d'une accélération cardiaque. Durant ces expériences, la pression artérielle reste stable ou ne s'élève que modérément, l'accélération du rythme respiratoire n'accompagnant ces phénomènes que d'une façon inconstante. L'accélération du rythme cardiaque, consécutive à l'accroissement du retour veineux, est de nature réflexe puisqu'elle ne se produit plus après section des pneumogastriques; ce phénomène tire son origine d'influx venus du cœur et transmis par le vague.

Chez les Téléostéens soumis à une très forte dessalure, peut-on établir une relation entre l'augmentation de poids due à la pénétration de l'eau, la tachycardie, et l'effet vagal d'origine centrale ? Existe-t-il, dans la paroi du sinus ou de l'auricule, des baro-récepteurs à rôle sensitif, qui seraient stimulés soit par des modifications de pression, soit par des zones réflexogènes sensibles aussi à des variations de même ordre ? Dans le cas d'un réflexe du type Bainbridge et Mac Dowal, la tachycardie serait alors due à une diminution du tonus vagal par compression excessive.

Au cours du passage « eau de mer - eau douce », un second phénomène pouvant se superposer à la tachycardie primitive serait à envisager. Une altération des branchies provoquerait une anoxie progressive. Les centres respiratoires et cardio-modérateurs alors excités, détermineraient, d'une part, une polypnée visible sur les tracés *a* et *b* de la figure 23, et d'autre part, une tachycardie secondaire ou rajoutée due à l'anoxie lente.

Dans une seconde phase, la tachycardie s'estompe progressivement, la bradycardie s'instaure, accompagnée d'une diminution importante de l'amplitude et de la fréquence des mouvements operculaires.

La disparition de la tachycardie serait à rapprocher d'un phénomène secondaire, la chute du poids corporel observée chez les Poissons euryhalins [DUVAL, 1925, et RAFFY, 1932, 1958], au cours de dessalures rapides. Le réflexe baro-cardiaque serait ainsi amené

à disparaître et la bradycardie dominerait d'autant plus que le fonctionnement branchial serait plus défectueux (anoxie aiguë). L'anoxie progressant, le centre respiratoire de plus en plus intoxiqué deviendrait de moins en moins sensible, d'où la chute de la fréquence respiratoire. L'arrêt complet des mouvements operculaires provoque très souvent une tachycardie secondaire prémortelle, due au blocage par intoxication des centres respiratoires et cardio-modérateurs.

Dans une troisième phase ou phase prémortelle, la forme et la fréquence des déflexions sont profondément modifiées.

On observe les anomalies suivantes :

(Une onde *T* à aspect acuminé, puis aplati, et pouvant s'inverser; des arythmies, des blocs auriculo-ventriculaires généralement partiels, un allongement de l'espace *QRS* et *PR* puis, dans un stade ultime, disparition de l'accident *P* (infarctus auriculaire) et de *QRS* (fig. 23, tracés a-i).)

Ces anomalies sont en rapport avec des troubles très importants de la fonction osmo-régulatrice du milieu intérieur. Les fonctions sécrétrices d'ions monovalents par les branchies, et d'excrétion d'ions bivalents par les voies intestinales, sont profondément modifiées. Des altérations électrocardiographiques seraient peut-être le reflet de troubles de la kaliémie et de la calcémie.

BLONDEAU [1958] a montré, chez le Lapin, que l'anoxie aiguë expérimentale pouvait aussi provoquer des troubles très nets de la repolarisation dans les dérivations précordiales, troubles en rapport avec une hyperkaliémie; ces perturbations seraient comparables à celles que nous signalons.

Ainsi le passage brutal de l'eau de mer à l'eau douce déclenche chez *Mugil capito*, *Mugil auratus* et *Cantharus cantharus* :

- une tachycardie précoce suivie d'une bradycardie aboutissant à des anomalies très importantes des accidents électrocardiographiques,
- un arrêt complet des mouvements operculaires, qui précède toujours un fort collapsus cardiaque, aboutissant très rapidement à la mort.

La tachycardie serait d'autant plus durable que le sujet serait plus euryhalin. Un réflexe similaire à celui de Bainbridge et Mac Dowal et une faible anoxie, sont suggérés pour expliquer la tachycardie potamotoque. Une anoxie plus importante serait responsable de l'apparition de la bradycardie.

Les troubles de l'osmorégulation, auxquels s'ajoutent ceux dus à une importante anoxie prémortelle, ont été soupçonnés d'être à l'origine des anomalies électrocardiographiques.

FIG. 23. — Tracés montrant les différentes anomalies électrocardiographiques observées au cours des variations de la salinité.
 Tracés a et b — Asynchronisme entre les mouvements respiratoires (grandes ondulations) et les battements cardiaques chez *Mugil auratus* — T° : 20° C.
 Tracé c — Acumination de l'onde T chez *Mugil auratus* 2 heures après son passage en eau douce — T° : 20° C.
 Tracé e — Inversion de l'onde T chez *Mugil auratus* 4 heures 30 après son passage en eau douce — T° : 20° C.
 Tracé f — Forte arythmie et inversion de T chez *Mugil capito* 7 heures 30 après son passage en eau douce. — T° : 24° C.
 Tracé g — Bloc auriculo-ventriculaire chez *Mugil capito* 7 heures 45 après son passage en eau douce — T° : 24° C.
 Tracé h — Forte arythmie chez *Cantharus cantharus* 3 heures après son passage en eau douce — T° : 22° C.
 Tracé i — Bloc auriculo-ventriculaire chez *Cantharus cantharus* 4 heures 30 après son passage en eau douce — T° : 22° C.

4.3. — ÉTUDE CHEZ LA CARPE.

Après avoir expérimenté sur des Poissons marins, nous avons cherché à connaître les réactions électrocardiographiques chez la Carpe, Poisson sténohalin dulçaquicole, soumis à des variations de salinité [LABAT et SERFATY 1961].

Nous opérons sur dix huit Carpes miroir d'un poids variant entre 300 et 400 g. Chaque expérience est accompagnée d'une expérience témoin : soient deux sujets, provenant d'un même lot, placés côte à côte dans deux bacs en verre identiques contenant une eau aérée et épurée de la même façon par des filtres sur charbon, fonctionnant sous air comprimé. L'ensemble de ce dispositif double est placé à l'obscurité : la température reste constante, à un degré près, pendant la durée des expériences qui peuvent se prolonger pendant dix jours. Les sujets immobilisés paraissent être ainsi dans de bonnes conditions expérimentales. Les électrodes sont reliées aux enregistreurs placés dans une pièce contiguë. La fréquence des accidents électrocardiographiques est ainsi aisément mesurée, sans perturber le repos des animaux en expérience.

Les valeurs des concentrations en sels ont été choisies (6 et 10/1 000) d'après les constatations faites par DUVAL [1925], FONTAINE et CALLAMAND [1946]. Ces auteurs ont remarqué que lorsque la Carpe est transportée de l'eau douce en eau salée, le point de congélation de la solution saline étant élevé ($\Delta = 0,90^{\circ} \text{C}$), on observe une augmentation du nombre des hématies par déshydratation rapide et concentration de la masse sanguine. L'accroissement de salinité, entraînant une chute très notable de la consommation d'oxygène, soumet le Poisson à un état subasphyxique. Au contraire, si la solution est moins concentrée bien qu'encore hypertonique ($\Delta = 0,65^{\circ} \text{C}$), le sujet résiste bien.

Nous avons donc choisi les concentrations de 10 pour 1 000 en sels marins ($\Delta = 0,62^{\circ} \text{C}$) aux températures de $18-19^{\circ} \text{C}$ et $21-23^{\circ} \text{C}$, et 6 pour 1 000 ($\Delta = 0,40^{\circ} \text{C}$) aux températures de 18°C et $21-22^{\circ} \text{C}$.

La lecture du graphique 24, établi d'après une expérience type de salinité 10/1 000 à la température de $18,5^{\circ} \text{C}$, permet de distinguer 3 phases électrocardiographiques.

— Une phase de tachycardie précoce et fugace, qui apparaît brusquement lorsque le sujet entre en contact avec le milieu saumâtre; pour expliquer cette élévation de fréquence électrocardiographique, il semble qu'il faille penser à une tachycardie d'origine asphyxique. En effet, nous verrons dans un chapitre ultérieur que l'anoxie lente et progressive provoque le même phénomène.

— Une phase de bradycardie durable, liée à une altération branchiale, qui serait entretenue par suite d'une anoxie chronique. En

effet, RAFFY [1932] CORDIER et LEBLANC [1955], ont montré que les variations de salinité s'accompagnent d'une diminution de la consommation d'oxygène, une asphyxie aiguë déterminant une bradycardie durable (voir chapitre V).

— Une seconde crise tachycardique tardive, qui apparaît entre 38 et 48 heures après le changement de salinité.

Cette constatation est à rapprocher des résultats acquis dès 1946 par FONTAINE et CALLAMAND. Ces auteurs obtinrent, chez la Carpe, dans les 48 heures qui suivirent, un changement de salinité, une chute importante du nombre d'hématies suivie d'un retour à la normale. Selon ces auteurs, le mécanisme serait le suivant dans le cas de solutions peu concentrées ($\Delta = 0,60^{\circ}\text{C}$ et $0,65^{\circ}\text{C}$) : la soustraction d'eau provoquée par le jeu des forces osmotiques entraîne une sensation de soif et le sujet boit. La Carpe avale donc de l'eau salée, et la concentration molaire du milieu intérieur s'élève progressivement, jusqu'à ce que se réalise un équilibre; de ce fait, la masse sanguine augmente. Peut-on alors prendre en considération, d'une part l'existence de cette tachycardie tardive, et d'autre part l'augmentation de cette masse sanguine ? Peut-on établir un parallélisme entre ces deux phénomènes, et concevoir l'apparition d'un réflexe cardiaque analogue à celui décrit par BAINBRIDGE [1915] ? Nous reviendrons sur ce dernier point ultérieurement.

Que se passe-t-il lorsque la concentration saline et la température du milieu varient ? Nous avons d'abord observé que les fréquences cardiaques, à 18°C , sont moins importantes à la concentration de 6/1 000 en sels marins, qu'à la concentration de 10/1 000 (fig. 24 et 25). En effet, en augmentant la température, les réactions obtenues sont identiques à celles que l'on observe pour des concentrations plus élevées.

Des solutions salines à 10/1 000 (fig. 26) à la température de $22-23^{\circ}\text{C}$, font disparaître, chez les Carpes, la troisième phase expérimentale (tachycardie tardive). Tout se passe comme si le sujet était placé dans un milieu plus concentré; dans ce cas, la bradycardie secondaire et persistante détermine la mort du sujet.

En effet, RAFFY [1952] a constaté que, chez de petites Carpes placées en eau salée, le refroidissement ralentit la déshydratation, tandis que l'élévation de la température abrège la survie et accélère la fuite en eau, à la manière d'une solution plus concentrée en sel. Il serait intéressant de faire une étude des réactions cardiaques des Poissons sténohalins maintenus dans un milieu de salinité déterminée, en faisant varier systématiquement les conditions de température. On pourrait peut-être y trouver l'un des mécanismes possibles de l'adaptation à ces milieux si différents que sont l'eau de mer et l'eau douce. En particulier, l'action des basses températures sur le métabolisme général devrait favoriser ces adaptations.

FIG. 24. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez la Carpe mise dans un milieu ayant une salinité en sel marin de 10 ‰ — T° : 18°C .
E : sujet en expérience.
T : sujet témoin.

FIG. 25. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez la Carpe mise dans un milieu ayant une salinité de 6 ‰ — T° : 18°C .
E : sujet en expérience.
T : sujet témoin.

FIG. 26. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez la Carpe mise dans un milieu ayant une salinité de 10 ‰ — T° : 23°C .
E : sujet en expérience.
T : sujet témoin.

Ainsi, le passage brutal de l'eau douce dans l'eau saumâtre (10/1 000 de sels marins) à 18° C déclenche, chez *Cyprinus carpio*, une tachycardie secondaire et tardive, qui apparaît 36 à 48 heures après le changement de salinité. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer les diverses réactions enregistrées, à savoir : le contact brutal avec le milieu salin, l'anoxie, et le réflexe probablement déclenché par une hypervolémie.

4.4. — ÉTUDE CHEZ L'ANGUILLE.

L'Anguille, Poisson migrateur, amphibiotique et thalassotoque, a toujours été considéré comme étant typiquement euryhaline.

Nous avons expérimenté sur 27 Anguilles jaunes, d'un poids variant entre 100 et 200 g, en provenance du Bassin d'Arcachon.

Afin d'éviter tout déplacement des électrodes, les sujets sont contenus, par trois points superficiels, dans un fin grillage en matière plastique qui épouse leur forme sans les contraindre.

Nos premières expériences, en effet, avaient été perturbées par des mouvements ondulatoires corporels provoquant la disparition du mucus cutané, par frottement de l'animal contre le grillage plastifié; la fixation réussit à atténuer les causes de ces perturbations (la technique des électrodes fixes n'était pas encore utilisée à cette époque).

Nous laissons le Poisson pendant 24 heures dans une demi-obscurité et à l'abri de toute perturbation, pour obtenir une relative stabilisation des fréquences cardiaques et respiratoires.

Le passage de l'eau de mer à l'eau douce se fait en 15 minutes environ.

Fig. 27. — Courbes montrant les réactions cardio-respiratoires chez l'Anguille lors de son passage de l'eau de mer en eau douce — T° : 18° C.
C : fréquence cardiaque.
R : fréquence respiratoire.

La figure 27 montre qu'après une phase de légère tachycardie, s'instaure une régulation progressive de la fréquence cardiaque. Ces phénomènes sont un peu masqués par l'agitation motrice des sujets. Cependant, la comparaison avec les autres Poissons marins expérimentés est significative (fig. 20, 21 et 22); en particulier la tachycardie potamotoque y est relativement peu accentuée.

L'importance du mucus cutané dans les mécanismes d'euryhalinité ayant été mise en cause [BOUCHER-FIRLY 1935], nous avons effectué une dizaine d'expériences chez des sujets dont le mucus avait été en partie supprimé, avant leur transfert de l'eau de mer dans l'eau douce. Une tachycardie, comparable à celle observée chez les Poissons sténohalins, s'instaure alors, suivie par une chute rapide des fréquences cardiaques et respiratoires aboutissant à la mort du sujet (4 à 6 heures).

Tableau III : Tableau synoptique, schématisant les réactions circulatoires et respiratoires, chez les Poissons euryhalins et chez les Poissons sténohalins, au cours des variations brusques de la salinité du milieu.

MODIFICATIONS SALINES DU MILIEU		
	Poissons euryhalins	Poissons sténohalins
OSMOREGULATION	Masse sanguine	→ Peu variable
		Augmentation ↓ Réflexe baro-sinusal ↓ Cœur → Tachycardie
	Branchies	→ Peu altérées
		Altération ↓ Anoxie lente → Polypnée Au début ↓ Anoxie rapide → Apnée A la fin ↘ Bradycardie ↓ Mort

L'autopsie de ces animaux montre que leur cavité abdominale est envahie par un liquide aqueux. L'Anguille jaune, sans mucus, se comporte comme un Poisson sténohalin. Dans ce cas aussi, l'augmentation de la masse sanguine pourrait être une explication plausible de la tachycardie potamotoque.

Ainsi, le passage rapide de l'eau de mer dans l'eau douce ne provoque chez l'Anguille jaune intacte, qu'une légère tachycardie suivie d'une rapide stabilisation de la fréquence cardiaque. Ceci nous permet de résumer dans le tableau III, les phénomènes circulatoires et respiratoires que nous avons observés chez les Téléostéens, au cours de nos expériences sur les variations brusques de salinité.

4.5. — RÉACTIONS CARDIAQUES AUX VARIATIONS DE LA MASSE SANGUINE.

Au cours des modifications expérimentales de la salinité du milieu, nous avons émis l'hypothèse d'une tachycardie liée à une augmentation possible de la masse sanguine. Le but de cette étude est de la vérifier, en faisant appel à la recherche des mécanismes envisagés chez d'autres espèces [LABAT, RAYNAUD et SERFATY, 1961].

Depuis longtemps, on sait que chez les Mammifères, la pléthore sanguine veineuse entraîne généralement une élévation de la fréquence et du débit cardiaque.

Le premier, BAINBRIDGE [1915] eut le mérite d'attirer l'attention sur le déterminisme de ce mécanisme. Il attribua, en effet, à une inhibition de l'action vagale, l'accélération cardiaque observée au cours des hypertensions veineuses. Les travaux effectués depuis n'ont pas permis de généraliser cette explication. D'autre part, chez le Lapin et le Chat, SASSA et MIYAZAKI [1920] n'ont pu obtenir par les mêmes moyens le réflexe cardio-accélérateur. Selon DE GRAFF et SANDS [1925], 50 % des Chiens seulement réagissent à l'hypertension veineuse. BALLIN et KATZ [1941] établissent une discrimination entre les Chiens non anesthésiés et anesthésiés; les premiers répondent régulièrement par une cardio-accélération à la perfusion veineuse, les derniers réagissent de façon beaucoup plus irrégulière. FERGUSON, SHADLE et GREGG [1953] montrent que seules les perfusions rapides sont efficaces, les résultats obtenus avec des perfusions lentes se montrant très variables. COLERIDGE et LINDEN [1955] remarquent que sur dix Chiens, trois seulement présentent le réflexe sans équivoque, les sept autres ne montrent pas d'accélération significative du rythme cardiaque. Chez les Poissons, en s'appuyant sur les activités afférentes et efférentes vagues, LAURENT [1962] émet une hypothèse négative à l'encontre d'un réflexe accélérateur à point de départ auriculaire.

D'autre part, JENSEN [1961] montre que le myocarde d'*Eptatretus stoutii* (cœur branchial énérvé d'une Myxine de Californie) possède un « pace-maker » diffus et sensible à la pression.

Après un certain nombre de tâtonnements sur le choix de divers Téléostéens, Carpes, Tanches, Perches, nous avons utilisé le Poisson-chat dont l'organisation anatomique se prête bien à une telle expérimentation. Nous avons opéré dans un aquarium, à la température de 11-12° C, sur une trentaine de sujets maintenus le ventre à l'air, région cardiaque intacte; seule, la région postérieure, en arrière du septum, était ouverte pour permettre d'atteindre la veine

Fig. 28 — Tracé électrocardiographique montrant une tachycardie provoquée par l'injection de 1 ml de sérum physiologique dans la veine sus-hépatique chez un Poisson-chat (durée de l'injection 20 secondes) — T° : 14° C.

A — Temps en secondes.
B — Electrocardiogramme.

sus-hépatique. La partie antérieure du Poisson baignait dans l'eau afin que le sujet puisse respirer. Des injections de 1 ml de sérum physiologique furent effectuées en 15 ou 20 secondes environ, dans une des veines sus-hépatiques, ce qui revenait à augmenter la masse sanguine de 1/7 environ dans le cas du Poisson-chat; le flacon de sérum était toujours maintenu à la température de l'aquarium.

Les enregistrements électrocardiographiques ont été effectués selon notre technique habituelle.

L'injection rapide de 1 ml de sérum physiologique dans la veine sus-hépatique, entraîne une tachycardie significative de l'ordre de 15 à 50 pour cent (fig. 28). On ne peut que constater la relation qui existe entre cette tachycardie et la pléthore sanguine créée par l'injection. La relation nous semble d'autant plus valable, que nous avons éliminé l'interférence que pouvait produire une tachycardie traumatique, consécutive à l'implantation d'une aiguille. Nous avons en effet attendu que celle-ci disparaisse avant de faire l'injection.

Par suite d'une tachycardie consécutive à la section des nerfs vagues cardiaques ou à l'atropinisation (fig. 29 et 30), la réponse cardiaque est fortement atténuée après l'injection. Notons que la vagotomie produit, au moment où on la pratique, une fugace mais forte bradycardie due à une excitation mécanique traumatique.

Comme l'atropinisation, la section vagale diminue de façon importante la réponse cardiaque à l'injection, mais laisse néanmoins

29

30

31

FIG. 29. — Courbes montrant qu'après atropinisation (A), s'installe une tachycardie persistante due à la suppression du tonus vagal, chez *A. nebulosus* — T° : 11° C. L'injection de 1 ml de sérum physiologique (P) provoque une tachycardie d'autant plus atténuée que la fréquence cardiaque est élevée (comparaison en 1 et 2).

FIG. 30. — Courbes montrant qu'après la section bilatérale des branches cardiaques du vague (S) s'installe une tachycardie plus ou moins persistante (1 et 2) due à la suppression du tonus vagal chez *A. nebulosus* — T° : 11° C. Dans ce cas, l'injection de 1 ml de sérum physiologique (P) provoque aussi une tachycardie atténuée.

FIG. 31. — La fréquence cardiaque augmente avec la température chez le Poisson-chat bivagotomisé.

s'instaurer une légère tachycardie résiduelle. D'une manière plus générale, ceci tendrait à montrer que si la section vagale élève la fréquence cardiaque, elle ne lui confère cependant pas obligatoirement une fréquence maximale.

Des facteurs comme la température peuvent agir directement sur le myocarde; c'est ainsi qu'une élévation de température détermine une tachycardie, même chez les sujets bivagotomisés (fig. 31).

Autrement dit, une tachycardie initiale peut masquer, en partie, l'effet cardiaque dû à une élévation de la masse sanguine. D'ailleurs nous avons observé depuis, sur tous les Téléostéens expérimentés, l'effet tachycardique de la surpression sinusale (Carpe, Tanche, Perche, Sole, etc...).

Pour expliquer le mécanisme de tachycardie consécutive à la pléthore sanguine, plusieurs hypothèses peuvent être envisagées :

... l'élévation de la masse sanguine exerce une activité cardio-accélératrice par inhibition de l'action vagale; dans ce cas, la double vagotomie devrait faire disparaître l'effet résultant de la pléthore sanguine,

... l'augmentation de la masse sanguine aurait un effet sur le myocarde lui-même et spécialement sur le tissu nodal automatique,

— l'intervention mixte du vague et du myocarde peut être aussi envisagée : la réponse à l'effet de pléthore sanguine étant plus nette chez les sujets intacts que chez les sujets bi-vagotomisés, ou atropinisés. En effet, sur un cœur privé de son innervation vagale, cette tachycardie est moins marquée, car elle s'exerce sur un cœur ayant atteint un rythme élevé, du fait de la section des fibres cardio-modératrices. Mais cette tachycardie légère présente néanmoins un grand intérêt, car elle semble montrer que l'élévation de la masse sanguine agit, du moins en partie, sur le tissu responsable de l'automatisme cardiaque. Il n'est donc pas exclu que la réaction cardio-accélératrice résulte d'une action positive de la pléthore sanguine sur le myocarde, action que l'effet vagal serait incapable de contenir.

Ainsi, une augmentation de la masse sanguine déclenche, chez le Poisson-chat, une tachycardie qui s'estompe rapidement. Pour l'expliquer, il semble qu'il faille faire appel peut-être à un réflexe vagal, mais aussi à un effet intra-cardiaque.

Le rythme cardiaque du Poisson, plus encore que celui des Mammifères, résulte surtout de l'action freinatrice des nerfs vagues. Cette vagotonie est variable avec les espèces et les individus. La pléthore sanguine entraînant une élévation de la fréquence cardiaque, laisse supposer une action importante de la dynamique sanguine au niveau du cœur, c'est-à-dire à un processus de « feed-back ». Ce réflexe baro-sinusal serait donc antagoniste de l'inhibition vagale cardiaque chez les Poissons.

CONCLUSIONS

L'étude de l'influence des variations brusques de la salinité sur la fréquence cardiaque des Téléostéens marins ou dulçaquicoles, montre l'existence d'une tachycardie immédiate (Griset, Muges,

Anguille) ou tardive (Carpe) qui se déclenche en milieu hypotonique ou hypertonique. Le caractère de cette tachycardie est très faible chez l'Anguille (euryhaline), moyenne ou forte chez le Grisct (sténohalin) et les Muges (mésohalins). L'apparition de cette tachycardie, provoquée surtout par une augmentation de la volémie, nous a conduit à admettre l'existence d'un « réflexe accélérateur barosinusal ». Ce réflexe antagoniste de l'inhibition cardiaque vagale, joue un rôle important dans la dynamique sanguine au niveau du cœur.

Cependant, les variations rapides de la salinité du milieu déterminent aussi une anoxie, dont les effets viennent accentuer les réactions cardiaques et respiratoires des Poissons sténohalins.

Ainsi, d'une façon générale, bien que les facultés adaptatives soient spécifiques, la plupart des Poissons sont capables de modifier plus ou moins spontanément leur milieu intérieur, sous l'influence d'une hypotonicité ou d'une hypertonicité de leur biotope, pourvu que les changements se produisent d'une façon lente et progressive. Cependant, il existe une certaine limite dans l'efficacité des mécanismes mis en jeu, où seul le facteur temps pourrait permettre la progressivité des processus physiologiques osmorégulateurs, et éviter l'agression anoxique.

CHAPITRE V

**EFFETS DU TAUX D'OXYGÈNE DISSOUS DANS LE MILIEU
SUR LA FRÉQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS**

5.1. — INTRODUCTION

Le milieu aérien reste suffisamment homogène dans sa composition, pour éviter généralement aux êtres qui l'habitent, les problèmes importants des adaptations respiratoires et circulatoires.

Il n'en est pas de même chez les êtres qui puisent dans le milieu aquatique, l'oxygène nécessaire à leur vie. En effet, dans ce milieu et particulièrement en eau douce, la proportion d'oxygène dissous n'est pas constante, car elle peut varier avec les facteurs externes (température, pression atmosphérique). Selon RAFFY [1933], le taux d'oxygène dissous est susceptible de varier de 2 à 7 ml/l, par le simple phénomène de la photosynthèse. Cette variabilité du taux de l'oxygène dissous dans les eaux douces règle en grande partie la répartition des espèces. Les écologistes ont depuis longtemps caractérisé les diverses nappes d'eau et leur peuplement, d'après la teneur en oxygène dissous dans le milieu [THIENEMANN, 1925]. Si les auteurs ont souvent invoqué, pour expliquer la répartition des organismes, la teneur en oxygène dissous ou la vitesse du courant, il faut [ANGELIER, 1961] faire appel à une nouvelle notion : celle du débit de l'eau ou plus spécialement celle du débit de l'oxygène contenu dans cette eau. Il est évident que cette conception permet d'expliquer le peuplement si divers d'une rivière, en Poissons ayant des besoins très différents en oxygène : certains, comme la Carpe, vivent dans des eaux calmes dont la température s'élève rapidement, et qui sont généralement peu oxygénées; d'autres, comme la Perche, choisissent de préférence les eaux de surface ombragées, plus riches en oxygène; enfin quelques-uns, comme le Barbeau, ne peuvent vivre qu'au fond des eaux courantes et peu profondes.

Les besoins des Poissons en oxygène ont fait l'objet de nombreux travaux; nous citerons ceux de : RICHET [1883], HALL [1929], BONNET [1929] BLACK [1940], FRY et HART [1948] PROSSER et coll. [1957], LÆIVESTAD et coll. [1957], SERFATY et RAYNAUD [1957], CORDIER [1958] SATCHELL [1961], SERFATY et WAITZENEGGER [1963], RANDALL et SHELTON [1963], et PEYRAUD et SERFATY [1964].

Des résultats assez fragmentaires résultent de l'analyse des mémoires publiés par les auteurs cités ci-dessus. C'est pour essayer de combler certaines lacunes, que nous nous sommes efforcé d'étudier les effets de l'oxygène dissous dans le milieu extérieur, sur la fréquence cardiaque chez les Poissons.

Le dispositif utilisé (*fig. 32*) comporte essentiellement un aquarium d'expérience hermétiquement clos, dont le couvercle métallique, doublé de caoutchouc, est muni à chaque extrémité d'une arrivée et d'une sortie de l'eau. Cet aquarium est en communication avec deux cuves métalliques d'une contenance d'environ 120 litres. La première est remplie d'eau dont le taux en oxygène varie entre 6,5 à 5 ml/l, suivant la température. La seconde, relativement étanche, est reliée à une bouteille d'azote. Le barbotage de ce gaz permet d'obtenir une eau pauvre en oxygène (1 ml/l). Un ultra-thermostat, placé sur le circuit de distribution de l'eau, maintient la température constante pour chaque espèce étudiée soit : 18°-19° C pour la Carpe, 15°-16° C pour le Barbeau et 12°-13° C pour la Perche.

Les Poissons en expérience sont munis d'électrodes fixes reliées à un électrocardiographe. Les mouvements respiratoires n'ont pas été enregistrés, mais seulement observés.

Le dosage de l'oxygène dissous est effectué à l'aide d'un appareil du type Southern qui réalise des mesures électro-chimiques rapides et précises. Son fonctionnement repose sur la réduction polarographique de la molécule d'oxygène, au niveau d'une électrode constituée par des gouttes de mercure tombant dans l'échantillon de liquide à analyser. Ce système évite ainsi l'appauvrissement en oxygène, localisé au niveau de l'électrode lorsque celle-ci est fixée; la molécule d'oxygène y est alors réduite, et il s'établit une différence de potentiel proportionnelle à la quantité d'oxygène mise en contact avec la surface de l'électrode. L'action interférente de certains ions parasites (tels que les sels de Cu^{++} , Pb^{++} , Zn^{++} , etc...) fut éliminée par l'emploi d'une solution spéciale, ajoutée à l'échantillon d'eau avant l'analyse.

Les variations du taux de l'oxygène dissous pendant les expériences ont été réalisées, soit en interrompant le courant d'eau alimentant l'aquarium, soit au contraire en utilisant une eau pauvre en oxygène. Trois séries d'expériences ont été réalisées sur :

- les effets de l'abaissement progressif du taux d'oxygène dissous dans le milieu,
- l'étude comparative de l'anoxie chez quelques Téléostéens d'eau douce,
- l'ensablement chez la Sole.

FIG. 32. — Appareillage ayant servi pour l'étude de l'anoxie. (aq. : aquarium. — osc. : oscillographe. — ultr. : ultra-thermostat. — cuv. : cuves pleines d'eau pauvre en oxygène. — az. : bouteille d'azote).

5.2. — EFFETS DE L'ABAISSEMENT PROGRESSIF DU TAUX D'OXYGÈNE DISSOUS DANS LE MILIEU.

Nous avons utilisé sept Carpes de 400 à 600 g; les résultats de ces expériences sont mentionnés dans le tableau IV.

Dès la fermeture du robinet alimentant l'aquarium, on obtient un appauvrissement progressif de l'eau en oxygène dissous, et on peut alors noter graduellement l'évolution des fréquences respiratoires et cardiaques.

FIG. 33. — Effets du taux d'oxygène sur les fréquences cardiaques chez la Carpe (T° : 18 - 19° C).

a — crise tachycardique.

b — crise bradycardique.

Comme le montre le tableau IV, une accélération des mouvements respiratoires apparaît chez la Carpe lorsque le taux d'oxygène est voisin de 3 ml/l. Le rythme périodico-cyclique est conservé, bien que les phases d'apnée se raccourcissent de plus en plus. Puis la valeur de la fréquence respiratoire atteint un maximum pour des taux voisins de 2 ml/l. Le rythme périodique disparaît alors complètement et cette polypnée se maintient jusqu'à ce que le taux d'oxygène soit d'environ 1,5 ml/l; au-dessous de cette valeur, il se produit

une diminution de la fréquence des mouvements respiratoires, en relation avec une augmentation de leur amplitude.

Les réactions cardiaques nous semblent plus significatives : on note, chez la Carpe (*fig. 33*) une tachycardie (a) quand le taux d'oxygène se trouve entre 3 ml et 2 ml/l. Puis, à partir de 1 ml/l, s'instaure une bradycardie (b) qui s'accroît avec la raréfaction de l'oxygène dissous dans l'eau. Une dissociation auriculo-ventriculaire apparaît généralement après cinq à six heures de forte anoxie; la fréquence ventriculaire diminue rapidement, tandis que celle de l'oreillette se maintient plus longtemps. L'activité électrique cardiaque cesse après plus de sept heures d'asphyxie; elle persiste toujours plus d'une heure après l'arrêt de la respiration.

Ainsi la Carpe adapte-t-elle ses mécanismes circulatoires et respiratoires en fonction de l'intensité de l'anoxie¹.

Les modifications de l'E.C.G. traduisent aussi des troubles produits par une mauvaise oxygénation du myocarde. Ces perturbations se manifestent au niveau de la conduction auriculo-ventriculaire, de la conduction intra-ventriculaire et dans la repolarisation ventriculaire.

Les troubles de la conduction auriculo-ventriculaire sont caractérisés par l'allongement de *PR*, dont la valeur double après 4 à 5 heures d'anoxie (0,06 sec. à 0,12 sec.); l'allongement de *PR* s'accroît au moment de la dissociation auriculo-ventriculaire.

Les troubles de la conduction intra-ventriculaire sont caractérisés par un complexe *QRS* élargi, croché ou épaissi; ces troubles s'accroissent durant la période prémortelle et sont alors accompagnés d'une diminution de l'amplitude de *QRS*.

Les troubles de la repolarisation sont encore plus significatifs. Au début de l'anoxie, l'amplitude de l'onde *T* augmente, puis on observe un allongement de l'espace *QT* et enfin une diminution progressive de l'onde *T* jusqu'à ce qu'elle ne soit plus discernable (infarctus du myocarde chez les Mammifères).

Ces modifications de la fréquence cardiaque, observées lors de l'anoxie, nous ont amené à rechercher le rôle du vague. Ainsi, après avoir expérimenté sur les Carpes intactes, deux sujets vagotomisés furent utilisés, afin de déterminer le rôle du système vagal cardiaque au cours de l'anoxie. Soumises aux conditions précédentes, les Carpes vagotomisées montrent un ralentissement très progressif de leur rythme cardiaque, qui diffère de la bradycardie importante et

1. Remarque : chez les Homéothermes, l'asphyxie provoque une polyglobulie [BINET et WILLIAMSON 1926]; ce phénomène a aussi été observé chez les Poïkilothermes et en particulier chez les Poissons [BONNET 1929].

Le tableau V montre les numérations globulaires effectuées chez la Carpe aux mêmes heures de la journée (entre 16 h et 20 h), afin d'éviter l'influence d'un cycle circadien [BAUDIN 1933].

immédiate notée chez les sujets témoins (tableau VI, *fig. 34*). Ceci confirme l'origine vagale de la bradycardie réflexe anoxique.

Ces diverses observations suggèrent quelques commentaires.

Les réactions respiratoires précèdent toujours les réactions cardiaques. Il semble donc que les centres respiratoires bulbaires soient plus sensibles au déficit en oxygène que les centres cardiaques. De plus, il semble y avoir entre eux une relative indépendance. En effet, la valeur de la fréquence respiratoire continue à augmenter, tandis que l'intensité de la tachycardie s'estompe. Ceci prouve qu'intervient, au cours de l'anoxie, une dissociation fonctionnelle précoce des centres respiratoires et cardiaques. Nous étudierons d'ailleurs les rapports entre ces centres dans le chapitre VIII.

Quant à l'origine de ces réponses respiratoires à l'anoxie, elle semble devoir être attribuée, comme chez les Mammifères, au déficit en oxygène au niveau des centres bulbaires. La chute des valeurs de la fréquence des mouvements operculaires correspond vraisemblablement à un début d'intoxication des centres respiratoires.

Les réactions cardiaques à l'anoxie, tachycardie puis bradycardie, semblent être provoquées par des mécanismes distincts.

Une réaction propre au myocarde permet d'expliquer le phénomène tachycardique. En effet, HARRIS et MATLOCK [1947] ont montré que, chez le Chien, une anoxie lente provoque un abaissement du seuil d'excitabilité du myocarde (effet bathmotrope positif) et une augmentation de la vitesse de conduction à travers le myocarde (effet dromotrope positif). Ces deux effets conjugués peuvent expliquer la tachycardie anoxique chez les Vertébrés supérieurs. On peut donc rationnellement admettre l'apparition de phénomènes analogues, chez les Poissons.

Quant à la bradycardie anoxique, elle présente les caractères de soudaineté et de persistance d'un réflexe vagal.

Il semble que l'origine de la réponse bradycardique provienne de récepteurs sensibles au déficit en oxygène, le mécanisme ne se déclenchant que lorsque le taux atteint 1,5 ml/l.

Chez les Poissons, les centres cardiaques bulbaires seraient donc très informés sur la teneur en oxygène dissous dans le milieu. Ces informations se feraient peut-être au niveau des branchies et atteindraient le bulbe par la voie afférente, le nerf vague cardiaque étant la voie efférente. En effet, la vagotomie supprime la bradycardie réflexe provoquée par un taux très bas en oxygène dissous. Le sujet vagotomisé ne réagit alors que par une bradycardie très progressive de type métabolique (*fig. 34*). Ce fait a été confirmé par RANDALL et SHELTON [1963] qui ont réussi à supprimer la bradycardie réflexe anoxique chez les Tanches atropinisées.

Ces réactions cardiaques, provoquées par les fortes anoxies, ont été observées depuis longtemps chez les Mammifères. On retrouve cette bradycardie réflexe sous forme d'une adaptation, chez les

Mammifères marins pendant la plongée [PORTIER, 1938, SCHOLANDER, 1940]. Elle est aussi observée, au cours de l'immersion, chez les Oiseaux à mœurs aquatiques [BOND, DOUGLAS et GILBERT, 1961].

FIG. 34. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez la Carpe pendant l'anoxie aiguë. Comparaison entre les réactions chez les Carpes vagotomisées et les Carpes intactes (T° : 18° - 19° C).

- a — crise tachycardique.
- b — réflexe vagal anoxique.
- c et d — essai d'adaptation à l'anoxie.
- e — bradycardie prémortelle.

De même, chez les Poissons émergés, ce phénomène correspond au réflexe aéro-cardiaque [SERFATY et RAYNAUD, 1957, LEIVESTAD et coll. 1957, GAREY 1962].

Les réactions cardiaques tendraient vers une économie et une utilisation plus rationnelle de l'oxygène disponible. En effet, au cours de la bradycardie, l'hémoglobine sanguine s'oxygène au niveau des branchies; dans ces conditions seul compte le gradient de tension d'oxygène existant entre le courant de ventilation et le sang, la polypnée et l'hyperpnée ayant pour résultat d'augmenter le volume d'eau passant au niveau des branchies, afin de compenser la pauvreté relative de cette eau en oxygène, par une augmentation du débit.

La Carpe restreint au minimum toutes ses activités physiques par une immobilité presque complète, sauf au niveau de l'appareil respiratoire. En effet, lors d'une forte anoxie, la réalimentation de l'aquarium avec un débit d'eau suffisant, normalement oxygéné,

35

36

FIG. 35. — Courbes moyennes des réactions cardiaques pour différentes anoxies chez la Carpe.

(1) — Anoxie lente : alimentation de l'aquarium d'expérience avec de l'eau à 3 ml d'oxygène/litre sous un débit de 12 litres/heure — T° : 19° C. 5 Carpes (test de Fischer. F : 12,2).

(2) — Anoxie moyenne : taux d'oxygène dissous dans l'eau 2 ml/litre — débit 12 litres/heure — T° : 19° C. 3 Carpes (test de Fischer. F : 5,13).

(3) — Anoxie forte : taux d'oxygène dissous dans l'eau 1,5 ml/litre — débit 12 litres/heure — T° : 19° C. 3 Carpes (test de Fischer. F : 16.).

(4) — Anoxie aiguë : taux d'oxygène dissous dans l'eau 1 ml à 0,8 ml/litre — débit néant — T° : 19° C.

— Tous les tests sont significatifs au seuil de 1 %.

FIG. 36. — Courbes moyennes des réactions respiratoires aux différentes anoxies chez la Carpe (T° : 19° C.).

(1) — Anoxie lente.

(2) — Anoxie moyenne.

(3) — Anoxie forte.

(4) — Anoxie aiguë.

provoque chez le sujet des modifications respiratoires et cardiaques compensatrices : polypnée et tachycardie.

Ainsi, la Carpe réagit à une anoxie progressive par une tachycardie suivie d'une bradycardie; cette dernière est sans doute la réponse cardiaque la plus importante, face à l'anoxie. Ce mécanisme, d'origine nerveuse vagale, est simultanément renforcé par un ralentissement du métabolisme myocardique, particulièrement observable en milieu anoxique chez les sujets vagotomisés.

5.3. — ÉTUDES COMPARATIVES DE L'ANOXIE CHEZ QUELQUES TÉLÉOSTÉENS D'EAU DOUCE.

Afin de comparer les effets de l'anoxie chez quelques Téléostéens d'eau douce (Carpes, Barbeaux et Perches), nous avons soumis les sujets à des tensions d'oxygène variées, en contrôlant la teneur en gaz dissous, le débit du courant d'eau et la température du milieu.

Compte tenu des résultats obtenus chez la Carpe, nous avons retenu les données suivantes, pour obtenir :

- une anoxie lente, un taux d'oxygène de 3 ml/l,
- une anoxie moyenne, un taux d'oxygène de 2 ml/l,
- une anoxie forte, un taux d'oxygène de 1,5 ml/l.

L'anoxie, aiguë et brutale, est réalisée en remplaçant rapidement l'eau de l'aquarium, dont le taux d'oxygène est de 5 ml/l, par de l'eau contenant seulement 1 ml/l. Le débit d'eau est arrêté, lorsque l'eau qui sort de l'aquarium atteint ce dernier taux.

Six Carpes sont ainsi expérimentées à la température de 19 à 20° C, dix-sept Barbeaux le sont à 15 ou 16° C et huit Perches à 11 ou 12° C.

Les valeurs moyennes des fréquences respiratoires appréciables en mouvements operculaires sont par minute de : 17 ± 2 chez la Carpe, 50 ± 4 chez la Perche et 36 ± 3 chez le Barbeau.

Le poids des Carpes varie de 450 à 600 g, celui des Barbeaux, de 300 à 450 g et celui des Perches de 300 à 350 g.

5.3.1. — Effets d'une anoxie lente.

Chez la Carpe, le Barbeau, et la Perche, l'anoxie lente provoque une importante tachycardie associée à une polypnée (*fig. 35 à 40*), avec disparition du rythme périodico-cyclique chez la Carpe (*fig. 42 et 43*). Une synchronisation paraît s'établir entre les centres cardiaques et respiratoires (tableaux VII à X).

Fig. 37. — Courbes moyennes des réactions cardiaques aux différentes anoxies chez la Perche (T° : 12° - 13° C).

- (1) — Anoxie lente.
- (2) — Anoxie moyenne.
- (3) — Anoxie forte.
- (4) — Anoxie aiguë.

5.3.2. — Effets d'une anoxie moyenne.

Les phénomènes respiratoires sont caractérisés par une polypnée durable chez la Carpe et le Barbeau, et par une hyperpnée persistante chez la Perche.

Une tachycardie fugace apparaît chez ces trois espèces (tableaux VII à X et fig. 35 à 40).

Les légères divergences dans les réactions des centres respiratoires et cardiaques font entrevoir une différence dans leur sensibilité à l'anoxie.

5.3.3. — Effets d'une anoxie forte.

Ce degré d'anoxie permet de constater, chez les trois espèces, une polypnée associée à une forte bradycardie. Cependant, la mise en jeu de ces mécanismes est différente suivant les espèces (tableaux VII à X et fig. 35 à 40).

Chez la Carpe, la fréquence cardiaque s'abaisse brusquement, puis se maintient constante (20 battements par minute). Cette bra-

Fig. 38. — Courbes moyennes des réactions respiratoires aux différentes anoxies chez la Perche (T° : 12° - 13° C).

- (1) — Anoxie lente.
- (2) — Anoxie moyenne.
- (3) — Anoxie forte.
- (4) — Anoxie aiguë

dycardie stable est associée à une polypnée très régulière. La permanence des phénomènes dans le temps indique que ces réactions physiologiques sont suffisantes pour maintenir un métabolisme minimum. Ces mécanismes cardiaques et respiratoires sont adaptatifs, bien que les conditions soient anoxiques.

Chez la Perche, l'apparition de la bradycardie est progressive et sa stabilisation paraît précaire. Après une polypnée très fugace, la fréquence respiratoire diminue sensiblement, indiquant peut-être un début d'intoxication des centres nerveux respiratoires.

Chez le Barbeau, la réponse bradycardique est progressive. Après une forte polypnée, la fréquence respiratoire subit une chute brutale indiquant une atteinte sérieuse des centres.

5.3.4. — Effets d'une anoxie aiguë.

Les réactions montrent de très sensibles différences chez les trois espèces.

La Carpe résiste pendant sept heures en anoxie aiguë. Elle réagit d'abord par une très forte polypnée dont l'intensité diminue progressivement jusqu'à la mort. De même, le cœur répond par une

ig. 39. — Courbes moyennes des réactions respiratoires aux différentes anoxies chez le Barbeau (T° : 15° - 16° C).

- (1) — Anoxie lente.
- (2) — Anoxie moyenne.
- (3) — Anoxie forte.
- (4) — Anoxie aiguë

igu 40. — Courbes moyennes des réactions respiratoires aux différentes anoxies chez le Barbeau (T° : 15° - 16° C).

- (1) — Anoxie lente.
- (2) — Anoxie moyenne.
- (3) — Anoxie forte.
- (4) — Anoxie aiguë

FIG. 41. — Courbes moyennes montrant les réactions cardiaques pendant l'anoxie aiguë chez le Barbeau (T° : 15° - 16°).

En trait plein : Barbeaux intacts.

En point et tiret : Barbeaux vagotomisés.

bradycardie soudaine dont l'intensité faiblit peu à peu. Ce phénomène correspond à l'échappement vagal observé par SERFATY et RAYNAUD [1957], lors du réflexe aéro-cardiaque. La double vagotomie supprime la bradycardie réflexe dont l'origine vagale est ainsi démontrée (fig. 34).

La Perche, qui résiste quatre heures en moyenne à cette anoxie aiguë, réagit aussi par une forte bradycardie et par une hyperpnée peu durable. Une chute progressive des fréquences respiratoires et cardiaques se produit jusqu'à la mort du sujet (fig. 37).

Le Barbeau ne survit que deux heures. En effet, nous n'observons plus chez lui de phénomènes bradycardiques réflexes. La chute de la fréquence cardiaque correspond essentiellement à une anoxie du type métabolique, car la bivagotomie n'atténue nullement la forte bradycardie (fig. 41). Le système vagal cardiaque paraît donc inefficace chez ce Poisson, probablement à cause d'une forte sensibilité des centres nerveux à l'anoxie.

Chez les trois espèces, nous avons toujours observé l'arrêt respiratoire avant l'arrêt cardiaque².

5.3.5. — Modifications de l'E.C.G. au cours de l'anoxie.

Les troubles de la déflexion *T* sont les plus apparents. Nous avons observé une augmentation progressive de l'amplitude de l'onde *T* (fig. 42 à 45). Ce phénomène correspondrait, chez les Mammifères, à une hyperkaliémie par mobilisation des ions K^+ musculaires [BLONDEAU 1958]. Peu avant la mort, l'onde *T*, au contraire, diminue d'amplitude pour s'écraser et disparaître. Ceci serait en relation avec la diminution des ions K^+ plasmatiques [MALMEJAC et coll. 1955].

Il en est de même de l'onde *P* dont l'amplitude s'affaiblit progressivement. Nous avons aussi observé une diminution de la conduction myocardique qui s'achève par une dissociation auriculo-ventriculaire. Des phénomènes semblables ont été mis en évidence, chez les Mammifères, au cours de l'asphyxie, en particulier par BLONDEAU [1958] et HARRIS et MATLOCK [1947].

Ces expériences nous ont permis d'analyser les modalités des réponses cardio-respiratoires chez trois espèces de Téléostéens soumis à différents degrés d'anoxie.

Nous avons mis en évidence, chez ces Poissons, la dualité des réponses cardiaques, suivant l'intensité du stress anoxique, à savoir :

- tachycardie en anoxie lente,
- bradycardie en anoxie aiguë.

Chez les Poissons, les réactions cardiaques sont associées à une polypnée respiratoire qui persiste jusqu'au moment où les centres bulbaires sont intoxiqués par le manque d'oxygène. Une dissociation entre les centres bulbaires, respiratoires et cardiaques, apparaît au cours de ces anoxies. L'expérimentation sur des sujets bivagotomisés nous a conduit à mettre en évidence la double origine, vagale et métabolique, de la bradycardie anoxique, l'une ou l'autre pouvant être prédominante selon l'espèce considérée; la bradycardie

2. Remarque : la polyglobulie érythrocytaire, au cours de l'anoxie, a été étudiée dans les tableaux V et XI.

anoxique étant surtout d'origine vagale chez la Carpe, et métabolique chez le Barbeau.

La stabilité de cette bradycardie anoxique associée à une polypnée très régulière montre, chez la Carpe, une véritable adaptation à des milieux pauvres en oxygène. C'est en effet la seule espèce chez qui nous ayons pu observer la permanence relative de ces phénomènes dans le temps, même au cours de l'anoxie forte.

Au contraire, chez le Barbeau, nous avons remarqué que la bradycardie de type métabolique reste instable. Les réactions de ce Poisson dans la lutte contre l'anoxie, ne présentent jamais les signes d'une adaptation dans les eaux de faible teneur en oxygène.

FIG. 42. — Modifications de la fréquence et du rythme cardiaque au cours de l'abaissement du taux d'oxygène dissous chez la Carpe.

Tracé n° 1 — E.C.G. chez la Carpe à 18° C — Taux d'oxygène : 6 ml/l — Rythme périodico-cyclique — 26 batt./mn.

Tracé n° 2 — E.C.G. chez la Carpe à 18° C — Taux d'oxygène : 2 ml/l — Le rythme périodico-cyclique tend à disparaître — 36 batt./mn. Remarquer aussi la légère acumination de l'onde T.

Tracé n° 3 — E.C.G. chez la Carpe à 18° C — Taux d'oxygène : 1 ml/l — Le rythme périodico-cyclique a disparu — 20 batt./mn.

Tracé n° 4 — E.C.G. chez la Carpe à 18° C — Taux d'oxygène : 1 ml/l — Bradycardie asphyxique : 9 batt./mn.

Tracé n° 5 — E.C.G. chez la Carpe à 18° C — Tachycardie compensatrice due à la réoxygénation du milieu (6 ml/l).

FIG. 43. --- Anoxie lente chez la Carpe (taux d'oxygène 3 ml/l).

Tracé n° 1 — E.C.G. chez la Carpe à 19° C — Rythme cyclique — 28 batt./mn.

Tracé n° 2 — E.C.G. après 2 h 30 d'expérience — 33 batt./mn — Rythme périodico-cyclique mais les phases bradycardiques sont plus réduites.

Tracé n° 3 — E.C.G. — Mêmes conditions après 3 h d'expérience — 35 batt./mn — Rythme périodico-cyclique plus réduit.

Tracé n° 4 — E.C.G. — Mêmes conditions après 3 h 30 d'expérience — 40 batt./mn — Rythme périodico-cyclique de plus en plus réduit.

Tracé n° 5 — E.C.G. — Mêmes conditions après 4 h 15 d'expérience — 45 batt./mn — Le rythme périodico-cyclique a disparu — l'onde T s'écrase légèrement.

Tracé n° 6 — E.C.G. — Mêmes conditions après 5 h d'expérience — 41 batt./mn.

La Perche, par l'intensité de ses réactions cardiaques et respiratoires au cours de l'anoxie, présente une résistance intermédiaire entre la Carpe et le Barbeau.

Ces trois espèces ont des réactions physiologiques à l'anoxie, très concordantes avec leur répartition écologique. On ne peut manquer de faire le rapprochement écologique suivant : les zones à Barbeaux se trouvent immédiatement situées après les zones à Truites, alors que les zones à Perches et à Carpes sont souvent confondues.

La cause primordiale de la plus ou moins grande résistance au manque d'oxygène semble résider dans la sauvegarde des tissus

nobles : système nerveux et myocarde. Un parallélisme existe entre les phénomènes observés chez les Mammifères adaptés à la plongée, et ceux présentés par les Poissons capables de s'adapter aux milieux pauvres en oxygène; une réorganisation circulatoire permet le maintien de l'oxygénation des centres vitaux par la diminution du

FIG. 44. — Tracé de l'électrocardiogramme chez la Carpe en anoxie aiguë à 19° C.

Tracé n° 1 — E.C.G. normal avec rythme périodico-cyclique — Fréquence cardiaque : 28 batt./mn.

Tracé n° 2 — E.C.G. après 1 h 30 d'expérience (taux d'oxygène de 1 ml/l) — Fréquence cardiaque : 10 batt./mn — Remarquer la bradycardie — l'acumination de l'onde T et la diminution de l'onde P — l'hyperpnée s'inscrit aussi sur le tracé.

Tracé n° 3 — E.C.G. après 2 h d'anoxie (taux d'oxygène de 1 ml/l) — Fréquence cardiaque : 6 batt./mn — La bradycardie s'accroît et l'amplitude générale diminue.

Tracé n° 4 — E.C.G. après 3 h d'anoxie — Fréquence cardiaque : 12 batt./mn — Le tonus vagal se relâche — L'onde T s'écroule.

Tracé n° 5 — E.C.G. après 5 h d'anoxie — Fréquence cardiaque : 13 batt./mn — L'amplitude générale diminue — L'onde T s'écroule de plus en plus.

Tracé n° 6 — E.C.G. après 6 h 30 d'anoxie — Fréquence cardiaque : 14 batt./mn — L'amplitude générale diminue — l'onde T s'écroule davantage et l'onde R s'élargit — l'espace PR grandit.

FIG. 45. — Tracés électrocardiographiques chez le Barbeau en anoxie forte à 15° C avec un taux d'oxygène de 1,5 ml/l montrant la bradycardie très progressive avec l'acumination de l'onde T.

Tracé n° 1 -- E.C.G. normal — Fréquence cardiaque : 23 batt./mn.

Tracé n° 2 -- E.C.G. après 2 h 30 d'anoxie — Fréquence cardiaque : 20 batt./mn.

Tracé n° 3 -- E.C.G. après 3 h d'anoxie — Fréquence cardiaque : 18 batt./mn.

Tracé n° 4 -- E.C.G. après 3 h 30 d'anoxie -- Fréquence cardiaque : 16 batt./mn.

Tracé n° 5 -- E.C.G. après 4 h d'anoxie — Fréquence cardiaque : 14 batt./mn.

flot sanguin périphérique. La pâleur observée chez les Carpes en anoxie pourrait être une preuve de cette adaptation circulatoire. De plus, certains auteurs [STEEN et KRUYSSSE, 1964] ont découvert des modifications importantes du courant circulatoire au niveau des branchies, au moment des injections adrénaliniques; l'agression anoxique peut très bien déclencher de tels phénomènes. L'adaptation circulatoire pourrait être complétée chez ces Poissons par la possibilité d'extraire l'oxygène dissous dans l'eau à des taux très bas, et par une diminution de la consommation d'oxygène (bradycardie).

Tableau IV : Modifications des valeurs des fréquences cardiaques (F.C.) et respiratoires (F.R.), chez la Carpe ($T^{\circ} = 18^{\circ}$ à 19° C), en fonction de l'abaissement progressif du taux d'oxygène dissous. Le test d'homogénéité des moyennes pour les fréquences cardiaques, $F = 114$, est très significatif au seuil de 5 % (F des tables = 2,20).

Taux d'oxygène (en ml/l)	1		2		3		4		5		6		7		Moyennes		Ecart type
	F.C.		F.C.		F.C.		F.C.		F.C.		F.C.		F.C.		F.C.		
	F.R.		F.R.		F.R.		F.R.		F.R.		F.R.		F.R.		F.R.		
5	30	18	30	19	34	18	28	16	28	16	28	14	26	12	29	16	2,50
3	29	19	30	19	34	25	28	22	28	20	27	20	26	19	29	25	2,60
2,5	28	45	35	60	45	60	30	48	33	52	28	41	36	42	33	49	4,80
2	38	90	40	87	45	85	36	80	34	84	34	71	36	95	38	85	3,20
1,8	29	97	31	100	36	96	30	92	30	95	29	88	28	94	31	95	3,30
1,5	21	97	22	100	27	92	20	91	21	91	18	88	20	86	21	92	2,80
1	7	66	6	62	10	66	7	65	6	63	8	69	9	72	7	66	1,30
0,8	8	46	6	44	9	53	8	44	6	43	6	50	9	48	7	47	1,40

Tableau V : Variations du nombre des érythrocytes chez la Carpe au cours de l'anoxie aiguë (T° : 18° à 19° C).

N° des sujets	Nombre de globules rouges au repos	Durée de la période asphyxique	Nombre globules rouges après asphyxie	Augmentation
1	1 800 000	2 h	2 070 000	+ 15 %
2	2 600 000	2 h	2 910 000	+ 12 %
3	1 305 000	2 h	1 450 000	
4	1 840 000	3 h	2 210 000	+ 21 %
5	1 408 000	3 h	1 721 000	+ 22 %
6	1 230 000	3 h	1 530 000	+ 25 %
7	1 800 000	3 h	2 250 000	+ 25 %
8	1 250 000	3 h	1 590 000	+ 28 %
9	1 400 000	4 h	1 500 000	+ 7 %
10	1 510 000	4 h	1 700 000	+ 10 %
11	1 900 000	Arrêt respiratoire	1 850 000	
12	1 408 000	»	1 412 000	
13	1 266 500	»	1 283 000	

5.4. — L'ENSABLEMENT CHEZ LA SOLE.

L'ensablement chez les Pleuronectes, celui des Soles en particulier, peut être considéré au point de vue des réactions cardio-respiratoires, comme correspondant à une anoxie dont l'intensité serait d'autant plus marquée que le degré d'ensablement est plus important.

Pendant le jour, lorsque la Sole, perturbée, s'enfonce complètement à quelques centimètres sous le sable, elle ne demeure que très peu de temps dans cette position anoxémiante; en effet, par des mouvements oscillants de son corps, elle arrive à se dégager et à s'ensabler superficiellement, les deux yeux et la bouche hors du sable.

Dans un travail préliminaire sur les effets de l'ensablement, une étude a mis en évidence les modifications des rythmes cardiaques et respiratoires [PEYRAUD et LABAT, 1962]. Nous avons complété ces recherches en expérimentant sur des Soles vagotomisées.

Nous avons étudié l'ensablement en utilisant deux techniques déjà décrites. Dans la première, la contention du poisson nous a permis d'enregistrer simultanément les mouvements respiratoires et les bat-

Tableau VII : Réactions cardiaques et respiratoires chez la Carpe (T° : 18° à 19° C) à différents taux d'anoxie. Les tests d'homogénéité des moyennes de F.C. sont tous hautement significatifs au seuil de 5 %.

-- F 12,2 pour les F.C. en anoxie lente (F des tables = 2,4),
 -- F 5,13 pour les F.C. en anoxie moyenne (F des tables = 2,6),
 -- F 16 pour les F.C. en anoxie forte (F des tables = 2,6).

Temps	Anoxie lente										Anoxie moyenne						Anoxie forte				Moyen- nes						
	1		2		3		4		5		Moyen- nes		1		2		3										
	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.									
0 mn	18	12	18	12	26	16	27	12	32	12	24	13	27	18	26	18	25	14	25	17	26	28	17	27	16	27	16
30 mn	18	20	18	14	26	18	26	20	33	16	24	17	25	19	26	20	24	24	24	21	26	26	18	27	28	27	28
1 h	18	20	18	14	26	18	26	20	33	16	24	17	25	19	26	20	24	24	24	21	26	26	18	27	28	27	28
1 h 30	20	32	18	20	27	25	30	36	35	13	26	31	36	58	33	84	32	76	34	72	30	33	84	27	84	27	84
2 h 30	25	60	20	28	28	45	33	65	39	86	29	57	27	80	30	90	28	90	28	88	18	77	78	19	77	17	77
3 h 30	35	70	25	61	35	48	35	89	49	100	36	69	27	80	27	94	26	81	26	84	16	78	78	17	77	17	77
4 h	35	90	35	83	44	85	93	46	96	41	39	89	26	81	26	93	25	80	26	84	18	78	78	17	77	17	77
4 h 30	31	105	32	104	46	100	42	95	43	90	39	99	26	80	27	90	22	85	25	85	15	76	76	16	76	16	76
5 h	30	100	32	98	45	100	41	98	42	96	38	98	26	79	28	88	23	82	26	82	16	75	75	15	76	15	76
5 h 30	31	94	30	103	42	95	41	93	43	89	37	94	25	80	28	91	21	82	25	84	14	78	78	15	76	15	76
6 h	30	95	30	97	43	94	40	97	43	95	37	95	24	83	29	88	22	77	25	82	14	79	79	15	76	15	76

Tableau VIII : Réactions cardiaques et respiratoires chez le Barbeau (T° : 15° à 16° C) pour les anoxies lentes, moyennes et fortes. Le test d'homogénéité des moyennes pour les fréquences cardiaques est significatif dans les trois cas :
 — F = 9,5 (F des tables à 1 % = 2,96) pour l'anoxie lente.
 — F = 2,74 (F des tables à 5 % = 2,15) pour l'anoxie moyenne.
 — F = 5,82 (F des tables à 1 % = 4,20) pour l'anoxie forte.

Temps	Anoxie forte						Moyen- nes		Anoxie moyenne						Moyen- nes		Anoxie lente						Moyen- nes											
	1		2		3		F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	4		5		6		F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	7		8		9		F.C.	F.R.						
	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.					F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.					F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.			F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.
0 mn	25	33	25	34	32	40	27	36	26	30	26	30	26	33	26	30	27	31	23	28	32	31	44	28	33	29	F.R.	F.R.						
30 mn	24	48	24	40	31	46	26	45	25	35	25	35	25	45	25	35	26	47	32	60	38	80	46	40	39	60	F.C.	F.C.						
1 h	25	55	25	52	30	60	27	56	31	48	31	48	28	60	28	48	31	57	29	95	35	95	47	66	37	85								
1 h 30	28	63	26	62	34	68	29	65	31	86	33	95	35	86	35	72	33	84	26	103	28	82	41	90	31	92								
2 h	34	69	30	68	34	72	33	70	24	105	27	104	34	105	27	83	28	97	25	95	25	73	21	60	24	76								
2 h 30	34	71	29	86	35	91	33	83	27	104	24	100	29	103	27	98	27	101	23	75	19	63	20	59	21	66								
3 h	34	72	30	106	37	105	34	94	28	103	27	105	26	103	27	97	27	102	18	70	17	50	18	45	18	55								
3 h 30	34	100	35	105	38	100	36	102	29	108	26	104	24	104	24	95	26	102	14	55	15	46	16	42	16	47								
4 h	36	104	40	106	48	105	41	105	29	105	25	102	22	102	22	92	25	100	13	44	15	44	15	44	15	46								
4 h 30	48	104	38	98	46	95	44	99	27	103	23	103	25	103	23	96	25	100	14	46	16	48	16	48	16	47								
5 h	47	98	40	103	47	96	45	99	26	102	25	105	27	102	25	95	26	102	25	55	15	44	16	48	16	47								
5 h 30	46	95	39	95	48	98	44	96	27	104	24	100	25	104	24	95	25	100	14	46	16	48	16	48	16	47								
6 h	44	95	39	96	48	99	44	97	28	100	24	102	25	102	24	95	26	99	26	46	16	48	16	48	16	47								

Tableau IX : Réactions cardiaques et respiratoires chez le Barbeau en anoxie aiguë (T° : 15° à 16° C). Le test d'homogénéité des moyennes pour les fréquences cardiaques est très significatif dans les deux cas :

— F = 7,52 (F des tables à 1 % = 2,98) pour les Barbeaux intacts.
— F = 53,70 (F des tables à 1 % = 2,98) pour les Barbeaux vagotomisés.

[illegible]

Tableau XI : Variations du nombre des érythrocytes chez le Barbeau pendant l'anoxie aiguë (T° : 15° à 16° C).

N° des sujets	Nombre de globules rouges au repos	Durée de la période anoxique	Nombre de globules rouges	Augmentation
1	1 420 000	Après 1 h 30 d'asphyxie	1 800 000	+ 21 %
2	1 500 000		1 850 000	+ 21 %
3	1 720 000		1 950 000	+ 23 %
4	1 850 000		2 125 000	+ 16 %
5	1 490 000		1 900 000	+ 26 %
6	1 400 000	Après 2 heures d'asphyxie	1 650 000	+ 18 %
7	1 900 000		2 050 000	+ 8 %
8	1 280 000		1 500 000	+ 17 %
9	1 350 000	A l'arrêt respiratoire	1 400 000	
10	1 800 000		1 750 000	

tements cardiaques; la deuxième est celle des électrodes fixes, qui laisse le Poisson libre, mais ne permet que l'obtention de l'E.C.G.

Nous avons expérimenté sur 27 Soles de 250 à 600 g, dont 7 ont été préalablement vagotomisées. Pour chaque expérience, la température de l'eau de mer est maintenue constante (20°C à 22°C) ainsi que le débit (150 l/h).

5.4.1. — Ensablement chez la Sole intacte.

Selon le degré d'ensablement, nous obtenons des bradycardies et des apnées plus ou moins importantes et durables. Le tracé n° 1 de la figure 46 montre les effets d'un ensablement superficiel, qui détermine, chez la Sole, une réaction bradycardique associée à une baisse de l'amplitude des mouvements operculaires. La Sole est recouverte par une mince couche de sable, les deux yeux et la bouche étant dégagés. La baisse de la fréquence cardiaque est d'autant plus marquée que la diminution d'amplitude des mouvements operculaires est plus nette. Ces phénomènes sont de courte durée, environ 1 à

2 minutes, après quoi le Poisson reprend son rythme cardio-respiratoire normal.

Le tracé n° 2 de la figure 46 montre les effets d'un ensablement moyen. Le Poisson est totalement recouvert de sable, seule la bouche, à peine dégagée, se trouve au fond d'une légère dépression. On observe dans ce cas une diminution de l'amplitude respiratoire, et la bradycardie est plus accusée que lors d'un ensablement superficiel. Ces phénomènes peuvent se prolonger pendant plus d'une minute, puis les rythmes cardio-respiratoires reprennent leur fréquence normale. Néanmoins, il faut noter un phénomène assez particulier, que SHELTON [1958] désigne sous le nom de « toux », au cours duquel le Poisson inverse le sens du courant d'eau qui traverse les branchies, pour les débarrasser des corps étrangers déposés à leur surface. Le sable est entraîné par le courant d'eau respiratoire, et la Sole le rejette assez régulièrement, ce qui se traduit chaque fois par une légère bradycardie bien visible sur le tracé.

Les ensablements profonds sont plus durables (5 à 15 minutes). Ils sont provoqués par une grande frayeur, la Sole disparaît alors complètement sous une couche de sable ayant plusieurs centimètres d'épaisseur.

Le tracé 1 de la figure 46 nous montre que la Sole intacte, en apnée, présente une forte bradycardie qui persiste pendant toute la durée de l'ensablement. Nous pouvons constater des réactions analogues à celles décrites par nous, lors d'une asphyxie brutale, réactions semblables à celles du réflexe aéro-cardiaque. Leur nature nous conduit à les imputer à une action vagale importante. Pour le démontrer, nous avons expérimenté sur des Soles vagotomisées.

5.4.2. --- Ensablement chez la Sole vagotomisée.

Chez les sujets vagotomisés, on n'observe pas les réactions bradycardiques immédiates et durables constatées, lors de l'ensablement, chez les sujets intacts. Ces Poissons ne tolèrent plus des enfouissements moyens et profonds. Ils ne supportent que des ensablements superficiels, mais ils restent le plus souvent sur le fond, sans éprouver le besoin de se dissimuler (*fig. 46, tracé n° 4*).

Ainsi, la Sole réagit à l'ensablement par une diminution de l'amplitude des mouvements operculaires et de la fréquence cardiaque. Le caractère de ces réactions cardio-respiratoires est d'autant plus marqué que le degré d'ensablement est plus important. Les ensablements superficiels, certainement les plus fréquents, représentent la réaction à des conditions écologiques habituelles. Quant aux ensablements profonds, beaucoup plus rares, ils provoquent des réponses cardio-respiratoires semblables à celles des Vertébrés plongeurs. La Sole s'adapte à cet enfouissement provisoire anoxémique par une bradycardie d'origine nerveuse, en grande partie vagale, et un abais-

sement de la sensibilité des centres bulbaires au sang non oxygéné. Lorsque la Sole se désensable, cet état d'adaptation physiologique cesse, et on assiste alors à une réaction compensatrice cardio-respiratoire se traduisant par une polypnée, puis une hyperpnée associée à une tachycardie.

Ces expériences sur l'ensablement viennent corroborer celles relatives au rôle du nerf vague cardiaque dans les facultés d'adaptation chez les Poissons.

FIG. 46. — Tracés électrocardiographiques montrant les réactions cardiaques chez la Sole aux différents degrés d'ensablement (T° : 20° C).

Tracé n° 1 — Ensablement superficiel chez la Sole intacte.

Tracé n° 2 — Ensablement moyen chez la Sole intacte.

Tracé n° 3 — Ensablement profond chez la Sole intacte.

Tracé n° 4 — Ensablement profond, chez une Sole vagotomisée.

A — Temps en secondes.

B — Electrocardiogramme.

CONCLUSIONS

Après avoir analysé les modalités des réponses cardio-respiratoires chez quelques Téléostéens soumis à différents degrés d'anoxie, nous avons mis en relief une importante relation entre les réactions bradycardiques et la quantité d'oxygène offerte par le milieu. Les réponses des sujets vagotomisés ont montré l'évidente dualité de la bradycardie anoxique dont les origines, à la fois vagues et métaboliques, diffèrent selon les Poissons considérés. Ces réactions à l'anoxie concordent avec la répartition écologique des espèces étudiées et permettent de confirmer le rôle du parasympathique cardiaque, dans les facultés d'adaptation chez les Poissons.

CHAPITRE VI

EFFETS DE LA TEMPÉRATURE DU MILIEU
SUR LA FRÉQUENCE CARDIAQUE DES TÉLÉOSTÉENS

6.1. — INTRODUCTION

L'indépendance des êtres vivants à l'égard des différents facteurs de leur biotope, semble avoir été une « conquête progressive » réalisée au cours de leur lente évolution. Cette acquisition est surtout due au perfectionnement de leurs fonctions régulatrices, et particulièrement aux phénomènes d'homéostasie.

Si l'on considère cette indépendance comme l'idée directrice de cette très longue évolution qui conduirait progressivement des Poissons à l'homme, on ne peut qu'être frappé par la complexité des fonctions régulatrices qui tendent à maintenir la constance du milieu intérieur. Cependant, chez les Poïkilothermes, un facteur important du milieu, la température, n'est pratiquement pas sous la dépendance de l'organisme. Parmi les Poïkilothermes, les Poissons sont ceux dont le mode d'existence est le plus lié au degré thermique de l'eau ambiante. Ceci implique que leur température interne n'est pratiquement pas différente (parfois supérieure de 0,1 à 0,4°C) de celle de leur biotope. Seuls, quelques Poissons très actifs, de la famille des Scombridés, comme les Thons, peuvent avoir une température interne supérieure de 5° à 10°C à celle de l'eau de mer dans laquelle ils se déplacent.

Les Poïkilothermes, qui n'ont généralement pas ou très peu de régulation thermique corporelle, sont beaucoup plus influencés par les changements de température que les Homéothermes. En particulier, tout leur métabolisme est directement contrôlé par la température du milieu extérieur. Les Poissons d'eau douce, encore plus que les Poissons marins littoraux, doivent supporter les variations journalières et annuelles de la température. Celles-ci sont assez importantes dans les régions dites tempérées.

D'ailleurs, tous les Poissons ne peuvent supporter les variations de température du milieu. Il faut en effet distinguer les Poissons eurythermes qui subissent, sans dommages, des changements brusques ainsi que des écarts importants, et les Poissons sténothermes qui ne peuvent vivre que dans des zones où les variations thermiques sont restreintes.

D'une manière générale, les Poissons d'eau douce sont presque obligatoirement tous eurythermes, bien que l'on trouve dans quelques familles, dont celle des Salmonidés, des espèces très sensibles à l'élévation de la température. Certaines d'entre elles n'ont pu survivre, qu'en se réfugiant dans des milieux bien plus stables au point de vue thermique (torrents, grottes). Cette stabilité thermique caractérise aussi le biotope des Poissons sténothermes qui, pour la plupart, sont marins (Poissons abyssaux et Poissons de haute mer). Beaucoup de ces derniers effectuent d'ailleurs des migrations saisonnières, afin de séjourner toujours dans des zones où la température de l'eau reste constante (migrations thermiques). Au contraire, les Poissons littoraux sont exposés à d'assez grandes variations de température et ressemblent à ce point de vue aux Poissons dulçaquicoles. Pour les Poissons eurythermes, l'année se divise en deux saisons : la saison froide pendant laquelle ils subissent des températures basses qui les obligent à une inactivité progressive pouvant devenir presque totale, avec un métabolisme ralenti parfois semblable à celui de l'hibernation chez les Homéothermes, et la saison chaude qui correspond à la période active pendant laquelle se dérouleront généralement les processus sexuels aboutissant à la ponte. C'est pour cette raison que nous avons tenu à considérer, dans un certain nombre de nos expériences, la température de l'époque du frai, comme optimale pour chaque espèce étudiée. En effet, nous considérons les phénomènes de reproduction comme l'aboutissement paroxystique du métabolisme spécifique, qui ne peut s'effectuer que dans les meilleures conditions possibles pour la perpétuation de l'espèce. D'ailleurs, afin de confirmer l'action de la température optimale, AUDIGE [1921] a comparé la croissance de lots de Truites, de Carpes et de Gardons placés, les uns dans des conditions naturelles, et les autres dans un milieu à une température constante, voisine de l'optima pour chaque espèce (15°C pour les Salmonidés et 25°C pour les Cyprinidés). L'effet de la température est un accélérateur à la fois sur l'alimentation, l'assimilation et la croissance. En effet, les spécimens soumis à la température constante optimale qui leur est propre, deviennent trois à quatre fois plus gros que les Poissons témoins.

Il existe aussi des Poissons dont les adaptations aux températures extrêmes sont bien connues, par exemple certains Cyprinodontidés et certains Cichlidés, comme les *Tilapia*, qui vivent dans des eaux dont la température se situe autour de 40°C. D'autre part, certains Poissons de l'Alaska (*Dallia*) se laissent prendre par les glaces pendant l'hiver et reprennent au dégel leur vie active.

La température, facteur du milieu facilement contrôlable et accessible à l'analyse, a fait l'objet de nombreuses études chez les Poissons. Différents auteurs ont cherché à connaître l'influence de la température sur le développement [NEEDHAM 1942, LINDSEY 1954 et

TATARKO 1965], la croissance [BROWN, 1946 et SWIFT 1961], la nourriture [QASIM, 1957], la sexualité [HOAR, 1952] et la respiration [FRY et HART, 1948].

De même, l'appareil cardio-vasculaire a fait l'objet de quelques recherches chez les embryons de truite [ANDERSEN 1929, GRODZINSKY, 1950 et HUGGEL, 1959 et 1961], et sur le cœur embryonnaire de la Roussette [BELEHRADEK 1931].

Dans l'adaptation des Poissons aux variations de température, PRECHT [1959-1961] pense qu'il existe deux mécanismes qui sont totalement indépendants l'un de l'autre à savoir, soit une possibilité d'adaptation dans le domaine des variations des températures habituelles, soit une résistance conduisant à une adaptation aux températures extrêmes chaudes ou froides.

Dans le premier cas, les sujets d'expérience maintenus à des températures élevées s'adaptent facilement aux plus hautes températures compatibles avec la vie; de même, les animaux laissés à de basses températures s'adaptent mieux au refroidissement.

Dans le second cas, l'adaptation à une température extrême peut paradoxalement permettre la résistance à l'autre, extrême mais opposée. Precht, dans son étude de l'influence de la température sur les battements cardiaques, apporte peu de précision, faute d'une technique suffisante.

D'autre part, CHIESA, MARCHETTI et NOSEDA [1961] ont provoqué, chez l'Anguille, en augmentant de 3°C à 5°C la température de l'eau de perfusion branchiale, un réflexe bradycardique qu'ils attribuent au parasymphatique, réflexe suivi d'une tachycardie due, selon ces auteurs, à l'action de la température du sang sur le cœur.

Plus récemment, HASAN et QASIM [1961] ont étudié l'effet de la température sur la fréquence cardiaque chez trois espèces de Poissons d'eau douce, une baisse provoquant la chute de la fréquence cardiaque, une élévation assurant une accélération régulière du cœur. Ce sont les jeunes individus qui présentent la plus grande sensibilité aux changements thermiques. Les influences des variations de la température sur le rythme cardiaque ont été également étudiées par ces auteurs, en utilisant les coefficients de température Q_{10} et μ^1 .

Ils ont montré que ces deux coefficients variaient en synchronisme avec tous les autres processus biologiques chez les Poïkilothermes. Il semble ressortir de ces travaux que la fréquence cardiaque, en particulier, réagit aux variations de température selon une loi exponentielle.

Chez le Poisson-chat, LAURENT [1957] avait tenté de mettre en évidence une éventuelle action de la température sur le tonus vagal.

1. Q_{10} = coefficient de température établi d'après la loi de Van't Hoff.

μ = coefficient de température établi d'après la loi d'Arrhénius.

FIG. 47. — Appareillage ayant servi à l'étude des effets provoqués par les variations de la température du milieu extérieur sur la fréquence cardiaque chez quelques Cyprinidés. (aq. : aquarium. — osc. : oscillographe. — ult. : ultra-thermostat — temp. : enregistreur de température — g. f. : groupe frigorifique).

Il n'a pu trouver de différences significatives entre les Poissons normaux et les Poissons vagotomisés.

Le Poisson-chat, peu vagotonique, ne constitue pas à notre avis, un matériel de choix pour une telle démonstration.

Nous avons repris ces expériences en utilisant deux espèces de Téléostéens d'eau douce, tous eurythermes à divers degrés : la Carpe commune, qui a son optimum de température vers 20°C (température de ponte), et le Barbeau dont l'optimum se trouve aux environs de 14°C.

Ces Poissons sont préparés 12 heures au moins avant les expériences. Chaque sujet, muni d'électrodes fixes, est ensuite placé dans un bac calorifugé. Le Poisson est laissé libre dans son milieu, les électrodes sont reliées à la dérivation D₁ de l'E.C.G. (*fig. 47*). Les différentes températures sont réalisées à l'aide d'un groupe frigorifique et d'un ultra-thermostat qui fournissent une eau courante à la température désirée.

La quantité de chaleur reçue par le Poisson nous paraît importante à considérer, ainsi, le facteur durée devient aussi important que le facteur température; l'intensité des phénomènes vitaux étant fonction de ces deux variables.

Deux séries d'expériences ont été réalisées, l'une sur l'étude des variations rapides, et l'autre sur celle des variations lentes de la température.

6. 2. — INFLUENCE DES VARIATIONS RAPIDES DE LA TEMPÉRATURE.

Pour étudier l'action de la température sur les phénomènes vitaux, les auteurs utilisent souvent la règle du coefficient de température ou loi de Van't Hoff.

Ceci revient à dire que pour un phénomène vital donné, à chaque augmentation de la température de 10° C, la vitesse du phénomène biologique est multipliée par un coefficient qui est généralement compris entre 2 et 4, pour les phénomènes biologiques. Cependant, la loi de Van't Hoff, qui s'exprime par une courbe indéfiniment ascendante, ne paraît pas s'appliquer strictement aux phénomènes biologiques. Elle n'est donc valable que pour une portion bien déterminée de la courbe, car dès que l'on atteint la température létale, le coefficient de température décroît. Certains biologistes ont préféré appliquer la loi d'Arrhénius qui semble s'adapter davantage aux phénomènes vitaux. Cependant, si les expériences sont arrêtées quand les phénomènes vitaux sont à leur maximum, la loi de Van't Hoff peut être appliquée.

L'étude du coefficient de température Q_{10} :

$$Q_{10} = \frac{10}{\frac{(K_1) t_1 - t_2}{K_2}}$$

où K_1 représente la valeur de la fréquence cardiaque au temps t_1

K_2 représente la valeur de la fréquence cardiaque au temps t_2
 nous a conduit à lui préférer l'étude des courbes représentant les phénomènes en coordonnées semi-logarithmiques.

FIG. 48. — Courbe semi-logarithmique montrant les réactions cardiaques chez des Carpes intactes, adaptées à 10° C, quand la température varie rapidement, d'abord de 10° C vers 0° C puis de 0° C vers 30° C.

Pour chaque abaque de température nous avons plus particulièrement calculé :

— les moyennes $\bar{x}$

— l'erreur standard sur la moyenne $\frac{s}{\sqrt{n}}$

Ceci pour les données originales, c'est-à-dire pour les fréquences cardiaques et leurs logarithmes. Cette transformation des fréquences en logarithmes a été conçue en vue d'essayer de modifier en une droite la partie utile de la courbe.

Dans les expériences qui vont suivre, et pour chaque espèce, nous avons fait deux lots, l'un adapté à basse température et l'autre à une température optimale.

FIG. 49. — Courbe semi-logarithmique montrant les réactions cardiaques chez des Carpes bivagotomisées adaptées à 10° C, quand la température varie rapidement d'abord de 10° C vers 0° C puis de 0° C vers 30° C.

Les changements thermiques se font de 5° en 5° C, en laissant le Poisson s'adapter pendant 20 minutes à chaque nouvelle hausse ou baisse.

6.2.1. — Chez les Carpes adaptées à la température de 10° C.

La courbe de la figure 48 montre que ces Poissons réagissent par une baisse progressive de la fréquence cardiaque, aux basses températures, et une augmentation accentuée, aux températures élevées. Leur température optimale se situe entre 25 et 30° C, ensuite la fréquence cardiaque baisse, ce qui est un signe létal

FIG. 50. — Courbe semi-logarithmique montrant les réactions cardiaques des Carpes intactes, adaptées à 20° C, quand la température varie rapidement d'abord de 10° C vers 0° C puis de 0° vers 30° C.

presque toujours irréversible. Dans cette figure, la droite a été étudiée de 5° à 20° C :

$$y = 0,60 + 0,055 x$$

y = le logarithme de la fréquence cardiaque

x = la température

Le test de régressivité de la droite : $F = 1,11$, inférieur à la valeur limite au seuil de 5 %, tirée de la table de Snédecor, n'est pas significatif (tableau XII).

Chez les Carpes vagotomisées adaptées à la température de 10° C, l'augmentation des fréquences cardiaques est moins accusée que celle des témoins, dans la zone des températures élevées. La température létale de ces sujets se situe aussi entre 25 et 30° C. la droite $y = 0,71 + 0,045 x$ ($F = 1,75$ n'est pas significatif) montre, comparativement aux témoins, l'absence de la vagotonicité cardiaque, et nous observons chez ces animaux une réaction purement métabolique de la température sur le myocarde (*fig.* 49, 54, tableau XIII).

6.2.2. — Chez les Carpes adaptées à 20° C.

Dans ce lot, les individus réagissent moins rapidement à l'abaissement de la température. Au contraire, son élévation provoque deux sortes de réactions :

— une réaction assez brutale de 5° à 15° C :

$$y = 0,55 + 0,067 x,$$

— et une réaction plus atténuée entre 15° et 25° C.

$$y = 1,28 + 0,017 x.$$

La température létale se trouve reportée vers 35° C.

Le fait important nous semble être, ici, cette coupure entre 5° C, 15° C et 25° C (*fig.* 50, 53, tableau XIV).

SERFATY et LAFFONT [1964], avaient déjà signalé chez la Carpe un phénomène semblable, lors de l'étude des réactions respiratoires en fonction de la température.

Il semble donc qu'il y ait chez ce Poisson, entre 5 et 15° C, des phénomènes importants qui interviennent pour accentuer son métabolisme. Il se pourrait d'ailleurs que ce choc thermique puisse jouer un rôle important dans les phénomènes préparatoires à la sexualité.

6.2.3. — Chez les Barbeaux adaptés à 10° C.

Ces Poissons réagissent à l'abaissement de température par une chute progressive et peu prononcée de la fréquence cardiaque. Au contraire, l'élévation de la température provoque une brusque

Fig. 51. — Courbe semi-logarithmique montrant les réactions cardiaques chez des Barbeaux intacts, adaptés à 10° C quand la température varie rapidement d'abord de 10° C vers 0° C puis de 0° C vers 30° C.

remontée des fréquences cardiaques, surtout entre 10° et 20° C, comme le montre la droite étudiée : $y = 0,69 + 0,061$ ($F = 1,03$ n'est pas significatif).

Chez ces sujets, la température létale se trouve entre 20° et 25° C (fig. 51 et tableau XV).

6.2.4. — Chez les Barbeaux adaptés à 15° C.

L'abaissement de la température déclenche une chute brutale de la fréquence cardiaque.

L'élévation thermique provoque, au contraire, une augmentation progressive de la fréquence, ainsi que l'indique la droite étudiée entre 5° et 20° C : $y = 0,87 + 0,046 x$.

La température létale se situe, dans ce lot, entre 25° et 30° C (fig. 52, 55, tableau XVI).

Ainsi, d'une manière générale, les réactions cardiaques montrent que les Poissons adaptés aux basses températures, sont peu sensibles à un abaissement thermique et réagissent au contraire

FIG. 52. — Courbe semi-logarithmique montrant les réactions cardiaques chez les Barbeaux, adaptés à 15° C, quand la température varie rapidement d'abord de 10° C vers 0° C puis de 0° C vers 30° C.

fortement à une élévation de la température. Leur température létale est abaissée. Les phénomènes inverses s'observent chez les Poissons adaptés aux températures optimales. Chez la Carpe, le parasympathique cardiaque joue un rôle peu efficace au cours des changements thermiques rapides, en est-il de même dans les variations lentes?

FIG. 53. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez des Carpes adaptées à 20° C (traits pleins) et chez des Carpes adaptées à 10° C (tirets) en fonction des variations rapides de la température.

FIG. 54. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez des Carpes biva-
gotomisées adaptées à 20° C, en fonction des variations rapides de la
température.

FIG. 55. — Courbes montrant les réactions cardiaques chez des Barbeaux adaptés à 15° C (traits pleins) et chez des Barbeaux adaptés à 10° C (tirets) en fonction des variations rapides de la température.

Tableau XII : Carpes intactes adaptées à 10° C. Fréquences cardiaques aux différentes températures.

$\begin{matrix} T^{\circ} \\ \diagdown \\ N^{\circ} \text{ Exp.} \end{matrix}$	10°	5°	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
1	15	13	5	9	18	46	70	104	110	70
2	16	12	5	12	20	44	73	110	129	71
3	12	6	4	7	20	45	60	90	106	75
4	16	11	5	9	19	21	42	93	100	
5	15	11	3	6	18	24	45	97	98	
n	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
x	14,80	10,60	4,40	8,60	19	36	58	98,80	108,60	72
$\frac{s}{\sqrt{n}}$	0,73	1,21	0,40	1,03	0,45	5,53	8,30	3,65	5,51	6,10

Tableau XIII : Carpes vagotomisées adaptées à 10° C. Fréquences cardiaques aux différentes températures.

$\begin{matrix} T^{\circ} \\ \diagdown \\ N^{\circ} \text{ Exp.} \end{matrix}$	10°	5°	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
7	20	17	10	8	12	24	43	61	109	54
8	20	16	9	9	14	22	54	79	100	72
9	24	18	11	11	17	20	40	55	96	
n	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2
x	21,33	17	10	9,33	14,33	22	45,67	65	101,67	63
$\frac{s}{\sqrt{n}}$	1,34	0,58	0,58	0,88	1,46	1,16	4,26	7,22	3,85	9,03

Tableau XV : Barbeaux adaptés à 10° C. Fréquences cardiaques aux différentes températures.

N° Exp. \ T°	10°	5°	0°	5°	10°	15°	20°	25°
9	20	16	10	12	18	38	60	70
10	21	17	13	14	20	35	99	105
11	25	21	14	13	23	48	94	120
n	3	3	3	3	3	3	3	3
x	22	18	12,33	13	20,33	40,33	84,33	98,33
s								14,83
$\sqrt{\frac{s}{n}}$	1,53	1,53	1,20	0,58	1,46	3,94	12,26	

6.3. — INFLUENCE DES VARIATIONS LENTES : ÉTUDE DE L'ACTION DES TEMPÉRATURES SAISONNIÈRES ANNUELLES.

6.3.1. — Chez les Carpes intactes.

Les variations lentes de température du milieu, au cours des saisons, soumettent les Poissons à des adaptations thermiques progressives. Dans ces conditions, quatre Carpes sont isolées dans des aquariums placés dans un laboratoire extérieur, abrité par une verrière. L'expérience, commencée au mois d'octobre, s'est terminée en juin. Afin de neutraliser le plus possible les autres facteurs, les fréquences cardiaques sont enregistrées aux mêmes heures de la journée (10 h à 12 h).

Les écarts thermiques journaliers peuvent atteindre plusieurs degrés (1° à 3° C).

La température saisonnière a été de 14° C début octobre, 10° C en novembre-décembre et 6° C en janvier, puis elle a augmenté progressivement jusqu'au mois de mai (17° C).

La valeur des fréquences cardiaques suit celle des variations thermiques, avec cependant quelques particularités (*fig. 56*).

En effet, une hausse de 3° C (8° à 11° C) pendant la saison froide (fin octobre, novembre), provoque une augmentation de la fréquence

Tableau XVI : Barbeaux adaptés à 15° C. Fréquences cardiaques aux différentes températures.

T° N° Exp.	15°	10°	5°	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
23	50	33	22	13	20	27	46	81	120		
24	48	35	17	13	17	21	48	61	126	52	
25	20	14	14	13	15	23	48	60	106		
26	28	19	13	11	11	11	23	46	124		
27	29	13	13	11	10	24	49	90	130		
28	36	22	13	11	9	15	42	51	79		
29	48	34	19	10	12	18	50	54	95		
30	55	25	20	14	16	20	54	58	95	118	
31	52	29	12	4	8	Mort					
32	31	30	20	15	14	20	34	47	76	109	
33	54	31	13	11	13	24	50	66	96	112	
34	29	16	11	12	13	20	30	43	91		
n	12	12	12	12	12	11	11	11	11	4	
x	40	25,08	15,58	11,50	13,17	20,27	43,09	59,73	103,45	97,75	
s											
$\sqrt{\frac{s}{n}}$	3,56	2,33	1,09	0,80	1,01	1,35	2,96	4,42	5,73	15,36	

cardiaque aussi élevée que celle observée au mois de mai, lors du passage de 14° à 17° C.

Nous avons déjà signalé une telle constatation sur le lot des Poissons adaptés aux basses températures et subissant une élévation thermique. Ce phénomène représente certainement la réponse à une agression physiologique pour laquelle l'animal est sensibilisé, après une adaptation à des basses températures.

Quel est le rôle joué par le système nerveux parasympathique, dans les mécanismes adaptatifs, au cours des variations de la température du milieu?

Nous avons déjà constaté son rôle effectif, mais assez effacé, au cours des variations thermiques rapides, en comparant les réactions entre les sujets intacts et les sujets vagotomisés.

La lecture des courbes de la figure 57 nous montre qu'il y a, pour des variations thermiques progressives, peu de digression dans la valeur des fréquences cardiaques au-dessous de 10° C, les différences individuelles étant peu accusées. Nous avons aussi constaté ce phénomène, lors des variations rapides, l'utilisation des basses températures homogénéisant les réactions, les écarts types étant très faibles.

Au-dessus de 10° C (mars), nous observons une augmentation forte et progressive des fréquences cardiaques, les variations individuelles étant alors bien mises en relief.

On peut donc constater l'effet anesthésiant des basses températures sur le système parasympathique cardiaque, alors que les températures élevées mettent bien en valeur les différences, dans les réactions vagotoniques individuelles.

Pour essayer de déterminer le rôle du système vagal cardiaque au cours des changements lents et progressifs de la température, nous avons expérimenté sur des sujets vagotomisés.

6.3.2. — Chez les Carpes vagotomisées.

Parallèlement à l'étude de l'influence saisonnière de la température sur des Carpes intactes, nous avons suivi, dans les mêmes conditions, quatre sujets vagotomisés. Au cours de l'année, nous n'avons pu suivre régulièrement qu'un seul individu, les trois autres ayant succombé (décembre, janvier, février).

Les Carpes vagotomisées (*fig. 56*) ne se comportent pas, au cours des variations thermiques saisonnières, comme les sujets intacts. En effet, si leur fréquence cardiaque est peu différente de celle des témoins aux basses températures (effet anesthésiant), elle est toujours forte aux températures élevées (tachycardie métabolique).

Fig. 56. — Courbes montrant les fluctuations de la fréquence cardiaque chez les Carpes intactes (traits pleins) et chez les Carpes vagotomisées (pointillés) en fonction des variations saisonnières de la température.

Ces observations paraissent confirmer le rôle régulateur joué par le parasympathique au niveau des centres cardiaques, rôle qui retentit sur toute la physiologie du Poisson. Il faut cependant souligner que l'efficacité du vague n'est réelle que dans les variations thermiques lentes. De plus, en hiver, les basses températures sont inhibitrices de la vagotonie, et il y a peu de différences entre sujets vagotomisés et sujets témoins. La zone de température critique, où commence l'efficacité du parasympathique, se situe aux environs de 10°C chez la Carpe.

6.4. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR L'E.C.G.

Depuis quelques années, on connaît les effets du froid sur la physiologie des Mammifères hibernants et, plus particulièrement, l'action des basses températures sur le fonctionnement du cœur et sur son E.C.G. Par contre, l'influence des effets thermiques sur l'E.C.G. des Poissons n'a fait l'objet d'aucune recherche particulière. Une seule étude comparative entre Mammifères hibernants, Batraciens et Poissons, a été réalisée.

FIG. 57. — Courbes montrant les fluctuations moyennes de la fréquence cardiaque (traits pleins), de l'espace PR (tirets) et de l'espace QT, lors de variations rapides de la température.

En effet, BJÖRCK et JOHANSSON [1955] ont pratiqué une étude comparée des électrocardiogrammes chez ces Vertébrés. Ainsi, une élévation de la température corporelle entraîne une augmentation de la fréquence cardiaque, mais non au-delà d'une certaine élévation thermique létale. D'intéressantes remarques sur les effets des basses températures sont faites, en particulier, sur l'onde d'Osborn qui apparaît alors après l'onde *T*, chez les Mammifères.

Nous avons étudié systématiquement les E.C.G. d'un lot de dix Carpes adaptées à la température de 10° C. Chaque Poisson est placé dans un bac calorifugé, dont la température est progressivement abaissée de un degré tous les quarts d'heure, jusqu'à 0° C, puis remontée jusqu'à la température sublétales par le même processus.

Nous avons déjà signalé que le rythme cardiaque des Poissons n'est jamais parfaitement régulier, ce qui est un effet de la vagotonie.

L'arythmie, très marquée aux températures moyennes (10° à 20° C), tend à s'estomper au-delà de ces limites, comme si la vagotonie ne s'exerçait efficacement que dans cette zone thermique. La figure 57 nous donne une idée générale de ces phénomènes :

1° *L'intervalle P R.*

Il augmente progressivement aux basses températures et tend à se raccourcir avec l'élévation de celles-ci; ceci a d'ailleurs été observé dans toute la série des Vertébrés. Chez les Poissons, nous tenons cependant à signaler la disparition sur les tracés, de l'onde *P*, aux températures élevées. A ce moment, la conduction s'effectue d'une manière si rapide qu'il doit y avoir un tassement des ondes, en particulier, l'onde *P* doit alors se fusionner avec l'onde *T* qui la précède (cas des tachycardies paroxystiques).

2° *Le complexe Q R S.*

Le complexe s'étale progressivement au cours de la baisse thermique. L'élargissement qui caractérise ce complexe *Q R S* aux basses températures, peut être interprété comme une anomalie dans la conduction intra-ventriculaire, anomalie due à un ralentissement de la propagation du stimulus sinusal à travers le myocarde.

3° *L'onde T.*

Nous n'avons jamais pu observer l'apparition de l'onde d'Osborn qui est une des caractéristiques de l'onde *T*, chez les Mammifères, au cours du refroidissement; par contre, on peut remarquer, aux

FIG. 58. — Tracés électrocardiographiques montrant les variations des différents accidents cardiaques en fonction de l'abaissement de la température. En particulier les variations de *PR* et de l'onde *T* sont remarquables.

basses températures, un aplatissement de plus en plus accentué de l'onde *T*.

4° *L'intervalle Q T.*

Nous pensons que cet intervalle, qui correspond à la durée totale de la conduction et de la repolarisation ventriculaires est, dans l'E.C.G., la partie la plus sensible aux variations de la température.

Les tracés de la figure 58 nous montrent un allongement progressif et énorme de l'intervalle *Q T* aux basses températures; cet intervalle mesure assez exactement la durée de la systole ventriculaire, qui s'effectue très lentement pendant le refroidissement, et au contraire très rapidement pendant l'échauffement. Le phénomène de repolarisation semble donc être très sensible à l'action de la température.

Ainsi, chez les Poissons, la température agit de façon spectaculaire sur la forme de l'E.C.G., surtout aux environs de 0° C. Ces changements de forme de l'E.C.G. sont certainement dus au métabolisme cellulaire intrinsèque, qui affecte immédiatement les processus électriques du myocarde.

Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux déjà observés chez les autres Vertébrés. Il semble cependant que deux faits soient à retenir : d'une part, l'aplatissement progressif de l'onde *T* qui, à 0° C, est très difficilement perceptible et se confond presque avec la ligne iso-électrique, et d'autre part, le segment *S T* dont l'allongement est énorme aux basses températures (*fig. 58*).

Ainsi, l'E.C.G. chez les Poissons, montre que la conduction sinu-sale et la repolarisation sont les phénomènes les plus perturbés par les basses températures.

CONCLUSIONS

Parmi les Poïkilothermes, les Poissons dulçaquicoles sont ceux qui ressentent le plus la dominance de ce facteur important qu'est la température. Chez la Carpe, l'étude des variations thermiques lentes, bien plus que celles des variations rapides, nous montre qu'une zone critique semble exister aux environs de 10° C; au-dessous de cette température, la sensibilité générale du Poisson est fortement diminuée, ce qui a pour résultat de mettre l'animal dans un état semi-léthargique. Au-dessus de 10° C, ce Poisson devient alors un véritable Poïkilotherme très sensible à toute variation thermique. C'est ainsi que le stress provoqué au mois de mars par l'élévation de la température de l'eau au-dessus de 10° C, après de longs mois d'hibernation, provoque, chez les Cyprinidés, le réveil des processus propres à la sexualité.

Il est fondamental de constater que, chez la plupart des Téléostéens dulçaquicoles, ce ne sont pas tellement les variations thermiques en valeur absolue qui sont importantes, mais surtout la position de ces variations par rapport à leur zone de température critique. Cette zone semble se situer autour de 10° C chez les Cyprinidés. Certes, le système parasympathique cardiaque joue un rôle important dans les adaptations aux variations thermiques lentes du milieu aquatique, qui sont les plus fréquentes. Lorsque ces variations sont brusques, le système vagal paraît inefficace, et l'on constate alors des hécatombes de Poissons, comme par exemple, lorsque certains courants marins chauds ou froids sont déviés de leur trajectoire normale.

Donc, dans le milieu aquatique, le système parasympathique cardiaque paraît suffisamment efficace, parce qu'en général, le Poisson ne doit faire face qu'à des adaptations lentes. Il en est tout autrement dans le milieu aérien, où les variations thermiques sont bien plus rapides et où le rôle du système sympathique cardiaque se montre indispensable.

CHAPITRE VII.

**EFFETS DES VARIATIONS DE LA PRESSION DU MILIEU
SUR LA FRÉQUENCE CARDIAQUE CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS**

7.1. — INTRODUCTION

Les problèmes de l'existence et de la vie, dans les grandes profondeurs marines, sont naturellement liés aux réactions des êtres vivants soumis à de fortes pressions. Pendant longtemps, les biologistes ont pensé que la vie ne pouvait exister qu'à une limite de quelques centaines de mètres en dessous du niveau de la mer. Nous savons aujourd'hui que la vie est possible, dans la mer, sous des pressions de 1 000 atmosphères, au froid (4° C) et à l'obscurité.

Les biologistes ont été conduits à étudier méthodiquement l'influence des pressions sur les tissus et les organismes vivants. En effet, à 10 mètres au-dessous du niveau de l'eau, chaque centimètre carré de surface d'un objet immergé, supporte un accroissement de pression d'environ 1 kg. Dans l'eau douce, la pression d'une atmosphère est figurée par une colonne d'eau de 10,33 mètres. Dans l'eau de mer, plus dense, cette pression équivaut à une colonne d'environ 10 mètres. On a pu ainsi calculer, qu'à 10 000 mètres de profondeur, un animal de la taille d'un homme moyen devra supporter, sur la surface de son corps, une pression d'environ 18 000 tonnes. Les expéditions océanographiques ont pu aussi vérifier la teneur de l'eau de mer en oxygène, dont le taux reste à peu près constant depuis la surface jusque dans les grandes profondeurs.

Les premières recherches sur les effets physiques des hautes pressions ont été faites par REGNARD [1890]. Cet auteur entreprit l'étude de l'action de la pression sur les organismes les plus divers, depuis les bactéries jusqu'aux Vertébrés. Il montra ainsi la grande résistance des êtres les plus simples, aux fortes pressions hydrostatiques.

Chez les Poissons Téléostéens, la fonction hydrostatique et baro-sensible semble être exercée tout particulièrement par la vessie natatoire. La majorité des Osteichthyens possèdent une vessie remplie d'air, communément appelée vessie natatoire, et que BERTIN [1958] appelle « vessie gazeuse ».

Le rôle de cet organe apparemment inerte, dans la vie du Poisson, a depuis longtemps attiré l'attention de nombreux chercheurs; aussi, les travaux sur ce sujet sont-ils très nombreux, mais les résultats sont souvent contradictoires.

La vessie natatoire est un diverticule dorsal de la partie antérieure du tube digestif. Elle naît d'un bourgeon dorsal de la région pharyngienne. Les travaux récents de BRIEN [1965] tendent à montrer qu'il n'existe aucun rapport entre la vessie natatoire et les fentes branchiales, et que l'ébauche vésicale, tout comme les poumons des Vertébrés terrestres, dérive de la vessie pulmonaire unique des Crossoptérygiens.

Cette vessie pulmonaire a évolué suivant deux lignes différentes :

— soit vers le développement de la fonction respiratoire, en rapport avec la vie aérienne, pour donner les poumons;

— soit vers la régression de la fonction respiratoire, en rapport avec la vie aquatique, pour donner la vessie natatoire. Il en conclut donc que la vessie natatoire est un poumon régressé.

Du fait de son origine, la vessie natatoire est primitivement en communication avec le tube digestif, par le canal pneumatique. On retrouve cette communication, durant les stades larvaires, chez de nombreux Poissons. Chez les Physostomes, cette communication persiste durant toute la vie du Poisson (Carpe). Mais la vessie peut s'isoler du tube digestif, c'est le cas des Physoclistes. On a, dans ce cas, une vessie complètement close (Perche). Elle peut même disparaître chez l'adulte au moment de la métamorphose (Aphyses). C'est le cas notamment de nombreux Poissons abyssaux et des Poissons benthiques (Pleuronectes).

Le plus souvent les parois de la vessie natatoire sont constituées -

— d'une tunique interne, sorte de muqueuse formée d'un épithélium cylindrique généralement doublé d'un mince chorion fibreux, et d'une couche de conjonctif lâche, vascularisé, renfermant des cellules nerveuses. DEINEKA [1904], EVANS [1925], TERIO [1948], ABRAHAM et STAMMER [1954] trouvent deux sortes de nerfs en rapport avec deux systèmes de presso-récepteurs : l'un percevant les variations de pression sanguine, en rapport avec des fibres orthosympathiques, l'autre percevant les variations de pression intra-vésicale, en rapport avec des fibres parasymphatiques.

— d'une tunique externe fibreuse, non constante, qui peut manquer chez la Perche, ou peut être limitée à la partie antérieure de la vessie natatoire chez les Cyprinidés, où elle constitue alors la tunique nacrée [GUYENOT, 1909].

JACOBS [1930, 1932, 1934] a montré que les Physostomes pouvaient avaler ou rejeter de l'air par leur canal pneumatique, mais

cela n'étant plus possible chez les Physoclistes, il existe alors des organes spécialisés dans ces fonctions de sécrétion et de résorption.

Les résultats des dosages de l'air intra-vésical indiquent une composition différente de l'air atmosphérique, avec des variations, suivant les individus. Le gaz sécrété est surtout de l'oxygène. Cette sécrétion est supprimée par la section des branches vésicales du vague; il y a donc, dans le vague, des fibres effectrices de la sécrétion gazeuse.

FIG. 59. — Les osselets de Weber chez la Carpe.

(1 : *claustrum*. — 2 : *scaphium*. — 3 : *intercalarium*. — 4 : *tripus*. — aph : apophyse pharyngienne du basioccipital. — ap₁ : apophyse de la 1^{re} vertèbre. — ap₃ à ap₆ : apophyses épineuses des vertèbres 3 à 6. — apt₂ : apophyse transverse de la 2^e vertèbre. — C₄ à C₇ : côtes des vertèbres 4 à 7. — V.n. : vessie natatoire.)

Chez certains Poissons, il existe des connexions reliant la vessie natatoire au labyrinthe de l'oreille interne. Ces connexions peuvent être directes, par l'intermédiaire de diverticules de la vessie natatoire elle-même, ou indirectes, par l'intermédiaire d'osselets dérivant, semble-t-il, d'apophyses des trois premières vertèbres [WATSON,

1939], mais l'accord ne semble pas encore fait entre tous les auteurs. Ces osselets, appelés osselets de Weber, forment une double chaîne symétrique qui transmet au labyrinthe les variations du volume de la vessie natatoire.

Chaque chaîne est formée de 4 osselets :

— *claustrum* — *scaphium* — *intercalarium* — *tripus* — reliés par un ligament (fig. 59).

Les Poissons possédant cette double chaîne d'osselets sont réunis sous le nom d'Ostariophyses. Les Cypriniformes sont caractérisés par la présence d'une vessie natatoire à deux chambres, dont l'antérieure constitue la chambre à air de Weber, en rapport avec l'extrémité du tripus, par une différenciation ligamenteuse de la tunique nacrée.

La vessie natatoire, comme tous les viscères, est innervée par le pneumogastrique, à la fois sensitif et moteur.

Chez la Carpe, un rameau se détache de la branche intestinale et longe le canal pneumatique sur presque toute sa longueur, jusqu'à son abouchement dans le lobe postérieur où il s'irradie dans la paroi [ABRAHAM et STAMMER, 1954].

Ce filet vagal est parcouru par un potentiel d'action spontané, qui prend naissance au niveau de la paroi vésicale dont la tension est permanente. Les variations de pression de la paroi vésicale se traduisent par une variation de la fréquence du potentiel d'action [VASSILENKO et LIVANOV, 1936, QUTOB, 1962].

Le rôle sensoriel de la vessie natatoire paraît lié, d'une part, à la présence de terminaisons nerveuses dans sa paroi, et d'autre part, à la présence de connexions avec l'oreille interne. La vessie natatoire serait donc à l'origine de la perception des variations de pression. De nombreux travaux ont été faits à ce sujet, mais les résultats obtenus sont souvent différents, voire même contradictoires. Les études faites par BAGLIONI [1910], KUIPER [1915], REMOTTI [1924], FRANZ [1937], KOSHTOJANZ et VASSILENKO [1937], MAC CUTCHEON [1958], sur les mouvements de nage provoqués par les variations de pression intra et extra-vésicales, tendent à prouver que la paroi de la vessie natatoire est un presso-récepteur. Les variations de pression excitent les terminaisons nerveuses de la paroi vésicale, et les stimuli ainsi créés provoquent des mouvements de nage, supprimés par la vagotomie.

D'autre part, DIJKGRAAF [1914] a noté que l'appareil de Weber jouait également un rôle important dans la perception des variations de pression. Chez les Poissons qui en sont dépourvus (Truite), il constate que ce sont les extéro-récepteurs qui jouent ce rôle essentiel.

Les travaux effectués par GUYENOT [1909], VON KOKAS [1932], MOEHRES [1940], sur le réflexe de crachage, montrent que ce sont

les osselets de Weber qui interviennent dans la mise en jeu de ce réflexe; par contre, KUIPER [1915-1916], FRANZ [1937], DIJKGRAAF [1943] et QUTOB [1962] déclenchent le réflexe, par excitation des terminaisons nerveuses situées dans la paroi de la vessie natatoire.

D'autre part, la diminution de la pression interne de la vessie natatoire, provoquée par ponction, ne détermine une sécrétion gazeuse que si le Poisson peut nager, donc, si les extéro-récepteurs sont excités, KUIPER [1915], JACOBS [1930], MEESTERS et NAGEL [1934], VON FRISCH [1934], COPELAND [1952].

Nous nous sommes donc proposé, dans ce chapitre, d'étudier chez quelques Téléostéens, les réactions cardiaques en fonction des variations de pression du milieu extérieur. Nous avons recherché en outre, dans le cadre de ce travail, le rôle joué par la vessie natatoire.

Nous avons utilisé un appareil permettant d'atteindre une pression de 50 atmosphères, pression exercée à l'aide d'air comprimé. Ce système a l'avantage de permettre une oxygénation de l'eau pendant une longue période, tout en admettant une forte pression (50 atmosphères). Cet appareil est un aquarium cylindrique d'une capacité totale de 87 litres, muni latéralement de deux hublots vitrés se faisant face, permettant de voir et de surveiller le Poisson en expérience (fig. 60 et 61).

Ce dernier est maintenu sans contrainte, dans un grillage, après la mise en place de deux électrodes fixes, reliées aux bornes de l'appareil, en dérivation D, de l'E.C.G. Le Poisson ainsi préparé ne sera mis à l'intérieur de l'aquarium qu'au dernier moment, car il devra rester sans eau pendant cinq à sept minutes, temps nécessaire à la fixation et au serrage des écrous du couvercle. Puis, le sujet, ainsi disposé à l'intérieur de l'aquarium hermétiquement clos, sera maintenu en eau courante pendant au moins 12 heures grâce à un système de vannes, afin d'obtenir une stabilisation des fréquences cardiaques et respiratoires. La température de l'eau reste constante pendant toute l'expérience. Ces conditions étant remplies, le courant d'eau est arrêté et sept litres d'eau sont retirés, afin de permettre l'arrivée de l'air comprimé dans l'aquarium.

Les quantités d'oxygène mesurées par polarographie permettent de penser que la diffusion de ce gaz est très modérée, et suffisante pour permettre une expérimentation de 72 heures. Nous nous sommes limités, dans notre travail, à soumettre des Carpes de 400 à 600 g, adaptées à 20° C, et des Perches de 150 à 300 g, adaptées à 8° C ou à 16° C (suivant la saison), à des pressions de 30 atmosphères. Ces Poissons vivent généralement dans des fonds ne dépassant pas une dizaine de mètres (P # 1 atmosphère).

FIG. 60. — Appareillage ayant servi à étudier les variations de la pression du milieu extérieur sur la fréquence cardiaque, chez quelques Téléostéens d'eau douce. (aq. p. : aquarium. — osc. oscillographe. — a.c. : air comprimé.)

FIG. 61. — Schéma de l'appareillage utilisé pour l'étude de la pression. (a.c. : air comprimé. — aqu. : aquarium. — élect. : électrodes. — hu. : hublot. — mano. : manomètre. — osc. : oscillographe. — v.d. : vanne de décompression. — v.v. : vanne de vidange. — s.s. : soupape de sécurité).

Afin de vérifier le rôle de la vessie natatoire et du parasymphatique dans les informations baroceptives, nous avons expérimenté :

- sur des Carpes intactes
- sur des Carpes cystectomisées
- sur des Carpes vagotomisées
- sur des Perches intactes
- sur des Perches cystectomisées.

La vagotomie, chez les Perches, n'a pas été réalisée de façon satisfaisante.

La cystectomie est parfaitement réalisable chez les deux espèces. Pour extraire la vessie natatoire, le Poisson est anesthésié au M.S. 222 Sandoz à 1/10 000. Une incision latérale de trois à quatre centimètres est pratiquée dans la région abdominale antérieure, juste au-dessus de la ligne latérale. Une fois la vessie extirpée, la plaie est recousue et désinfectée. Les Poissons cystectomisés ne sont mis en expérience qu'après complète cicatrisation (1 mois environ).

7.2. — EFFETS DE LA CYSTECTOMIE

La cystectomie provoque chez les Carpes et les Perches des effets forts différents.

7.2.1. — Chez les Carpes.

Toutes les Carpes cystectomisées ont, durant les premiers jours, un comportement semblable. Elles restent sur le fond, couchées sur le côté, pendant un ou deux jours, puis se redressent les jours suivants et reposent ventralement sur le fond de l'aquarium sans chercher à nager. Après sept à huit jours, elles quittent de temps à autre le fond de l'aquarium, mais ne peuvent se maintenir dans l'eau qu'en effectuant des mouvements de nage forcée.

Huit jours après l'intervention, la majorité des Carpes cystectomisées reposent ainsi sur le fond. Quelques-unes seulement nagent avec plus de facilité et ont un comportement presque identique à celui des Carpes intactes. Tous les sujets opérés viennent gober de l'air à la surface de l'eau, provoquant ainsi l'apparition d'un météorisme intestinal ou d'une poche d'air, plus ou moins volumineuse, à l'emplacement de la vessie natatoire, après passage de cet air par l'orifice du canal pneumatique non cicatrisé. Ces faits ont été confirmés par des radiographies (fig. 62, 63, 64).

Ces observations nous permettent de comprendre le comportement hydrostatique de certaines Carpes cystectomisées, et d'interpréter certaines réactions cardiaques dues à la compression des osselets de Weber, par suite de la formation d'une poche d'air (phénomène de projection).

FIG. 62. — Radiographie, d'une Carpe témoin, montrant les deux lobes de la vessie natatoire.

FIG. 63. — Radiographie, d'une Carpe cystectomisée, montrant la présence d'une petite poche d'air, ainsi que celle d'un météorisme intestinal assez important.

FIG. 64. — Radiographie, d'une Carpe cystectomisée, montrant la formation d'une très grande poche d'air, ainsi que la présence d'un météorisme intestinal très important.

FIG. 65. — Radiographie, d'une Perche témoin, montrant le lobe unique de la vessie natatoire.

FIG. 66. — Radiographie, d'une Perche cystectomisée, montrant l'absence totale de poche d'air ou d'un météorisme intestinal.

7.2.2. — Chez les Perches.

Les Perches cystectomisées ont un comportement très différent de celui des Carpes. En effet, elles restent toujours couchées sur le flanc, généralement sur le côté opéré, sans esquisser le moindre mouvement de nage, à l'exception d'un léger battement de la nageoire pectorale libre.

Les radiographies (*fig. 65, 66*) effectuées sur ces individus, ne permettent pas de localiser de poche à air à l'emplacement de la vessie natatoire, ni de relever la trace d'un météorisme intestinal.

Ainsi, la cystectomie peut avoir des conséquences très différentes, selon les espèces sur lesquelles elle est pratiquée. Chez les Carpes cystectomisées, il peut y avoir une réadaptation qui tend à récupérer l'équilibre hydrostatique, par la formation d'une poche d'air à l'emplacement de la vessie natatoire, ainsi que par l'apparition d'un météorisme intestinal.

Chez les Perches, deux mois après la cystectomie, aucun signe d'adaptation ne semble apparaître : les sujets reposent sur le fond, immobiles et couchés sur le flanc.

7.3. — EFFETS D'UNE AUGMENTATION DE LA PRESSION EXTÉRIEURE.

7.3.1. — Sur la fréquence cardiaque chez les Carpes intactes.

7.3.1.1. *Effets d'une augmentation brutale de la pression.*

Une brutale augmentation de la pression (30 atmosphères en une minute environ) sur des sujets dont la fréquence cardiaque est stable (40 battements/minute) provoque, chez les sept Carpes étudiées, une bradycardie (25 battements/minute) fugace (30 secondes) suivie d'une forte tachycardie non persistante (93 battements/minute) (*fig. 67*) ; la fréquence initiale est atteinte après une ou deux heures. Par la suite, une stabilisation de la fréquence se situe en dessous de la valeur moyenne initiale.

Avant l'expérimentation, la fréquence respiratoire est stabilisée, aux environs de 20 mouvements operculaires/minute. L'application de la pression provoque une augmentation progressive de la fréquence, jusqu'à une valeur de 30 mouvements operculaires-minute. Puis, cette dernière diminue et se stabilise à une valeur de 25 mouvements operculaires/minute environ, deux heures après la compression (tableau XVII).

Ces expériences montrent qu'il y a, dans les réactions cardiaques des Carpes intactes soumises à une pression de 30 atmosphères, 4 phases principales :

- une première phase bradycardique très courte (30 sec.),
- une deuxième phase tachycardique (a) brutale et rapide (10 min.),
- une troisième phase (b) qui marque un retour vers ces valeurs moyennes initiales,
- enfin, une quatrième phase (c) au cours de laquelle les sujets semblent s'habituer aux conditions expérimentales, puisque la fréquence se stabilise en se normalisant.

FIG. 67. — Réactions cardiaques aux variations de pression, chez les Carpes intacts.

— La courbe représente les variations moyennes de la fréquence cardiaque pour une augmentation de pression (p) de 30 atmosphères (T° : 20° C).
 — Les points représentent les variations individuelles de la fréquence cardiaque.

(a : tachycardie provoquée par l'inhibition du nerf vague. — b : période adaptative. — c : adaptation vagale.)

7.3.1.2. — Effets de l'intensité de la pression.

Les effets de l'intensité de la pression ont été étudiés chez sept Carpes. L'analyse des figures 68, 69 et 70 montre que la valeur de la tachycardie varie comme l'intensité de la pression. Le retour à la fréquence cardiaque initiale est d'autant plus rapide que la pression exercée est plus faible.

Il y aurait donc ici une proportionnalité entre l'intensité de l'excitation et le nombre des fibres vagales excitées. Cette remarque

se concrétise par une augmentation progressive de la fréquence cardiaque en fonction de la pression, jusqu'aux environs de 30 atmosphères, où elle atteint son maximum. L'inhibition vagale s'atténuerait donc progressivement entre 0 et 30 atmosphères.

7.3.1.3. — Effets de pressions progressives.

Dans une autre série d'expériences, nous avons exercé, sur sept Carpes, des pressions lentes et progressives de plus en plus

FIG. 68. — Courbe moyenne représentant les variations de la fréquence cardiaque, chez des Carpes, quand la pression exercée est de 5 atmosphères (T° : 20° C.).

FIG. 69. — Courbe moyenne représentant les variations de la fréquence cardiaque, chez des Carpes, quand la pression exercée est de 10 atmosphères (T° : 20° C.).

FIG. 70. — Courbe moyenne représentant les variations de la fréquence cardiaque, chez des Carpes, quand la pression exercée est de 20 atmosphères (T° : 20° C.).

FIG. 71. — Courbe moyenne représentant les variations de la fréquence cardiaque, chez des Carpes, quand les pressions exercées sont progressivement de plus en plus fortes (T° : 20° C.).

puissantes, après avoir attendu, chaque fois, la stabilisation cardiaque; ceci, dans le but d'atteindre, par paliers successifs, des pressions de plus en plus fortes; nous agissons comme si le Poisson faisait, au départ, dans sa migration en profondeur, des haltes tous les 50 mètres.

Une pression de 5 atmosphères, comme le montre la figure 71, provoque une tachycardie (de 50 à 71 battements/minute) qui ne dure en moyenne que 90 minutes. Une pression de 10 atmosphères déclenche une bradycardie (de 50 à 40 battements/minute) qui persiste pendant 30 à 60 minutes. Après stabilisation de la fréquence cardiaque, des pressions de 20, puis 30 atmosphères, déterminent chaque fois une bradycardie suivie d'un retour à la fréquence initiale. Les bradycardies ainsi provoquées montrent que l'adaptation vagale est réalisée après un effet de « narcose » (tachycardie), au cours de la première compression, et permettent d'expliquer les réactions cardiaques progressives lors de la plongée. Ainsi, le Poisson qui migre dans les profondeurs n'aurait qu'un premier palier à effectuer, pour s'adapter aux pressions des grands fonds.

7.3.2. — Sur la fréquence cardiaque chez les Carpes cystectomisées.

Les réactions des douze Carpes cystectomisées, soumises à une pression de 30 atmosphères, ont été observées et représentées par les figures 72 et 73.

Le figure 72 représente les moyennes des valeurs des fréquences cardiaques relevées chez dix sujets cystectomisés (tableau XVIII); chez ces derniers, la fréquence cardiaque est stabilisée aux environs de 47 battements/minute (20 % supérieure à la valeur des fréquences cardiaques des Carpes intactes : 40 battements/minute).

Après effet de la pression, nous avons observé, chez ces Carpes, une très légère tachycardie peu durable, puis, après 30 minutes environ, un retour progressif à la valeur de la fréquence cardiaque. Ainsi, l'effet est pratiquement nul.

La fréquence respiratoire, chez les Carpes cystectomisées, a une valeur moyenne de 36 mouvements operculaires/minute, c'est-à-dire environ deux fois supérieure à la valeur de la fréquence respiratoire des Carpes intactes (20 mouvements operculaires/minute). Après la mise sous pression, on n'observe aucune variation notable du rythme respiratoire chez les Carpes cystectomisées (tableau XVIII), alors que les Carpes intactes réagissent par une polypnée (tableau XVII).

Deux des Carpes cystectomisées, seulement, ont des réactions cardio-respiratoires intermédiaires entre celles des Carpes cystectomisées et celles des Carpes intactes (*fig. 73*).

FIG. 72. — Réactions cardiaques aux variations de pression, chez les Carpes cystectomisés.

— La courbe représente les variations moyennes de la fréquence cardiaque, pour une augmentation de pression (p) de 30 atmosphères (T° : 20° C).
 — Les points représentent les variations individuelles de la fréquence cardiaque.

FIG. 73. — Réactions cardiaques aux variations de pression chez deux Carpes cystectomisés.

Chaque courbe représente les variations de la fréquence cardiaque, pour une augmentation de pression (p) de 30 atmosphères (T° : 20° C).

7.3.3. — Sur la fréquence cardiaque chez les Carpes vagotomisées.

7.3.3.1. — Vagotomies totales.

Nous avons repris les mêmes expériences avec dix Carpes vagotomisées. La figure 74 montre qu'une pression de 30 atmosphères ne modifie en rien la fréquence cardiaque. C'est donc bien la levée de l'inhibition vagale, qui provoque la forte tachycardie initiale, chez les Poissons intacts soumis à des pressions brutales. Ainsi, la pression reste sans effet sur la fréquence cardiaque, chez les sujets cystectomisés ou bivagotomisés.

7.3.3.2. — Vagotomies partielles.

Dans cette action vagale, nous avons aussi essayé de distinguer le rôle joué par la ligne latérale postérieure, car il est difficile de détruire ou d'inhiber la ligne latérale antérieure.

Nous avons donc pratiqué sur cinq individus, un mois avant l'expérimentation, la double section des nerfs de la ligne latérale, à leur sortie du crâne.

Une pression de 30 atmosphères déclenche, sur ces Carpes, des réactions cardiaques et respiratoires semblables à celles des Carpes intacts.

On peut en déduire que les nerfs de la ligne latérale jouent un rôle effacé, dans la perception des fortes pressions. Cependant, ces nerfs ont une importance certaine dans ce domaine, puisqu'ils réagissent sous l'action de très faibles pressions bien localisées [SERFATY et LABAT, 1959 et 1960 a].

FIG. 74. — Courbe moyenne représentant les variations de la fréquence cardiaque (en traits pleins) et de la fréquence respiratoire (en tirets), chez des Carpes vagotomisées soumises à une pression de 30 atmosphères (T° : 20° C).

7.3.4. — Sur la fréquence cardiaque chez les Perches intactes.

Les Cyprinidés sont pourvus d'un système de petits os articulés qui relient l'oreille interne à la vessie natatoire : les osselets de Weber. Ces osselets transmettent à l'oreille interne les variations de volume de la vessie natatoire, d'où leur influence possible pour la perception des variations de pression.

Nous avons donc pensé, pour vérifier ce rôle, à expérimenter sur la Perche qui ne possède pas d'appareil de Weber et qui de plus, est un Physocliste.

Dix Perches ont été expérimentées dans les mêmes conditions que les Carpes communes, la température du milieu étant toutefois maintenue entre 15° et 16° C (avril-mai).

La figure 75 montre que les Perches réagissent à l'influence d'une pression brutale de 30 atmosphères, par une forte tachycardie qui persiste durant toute l'expérience. Au contraire, la fréquence respiratoire, qui était de 82 mouvements operculaires/minute, diminue au moment de la compression, et semble se stabiliser à une valeur de 63 mouvements operculaires/minute, une heure après le début de l'expérimentation (tableau XIX).

Ces résultats nous permettent de faire plusieurs constatations :

— la Perche ne semble pas s'adapter aux fortes pressions, car les fréquences cardiaques et respiratoires ne tendent pas à reprendre leurs valeurs initiales, comme chez la Carpe.

FIG. 75. — Réactions cardiaques aux variations de pression, chez les Perches intactes.

— La courbe représente les variations moyennes de la fréquence cardiaque, pour une augmentation de pression (p) de 30 atmosphères (T° : 15 à 16° C).
— Les points représentent les variations individuelles de la fréquence cardiaque.

— le système vagal de la Perche semble plus réactif aux facteurs baro-sensibles, que ne l'est celui de la Carpe, car son inhibition persiste encore après 24 heures d'expérimentation.

7.3.5. — Sur la fréquence cardiaque chez les Perches cystectomisées.

Sept Perches ont été expérimentées, deux mois environ après la cystectomie, à la température de 8-10° C (février-mars).

La figure 76 représente les valeurs moyennes des réactions cardiaques, lors de la mise sous pression. On n'observe aucune réaction, aussi bien cardiaque que respiratoire. La cystectomie, chez les Perches, a donc rendu ces dernières totalement insensibles aux fortes variations de pression, que celles-ci soient brutales ou progressives.

FIG. 76. — Réactions cardiaques aux variations de pression, chez les Perches cystectomisées.

— La courbe représente les variations moyennes de la fréquence cardiaque pour une augmentation de pression (p) de 30 atmosphères (T° : 8 à 10° C).

— Les points représentent les variations individuelles de la fréquence cardiaque.

7.4. — EFFETS DE LA DÉCOMPRESSION.

Les Téléostéens possédant une vessie nataoire, et en particulier la Carpe et la Perche, ne survivent pas à une brusque décompression. Toutefois, il est possible de conserver ces Poissons vivants, à la condition d'effectuer une décompression très progressive (24 à 48 heures). Nous avons attribué en partie cette mortalité, à la dilatation de la vessie nataoire, qui, en comprimant l'aorte dorsale,

empêche tout retour sanguin vers le cœur et provoque l'ischémie des centres nerveux, par stase. En effet, les Carpes et les Perches cystectomisées supportent bien les décompressions brutales, effectuées en 10 à 15 minutes. Ceci confirme les conclusions de GUYENOT [1909], qui écrivait que la vessie natatoire présentait un danger, lors de la remontée du Poisson vers la surface, ce qui équivaut à une décompression.

La cystectomie rend donc les Poissons insensibles aussi bien aux fortes pressions qu'aux décompressions brutales.

7.5. — EFFETS DE LA DÉPRESSION

Si les Poissons sont des êtres sensibles aux augmentations de pression du milieu qui les entoure, quels sont les effets provoqués par les diminutions de pression?

Nous avons expérimenté, à la température de 15° C, sur 17 Carpes communes intactes et vagotomisées. L'aquarium cylindrique est alors relié à une pompe à vide Beaudouin. Les dépressions sont mesurées à l'aide d'un manomètre dont la sensibilité est de l'ordre du torr. Nous pratiquons sur les Poissons des dépressions faibles et lentes, puis importantes et brutales, les premières étant de nature plus écologique que les secondes.

7.5.1. — Chez les Carpes intactes.

Les expériences précédentes ont montré que les pressions agissent sur le système nerveux vagal comme un anesthésique. Les dépressions, quand elles sont faibles, agissent comme un excitant des

FIG. 77. — Action des faibles dépressions du milieu extérieur (740 Torr) sur les fréquences cardiaques (traits pleins) et respiratoires (tirets) chez des Carpes intactes (T° : 15° C).

FIG. 78. — Action des dépressions moyennes du milieu extérieur (660 Torr) sur les fréquences cardiaques (traits pleins) et respiratoires (tirets), chez des Carpes intactes (T° : 15° C).

nerfs vagues; en effet, la figure 77 nous montre que cinq Carpes intactes répondent à une légère dépression (740 torrs), par une bradycardie. Cette excitation vagale dure de 10 à 30 minutes, après quoi nous observons un phénomène d'échappement bien caractéristique. La valeur de la fréquence respiratoire est progressivement ascendante.

Les sujets soumis à ces dépressions sont très sensibles aux excitations variées (bruit, lumière, etc...). Ces effets sont certainement dus à l'augmentation du tonus vagal.

Pour des dépressions importantes et brusques (660 torrs), la courbe de la figure 78 montre que les Poissons réagissent alors par une tachycardie et une polypnée, l'augmentation de la fréquence cardiaque étant certainement due à une inhibition, d'ailleurs passagère, du tonus vagal. En augmentant progressivement la dépression, nous observons toujours une tachycardie et une polypnée; les importantes et brutales dépressions (460 et 360 torrs) entraînent l'apparition d'embolies gazeuses, facilement observables au niveau des nageoires.

Aux environs de 160 torrs, la dépression détermine une très forte tachycardie, avec troubles marqués de l'E.C.G. Nous avons noté des accidents de la conduction (dissociation auriculo-ventriculaire), des inversions *Q R S* dont l'amplitude augmente puis diminue, ainsi qu'une forte acumination de l'onde *T* montrant une atteinte asphyxique du myocarde. A ce moment, la tachycardie disparaît, et la bradycardie qui lui fait suite correspond à l'apparition de bulles gazeuses qui s'échappent des tissus, et deviennent visibles au niveau des capillaires branchiaux; nous avons observé alors de véritables grappes de bulles montant vers la surface à chaque mouvement operculaire.

7.5.2. — Chez les Carpes vagotomisées.

Nous avons utilisé 7 Carpes bivagotomisées, adaptées à la température de 15° C. L'absence du vague cardiaque semble être importante. En effet, alors que les réactions obtenues chez les sujets intacts montrent un retour rapide à la fréquence cardiaque initiale (*fig.* 79), les Poissons vagotomisés ne réagissent plus de la même façon. Seules, une tachycardie et une polypnée persistantes et progressives marquent les effets de la dépression. Est-ce à dire que le nerf vague jouerait un rôle régulateur de la fréquence cardiaque lors de la dépression?

Selon FONTAINE [1930], l'action de la pression s'exercerait sur le muscle par l'intermédiaire du système nerveux. Cette hypothèse permet une interprétation satisfaisante des réactions cardiaques observées chez les Carpes intactes, soumises à des augmentations

de pression. La bradycardie fugace, apparaissant au début de la compression, aurait pour origine une excitation vagale, la forte tachycardie trouvant une explication dans la levée de l'inhibition vagale, provoquée par une baro-narcose [EBBECKE, 1936 et GUYOT, 1960]. Enfin, chez la Carpe, le rétablissement d'une fréquence cardiaque stable, inférieure à la fréquence propre du sujet avant la compression, mais compensée par une polypnée, serait l'expression d'une adaptation vagale à la pression nouvelle.

FIG. 79. — Action des dépressions progressives du milieu extérieur sur les fréquences cardiaques (traits pleins) et respiratoires (tirets) chez des Carpes vagotomisées (T° : 15° C.).

Ce comportement semble similaire à celui des Carpes placées en milieu anoxique [SERFATY, LABAT et BERNAT 1965]; les fortes pressions entraînant d'ailleurs une augmentation du métabolisme musculaire, d'où une consommation d'oxygène accrue.

Les Perches intactes, soumises aux fortes pressions, présentent également une première phase tachycardique, mais sans rétablissement ultérieur de la fréquence initiale. Ce nouvel équilibre physiologique est très différent de l'équilibre subnormal que l'on observe chez les Carpes, dans les mêmes conditions.

Les physostomes, et les Cyprinidés en particulier, avec leur appareil de Weber, semblent donc plus aptes que les Physoclistes à supporter les changements de pression.

Chez les Poissons cystectomisés, les réactions cardiaques dues aux fortes pressions externes restent faibles ou même nulles.

Or QUTOB [1962], dans ses travaux sur les influx nerveux circulant le long des branches vésicales du nerf vague, démontre l'existence d'influx permanents, provenant de la vessie natatoire. La

fréquence de ces impulsions nerveuses diminue, lorsque la pression augmente dans le milieu extérieur. La cystectomie, qui supprime les branches vésicales du vague, conduit à la disparition des potentiels spontanés parcourant ces filets nerveux. Il en résulterait une action inhibitrice partielle, mais permanente, au niveau des centres cardio-modérateurs, avec diminution du tonus vagal cardiaque justifiant la légère tachycardie persistante provoquée par la cystectomie.

Cependant, les propriocepteurs et l'innervation vagale vésicale n'existant plus chez les cystectomisés, la transmission des effets de la surpression ne peut se faire par cette voie nerveuse directe. On devrait alors observer une absence totale de modifications de la fréquence cardiaque, ou une tachycardie modérée.

En fait, les radiographies (*fig. 63 et 64*) révèlent l'établissement d'une poche d'air plus ou moins importante, à l'emplacement de la vessie natatoire. De plus, l'autopsie après expérimentation révèle le développement d'un abondant tissu conjonctif, tendant à isoler cette poche. On assiste donc à la formation d'une chambre pleine d'air, suppléant, tout au moins partiellement, à l'absence de vessie natatoire. Le conjonctif formé reste toujours en relation avec l'extrémité de la chaîne des osselets de Weber, par l'intermédiaire du ligament et des fragments de tunique nacrée non extirpés lors de la cystectomie.

D'autre part, les excitations perçues au niveau de l'oreille interne par l'intermédiaire des osselets de Weber, peuvent également avoir une répercussion sur le tonus vagal; en effet, chez les Poissons, le nerf acoustique est en liaison avec le vague (nerfs branchiaux). Lorsque, par suite d'une augmentation de pression, le volume de la poche d'air résiduel se trouve réduit, il s'exerce une traction sur le *tripus*, par l'intermédiaire du conjonctif entourant la chambre; il en résulte une réaction de la chaîne Webérienne sur l'oreille interne. Le relais acoustico-vagal permet la transmission de cette action aboutissant à des modifications du tonus vagal, avec retentissement sur le rythme cardiaque.

Chez deux Carpes présentant une poche d'air très développée (*fig. 64*), l'intervention d'un tel système réactionnel paraît expérimentalement confirmée; les poches d'air offrent, lors des compressions, des possibilités de réduction d'autant plus importantes que le volume de la pseudo-vessie étant plus grand, on pouvait escompter une excitabilité plus forte par la chaîne des osselets de Weber. Effectivement, la réaction cardiaque des sujets se situe, en intensité relative, entre celle des Carpes intactes et celle de la majorité des Carpes cystectomisées (*fig. 73*).

Les Carpes cystectomisées restent néanmoins capables d'une adaptation physiologique aux fortes pressions. Au bout de 30 mi-

nutes à une heure (ce temps est d'autant plus long que la réaction initiale a été plus forte), les fréquences cardiaques et respiratoires tendent à se stabiliser autour de valeurs moyennes, proches des valeurs pré-expérimentales.

Le rôle des osselets de Weber, tant dans la perception que dans l'adaptation à des variations de pression du milieu extérieur, semble donc important.

Les Perches soumises à la cystectomie présentent, comme les Carpes, une légère augmentation définitive de leur fréquence cardiaque (+ 25 % environ). On admettra donc également, pour ces sujets, l'existence d'influx permanents parcourant normalement les filets nerveux, et supprimés par la cystectomie qui élimine les récepteurs de la vessie natatoire. La disparition de ces potentiels aurait pour conséquence directe une inhibition partielle des centres cardio-modérateurs, avec diminution du tonus vagal concrétisée par la tachycardie.

On notera, par contre, l'absence de toute réaction aux brusques variations de pression chez les Perches cystectomisées (*fig. 76*). Il n'existe pas, chez ces dernières, de relation entre l'oreille interne et la vessie natatoire. La cystectomie supprimerait l'unique voie de transmission des excitations perçues au niveau de la vessie natatoire, la voie vagale directe.

La perception des changements importants de pression se ferait également, chez les Perches, au niveau de la vessie natatoire, mais la transmission aux centres effecteurs supérieurs ne peut emprunter que la voie afférente de la branche viscérale du vague.

Les expériences décrites n'apportent pas d'indication sur le rôle des extéro-récepteurs dans la perception des fortes variations de pression. Ils seraient toutefois sensibles aux faibles changements de pression [DIJKGRAAF, 1943].

De nouvelles expériences seront nécessaires, afin de préciser le rôle exact de la chaîne Webérienne dans la perception des variations de pression chez les Ostariophyses.

CONCLUSIONS

La Carpe, Physostome appartenant au groupe des Ostariophyses, réagit à des pressions de 30 atmosphères par une forte tachycardie qui s'estompe au bout d'une heure environ, temps nécessaire à sa réadaptation.

Les Carpes cystectomisées ont une fréquence cardiaque plus élevée que les Carpes intactes, ce qui traduit l'influence de la branche vésicale du nerf vague sur le tonus cardiaque. Ces Carpes

réagissent peu aux fortes pressions. Les légères réactions enregistrées sont dues à la présence d'une poche d'air, en relation avec la chaîne Webérienne. Les réactions cardiaques intermédiaires de deux Carpes cystectomisées, confirment notre interprétation dans ces observations.

Les Carpes vagotomisées, soumises aux fortes pressions, ne présentent aucune réaction cardiaque immédiate.

Il existe donc, chez les Carpes, et les Ostariophyses en général, deux voies pour la perception des fortes pressions extérieures au niveau de la vessie natatoire :

- une voie directe nerveuse qui emprunte le nerf vague vésical,
- une voie indirecte qui se dirige, par l'intermédiaire des osselets de Weber et de l'oreille interne, vers les centres cardio-modérateurs.

La Perche, Physocliste, réagit à des pressions de 30 atmosphères par une forte tachycardie qui persiste, contrairement à ce qui est observé chez la Carpe. Il ne semble pas que l'on puisse parler, dans ce cas, d'une adaptation vagale aux fortes augmentations de la pression.

Les Perches cystectomisées ne montrent aucune réaction cardiaque lorsque la pression varie dans le milieu extérieur. Ces observations conduisent à admettre, chez les Perches, une seule voie possible pour la transmission des variations de pression au niveau de la vessie natatoire (propriocepteurs) : la voie nerveuse vésicale du vague.

La vessie natatoire semble donc être, chez les Téléostéens, un organe susceptible de renseigner les Poissons sur les fortes variations de pression.

Il faut également signaler que les Carpes et les Perches cystectomisées résistent parfaitement aux décompressions brutales, alors que les Carpes et les Perches intactes n'y survivent pas et meurent avant la fin de la décompression.

Ainsi, il faut admettre que les Poissons étudiés (Carpes - Perches) sont sensibles aux variations de la pression exercée par le milieu extérieur. Mais alors que le rôle de la vessie natatoire dans la baro-réception, ne fait aucun doute, celui joué par les osselets de Weber chez les Ostariophyses, reste à préciser.

Tableau XVII : Réactions cardiaques et respiratoires à une augmentation de pression de 30 atmosphères, chez les Carpes intacts ($T^{\circ} = 20^{\circ} C$).

Temps (mn)	P (atm)	1		2		3		4		5		6		7		Moyennes	
		F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.
0	N	38	19	40	18	45	20	45	22	38	22	39	20	39	18	40 $\pm$ 2	20 $\pm$ 1
10	30	88	25	95	23	92	27	94	24	97	25	94	26	89	22	93 $\pm$ 2	24 $\pm$ 1
15	30	70	27	85	23	81	28	80	25	79	25	78	26	76	23	78 $\pm$ 3	25 $\pm$ 1
30	30	61	30	66	32	65	29	64	28	67	29	62	28	65	28	64 $\pm$ 2	30 $\pm$ 1
45	30	53	32	50	32	48	30	53	28	51	29	49	28	47	28	50 $\pm$ 2	30 $\pm$ 2
60	30	41	28	39	29	37	28	36	26	38	28	40	28	36	27	38 $\pm$ 2	28 $\pm$ 1
75	30	32	26	35	27	30	25	36	25	35	25	34	25	31	27	33 $\pm$ 2	26 $\pm$ 1
120	30	30	25	31	25	27	25	32	26	35	23	33	23	30	25	30 $\pm$ 2	25 $\pm$ 1

Tableau XVIII : Réactions cardiaques et respiratoires à une augmentation de pression de 30 atmosphères, chez les Carpes cystectomisées ($T^{\circ} = 20^{\circ} C$).

Temps (mm)	P (atm)	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		Moyennes	
		F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C. sauf 14 et 12	F.R.
0	N	53	32	50	32	63	36	50	40	45	36	47	46	47	53	48	59	36	20	45	23	37	30	40	25	47 $\pm$ 5	36 $\pm$ 9
15	30	53	32	50	32	63	36	50	40	45	36	47	46	47	53	48	59	36	20	45	23	37	30	40	25	47 $\pm$ 5	36 $\pm$ 9
30	30	57	31	50	32	69	43	68	46	50	35	58	52	53	43	53	53	55	20	56	23	50	32	74	44	54 $\pm$ 3	37 $\pm$ 8
60	30	54	32	51	32	62	44	56	43	42	31	53	44	53	45	50	61	44	19	46	21	50	33	66	30	50 $\pm$ 5	36 $\pm$ 9
90	30	53	33	50	33	61	45	50	46	42	35	54	45	54	47	50	65	44	20	44	21	50	32	60	28	50 $\pm$ 4	37 $\pm$ 10
120	30	54	34	50	34	62	47	50	46	43	36	55	49	55	50	50	67	44	22	43	22	51	32	56	26	51 $\pm$ 5	38 $\pm$ 11

Tableau XIX : Réactions cardiaques et respiratoires à une augmentation de pression de 30 atmosphères, chez les Perches intacts ($T^{\circ} = 15^{\circ}$ à 16° C.).

Temps (mn)	P (atm)	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		Moyennes	
		F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.
0	N	44	80	46	86	40	82	42	86	48	82	40	84	38	78	40	84	44	80	42	78	42 $\pm$ 2	82 $\pm$ 2
10	30	72	68	78	70	80	64	76	68	70	64	80	70	82	68	78	67	76	64	81	65	77 $\pm$ 3	67 $\pm$ 2
15	30	72	67	78	72	76	60	74	64	68	66	78	68	79	64	78	64	74	62	81	64	76 $\pm$ 3	65 $\pm$ 3
30	30	70	66	76	68	78	62	70	67	67	67	77	64	80	62	74	63	72	60	79	60	74 $\pm$ 4	64 $\pm$ 3
45	30	68	68	74	70	72	66	72	64	67	65	78	65	76	63	76	64	73	62	77	62	73 $\pm$ 3	65 $\pm$ 2
60	30	70	64	73	68	76	64	70	65	64	64	77	64	77	60	74	62	70	61	74	60	73 $\pm$ 3	63 $\pm$ 2
90	30	68	68	70	64	74	60	68	67	62	66	76	65	75	64	76	60	71	59	76	62	72 $\pm$ 4	63 $\pm$ 3
120	30	70	66	73	62	74	62	69	67	63	66	77	64	77	62	72	63	70	62	77	61	72 $\pm$ 3	63 $\pm$ 2

Tableau XX : Réactions cardiaques et respiratoires à une augmentation de pression de 30 atmosphères, chez les Perches cystectomisées ($T^{\circ} = 8^{\circ}$ à 10° C).

Temps (mn)	P (atm)	1		2		3		4		5		6		7		Moyennes	
		F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.	F.C.	F.R.
0	N	28	44	29	37	28	50	25	43	22	43	19	43	19	45	24 $\pm$ 4	43 $\pm$ 2
15	30	28	44	29	37	28	50	25	43	22	43	19	43	19	45	24 $\pm$ 4	43 $\pm$ 2
30	30	29	55	27	41	29	55	26	46	22	43	18	46	19	49	24 $\pm$ 4	48 $\pm$ 4
60	30	30	54	29	42	30	54	24	46	22	44	19	43	19	48	25 $\pm$ 4	48 $\pm$ 4
90	30	30	55	30	44	32	53	22	47	23	44	20	43	19	48	25 $\pm$ 4	48 $\pm$ 4
120	30	31	53	31	45	32	55	24	47	24	43	23	45	20	49	26 $\pm$ 4	48 $\pm$ 4

CHAPITRE VIII

LES CORRÉLATIONS CARDIO-RESPIRATOIRES
CHEZ LES TÉLÉOSTÉENS

8.1. - INTRODUCTION

Les corrélations entre les mouvements respiratoires et les battements cardiaques ont été peu étudiées chez les Poissons, les techniques expérimentales restant toujours très délicates. Quelques observations ont été cependant effectuées sur des stades larvaires (Leptocéphales, Civelles, Alevins) chez lesquels la transparence des tissus permet de telles études. Des Poissons, comme l'Anguille, dont le cœur est superficiel, ont aussi fait l'objet de remarques intéressantes. Les résultats sont assez contradictoires, dans les autres cas, surtout en raison des diverses techniques utilisées.

Alors que, SCHOENLEIN et WILLEM [1895] chez les Torpilles, THESSEN [1896] chez quelques Sélaciens, et BABAK [1912] chez des Alevins de Truite, trouvent qu'il existe un certain synchronisme entre les mouvements respiratoires et les pulsations cardiaques, d'autres chercheurs comme BRÜNNINGS [1899], BAGLIONI [1906], et KOLFF [1908] signalent une grande discordance rythmique entre ces deux mécanismes chez divers Poissons.

WILLEM [1921] reprend cette étude chez des Civelles, des Équilles et des Torpilles. Chez les Civelles, hors de l'eau, cet auteur observe une indépendance entre les battements cardiaques et les mouvements respiratoires, mais dès la remise à l'eau, le synchronisme réapparaît très vite. WILLEM émet l'hypothèse d'une adaptation cardiaque et respiratoire due aux circonstances physiologiques nouvelles; dans ces phénomènes, le rythme cardiaque serait capable de régler le rythme respiratoire; cependant, l'auteur ne semble pas nier une régulation inverse possible.

Cette coordination cardio-respiratoire a été mise ensuite en évidence par LYON [1926], LUTZ [1930] et SACHELL [1960 et 1961], chez les Sélaciens.

En particulier, SACHELL montre que le cœur bat à des fréquences allant de 1 à 4 battements par cycle respiratoire; les battements tendent à apparaître juste avant ou peu après l'ouverture buccale, afin qu'il y ait coïncidence entre le flux sanguin rapide à l'intérieur

des branchies, et le courant d'eau qui les baigne extérieurement. L'auteur pense à une régulation d'origine vagale, qui aurait pour rôle de favoriser l'oxygénation du sang.

8.2. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les expériences que nous avons effectuées sur les Téléostéens marins et dulçaquicoles, nous ont permis de formuler quelques observations sur les relations possibles entre les centres cardiaques et respiratoires. Nos constatations sont surtout basées sur l'étude des tracés simultanés des battements du cœur et des mouvements operculaires.

Il semble exister, au sujet des corrélations cardio-respiratoires, deux groupes bien distincts parmi les Téléostéens observés. D'une part, des Poissons ayant des besoins en oxygène très modérés, et d'autre part, des Poissons plus exigeants.

8.2.1. — Poissons peu oxyphiles.

Dans ce groupe, nous avons étudié la Carpe, la Tanche, l'Anguille et le Poisson-chat. Quand ils sont soustraits à l'influence d'excitations nociceptives, ces Poissons sont caractérisés par une respiration à caractère périodique, signalée chez l'Anguille par VAN DAM [1938], et chez la Carpe par MEUVIS et HEUTS [1957] et PEYRAUD et SERFATY [1962].

Ce type de phénomène cyclique cardio-respiratoire semble être lié à l'existence d'un métabolisme ralenti, propre à la vie, dans les eaux peu oxygénées.

Le Poisson fait quelques mouvements respiratoires auxquels viennent se superposer des battements cardiaques rapides, puis l'animal cesse de respirer (apnée) et le cœur se met en bradycardie, puis le cycle recommence (*fig. 80*).

Cependant, l'équilibre des phénomènes cardio-respiratoires est assez fragile, et la moindre variation des différents facteurs du milieu (oxygène, température, lumière, salinité, etc...) ou la moindre excitation (mouvements musculaires, fortes vibrations) peut le rompre. Dans ce cas on enregistre, chez les Poissons à rythme respiratoire périodique, des tracés semblables à ceux dont la respiration est régulière et continue.

D'après PEYRAUD [1965], quand les conditions redeviennent favorables, le rythme respiratoire présente un caractère périodique bien avant le rythme cardiaque, et ce n'est que progressivement que la périodicité rythmique cardiaque se superpose à celle de la respi-

FIG. 80. — Tracés montrant le rythme périodico-cyclique s'installant progressivement chez une Carpe en contention respiratoire (T° : 20° C).

Tracé n° 1 : Rythmes cardiaque et operculaire après 4 heures de contention — les rythmes sont réguliers.

Tracé n° 2 : Rythmes cardiaque et operculaire après 24 heures de contention — les rythmes périodico-cycliques apparaissent très nettement.

A — Electrocardiogramme.

B — Mouvements operculaires.

C — Temps en secondes.

ration. Une suroxygénation du milieu allonge les phases d'apnée et réduit les phases d'activité respiratoire.

Nous avons remarqué, en étudiant les effets de l'anoxie, que la présence de cette relation cardio-respiratoire, chez la Carpe, est liée à sa résistance à l'asphyxie. Il doit en être de même chez la Tanche, l'Anguille, ou le Poisson-chat qui, très résistants à l'anoxie, vivent aussi dans des eaux plus ou moins vaseuses, généralement peu riches en oxygène.

8.2.2. — Poissons plus oxyphiles.

Chez tous les Poissons marins qui ont été mis en expérience, et chez les Poissons dulçaquicoles tels que la Perche et le Barbeau, nous avons toujours observé un rythme respiratoire continu ainsi qu'un rythme cardiaque relativement régulier.

A chaque cycle respiratoire peuvent correspondre un, deux ou trois battements cardiaques. Chez les espèces peu actives, comme la Sole, nous trouvons souvent le rapport 1/1, chez les espèces qui ont une activité moyenne, comme la Perche, 2/1, et enfin, chez les espèces très actives, comme les Muges ou les Grisets, 3/1 (*fig. 81*).

Il semble que l'oxyphilie entraîne une association fonctionnelle plus étroite des centres cardiaques et respiratoires.

FIG. 81. — Tracés montrant les enregistrements simultanés de la fréquence respiratoire (grandes ondulations) et de la fréquence cardiaque (petites déflexions).

Tracé n° 1 — Chez l'Anguille (T° : 19° C.).

Tracé n° 2 — Chez le Griset (T° : 20° C.).

Tracé n° 3 — Chez la Perche (T° : 15° C.).

Dans la majorité de nos expériences, nous avons essayé de mettre en valeur l'importance de la tonicité vagale cardiaque. Il semble que cette vagotonicité joue aussi un rôle très important dans les corrélations cardio-respiratoires chez les Poissons.

En effet, nous avons observé que la suppression des nerfs vagues cardiaques entraîne la disparition du rythme périodico-cyclique cardio-respiratoire chez les Carpes, les Tanches et les Poissons-chats. Nous pensons que dans les corrélations entre les centres respiratoires et les centres cardiaques, un rôle prépondérant doit être donné à ces derniers.

Nous avons déjà relaté que la vagotomie bilatérale supprime le rythme périodique cardio-respiratoire, alors que l'innervation de l'appareil branchial a été laissée intacte. Les centres respiratoires semblent être plus sensibles que les centres cardiaques, et ainsi plus ou moins soumis à leurs influences. Cependant, chez les Poissons, il faut noter la relative indépendance de ces centres, en particulier dans les conditions anoxiques. Il semble exister chez ces animaux, une information sur le taux d'oxygène dissous dans le milieu. Certes, la réaction d'alarme doit être spécifique, mais elle déclenche, chez l'individu, des mécanismes cardiaques et respiratoires, qui semblent intervenir rationnellement, en vue d'une oxygénation maximale de l'hémoglobine sanguine, pour un taux d'oxygène considéré. Où se trouvent ces informateurs? Certainement au niveau des branchies d'où partirait la voie afférente de l'influx, la voie efférente se faisant par l'intermédiaire du nerf vague cardiaque. Les centres seraient alors capables de régler le débit sanguin au niveau des branchies. Ces mécanismes sont particulièrement remarquables chez les Poissons adaptés aux milieux pauvres en oxygène, où l'organisme doit lutter pour maintenir un métabolisme basé sur l'économie en oxygénation. Le rythme périodico-cyclique peut donc se concevoir comme étant une anoxie périodique et réflexe, qui permettrait à l'organisme de demeurer vigilant dans un milieu qui lui serait momentanément trop favorable.

CONCLUSIONS

Il existe un rapport certain entre les mouvements respiratoires et les battements cardiaques; ce rapport doit être encore plus étroit entre le débit systolique sanguin au niveau des branchies et l'oxygène qui lui est offert dans le volume d'eau de chaque cycle ventilatoire; ces paramètres sont, à l'heure actuelle, difficilement mesurables.

La synchronisation parfaite entre les battements cardiaques et les mouvements respiratoires est assez rare chez les Poissons; on ne peut observer, chez eux, qu'une synchronie relative, généralement très fragile et qui ne peut s'établir que chez des sujets au repos, dans un milieu particulièrement favorable. Cet équilibre est facilement détruit par n'importe quelle excitation externe ou interne. Dans les corrélations cardio-respiratoires, le centre cardiaque nous paraît être prédominant; en effet, la bivagotomie cardiaque entraîne la disparition des arythmies cardiaques, mais aussi respiratoires, qui marquaient cette corrélation.

Une hypothèse peut être émise, quant à la présence d'informateurs branchiaux permettant d'apprécier le taux d'oxygène offert par le milieu.

Une fois encore, ces observations nous montrent toute l'importance que présente la tonicité vagale cardiaque dans les phénomènes adaptifs chez les Poissons.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La mise au point d'une technique originale nous a permis d'obtenir un électrocardiogramme (E.C.G.), chez les Poissons évoluant « librement » dans leur milieu. Semblable à celui des autres Vertébrés (ondes pentaphasiques), l'E.C.G. des Poissons est surtout caractérisé, à l'image du métabolisme myocardique, par la durée de l'onde T. La fréquence cardiaque est généralement marquée par une arythmie d'origine vagale. En effet, la structure simple et l'innervation uniquement parasympathique du cœur, chez les Poissons, se prêtent tout particulièrement aux recherches sur l'influence vagale. Nous avons pu ainsi effectuer l'étude de deux réflexes cardiaques importants. D'une part, un mécanisme vago-humoral a été mis en évidence dans le « réflexe d'approche », ce qui nous a permis de confirmer, par des injections intra-cardiaques, le rôle chronotrope négatif de l'adrénaline sur le cœur des Téléostéens mis en expériences. D'autre part, une augmentation de la pression sanguine au niveau du sinus, a provoqué une tachycardie caractéristique du réflexe « baro-sinusal », antagoniste d'une inhibition cardiaque d'origine vagale.

Ainsi, la connaissance et l'étude de ces réflexes, nous ont permis de confirmer l'existence d'une évolution neuro-humorale de la régulation cardiaque, qui s'effectuerait parallèlement à une évolution anatomique et cytophysiologique du cœur, depuis les Cyclostomes jusqu'aux Mammifères.

L'obtention d'un E.C.G. net et stable dans le temps, nous a servi de référence biologique, au cours de l'étude des variations de quelques facteurs écologiques importants. Pour cela, nous avons essayé de mettre en évidence les effets de la lumière, de la salinité, de la température, de l'oxygénation et de la pression du milieu extérieur, sur la fréquence cardiaque des Poissons.

Les Poissons se montrent très sensibles à un vif éclaircissement, parce qu'ils sont généralement lucifuges. En particulier, des stimulations lumineuses au niveau des globes oculaires, provoquent un réflexe d'inhibition cardio-respiratoire. Ce réflexe, d'origine vagale, est particulièrement intense chez les Soles et les Flets. Cependant, ces Pleuronectes sont plus sensibles aux stimulations visuelles mobiles (réflexe d'approche) qu'aux stimulations visuelles fixes (lumière).

La salinité, autre facteur important du milieu, joue un rôle primordial dans les phénomènes d'osmorégulation. Si les Anguilles (euryhalines) s'adaptent bien aux brusques variations de salinité du milieu, leur fréquence cardiaque restant relativement stable, nous avons constaté, au contraire, une importante tachycardie chez les Muges (mésahalins), ainsi que chez les Grisets (sténahalins). Cette tachycardie, provoquée surtout par une pléthore sanguine (troubles de l'osmorégulation), nous a amené à soupçonner l'existence du réflexe « baro-sinusal ». Cependant, les variations rapides de la salinité du milieu, déterminent aussi une anoxie, dont les effets viennent accentuer les réactions cardiaques et respiratoires des Poissons sténahalins.

Aussi, ne faut-il pas s'étonner du rôle primordial joué dans l'écologie piscicole, par l'oxygène dissous dans le milieu. Nous avons analysé les modalités des réponses cardiaques, chez trois espèces de Téléostéens soumis à différents degrés d'anoxie. Nous avons montré que la bradycardie anoxique, d'origine surtout vagale chez les Poissons adaptés à des milieux pauvres en oxygène (Carpes), est à prédominance métabolique chez des sujets plus exigeants (Barbeaux). Les phénomènes déterminés par l'ensablement chez la Sole, sont un exemple d'anoxie éthologique rappelant le cas des Vertébrés aériens plongeurs.

Parmi les Poïkilothermes, les Poissons paraissent avoir le mode d'existence le plus étroitement lié à la température de leur biotope. Chez la Carpe, l'étude des variations thermiques lentes du milieu, bien plus que celle de ses variations rapides, nous montre l'existence d'une zone critique aux environs de 10° C. Au-dessous de cette température, la sensibilité du Poisson est fortement diminuée (état semi-léthargique), alors qu'au-dessus le Poisson réagit bien. Il est fondamental de constater que, chez la plupart des Téléostéens dulçaquicoles, ce ne sont pas les variations thermiques en valeur absolue qui sont les plus importantes, mais surtout la place de ces variations par rapport à la zone de leur température critique. Le système parasympathique cardiaque ne semble efficace que pour des adaptations thermiques lentes.

Enfin, si les variations thermiques interviennent dans le cas des eaux superficielles, un facteur semble dominer tous les autres, dans les eaux profondes : la pression. Il ressort de nos expériences, que la Carpe et la Perche sont très sensibles aux fortes variations de la pression. Ces Poissons répondent par une tachycardie, dont l'importance est proportionnelle à la pression exercée, jusqu'à un maximum de 30 atmosphères (300 m de profondeur). Chez la Carpe (Physostome), une adaptation vagale se produit peu de temps après la réaction à la pression, alors que chez la Perche (Physocliste) un tel phénomène adaptatif n'apparaît pas, du moins dans les délais impartis à notre expérimentation.

Les Poissons cystectomisés ou vagotomisés, ne présentent plus de réactions cardiaques à l'augmentation de la pression. Le relâchement de l'inhibition vagale cardiaque qui se manifeste chez les Poissons intacts, peut donc être vraisemblablement assimilé à une baronarcose localisée au niveau des terminaisons nerveuses du parasympathique, dans les parois de la vessie natatoire. Au contraire, les faibles dépressions agissent sur les Carpes comme un excitant du système nerveux vagal cardiaque, cette réaction bradycardique n'apparaissant pas chez les sujets vagotomisés.

Les corrélations entre les centres cardiaques et les centres respiratoires, chez les Poissons, montrent qu'il existe entre eux une relative indépendance.

Nos expériences viennent ainsi confirmer l'existence d'un tonus vagal permanent chez les Poissons. Cette vagotonie semble jouer un rôle important dans les adaptations aux variations lentes des différents facteurs du biotope. Les variations rapides sont assez mal supportées chez ces Vertébrés. Le plus souvent, les facteurs du milieu aquatique évoluent en effet de façon relativement lente. Il en est tout autrement dans le milieu aérien, du moins en ce qui concerne la température, qui reste l'un des principaux facteurs intéressant les Poïkilothermes terrestres. Aussi, pour effectuer ce grand pas évolutif qu'est le passage du milieu aquatique au milieu aérien, on peut penser que les Vertébrés ont dû attendre la différenciation d'un système antagoniste du parasympathique cardiaque. L'innervation sympathique, par son mécanisme plus souple, a pu permettre des adaptations circulatoires plus rapides, indispensables à la vie terrestre.

ELECTROCARDIOLOGY OF FISH : INFLUENCE OF SOME ECOLOGICAL FACTORS

We have perfected an original technique which allows us to record an E.C.G. of fish swimming freely in its environment. This E.C.G. remains clear and steady all the time, therefore it was used as a biological test in our researches about the influence, among fishes, of variation of some factors in the environment, such as : light, salinity, oxygen, temperature and pressure.

The heart of fishes, the anatomical structure of which is relatively simple, is only innervated by the parasympathetic system (heart inhibiting). This anatomical particularity enabled us, after cutting the nervus vagus, to work upon nerveless-hearted subjects, and thus to establish the part of the parasympathetic in fish heart physiology. The E.C.G. of the fishes, similar to the other vertebrates E.C.G. (pentaphasic waves) is however characterized by the length of the T wave which is so much the more long as the temperature of the outside surrounding is lower. The heart frequency is usually characterized by an arrhythmia caused by the nervus vagus.

In our researches, we have been able to study some important heart reflexes, such as the " approach reflex " of the *Pleuronectes*, and the " baro-sinusal reflex ", similar to the Bainbridge's reflex of the mammalia; especially about the latter reflex, we noted a tachycardia, the cause of which is an increase in the sinus of the blood pressure consequently this reflex would be antagonist of the vagal heart inhibition.

An important part of our work is devoted to the study of the action of the variation of some ecological factors, upon the behaviour of some Teleosteans' heart.

Fishes are more or less sensitive to light, and especially luminous stimulations at eye level brings a cardiac-respiratory reflex of inhibition. This reflex caused by the vagus, is more intense among more homochromical fishes (*Pleuronectes*) than among less homochromical. Comparatively, fishes are much more sensitive to moving visual stimulations (approach reflex) than to fixed visual stimulations (light).

Salinity, which is another important factor of the environment, plays a primordial part in the osmoregulation. On the one hand euryhalin fishes (*Anguilla anguilla* L.) adapt themselves well to sudden variations of the salinity, and their heart frequency is relatively steady. On the other hand, we noticed among the stenohalin fishes, an important tachycardia (*Cantharus cantharus* Cuv. et Val.), which always ends in the death of the experimented subjects. This tachycardia, caused by a blood plethora (troubles of osmoregulation) led us to discover a " baro-sinusal reflex ". A gill-deterioration caused by the variations of the environment salinity determines also an anoxia which acts upon the cardiac and respiratory reactions of water stenohalin fishes.

Indeed, the oxygen solved into the water is a factor which plays a primordial part in fish ecology. We analysed the modalities of the cardio-respiratory answers, in three species of Teleosteans, under different degrees of anoxia. We showed that the bradycardia, caused by anoxia, comes from the nervus vagus with fishes adjusting themselves

to few oxygenated surroundings (*Cyprinus carpio* L.) when it seems to have a directly metabolic origin for more demanding subjects (*Barbus fluviatilis* L.). Phenomena determined by the covering with sand of the Sole, are an example of ethological anoxia reminding one of the aerial diving vertebrates.

The amount of oxygen dissolved in water changes according to the temperature, now fishes are, among the Poikilothermes, those whose way of life is the most linked to the surrounding temperature. The study of slow variations of temperature of the Carp, more than that of the rapid variations, shows us the existence of a critical zone around 10° C. Under this temperature, the general sensibility of the fish is strongly decreasing (semi-lethargical stade), whereas above 10° C, the fish reacts well. It is of first importance to notice that among most of the fresh-water Teleosteans, it is not so much the thermic variations, in their absolute value, which are important, but, above all, the position of these variations compared with the zone of the critical temperature. The parasympathetic system only seems to be efficient in slow thermic adaptations.

At last, if temperature has a considerable influence in surface waters, a factor seems to dominate all the others in deep waters : pressure. From our experiences, it follows that fishes with swim-bladder are very sensitive to the variations of the pressure. The react by a tachycardia is so much the more strong so as the practised pressure is more important, up to a maximum of 30 atmospheres (300 meters deep). With the Carp (Physostome), there is an adaptation to the variations of the pressure. With the Perch (Physocliste), adjustment does not appear at least in the first forty-eight hours of experimentation. The bladderless fishes and those whose two vagus have been cut, do not react to increasing of pressure, the slackening of the nervus vagus heart inhibition, can be thought of very likely as a baronarcosis. Light lowerings of pressure act like stimulant of the nervus vagus system, for the bradycardia which has thus been caused, does not appear among fishes whose vagus have been cut.

All our experiments tend to prove the existence of a permanent vagal tonus in the fish kingdom. This vagal tonus seems to play an important part in the fish's adaptations to the slow variations of the different factors of their environment. The fast variations are rather badly born by these vertebrates. Indeed, most of the time, the different factors of the aquatic environment change in a relatively slow manner. It is far more different in the aerial surrounding, at least in regard to the temperature which remains one of the main factors concerning the terrestrial Poikilothermes. Therefore we can think that in order to make this great evolutive step represented by the passage from aquatic surrounding to aerial environment, the vertebrates must have waited for the acquisition of an antagonist system of the cardiac parasympathetic system, that is to say of the sympathetic innervation, the souple mechanism of which has permitted quicker circulatory adaptations, which are necessary to terrestrial life.

ELEKTROCARDIOLOGIE BEI DEN FISCHEN : EINFLUSS EINIGER ÖKOLOGISCHEN FAKTORE

Wir haben eine originelle Technik ausgearbeitet, die uns die Möglichkeit gibt die Elektrokardiogramme (E.K.G.) der frei im Wasser schwimmenden Fische zu registrieren. Der E.K.G. bleibt klar und beständig die ganze Zeit hindurch, und in dieser Weise wurde es zu verschiedenen Untersuchungen bei den Fischen verwendet. Wir beobachteten den Einfluss verschiedener Faktoren so wie Licht, Salzgehalt, Sauerstoff, Temperatur und Druck.

Das Fischherz, anatomisch einfach, ist nur durch den Parasympathischen Nervensystem innerviert. Diese anatomische Eigenschaft erlaubte uns, nach Durchchnitt des Nervus Vagus, auf nervenlosen Fischen zu arbeiten, und dadurch die physiologische Rolle des parasympathischen Nervensystems bei den Fischen zu bestimmen.

Der EKG des Fisches ist des der anderen Wirbeltiere ähnlich (pentaphasische Wellen), ist jedoch durch die Dauer der T-Welle gekennzeichnet, die hauptsächlich dann typisch ist, wenn der vagale Tonus des Fisches stark betont ist.

Während unseren Beobachtungen konnten wir einige wichtige Herzreflexe studieren so wie den Annäherungsreflex der Pleuronekten und den baro-sinusalen Reflex, der dem bei den Säugetieren beobachtetem Bainbridge-schen Reflex ähnlich ist. Dieser Reflex ist hauptsächlich durch eine höhere Herzfrequenz gekennzeichnet, die durch den höheren Blutdruck im Sinus ausgelöst wird. Dieser Reflex strebt der vagalen Herzhinhibition gegen.

Die anderen Kapitel sind dem Studium der ökologischen Einflüsse auf die Herzfähigkeit einiger Teleostee gewidmet. Die Fische sind mehr oder weniger lichtempfindlich — und im besonderen — Lichtstimulationen der Augen bestimmen ein Herz — und Atmungsinhibitions — reflex. Dieser vagale Reflex ist kräftiger bei den stark homochromischen (Pleuronekten) als bei den weniger homochromischen Fischen. Im Vergleich sind die Fische empfindlicher gegenüber den sich bewegendenden visuellen Stimulationen (Annäherungsreflex) als gegenüber den fixen Stimulationen, so wie Licht.

Der Salzgehalt — wichtiger Faktor des Mittels — spielt eine wichtige Rolle in der osmotischen Regelung. Die euryhaline Fische (*Anguilla anguilla* L.) vertragen gut die schnellen Variationen des Salzgehaltes im Wasser — und passen sich gut an : ihre Herzfrequenz ist ziemlich beständig. Im Gegenteil haben wir bei den stenohalinen Fischen (*Cantharus cantharus* Cuv. et Val.) eine hohe Herzfrequenz beobachtet, die immer durch das Tod der Fische endet. Diese hohe Herzfrequenz ist durch eine Blutüberlastung bestimmt (die Osmoregulation ist gestört) und sie hat uns ermöglicht ein dem Bainbridge-schem ähnliches Reflex zu entdecken. Die Zerstörung der Kiemen durch die Variationen des Salzgehaltes bestimmen auch ein Sauerstoffmangel der auch die Herz — und Atmungstätigkeit der stenohalinen Fische beeinflusst.

Der im Wasser gelöste Sauerstoff spielt eine wichtige Rolle in der Fisch-ökologie. Wir analysierten unter dem Einfluss verschiedener Grade des Sauerstoffmangels die Herz — und Atmungstätigkeit bei drei ver-

schiedenen Teleosteer. Wir haben gezeigt dass die durch den Sauerstoffmangel hervorgerufte Herzverlangsamung bei den Fischen die sich dem Sauerstoffmangel anpassen (*Cyprinus carpio*, L.) einen vagalen Ursprung hat, und dass diese Verlangsamung des Herzrhythmus wahrscheinlich durch den Stoffwechsel hervorgerufen ist bei den sich weniger anpassenden Fischen (*Barbus fluviatilis*, L.). Die Phänomene die durch die Einsandung der Seezunge hervorgerufen sind, sind ein Beispiel des ethologischen Sauerstoffmangels die dem Fall der Meer-Säugetiere ähnlich sind.

Der Sauerstoffgehalt des Wassers wechselt in Funktion der Temperatur, die Fische sind aber Poikilothermen deren Lebensweise am höchsten von der Temperatur des Mittels abhängt.

Das Studium der langsamen Temperaturvariationen bei dem Karpfen zeigt besser als das Studium der raschen Variationen, dass eine kritische Zone um 10° C liegt. Unter dieser Temperatur ist die allgemeine empfindlichkeit des Fisches sehr niedrig (halblethargischer Stadium), über 10° C reagiert der Fisch gut. Man stellt fest dass bei den meisten Süßwasserfischen (Teleosteer) nicht die absoluten Temperaturvariationen am wichtigsten sind, sondern die Lage dieser Variationen im Vergleich zu der kritischen Zone. Der Parasympathische Nervensystem scheint nur während der langsamen Temperaturvariationen wirksam zu sein.

Endlich, wenn die Temperatur einen wichtigen Einfluss ausübt in seichtem Wasser, ein Faktor scheint alle anderen im tiefen Wasser zu beherrschen : der Druck.

Unsere Versuche zeigen, dass Fische die eine Schwimmblase haben sehr empfindlich gegenüber den Druckvariationen sind. Ihre Herzfrequenz ist um so höher je grösser der hydraulische Druck ist, bis ein Maximum von 30 Atm. (Tiefe von 300 m). Bei dem Karpfen (Physostoment) gibt es eine Tiefenanpassung. Bei dem Barsch (Physoklist) fehlt diese Anpassung, wenigstens während der ersten 48 Stunden der Versuche. Die Fische deren beide Vagus durchgeschnitten wurden, oder die schwimmblaselosen Fische reagieren nicht mehr auf die Druckvariationen, die schwächere vagale Herzhinhibition kann einer Baronarkose verglichen werden. Die schwachen Drucksenkungen haben bei dem Karpfen eine anregende Wirkung auf dem Vagus, denn die so erhaltene Herzverlangsamung fehlt bei den Vagotomisierten Fischen.

Alle unsere Versuche verstärken die Annahme eines beständigen vagalen Tonus bei dem Fisch. Dieser vagale Tonus scheint eine wichtige Rolle während der langsamen Anpassungen der Fische an das Mittel zu spielen. Bei den Wirbeltieren sind die schnellen Variationen ziemlich schlecht verträglich. Im Allgemeinen wechseln die verschiedenen Faktoren im Wasser langsam. In der Luft ist es aber anders — und hauptsächlich für die Temperatur, die einer der wichtigsten Faktoren ist die die irdische Poikilothermen beeinflussen. Man kann also annehmen dass um in der Luft leben zu können, die Wasserwirbeltiere ein dem Parasympathischen gegenstrebendes System entwickeln mussten — was die Herzzinnervierung betrifft — das heisst den Sympathischen Nervensystem, dessen geschmeidiger Mechanismus schnellere Blutzirkulationsanpassungen ermöglicht, die für das Leben auf der Erde unbedingt nötig sind.

TRAVAUX CITÉS

- ABRAHAM (A.) et STAMMER (A.). 1954. — Pressoreceptoren in der Schwimmblase. *Ann. Biol. Univ. Hungarn*, **2** : 345-360.
- ANDERSEN (K. Th.). 1929. — Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl von der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlingsgrösse und der Temperatur. *Z. vergl. Physiol.*, **11** : 56-102.
- ANGELIER (E.). 1961. — Le peuplement des eaux douces de Corse et son origine. *Coll. int. C.N.R.S.*, **94** : 41-47.
- ARVANITAKI (A.) et CARDOT (M.). 1934. — L'onde lente et l'onde brève de l'électrogramme auriculaire de la Torpille. *C. R. Soc. Biol.*, **115** : 47-52.
- AUDIGE (P.). 1921. — Sur la croissance de Poissons maintenus en milieu de température constante. *C. R. Acad. Sci.*, **172** : 287-289.
- AUGUSTINSSON (K. B.), FÄNGE (R.), JOHNELS (A.) et ÖSTLUND (E.). 1956. — Histological, physiological and biochemical studies on the heart of two Cyclostomes hagfish (*Myxine*) and lamprey (*Lampetra*). *J. Physiol. London*, **131** : 257-276.
- BABAK (E.). 1912. — Die Synchronie des Atem und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluss der Temperatur. *Folia Neuro-Biologica*, **6** : 77-92.
- BAGLIONI (S.). 1906. — Einige Daten Zur Kenntnis der Quantitativen Zusammensetzung Verschiedener Körperflüssigkeiten von Seetieren (Fischen und einigen Wirbellosen). *Beitr. Chem. Physiol. Pathol.*, **9** : 50-66.
- BAGLIONI (S.). 1908. — Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. *Z. Allg. Physiol.*, **8** : 1-80.
- BAKKER (N. C.). 1913. — Electrocardiogramm of the eel. *Z. Biol.*, **59** : 335-365.
- BAINBRIDGE (F. A.). 1915. — The influence of venous filling upon the rate of the heart. *J. Physiol.*, **50** : 65-84.
- BALLIN (I. R.) et KATZ (L. N.). 1941. — Observations on the localisation of the receptor area of the Bainbridge reflex. *Amer. J. Physiol.*, **135** : 310-319.
- BAUDIN (L.). 1932 a. — Action de la tricaïne sur la consommation d'oxygène de *Carassius auratus*. *C. R. Soc. Biol.*, **109** : 731-732.
- BAUDIN (L.). 1932 b. — Action de la tricaïne sur le quotient respiratoire de *Carassius auratus*. *C. R. Soc. Biol.*, **109** : 1081-1083.
- BAUDIN (L.). 1932 c. — Perte de la sensibilité à la dépression chez les Poissons anesthésiés à la tricaïne. *C. R. Soc. Biol.*, **110** : 151-153.
- BAUDIN (L.). 1932 d. — Respiration du Poisson (*Carassius auratus*) anesthésié à la tricaïne et soumis à une élévation brusque de température. *C. R. Soc. Biol.*, **110** : 234-237.
- BAUDIN (L.). 1933. — Variations diurnes du sang chez les Poissons. *C. R. Acad. Sci.*, **197** : 343-354.
- BELEHRADEK (J.). 1931. — Influence de la température sur la fréquence cardiaque chez les embryons de Rousette (*Scylliorhinus canicula*). *C. R. Soc. Biol.*, **107** : 727-729.
- BERT (P.). 1883. — Sur les causes de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer. *C. R. Acad. Sci.*, **93** : 133-136.
- BERTIN (L.). 1958. — Vessie gazeuse. *Traité de Zoologie*, Grassé, Paris, **13** : 1342-1362.

- BINET (L.), STRUMZA (M. J.) et ORDONNEZ (J. M.). 1939. — Cœur et anoxie. *Arch. Mal. Cœur*, **31** : 11-16.
- BINET (L.) et WILLIAMSON (R.). 1926. — La polyglobulie asphyxique. *C. R. Soc. Biol.*, **95** : 151-154.
- BIORCK (G.) et JOHANSSON (B.). 1955. — Comparative studies on temperature effects upon the electrocardiogram in some Vertebrates. *Acta phys. scand.*, **34** : 257-272.
- BLACK (E. C.). 1940. — The transport of oxygene by the blood of fresh-water fish. *Biol. Bull., Woods Hole*, **79** : 215-229.
- BLONDEAU (M.). 1958. — Effets électrocardiographiques de l'anoxie aiguë expérimentale. *Rev. Franç. Et. clin. Biol.*, **3** : 124-134.
- BLOOM (G.), ÖSTLUND (E.), EULER (U. S. von), LISHAJKO (F.), RITZEN (M.) et ADAMS-RAY (J.). 1961. — Studies on catecholamine — containing granules of specific cells in cyclostomes heart. *Acta Physiol. Scand.*, **53** : 40-185.
- BOND (C. F.), DOUGLAS (S. P.) et GILBERT (P. W.). 1961. — Effects of submergence on cardiac cycle and rate in aquatic and terrestrial birds. *Amer. J. Physiol.*, **200** : 723-726.
- BONNET (V.). 1929. — De l'influence de l'hémorragie et de l'asphyxie sur le nombre des hématies dans le sang circulant des Vertébrés inférieurs. *J. Physiol. Path. gén.*, **27** : 737-740.
- BOUCHER-FIRLY (S.). 1935. — Recherches biochimiques sur les Téléostéens apodes (Anguille, Congre, Murène). *Ann. Inst. Océanog., Monaco*, **15** : 217-327.
- BRIEN (P.). 1965. — Ethologie des Dipneustes en rapport avec les Vertébrés primitifs. *Bull. Soc. Zool.*, **89** (4) : 271-310.
- BRINLEY (F. J.). 1935. — Evidence for a sympathetic innervation of the Teleost heart : with a note on a method of transplanting the heart of *Fundulus embryo*. *Physiol. Zool.*, **8** : 617-630.
- BROWN (M. E.). 1946. — The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.). III. The effect of temperature on the growth of 2 years old trout. *J. Exp. Biol.*, **22** : 145-155.
- BROWN (M. E.). 1957. — The physiology of fishes. *Academic Press, New York*, I : 447 p.; II : 515 p.
- BRUNINGS (W.). 1899. — Zur physiologie des Kreislauf der Fische. *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, **75** : 599-642.
- CADIAT (M.). 1879. — Sur l'influence du pneumogastrique et de l'action de la digitaline sur les mouvements du cœur chez les Squales. *C. R. Acad. Sci.*, **88** : 1136-1139.
- CHEVREL (R.). 1889. — Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **5** (3) : 196 p.
- CHIESA (F.), MARCHETTI (R.) et NOSEDA (V.). 1961. — Su di un riflesso cardiaco evocato dalle variazioni di temperatura dell' acqua di perfusione branchiales in *Anguilla anguilla*. *Istit. Lomb. Accad. Sci. Lett.*, **95** : 167-175.
- CHIUNI (F.) et AISA (E.). 1959. — Qualche osservazione sperimentale sull'elettrocardiogramma dei pesci. *Atti. Acad. nazion. Lincei, R. C., Cl. Sci. fis. Mat. Nat., Ital.*, **27** (6) : 416-419.
- COLERIDGE (J. C.) et LINDEN (R. J.). 1955. — The effect of intravenous infusions upon the heart rate of the anesthetised dog. *J. Physiol., London*, **128** : 310-319.
- COPELAND (D. E.). 1952. — The stimulus of the swimbladder reflex in physoclistous Teleosts. *J. Exp. Zool.*, **120** : 203-212.

- CORABŒUF (E.) et WEIDMANN (S.). 1949. — Potentiel de repos et potentiels d'action du muscle cardiaque mesurés à l'aide d'électrodes internes. *C. R. Soc. Biol.*, **143** : 1329-1331.
- CORABŒUF (E.) et WEIDMANN (S.). 1949. — Potentiels d'action du muscle cardiaque obtenus à l'aide de microélectrodes intracellulaires. Présence d'une inversion de potentiel. *C. R. Soc. Biol.*, **143** : 1360-1363.
- CORDIER (G.). 1958. — Recherches sur le taux de glycogène cardiaque chez les Poissons marins. Influence de l'anoxie. *C. R. Soc. Biol.*, **151** (11) : 1906-1908.
- CORDIER (D.), BARNOUD (R.) et BRANDON (A. M.). 1957. — Influence du passage de l'eau de mer à l'eau douce et de l'eau de mer à l'eau sursalée sur les échanges respiratoires du Gobie (*Gobius auratus* et *Gobius lota*). *C. R. Soc. Biol.*, **151** : 739-742.
- CORDIER (D.) et LEBLANC (M.). 1955. — Influence du passage de l'eau de mer à l'eau douce sur les échanges respiratoires et l'absorption intestinale du glucose chez la Rascasse (*Scorpaena porcus* L.). *J. Physiol., Paris*, **47** : 719-724.
- COUTEAUX (R.) et LAURENT (P.). 1957. — Étude au microscope électronique du cœur d'Anguille : observation sur la structure du tissu musculaire de l'oreillette et son innervation. *C. R. Acad. Sci.*, **245** (2/3) : 2097-2100.
- COUTEAUX (R.) et LAURENT (P.). 1958. — Observations au microscope électronique sur l'innervation cardiaque de Téléostéens. *Bull. Ass. Anat. Fr.*, **98** : 230-234.
- CURTIS (H. J.). 1949. — Action potential of heart muscle. *Am. J. Physiol.*, **159** : 499-504.
- CUTCHEON Mc (F. H.). 1958. — Swimbladder volume, buoyancy and behaviour in the pinfish, *Lagodon rhomboides*. *J. Cell. comp. Physiol.*, **52** : 453-480.
- DE GRAAF (A. C.) et SANDS (S.). 1925. — Arc réflexes from the large veins or auricle of importance in the regulation of the circulation. *Amer. J. Physiol.*, **74** : 400-415.
- DEINEKA (D.). 1904. — Zur Frage über den Bauder Schwimmblase. *Z. wiss. Zool.*, **78** : 149-162.
- DIJKGRAAF (S.). 1942. — Über Druckwahrnehmung bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.*, **30** (1) : 39-66.
- DUVAL (M.). 1925. — Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. *Ann. Inst. Océanog., Monaco*, **2** : 333-407.
- EBBECKE (J.). 1936. Ueber Kompression und Narkose. *Pflügers. Arch. ges. Physiol.*, **238** : 441-451.
- EVANS (H. M.). 1925. — A contribution to the anatomy and physiology of the air-bladder and Weberian ossicles in Cyprinidae. *Proc. R. Soc. London, B.*, **97** : 545-576.
- FÄNGE (R.) et ÖSTLUND (E.). 1954. — The effects of adrenalin, noradrenalin, tyramine and other drugs on the isolated heart from marine Vertebrates and a Cephalopod. *Acta Zool. Stockh.*, **35** : 289-305.
- FAURE-FREMIET (E.) et GARRAULT (H.). 1937. — Le tissu conjonctif aciculaire de la vessie natatoire. *Arch. Anat. Micr.*, **33** : 81-94.
- FERGUSON (T. B.), SHADLE (O. W.) et GREGG (D. E.). 1953. — Effect of blood and saline infusion on ventricular and diastolic pressure, state work, state volume, and cardiac output in the open and closed chest dog. *Circulation Research.*, **1** : 62-68.

- FONTAINE (M.). 1930. — Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. *Thèse Fac. Sci., Paris*, 99 p.
- FONTAINE (M.). 1953. — Équilibre hydrominéral et quelques particularités de sa régulation chez les Vertébrés. *Arch. Sci. Physiol. Fr.*, **7** (4) : C 55-C 77.
- FONTAINE (M.) et CALLAMAND (O.). 1946. — Sur les modifications du milieu intérieur des Poissons au cours des changements de salinité et leur interprétation. *C. R. Acad. Sci.*, **222** : 198-200.
- FONTAINE (M.) et KOCH (H.). 1950. — Les variations d'euryhalinité et d'osmorégulation chez les Poissons. *J. Physiol. Paris*, **42** : 287-318.
- FONTAINE (M.), MAZEAUD (M.) et MAZEAUD (F.). 1963. — L'adrénalinémie du *Salmo salar* L. à quelques étapes de son cycle vital et de ses migrations. *C. R. Acad. Sci.*, **256** : 4562-4565.
- FONTAINE (M.) et MOTAIS (R.). 1956. — Influence du glucoside de desoxycorticostérone sur l'halotropisme de la jeune Anguille (Civelle) et sa résistance aux eaux de mer sursalée. *C. R. Acad. Sci.*, **262** : 1359-1361.
- FRANZ (G.). 1937. — Über den Reflex des Gasspuckens bei Fischen und die Funktion des Weberschen Apparates. *Z. Vergl. Physiol.*, **25** : 193-238.
- FRY (F. E. J.) et HART (J. S.). 1948. — The relation of temperature to oxygen consumption in the gold fish. *Biol. Bull.*, **99** : 66-67.
- GAREY (W. F.). 1962. — Cardiac response of fish in asphyxic environments. *Biol. Bull.*, **122** : 362-368.
- GITTER (A.). 1933. — Untersuchungen über die Hertztaetigkeit der Fische. *Z. Vergl. Physiol.*, **18** : 654-661.
- GRODZINSKI (Z.). 1950. — The susceptibility of the heart in the sea-trout embryo *Salmo trutta* L. to small changes in temperature. *Bull. Acad. Sci. Cracovie*, **1** : 173-182.
- GRUNDFEST (H.). 1932. — The sensibility of the sun-fish *Lepomis* to monochromatic radiation of low intensities. *Journ. Genev. Physiol.*, **15** : 307-328.
- GUEYLARD (F.). 1924. — De l'adaptation aux changements de salinité. Recherches biologiques et physico-chimiques sur l'Épinoche. *Thèse Fac. Sci., Paris*, 131 p.
- GUEYLARD (F.) et PORTIER (P.). 1917. — Variations de poids de l'Épinoche passant d'un milieu à un autre de salinité différente. Étude de l'adaptation aux changements brusques de salinité. *C. R. Soc. Biol.*, **80** : 538-683.
- GUYENOT (E.). 1909. — Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons Téléostéens. *Bull. Sc. Fr. Belg.*, **43** : 203-296.
- GUYOT (M.). 1960. — Analyse par les hautes pressions de quelques fonctions physiologiques des végétaux et des animaux. *Thèse Fac. Sci., Poitiers*, 230 p.
- HALL (J. G.). 1929. — The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumption in marine fishes. *Amer. J. Physiol.*, **88** : 212-218.
- HARRIS (A. S.) et MATLOCK (W. P.). 1947. — The effects of anoxic anoxia on excitability, conduction and refractoryness of mammalian cardiac muscle. *Am. J. Physiol.*, **150** : 493-503.
- HASAN (R.) et QASIM (S. Z.). 1961. — Studies on fish metabolism. I. The effect of temperature on the heart rate. *Proc. Indian. Acad. Sci.*, **53** (5) : 230-239.

- HEYMANS (C.) et NEIL (E.). 1958. — Reflexogenic areas of the cardiovascular system. *Churchill London*, 271 p.
- HOAR (W. S.). 1952. — Thyroid function in some anadromus and landlocked Teleosts. *Trans. Roy. Soc. Canad.*, **46** : 39-53.
- HOFFMANN (P.). 1911. — Über Elektrokardiogramm von Evertrebraten; Vergleichende studien über den Herzschlag. *Arch. Anat. Physiol.*, **13** : 135-154.
- HOFFMANN (C. E. E.). 1860. — Beiträge zur Anatomie and Physiologie des Nervous vagus bei den Fischen. *Inaug. Diss. Giessen*, 28 p.
- HUGGEL (H.). 1959. — Experimentelle untersuchungen über die Automatic, Temperatur-abhängigkeit und Arbeit des embryonalen Fischherzens unter besonderen Berücksichtigung der Salmoniden und Scylliorhiniden. *Z. vergl. Physiol. Dtsch.*, **42** : 63-102.
- HUGGEL (H.). 1961. — Beitrag zur Temperatur und Altersabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryonalherzens. *Rev. suisse Zool.*, **68** (8) : 121-135.
- HUGHES (G. M.) et SHELTON (G.). 1962. — Respiratory mecanisms and their nervous control in fish. *Adv. Comp. Physiol. Bloch.*, **1** : 275-364.
- JACOBS (W.). 1930. — Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fisches. *Z. Vergl. Physiol.*, **11** : 565-629.
- JACOBS (W.). 1932. — Untersuchungen zur Physiologie der Fisches. *Z. Vergl. Physiol.*, **18** : 125-156.
- JACOBS (W.). 1934. — Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fisches. *Z. Vergl. Physiol.*, **20** : 674-698.
- JENSEN (D.). 1961. — Cardioregulation in an aneural heart. *Comp. Bloch. and Physiol.*, **2** : 181-201.
- JONES (F. R. M.) et MARSHALL (N. B.). 1953. — The structure and functions of the Teleostean swimbladder. *Biol. Rev.*, **28** : 16-83.
- JULLIEN (A.) et RIPPLINGER (J.). 1950. — Le rameau cardiaque du pneumogastrique des Poissons est formé d'au moins 2 nerfs : un nerf chronotrope cholinergique et un nerf tonotrope non cholinergique. *C. R. Acad. Sci.*, **230** : 867-868.
- JULLIEN (A.) et RIPPLINGER (J.). 1951. — Preuves de la systématisation du vague cardiaque apportées par l'étude comparée des actions des nerfs vagues droit et gauche chez les Poissons d'eau douce. *C. R. Acad. Sci.*, **232** : 2131-2133.
- JULLIEN (A.) et RIPPLINGER (J.). 1956. — De l'action des nerfs vagues ou de type vagal sur le fonctionnement du cœur chez les Mollusques et les Poissons, et ses rapports avec la production éventuelle d'un médiateur : l'acétylcholine. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **90** (1) : 33-105.
- JULLIEN (A.) et RIPPLINGER (J.). 1957. — Physiologie du cœur des Poissons et son innervation extrinsèque. *Ann. Sc. Univ. Besançon Zool. et Physiol.*, **9** : 35-92.
- KEITH (A.) et MACKENZIE (L.). 1910. — Recent advances on the anatomy of the heart. *Lancet*, **1** : 101-109.
- KEYS (A. B.). 1931. — Chloride and water secretion and absorption by the gills of the eel. *Zeit. Vergl. Physiol.*, **15** : 352-385.
- KEYS (A.) et WILLMER (E. N.). 1932. — « Chloride secreting cells », in the gills of fishes with special reference to the common eel. *J. Physiol.*, **76** : 368-378.
- KISCH (B.). 1948. — Electrographic investigation of the heart of fish. *Exp. Med. Surg.*, **6** : 31-62.
- KISCH (B.). 1954. — Studies in comparative electromicroscopy of the heart. I. Pipefish and Cat. *Exp. Med. Surg.*, **12** (3) : 335-347.

- KISCH (B.) et PHILPOTT (D. E.). 1963. — Electron microscopy of the heart of fish. *Exp. Med. Surg.*, **21** (1) : 28-53.
- KOKAS (E. von). 1932. — Über die physiologische Bedeutung des Webersehen Apparates bei einiger Cyprinoidei. *Zool. Jahrb. (Zool.)*, **52** : 179-190.
- KOLFF (W. M.). 1908. — Untersuchungen über die Herzstätigkeit bei Teleosteiern. *Pflügers. Arch. ges. Physiol.*, **122** : 37-50.
- KOSHTOJANZ (C. S.) et VASSILENKO (P. D.). 1937. — On the receptor function of the swimbladder of fishes. *J. Exp. Biol.*, **14** : 16-19.
- KUIPER (K.). 1915. — The physiology of the airbladder of fishes. *Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam*, **17** : 1088-1095.
- KUIPER (K.). 1916. — The physiology of the airbladder of fishes. *Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam*, **18** : 572-582.
- KULAEV (B. S.). 1957. — Contrôle nerveux du rythme des contractions cardiaques chez les Poissons. I. Effet de la stimulation et de la section des branches cardiaques du vague sur le rythme des contractions cardiaques (en russe). *Bjull. Eksper. Biol. Med. S.S.S.R.*, **44** (7) : 8-18.
- KULAEV (B. S.). 1958. — La régulation nerveuse du rythme cardiaque chez les Poissons. II. Le nerf vague des Poissons, voie efférente de la double régulation réflexe du cœur (en russe). *Bjull. Eksper. Biol. Med. S.S.S.R.*, **45** (4) : 8-13.
- KULBS (A.). 1913 — Ueber das Reizleitungssystem im Herzen der Fische. *Char. Ann.*, **37** : 24-42.
- LABAT (R.). 1963. — Action de l'adrénaline dans le réflexe d'approche chez les Téléostéens marins homochromiques. *C. R. Soc. Biol.*, **157** (4) : 881-885.
- LABAT (R.). 1964. — Action de l'adrénaline sur la fréquence cardiaque de *Pleuronectes vagotomisés*. *C. R. Soc. Biol.*, **158** (2) : 371-375.
- LABAT (R.) et SERFATY (A.). 1961. — Modifications électrocardiographiques chez la Carpe (*Cyprinus carpio* L.) au cours des changements de salinité. *Hydrobiologia*, **18** (3) : 185-191.
- LABAT (R.), RAYNAUD (P.) et SERFATY (A.). 1961. — Réactions cardiaques et variations de masse sanguine chez les Téléostéens. *Comp. Bioch. Physiol.*, **4** : 75-80.
- LABAT (R.), PEYRAUD (C.) et SERFATY (A.). 1962. — Réactions électrocardiographiques et operculaires provoquées par stimulation lumineuse ou par l'effet d'approche chez les Téléostéens marins. *J. Physiol. Paris*, **54** : 591-598.
- LABAT (R.) et SERFATY (A.). 1963. — Électrocardiographie et vagotomie chez la Carpe commune (*Cyprinus carpio* L.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **98** (1/2) : 192-196.
- LABAT (R.) et LAFFONT (J.). 1964. — Cathétérisme des veines sus-hépatiques chez la Carpe commune. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **99** (3/4) : 459-462.
- LAURENT (P.). 1957. — Activité de fibres afférentes dans le nerf cardiaque d'un Téléostéen. *J. Physiol. Paris*, **49** : 254-259.
- LAURENT (P.). 1962. — Contribution à l'étude morphologique et physiologique de l'innervation du cœur des Téléostéens. *Arch. Anat. Microsc. Morph. Exper.*, **51** (3) : 337-458.
- LEIVESTAD (H.), ANDERSEN (H.) et SCHOLANDER (P. F.). 1957. — Physiological response to air exposure in Goldfishes. *Science*, **129** : p. 505

- LELOUP-HATEY (J.). 1959. — Influence du passage direct de l'eau douce à une solution saline équilibrée isotonique à l'eau de mer ($\Delta = 2^\circ$) sur la teneur en 17-hydroxycorticostéroïdes du plasma d'un Téléostéen sténohalin : la Carpe (*Cyprinus carpio* L.). *C. R. Soc. Biol.*, **153** : 206-210.
- LINDSEY (C. C.). 1954. — Temperature-controlled meristic variations in the paradise fish *Macropodus opercularis* (L.). *Can. J. Zool.*, **12** : 87-98.
- LHOTTE (R.). 1945. — Influence des variations de salinité sur le rythme cardiaque de la jeune Anguille (civelle). *C. R. Soc. Biol.*, **139** : 27-28.
- LUTZ (Br. R.). 1930. — Reflex cardiac and respiratory inhibition in the Elasmobranch *Scyllium canicula*. *Biol. Bull.*, **59** : 170-178.
- LUTZ (Br. R.) et WYMAN (L. C.). 1932. — Reflex cardiac inhibition of branchiovascular origin in the Elasmobranch *Squalus acanthias*. *Biol. Bull.*, **62** : 10-16.
- LYON (R. P.). 1926. — A study of the circulation blood pressure, and respiration of sharks. *J. Gen. Physiol.*, **8** : 279-290.
- MEESTERS (A.) et NAGEL (P.). 1934. — Über Sekretion und Resorption in der Schwimmblase des Flussbarsches. *Z. Vergl. Physiol.*, **21** : 646-657.
- MALMEJAC (J.), BOITEAU (H.), GROSS (A.) et NEVERRE (G.). 1955. — Augmentation de la teneur du plasma en potassium au cours de l'anoxie aiguë. *C. R. Soc. Biol.*, **149** : 1547-1549.
- MARCHETTI (R.), CHIESA (F.), NOSEDA (V.) et BERGAMASCHI (M.). 1961. — Ricerche di elettrocardiografia in *Cyprinus carpio* L. *Rivista di Biologia*, **54** (1) : 25-31.
- DE MEYER (J.). 1910. — Étude sur les altérations du courant d'action du cœur de *Scyllium canicula*. *Arch. Int. Physiol.*, **10** : 100-110.
- MEUWIS (A. L.) et HEUTS (M. J.). 1957. — Temperature dependence on breathing rate in carp. *Biol. Bull.*, **112** (1) : 97-108.
- MOEHRES (F. P.). 1940. — Untersuchungen über die Frage der Wahrnehmung von Druckunterschieden des Mediums. *Zeit. Vergl. Physiol.*, **28** : 1-42.
- MOTT (J. C.). 1951. — Some factors affecting the blood circulation in the common eel (*Anguilla anguilla*). *J. Physiol.*, **114** : 387-398.
- MOTT (J. C.). 1957. — The physiology of fishes — The cardiovascular system. *M. E. Brown, Academic Press, New York* : 81-108.
- NEEDHAM (J.). 1942. — Biochemistry and Morphogenesis. *Cambridge Univ. Press, London*, 787 p.
- NICOL (J. A. C.). 1960. — The biology of marine animals. *Pitman and Sons, London*, 683 p.
- OETS (J.). 1950. — Electrocardiograms of fishes. *Physiol. compar. oecolog.*, **2** (2) : 181-186.
- OLIVEREAU (M.). 1959. — Mise en évidence d'adrénaline et de noradrénaline dans le tissu chromaffine d'un poisson Sélacien, la Roussette. *Ann. Endocrinolog.*, **20** (4) : 645-653.
- ÖSTLUND (E.), BLOOM (G.), ADAMS-RAY (J.), RITZEN (M.), SIEGMAN (M.), NORDENSTAM (H.), LISHAJKO (F.) et EULER (U. S. von). 1960. — Storage and release of catecholamines and the occurrence of a specific submicroscopic granulation in hearts of cyclostomes. *Nature, G. B.*, **188** (4747) : 324-25.

- OTIS (L. S.), CERF (J. A.) et THOMAS (G. J.). 1957. — Conditioned inhibition of respiration and heart rate in the Goldfish. *Science*, **126** : 263-264.
- PEYRAUD (C.) et BASTIEN (C.). 1961. — Réalisation d'un photochronomètre électronique destiné à l'étude de l'excitant lumineux. *J. Physiol., Paris*, **53** : 753-755.
- PEYRAUD (C.) et LABAT (R.). 1962. — Réactions cardio-respiratoires observées chez la Sole au cours de l'ensemblement. *Hydrobiologia*, **19** (4) : 351-356.
- PEYRAUD (C.) et SERFATY (A.). 1961. — Modifications respiratoires provoquées par des stimulations lumineuses visuelles chez les Téléostéens d'eau douce. *C. R. Soc. Biol.*, **155** (4) : 922-924.
- PEYRAUD (C.) et SERFATY (A.). 1962. — L'oxygénation du milieu sur le rythme respiratoire d'un Téléostéen d'eau douce : la Carpe. *J. Physiol., Paris*, **54** : 396-397.
- PEYRAUD (C.). 1965. — Recherches sur la régulation des mouvements respiratoires chez quelques Téléostéens. Analyse d'un réflexe opto-respiratoire. *Thèse Fac. Sci., Toulouse*, 243 p.
- PICKFORD (G.). 1957. — The physiology of the pituitary gland of fishes. *New York Zoological society*, 613 p.
- PORTIER (P.). 1938. — Considérations générales sur l'influence de la pression extérieure sur les êtres vivants. *C. R. Soc. Biol.*, **69** : 252 p.
- PRECHT (H.). 1959. — Untersuchungen über die Resistenzadaptation einiger Organfunktionen von Warmwasserfischen gegenüber extremen Temperaturen. *Z. vergl. Physiol. Dtsch.*, **42** (4) : 365-382.
- PRECHT (H.). 1961. — Beitrag zur Temperaturadaptation des Aales (*Anguilla anguilla* L.). *Z. vergl. Physiol. Dtsch.*, **44** (5) : 351-362.
- PROSSER (C. L.), BISHOP (D. W.), BROWN (F. A.), JAHN (E. L.) et WULF (V. J.). 1950. — Comparative Animal Physiology. *Saunders Philadelphia*, 888 p.
- PROSSER (C. L.), BARR (L. M.), PING (R. D.) et LAUER (C. T.). 1957. — Acclimation of Goldfish to low concentrations of oxygen. *Physiol. Zool.*, **30** (2) : 137-141.
- QASIM (S. Z.). 1957. — The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Proc. Zool. Soc. London*, **128** : 161-208.
- QUTOB (Z.). 1962. — The swimbladder of fishes as a pressure receptor. *Arch. Neerl. Zool.*, **15** (1) : 1-67.
- RAFFY (A.). 1932. — Recherches physiologiques sur le mécanisme de la mort des Poissons sténohalins soumis à des variations de salinité. *Bull. Inst. Océanog., Monaco*, **602** : 1-12.
- RAFFY (A.). 1933. — Recherches sur le métabolisme respiratoire des Poikilothermes aquatiques. *Ann. Inst. Océanog., Monaco*, **13** : 263-390.
- RAFFY (A.). 1952. — Influence des variations de la température sur l'osmorégulation de petites Carpes en eau douce et en eau salée. *C. R. Soc. Biol.*, **146** (11/12) : 908-910.
- RANDALL (D. J.) et SHELTON (G.). 1963. — The effects of changes in environmental gas concentrations of the breathing and heart rate of a teleost fish. *Comp. Bioch. Physiol.*, **9** : 229-239.
- REGNARD (P.). 1884. — Note sur les conditions de vie dans les profondeurs de la mer. *C. R. Soc. Biol.*, **36** : 164-168.
- REGNARD (P.). 1884. — Effets des hautes pressions sur les animaux marins. *C. R. Soc. Biol.*, **36** : 394-395.
- REIS (K.). 1906. — Beiträge zur Kenntnis der Gasdrüse bei den Knochenfischen. *Bull. Int. Ac. Sc. Cracovie*, **7** : 771-777.

- REIS (K.) et NUSBAUM (J.). 1950. — Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische. *Anat. Anz.*, **27** : 129-139.
- REMOTTI (E.). 1924. — Sulla funzione della vesica natatoria dei Teleostei considerata como organo di senso. *Rev. Biol.*, **6** : 343-350.
- RICHET (Ch.). 1883. — Influence de la pression et de la température sur l'asphyxie des Poissons. *C. R. Soc. Biol.*, **35** : 584-588.
- RICHET (Ch.). 1894. — La mort du cœur dans l'asphyxie. *Arch. Physiol. Norm. Pathol.*, **26** : 653-668.
- RIPPLINGER (J.). 1950. — Le cœur des Poissons : son innervation intrinsèque, ses centres automatiques. *Ann. Sci. Univ. Besançon Zool. Physiol.*, **5** : 45-47.
- RIPPLINGER (J.). 1950. — Remarques sur l'automatisme du cœur de Tanche. *Bull. Soc. Hist. Nat. Doubs*, **54** : 23-26.
- RIPPLINGER (J.). 1951. — Recherches sur le centre d'initiation des contractions cardiaques chez les Poissons et ses rapports avec l'innervation extrinsèque du cœur. *C. R. Soc. Biol.*, **145** : 1189-1191.
- RIPPLINGER (J.). 1952. — Le pneumogastrique de la Tanche. Comportement des 2 types de fibres chronotropes et tonotropes pendant la dégénérescence wallérienne du tronc vagal. *J. Physiol., Paris*, **44** : 316-319.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). 1943. — Les yeux et la vision des Vertébrés. *Masson, Paris*, 719 p.
- RODIONOV (I. M.). 1959. — Contrôle réflexe de l'activité cardiaque chez le Poisson. I. Effets réflexes sur le cœur de l'excitation des fibres afférentes mésentériques et intestinales (en russe). *Bjull. Eksper. Biol. Med. S.S.S.R.*, **47** (6) : 3-6.
- RODIONOV (I. M.). 1959. — Contrôle de l'activité cardiaque chez le poisson. II. Effet réflexe sur le cœur et les vaisseaux sanguins de l'intestin, de la stimulation des barorécepteurs des vaisseaux des branchies (en russe). *Bjull. Eksper. Biol. Med. S.S.S.R.*, **48** (7) : 11-14.
- RYBAK (B.) et CORTOT (M.). 1957. — La valvule sino-auriculaire isolée du cœur de *Scyllium canicula*. Préparation de choix pour l'étude de l'automatisme myocardique. *C. R. Soc. Biol.*, **150** (12) : 2216-2218.
- SAMOJLOFF (A.). 1908. — Elektrokardiogrammstudien. *Beitr. Physiol. Pathol.*, 1908 : 171-188.
- SANDOZ (M.) et STRYZOWSKI (C.). 1920. — Préparations et propriétés physiologiques de la tricaïne (Phosphate de l'éther éthylique de l'acide méta-amino-benzoïque) et de quelques-uns de ses dérivés. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, **53** (199) : 263-302.
- SASSA (K.) et MIYAZAKI (M.). 1920. — The influence of venous pressure upon the heart rate. *J. Physiol.*, **54** : 203-212.
- SATCHELL (G. H.). 1960. — The reflex co-ordination of the heart beat with respiration in the dogfish. *J. Exp. Biol.*, **37** : 719-731.
- SATCHELL (G. H.). 1961. — The response of the dogfish to anoxia. *J. Exp. Biol.*, **38** (3) : 531-543.
- SCHOENLEIN (C.) et WILLEM (V.). 1895. — Beobachtungen über Blutkreislauf, und Respiration bei einigen Fischen, nebst einigen Bemerkungen über Vivisektionstechnik bei Fischen. *Z. Biol.*, **32** : 511-519.
- SCHOLANDER (P. F.). 1940. — Experimental investigation on the respiratory function in diving mammals and birds. *Hvalrad. Skr.*, **22** : 1-131.

- SCOTT (D. C.). 1955. — Activity patterns of perche (*Perca flavescens*) in Rondeau Bay of Lake Erie. *Ecology*, **36** (2) : 320-327.
- SECONDAT (M.). 1953. — Recherche sur la résistance de la Perche Soleil (*Eupomotis gibbosus* L.) aux variations de salinité. *Bull. Fr. Pisc.*, **171** : 74-77.
- SELYE (H.). 1948. — Textbook of endocrinology. *Acta endocrinologica*, 1948, 914 p.
- SERFATY (A.) et LABAT (R.). 1959. — Excitations d'origine périphérique et fréquence cardiaque chez le Barbeau fluviatile. *J. Physiol., Paris*, **51** (3) : 564-565.
- SERFATY (A.) et LABAT (R.). 1960 a. — Le facteur pression et les réactions cardiaques chez les Poissons Téléostéens d'eau douce. *Hydrobiologia*, **16** (4) : 347-363.
- SERFATY (A.) et LABAT (R.). 1960 b. — Accidents cardiaques et variations brusques de salinité chez les Poissons Téléostéens marins. *Hydrobiologia*, **15** : 293-308.
- SERFATY (A.) et LABAT (R.). 1960 c. — Osmo régulation et réactions cardiaques chez un Téléostéen marin : *Mugil capito* C. et V. *J. Physiol., Paris*, **52** : p. 223.
- SERFATY (A.) et LABAT (R.). 1961. — Euryhalinité et fréquence cardiaque chez les Téléostéens. *Comp. Bioch. Physiol.*, **3** : 218-222.
- SERFATY (A.), LABAT (R.) et BERNAT (A.). 1965. — Réactions cardiaques à l'anoxie chez la Carpe commune (*Cyprinus carpio* L.). *Rev. Canad. Biol.*, **24** (1) : 1-5.
- SERFATY (A.), LABAT (R.) et QUILLET (R.). 1959. — Les réactions cardiaques chez la Carpe (*Cyprinus carpio*), au cours d'une anesthésie prolongée. *Hydrobiologia*, **13** (1/2) : 144-151.
- SERFATY (A.) et LAFFONT (J.). 1965. — Influence de l'abaissement de température sur la valeur de la fréquence respiratoire et du taux lymphocytaire du milieu sanguin chez la Carpe commune (*Cyprinus carpio* L.). *Hydrobiologia* (sous presse).
- SERFATY (A.) et RAYNAUD (P.). 1956. — Electrocardiographie du Poisson dans son milieu. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **81** : 121-126.
- SERFATY (A.) et RAYNAUD (P.). 1957. — Réflexe aéro-cardiaque chez la Truite de rivière (*Salmo trutta* L.). *J. physiol., Paris*, **49** : 378-381.
- SERFATY (A.) et RAYNAUD (P.). 1958. — Réactions cardiaques de la Carpe (*Cyprinus carpio* L.) lors d'une émergence prolongée. *J. Physiol., Paris*, **5** (2) : 503-504.
- SERFATY (A.) et WAITZENEGGER (M.). 1963. — Mise en évidence chez la Carpe du rôle du nerf vague dans la genèse du phénomène aéro-cardiaque. *J. Physiol., Paris*, **55** : 697-702.
- SHELTON (G.). 1958. — The respiratory center in the tench. *J. exp. biol.* : 191-202.
- SJOSTRAND (F. S.) et ANDERSON (E.). 1954. — Electron microscopy of the intercalated discs of cardiac muscle tissue. *Experientia*, **10** : 369-371.
- SKRAMLIK (E. von). 1935. — Über den Kreislauf bei den Fischen. *Ergebn. Biol.*, **11** : 2-130.
- SHELTON (G.) et RANDALL (D. J.). 1962. — The relationship between heart beat and respiration in teleost fish. *Comp. Bioch. Physiol.*, **7** : 237-250.
- SMITH (H. W.). 1930. — The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts. *Am. J. Physiol.*, **93** : 480-505.

- SMITH (H. W.). 1932. — Water regulation and its evolution in fishes. *Quart. Rev. Biol.*, **7** : 1-26.
- STAIB (A. H.). 1962. — Beziehungen zwischen Sauerstoffangebot und verbrauch beim Goldfisch (*Carassius auratus*). *Acta Biol. Med. German.*, **9** (2) : 145-153.
- STANNIUS (F. H.). 1849. — Das peripherische Nervensystem der Fische. *Rostock*, 180 p.
- STEEN (J. B.) et KRUYSSSE (A.). 1964. — The respiratory function of teleostean gills. *Comp. Bioch. Physiol.*, **12** : 127-142.
- SWIFT (D. R.). 1961. — The annual growth-rate cycle in brown trout (*Salmo trutta* L.) and its cause. *J. exper. Biol.*, **38** (3) : 595-604.
- TATARKO (K. I.). 1965. — Effect of temperature on the embryonic development of pond Carp (en russe). *Hydrobiological Journal*, **1** : 66 p.
- TEN CATE (J.) et PUNT (A.). 1960. — L'électrocardiologie du cœur de la Lamproie. *Arch. néerl. Zool.*, **13** (4) : 477-485.
- TERIO (B.). 1948. — Le espansioni nervose della vesica natatoria del Ciprino dorato (*Carassius auratus*). *C. R. Acad. Napoli*, **14** : 17-19.
- THESEN (J.). 1896. — Etude sur la biologie du cœur des Poissons osseux. *Arch. Zool. Exp.*, **43** : 122-130.
- THIENEMANN (A.). 1925. — Die Binnengewässer. *Mittleuropas, Stuttgart*, 225 p.
- VAN DAM (L.). 1938. — On the utilisation of oxygen and regulation of breathing in some aquatic animals. *Thèse, Groningen*, 137 p.
- VERRIER (M. L.). 1928. — Recherches sur les yeux et la vision des Poissons. *Bull. Biol. Fr. Belg. Sup.*, **11** : 222 p.
- VESELOV (E. A.). 1958. — Influence de la salinité du milieu extérieur sur l'intensité de la respiration des Poissons. *Zool. Zh.*, **28** : 95-98.
- VASILENKO (Th. D.) et LIVANOV (M. N.). 1936. — Oscillographic studies of the reflex function of the swimming bladder in fish (en russe). *Bull. Biol. Med. Exp., S.S.S.R.*, **2** : 264-266.
- VERNANT (P.). 1951. — Etude électrocardiographique de l'anoxie expérimentale et de la réoxygénation. *Thèse Méd. Paris*, 75 p.
- VILTER (V.). 1950. — Adaptation biologique de l'appareil visuel et les structures rétinienne de la sardine. *C. R. Soc. Biol.*, **142** : 292-294.
- VON FRISCH (K.). 1911. — Über das Parietalorgan der Fische als funktionierendes Organ. *Sber. Ges. Morphol. Physiol. Münch.*, **27** : 16-18.
- VON FRISCH (K.). 1934. — Über eine Scheinfunktion des Fischlabrynthes. *Naturwiss.*, **22** : 332-334.
- VON HOLST (E.). 1934. — Studien über Reflexe und Rhythmen beim Goldfisch (*Carassius auratus*). *Z. vergl. Physiol.*, **20** : 582-599.
- WATSON (J. H.). 1939. — The development of the weberian ossicles and anterior vertebrae in the gold fish. *Proc. Roy. Soc. London (ser. B)*, **127** : 452-472.
- WEIDMANN (S.). 1941. — Effect of current flow on the membrane potential of cardiac muscle. *J. Physiol.*, **115** : 227-236.
- WILLEM (V.). 1921. — Synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques chez les Poissons. *Blad. Acad. Roy. Belg.*, **7** : 508-534.
- WILLIAM (M.). 1885. — On the structure and rhythm of the heart in fishes with special reference to the heart of the eel. *J. Physiol.*, **6** : 192-249.

- WOOLAND (W. N. F.). 1912. — On some expérimental tests of recent views concerning the physiology of gas secretion in teleostean fishes. *Anat. Anz.*, **40** : 225-242.
- ZWAARDEMAKER (H.) et NOYONS (A. K. M.). 1910. — Das Electrogramm des isoliert pulsierenden Aalventrikels. *Onderz. Physiol. Lab. Utrecht*, **10** (5) : 127-165.

(Laboratoire de Biologie Animale
de la Faculté des Sciences,
38, rue des Trente-six-Ponts,
31, Toulouse.)