

OBSERVATIONS SUR LA CIRCULATION SANGUINE
ET LA RESPIRATION PULMONAIRE CHEZ LES ARAIGNÉES.

PAR

VICTOR WILLEM.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ D'AMSTERDAM.

Nous ne connaissons rien de précis sur les mouvements respiratoires chez les Araignées. Le seul observateur moderne qui les ait cherchés expérimentalement est F. PLATEAU: après avoir, en 1884, publié un mémoire fondamental sur les mouvements respiratoires chez les Insectes ¹⁾, il voulut poursuivre ses recherches sur d'autres Arthropodes aériens et appliquer aux Arachnides les méthodes ingénieuses qui l'avaient servi avec les Insectes. Ce fut sans succès, aussi bien avec les Aranéides qu'avec les Scorpionides et les Phalangides. „Aucune des méthodes d'investigation connues”, conclut-il ²⁾, „ne permet de déterminer en quoi consistent réellement les mouvements respiratoires des Araignées.”

L'échec d'un expérimentateur aussi adroit et aussi minutieux que PLATEAU semble avoir détourné les naturalistes de toute nouvelle tentative; il n'est pas à ma connaissance qu'on ait, depuis 1887, publié d'expérience sur le fonctionnement des organes respiratoires des Araignées. On admet avec PLATEAU, semble-t-il, qu' „il est inutile de chercher à voir dans les parois abdominales des changements de diamètre” ³⁾. Mais on se rabat sur des hypothèses, dont la principale remonte à J. MAC LEOD ⁴⁾: les changements de capacité des poumons seraient dûs aux

¹⁾ F. PLATEAU. Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. *Mém. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XLV, 1884.

²⁾ F. PLATEAU. De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. *Archives de biologie*, t. VII, 1887 (p. 344).

³⁾ *Loco citato*, p. 346.

⁴⁾ MAC LEOD. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. *Archives de biologie*, t. V, 1884.

changements d'épaisseur des feuillets pulmonaires, gonflés de sang, dont les deux lamelles se rapprocheraient et s'éloigneraient l'une de l'autre, par la contraction des colonnettes qui les réunissent: le volume des poumons restant constant, l'espace occupé par l'air varie en sens inverse de celui des feuillets. MAC LEOD voyait dans les colonnettes une portion musculaire, mais son interprétation a été reconnue inexacte par les histologistes plus récents. Et néanmoins, faute d'une hypothèse d'apparence plus vraisemblable, on a voulu conserver aux colonnettes une contraction propre: L. BERTEAUX, à l'occasion de recherches sur la structure des poumons, se croit obligé d'attribuer la fonction contractile aux cellules épithéliales qui constituent les colonnettes ¹⁾. D'autre part, C. BÖRNER, se séparant de cette opinion pour ainsi dire classique, décrit, dans son mémoire sur les Pédipalpes ²⁾, chez certains d'entre eux, des fibres musculaires s'insérant sur l'extrémité antérieure des feuillets pulmonaires, fibres dont la contraction et le relâchement détermineraient un rétrécissement, puis un élargissement et des espaces aériens inter-laminaires et des sinus sanguins des lames. Chez les Tarantulides, d'autres muscles, insérés sur la paroi postérieure du vestibule du poumon, pourraient être des dilatateurs de cet espace aérien.

J'ai voulu reprendre expérimentalement cette question intéressante et si peu claire encore; je suis arrivé, je crois, à l'élucider grâce à des recherches que j'ai pu faire au Laboratoire de physiologie de l'Université d'Amsterdam; je tiens à remercier ici son directeur, le Prof. G. VAN RIJNBEEK, de la cordialité avec laquelle il m'a accueilli, dans des circonstances où la sympathie qu'on rencontre est doublement appréciée. Mon travail a porté principalement, jusqu'ici, sur *Epeira (diadema et sclopetaria)*, puis sur *Pholcus phalangioides*, une espèce précieuse pour semblables recherches, en raison d'une organisation plus simple et de la translucidité des téguments. ³⁾

1. EPEIRA DIADEMA.

Familiarisé avec les méthodes de travail et de raisonnement de

¹⁾ L. BERTEAUX. Le poumon des Arachnides. *La Cellule*, t. V, 1889.

²⁾ C. BÖRNER. Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. 1. Ein Beitrag zur Kenntniss der Pedipalpen. *Zoologica*, Heft 42, 1904 (fig. 50, p. 101).

³⁾ Je dois à l'obligeance de M. H. BOSCHMA, assistant de zoologie, la plupart des exemplaires de cette espèce, relativement rare, que j'ai utilisés.

F. PLATEAU, j'ai pensé qu'il convenait d'être attentif aux phénomènes négligés par lui, et d'élucider d'abord la nature et l'origine de mouvements que cet observateur minutieux avait remarqué accessoirement chez les animaux qu'il étudiait: des oscillations assez régulières et rapides (130 ou 147 par minute) de l'abdomen, verticales et de très faible amplitude (un sixième de millimètre au maximum), accompagnées parfois de mouvements analogues des palpes ou d'une patte.

La saison m'a fait débiter avec des *Épéires*, dont „l'abdomen”, dit PLATEAU (p. 344), „offre des oscillations si peu accusées qu'il serait bien difficile d'en déterminer l'amplitude”. Je n'ai pas voulu utiliser la „méthode des projections” de PLATEAU, méthode trop simpliste pour le cas actuel ¹⁾: j'ai examiné les diverses régions de la surface du corps au moyen du microscope, avec un grossissement de 30—70 diamètres, ce qui permet de constater des déformations très faibles.

L'animal est maintenu sur l'arête d'un morceau de liège convenablement taillé, auquel ses pattes se cramponnent d'ailleurs, au moyen de très fines épingles qui embrassent le thorax. Ou bien une ligature, embrassant toutes les pattes ramenées dorsalement, le fixe à l'extrémité d'une aiguille ²⁾ implantée sur un bouchon, qu'on oriente selon les besoins. Un oculaire-micromètre permet de repérer et de mesurer de petits déplacements éventuels des points considérés.

Chez une *Épéire*, fixée par le thorax, et qu'on examine de profil, on voit l'extrémité postérieure de l'abdomen effectuer de petits balancements dans le plan sagittal, dont la fréquence est d'environ 130 par minute et dont l'amplitude, variable, est de l'ordre du $\frac{1}{100}$ de millimètre. Tout l'abdomen participe à ce mouvement: une oscillation autour du pédoncule abdominal. Si on fixe l'abdomen de façon que le thorax reste suspendu, c'est le thorax qui se montre animé d'un balancement équivalent. — D'autre part, les palpes oscillent avec le même rythme, ainsi que toute patte qui se trouve libre: les angles que forment les segments

¹⁾ Une lanterne magique projetait sur un écran une silhouette agrandie de l'animal.

²⁾ Voici le moyen qui m'a permis de réaliser simplement semblable ligature: on attache par un nœud l'extrémité d'un fil (soie à ligatures) à une fine aiguille; puis on passe l'autre extrémité dans le chas, de manière à former un anneau, qu'on peut serrer et par le déplacement du nœud le long de l'aiguille et par le glissement du fil dans le chas: on choisit le calibre de celui-ci de telle sorte que le frottement du fil suffise pour en empêcher le glissement intempestif.

distaux s'ouvrent et se ferment alternativement, de telle sorte que les tarsi semblent battre la mesure du mouvement, qu'ils amplifient en raison de leur longueur.

On songe immédiatement, comme cause de semblables phénomènes, à des variations brusques de la pression sanguine résultant des battements du cœur; cet organe est invisible d'ailleurs, parce qu'il est caché par des téguments et des tissus opaques. La translucidité de certaines régions des pattes permet cependant de vérifier cette hypothèse: le courant centrifuge qu'on peut observer dans l'axe des appendices est trop rapide pour que l'analyse en soit possible; mais dans les régions superficielles où le courant est centripète, on trouve des ramifications de ce courant, entre les fibres musculaires, où les globules sanguins progressent très nettement d'un balancement saccadé correspondant au rythme dont il est question.

Si l'on diminue la pression sanguine en permettant à du sang de s'écouler par une patte sectionnée, on voit, en même temps que d'autres phénomènes sur lesquels nous reviendrons plus tard (affaissement de la région dorsale de l'abdomen, relâchement des membranes articulaires des pattes . . .), le rythme de toutes ces oscillations se ralentir également et simultanément. Et si la saignée est suffisante, les balancements cessent, tandis que persistent des mouvements de la région médiane dorsale qui permettent encore, comme on le comprendra plus loin, de compter les battements du cœur.

La considération de la structure du cœur ¹⁾ explique l'origine de ces phénomènes.

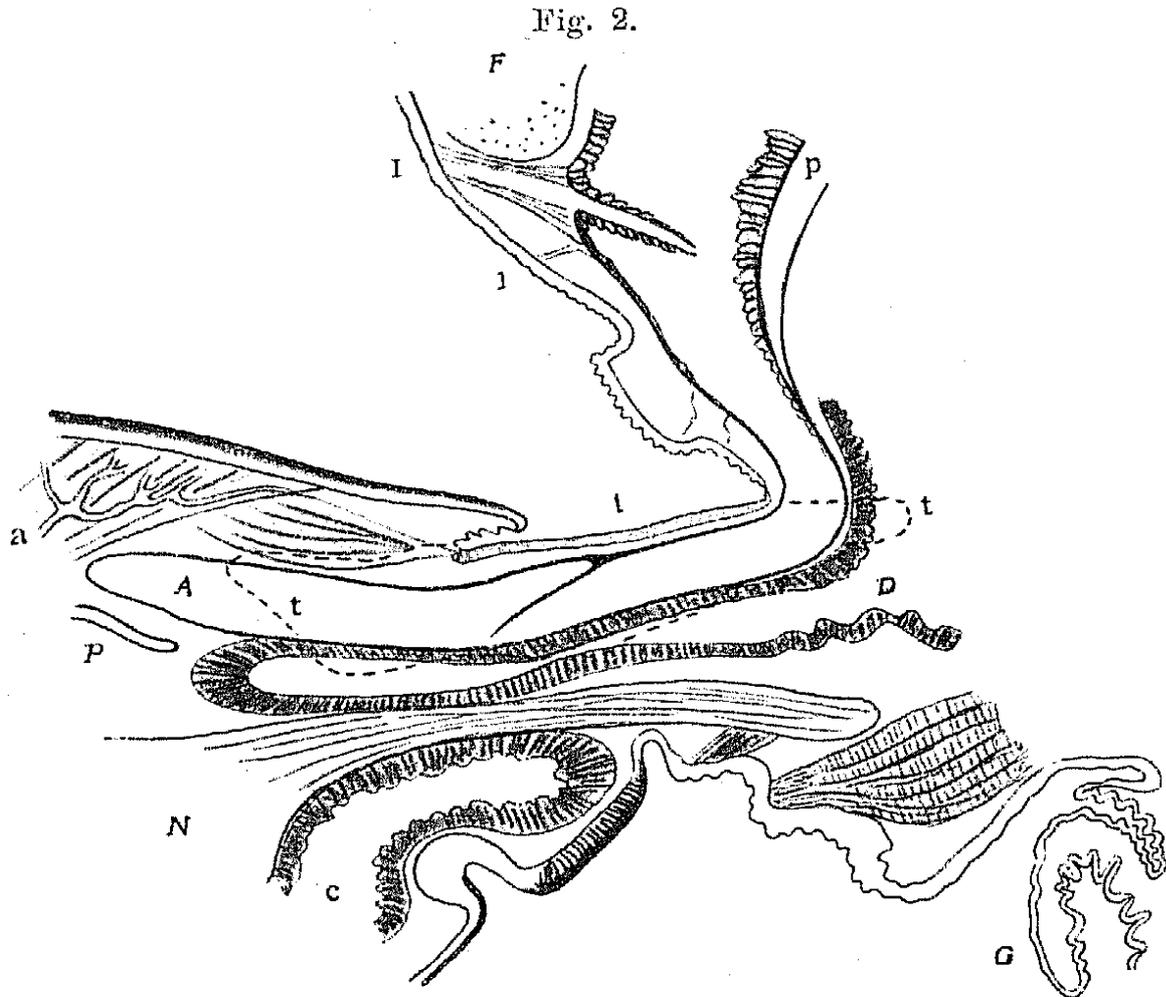
¹⁾ Le meilleur travail récent traitant de l'appareil circulatoire des Araignées est, je pense, le mémoire assez peu connu de M. CAUSARD, Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXIX, 1896); mais les figures, pour avoir subi une réduction trop grande, sont souvent difficiles à lire. Le mémoire de SCHIMKEVITSCH, Étude sur l'anatomie de l'Épéire (*Annales des Sciences naturelles*, sér. G, t. 17, 1884), si souvent cité, est presque inutilisable; je n'ai pu me procurer les mémoires d'A. SCHNEIDER, publiés dans un recueil actuellement introuvable pour moi. D'ailleurs, les recherches physiologiques exigeant une anatomie du cœur souvent plus précise que celle qu'ont figurée les auteurs récents — attentifs surtout, chose curieuse, aux fines ramifications artérielles — j'ai dû consacrer un temps très long à la révision de détails anatomiques infimes. Je n'en publie que ce qui est strictement nécessaire à mon exposé et je me contenterai de figures avec légendes: les détails qu'elles comportent ont été vus sur des coupes en séries et sur des dissections, dont la préparation est délicate.

Fig. 1.



Epeira diadema. Vue sagittale, montrant le cœur, le péricarde, les ramifications principales de l'aorte antérieure. G, orifice génital femelle; P, base de la patte postérieure; N, masse nerveuse; K, chélicère droite; o, yeux; G, glande vénimeuse; 1—11, ligaments épicaudiques; c, ligaments commissuraux; h, ligament hypogastrique; a, trois artères latérales; ap, artère postérieure; v, extrémité de l'artère récurrente.

Rappelons que le cœur est un volumineux tube courbé en arc (fig. 1), dont les parois comprennent surtout des fibres musculaires striées, à disposition annulaire. Il présente trois paires d'orifices, les pylocardes, en forme de fentes, disposées comme l'indique la figure, et limitées par



Epeira scolopetaria. Coupe sagittale de la région du pédoncule abdominal ($\times 50$).
 I, Pylocarde antérieur, avec sa valvule et les ptéripyles; *t*, ligament épicaudique antérieur; *F*, lobe du foie; *p*, cavité péricardique; *t*, selle chitineuse tergale, couvrant l'artère (en pointillé, la projection de la moitié droite); *a*, ramifications artérielles à la surface d'un muscle; *A*, artère antérieure, au point de sa bifurcation; *P*, partie postérieure de la cavité du pharynx suceur; *N*, masse nerveuse sous-œsophagienne; *c*, cœcum du tube digestif; *D*, tube digestif; *G*, appendice génital ♀.

deux lèvres musculaires faisant saillie dans la cavité de l'organe, de manière à jouer le rôle de valvules.

Il se continue par une aorte antérieure, qui se loge dans le creux d'une pièce chitineuse épaisse, partie tergale du pédoncule abdominal, dont la

rigidité la protège contre des déformations qui pourraient résulter des mouvements de flexion de l'abdomen. Cette aorte présente là une valvule sigmoïde déjà vue, dit CAUSARD, par AIMÉ SCHNEIDER. Elle fournit dans le céphalothorax des ramifications bien étudiées déjà, que je représente schématiquement, partiellement d'après la description de M. CAUSARD.

Le cœur se termine postérieurement par une „artère caudale”; et il émet dans l'abdomen trois paires d'artères latérales, relativement peu importantes, aux niveaux indiqués par le dessin.

L'organe central de la circulation est logé dans une cavité péricardique, limitée par une fine membrane conjonctive appliquée aux lobes du „foie” environnants. Il s'y trouve suspendu par tout un système de fins tractus conjonctifs qui se prolongent jusqu'à la couche conjonctive qui double les téguments. On distingue parmi ces „ligaments” (fig. 3):

a. des *ligaments épocardiques*, au nombre de dix paires, espacées comme sur la fig. 1, plus un onzième faisceau impair;

b. sur les „éminences latérales” du cœur, c'est-à-dire sur les trois élargissements correspondant aux pylocardes et sur deux très légères saillies intermédiaires, s'insèrent des paires de groupes de faisceaux, que CAUSARD désigne du nom de *ligaments évocardiques*. Dans le cas où la complication en est la plus grande, c'est-à-dire au niveau des pylocardes, chaque groupe comprend: 1. les *ptéripyles*, insérés sur les lèvres et ayant un trajet sensiblement vertical; 2. le *faisceau commissural* („muscles en ailes” de divers auteurs), inséré à l'angle inférieur du pylocarde et ayant un trajet latéro-postérieur. Ces deux groupes de fibres s'observent même aux pylocardes antérieurs, mais ils sont compris là entièrement dans la veine pulmonaire (ceci sera repris plus loin). Au niveau des éminences intermédiaires et à l'extrémité postérieure, les deux groupes peuvent encore subsister (éminences intermédiaires antérieures) ou se confondre en un seul.

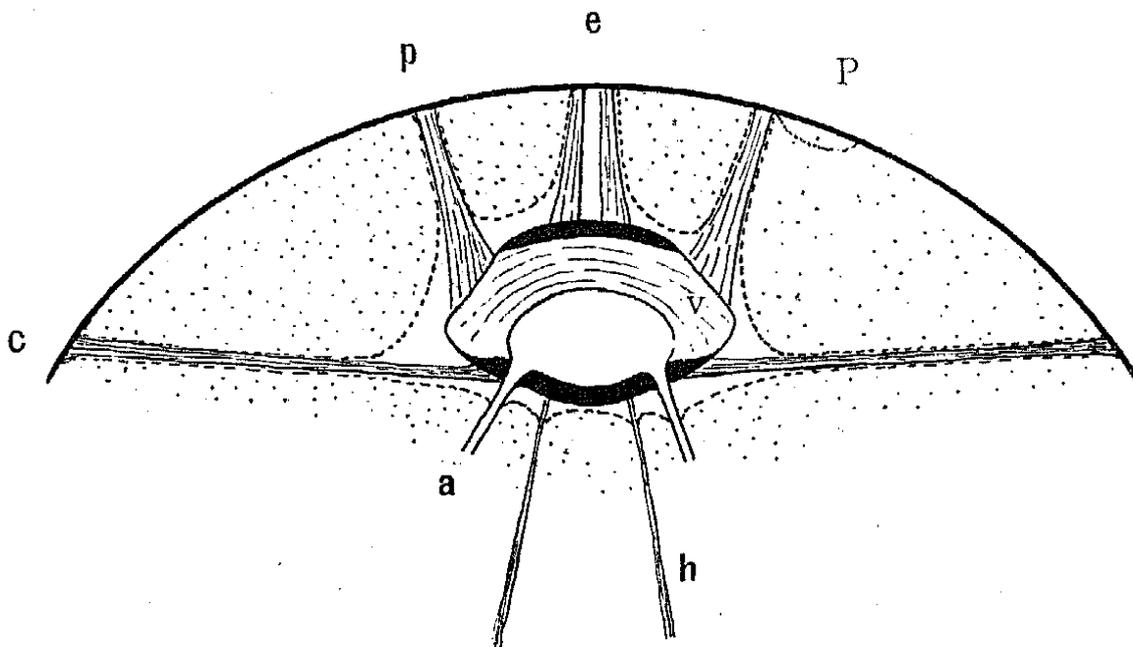
c. A la face inférieure du cœur s'insèrent des *ligaments hypocardiques*, cinq paires: une très petite fort près de l'extrémité antérieure du cœur, la deuxième au-dessus des veines pulmonaires, les trois autres entre les artères latérales. Ils vont s'attacher inférieurement: les deux premières paires aux parois des lacunes pulmonaires, les trois dernières à la chaîne musculaire ventrale.

On peut, au moyen de ces données anatomiques, comprendre l'origine du balancement de l'abdomen, et notamment son affaissement au moment

de la systole du cœur. J'en vois deux causes: 1° le redressement de l'aorte sous l'influence de la hausse de pression interne; 2° l'augmentation simultanée de la courbure du sinus péricardique: la contraction du cœur entraîne, cela va de soi, une chute de pression dans la cavité péricardique, et celle-ci, en raison de sa forme particulière, doit subir une déformation inverse de celle de l'origine de l'aorte, mais dont l'effet s'ajoute à celui du premier facteur.

Les déformations de l'organe central de la circulation se transmettent aux parois du corps par les ligaments suspenseurs; et il est évident pour moi que ces ligaments, nés de l'organisation d'un réseau conjonctif

Fig. 3.



Coupe transversale schématisique du cœur d'*Epeira*, au niveau de la 2^e paire de pylocardes; *v*, une lèvre musculaire du pylocarde s'unissant avec la lèvre correspondante du côté opposé pour former un voile transversal incomplet; *e*, ligaments épicaudiques; *p*, ptéripyle; *P*, insertion dorsale du pilier abdominal antérieur; *c*, ligament commissural, supposé ramené dans le plan transversal; *a*, artère latérale; *h*, ligament hypocardique.

primitivement plus irrégulier, ont précisément des directions qui correspondent à la direction des tractions locales qu'exercent les parois du cœur et du sinus péricardique sur les parois de l'abdomen. C'est pour cette raison que j'ai rappelé plus haut, avec quelques détails, la distribution de ces ligaments et que j'en ai indiqué avec soin l'allure, sur les dessins.

Mais les mouvements perceptibles de l'abdomen sont plus complexes que le balancement que nous venons d'étudier.

1. Une série de soies correspondant à la région antérieure dorsale médiane ne se déplacent pas parallèlement à elles-mêmes, comme l'exigerait une participation simple à la rotation générale autour du pédoncule abdominal: elles présentent des mouvements de bascule divers, qui font varier rythmiquement leurs orientations respectives, et qui accusent une déformation particulière de leur champ basal, très faible d'ailleurs ¹⁾: un affaissement qui accompagne la systole cardiaque. On peut d'autre part constater, en immobilisant l'extrémité de l'abdomen, que cette déformation est indépendante du balancement général de cet abdomen. Elle s'explique facilement par la traction plus grande des ligaments dorsaux insérés sur la portion du cœur qui se contracte le plus au moment de la systole.

2. Tout en avant de l'abdomen, dans la portion verticale qui surplombe le pédicule, s'observe une région qui se trouve projetée en avant, d'environ $\frac{1}{125}$ de millimètre, à chaque secousse du rythme cardiaque. Elle indique que le début de la systole détermine dans la portion sous-jacente du vaisseau, une expansion momentanée due à la projection du liquide sanguin contenu dans les régions situées plus en arrière.

3. La région pulmonaire des téguments s'affaisse au moment de la systole. Nous allons étudier ce phénomène chez *Pholcus phalangioïdes*.

2. PHOLCUS PHALANGIOIDES.

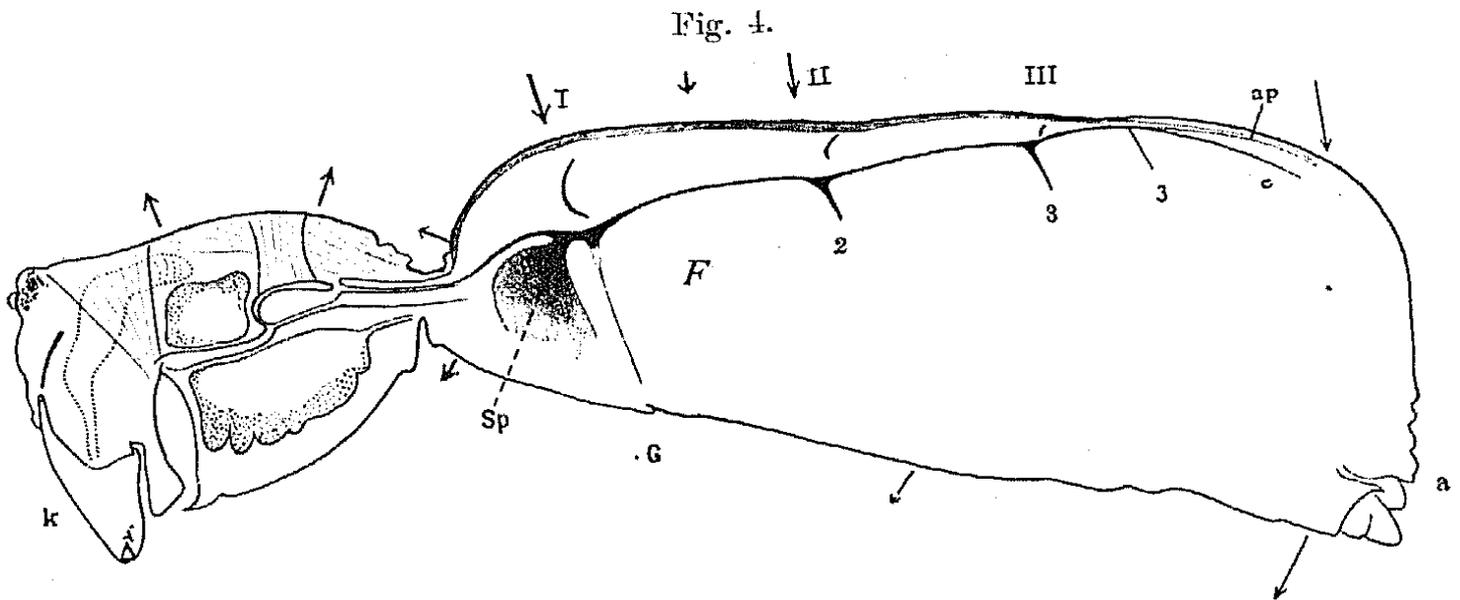
A. Circulation sanguine.

Les balancements et les déformations de l'abdomen sont, chez cette espèce, plus amples et plus compliqués; et cela, disons-le immédiatement, en raison de la flexibilité plus grande des téguments.

Lorsque l'animal est fixé par les pattes ramenées dorsalement, l'abdomen présente, à chaque systole cardiaque (134 fois par minute, ordinairement), un mouvement d'abaissement marqué sur le schéma ci-joint

¹⁾ Ce moyen d'investigation, d'une grande sensibilité, est l'appropriation à des dimensions microscopiques du procédé utilisé quelquefois par PLATEAU; procédé qui consistait à coller en certains points du corps de ses Insectes, de longues bandes de papier fort servant à amplifier les changements de courbure de la surface étudiée.

(fig. 4); mais comme, contrairement au cas d'*Epeira*, le pédoncule abdominal n'est pas immobile, et qu'en outre la région dorsale postérieure du céphalothorax se trouve aussi soulevée par la pression interne, l'abdomen subit des mouvements alternatifs d'abaissement et de relèvement qui, dans les cas les plus ordinaires, se résolvent à peu près en une rotation autour d'un axe fictif qui se projetterait en *F'*. Il est préférable, pour pousser plus loin l'analyse des déformations de l'abdomen, d'en supprimer les balancements généraux et de l'immobiliser, par exemple, en couchant l'araignée sur le flanc sur le porte-objet.



Pholcus ♂, vue sagittale (× 15).

k, chélicère droite; *u*, ganglion nerveux sous-œsophagien; I, II, III, pylocardes; *ap*, artère postérieure; 2, 3, lames conjonctives latérales; 3, artère latérale postérieure; *a*, anus; *g*, orifice génital, et au-dessus, ligament hypocardique; *Sp*, lacune pulmonaire.

Voir, pour l'explication des flèches, la note en bas de la page 243.

Nous avons été réduits, chez *Epeira*, à faire passer à l'avant-plan l'étude de ces déformations, parce qu'elles constituaient le seul moyen pratique de nous renseigner sur les mouvements d'un organe caché ¹⁾; chez *Pholcus*, les téguments sont plus transparents, le cœur n'est pas caché sous une épaisseur de lobules du foie, et on peut l'observer directement; les déformations du corps ne nous occuperont plus exclusivement, et nous serviront surtout à étudier les changements de la pression locale

¹⁾ Mon collègue, le Dr. S. DE BOER, premier assistant de physiologie physique, et moi, avons obtenu, au moyen du galvanomètre à fil d'EINTHOVEN, des électrogrammes révélant les contractions du cœur; leur étude n'est pas achevée.

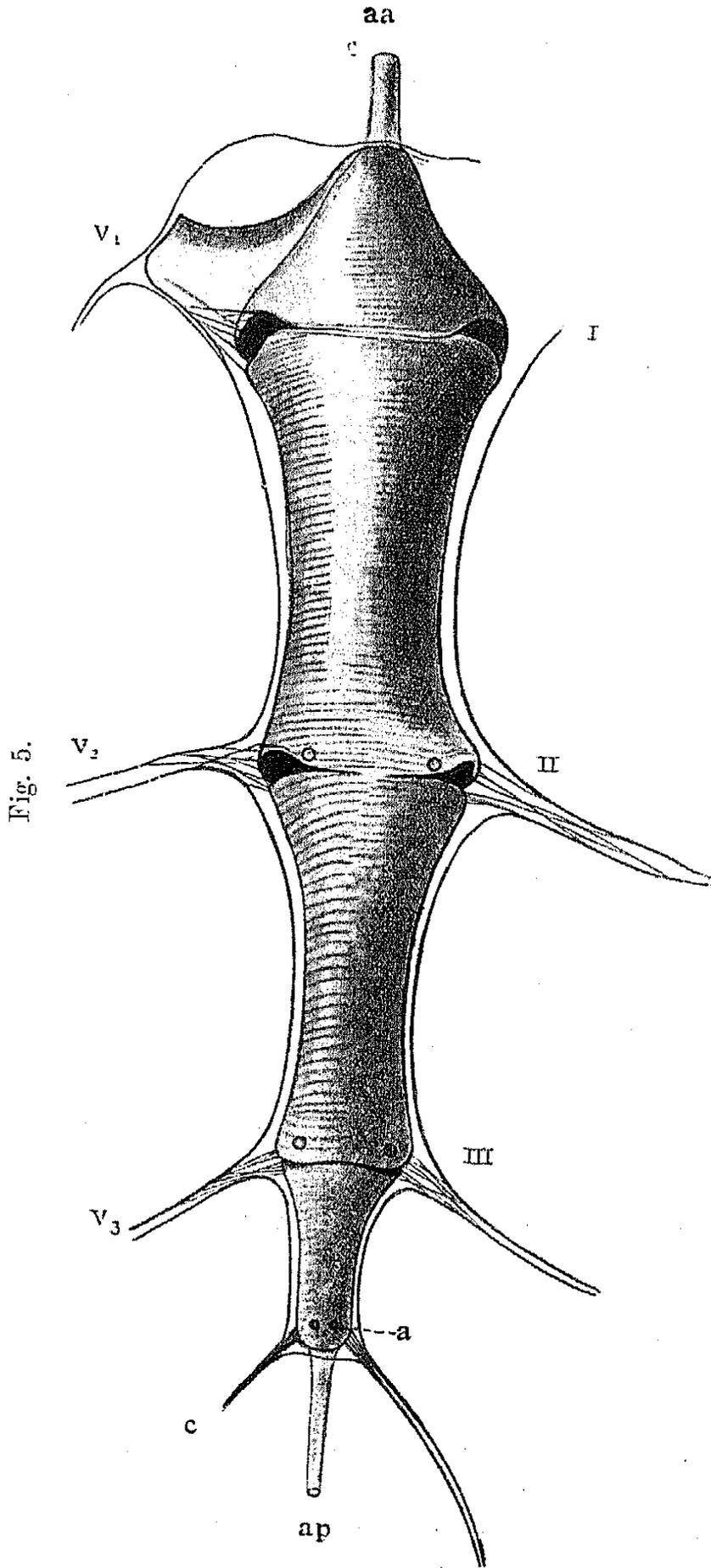


Fig. 5.

Cœur de *Pholcus*, vu dorsalement (X 50).

I, II, III, pylocardes avec leurs pteripyles; aa, aorte antérieure; ap, aorte postérieure; les origines des 3 paires d'artères latérales sont supposées vues par transparence; a, 3e paire; V₁, veine pulmonaire, indiquée sur une coupe horizontale passant au niveau des pylocardes antérieures; V₂, V₃; deux veines latérales et pteripyles; c, ligament commissural postérieur.

résultant des contractions du cœur. Il convient d'examiner préalablement l'anatomie de l'organe central de la circulation ¹⁾.

J'ai représenté fig. 5 le cœur de *Pholcus* vu dorsalement, en même temps que les limites du sinus péricardique et des expansions latérales de celui-ci; la figure 4 montre le cœur en place, sur une tranche sagittale d'un exemplaire mâle.

La portion musculaire des parois du cœur ne comprend que des fibres annulaires, dont les extrémités viennent se souder sur la ligne médiane dorsale: indice persistant, peut-être, d'une particularité ontogénique de l'organe. Il n'y a pas au niveau des pylocardes, comme le veut SCHIMKEVITSCH, d'entrecroisement en X des fibres musculaires: la suture médiane dorsale des fibres ne s'interrompt pas là.

Je renvoie le lecteur, pour éviter des descriptions trop longues, aux figures 5 et 6 ci-contre et aux légendes qui les accompagnent. Je dois signaler, parce que nous utiliserons spécialement cette donnée anatomique, le fait passé inaperçu que les deux lèvres de chaque pylocarde se réunissent chacune avec la lèvre correspondante du côté opposé pour former une sorte de voile musculaire semi-lunaire, à peu près vertical. — Il faut remarquer encore, différence d'avec *Epeira*, que chaque groupe de ligaments ptérypylaires et commissuraux correspondant aux pylocardes II et III, forme une lame fibrillaire verticale à peu près transversale, qui plonge dans un sinus sanguin étroit, analogue à une veine pulmonaire, et fonctionnant comme voie de retour du sang au cœur; c'est là une disposition moins spécialisée, si je ne me trompe, que celle des *Épéires*, en ce sens qu'elle correspond à ce qu'on observe chez les individus nouvellement éclos de cette dernière espèce. — Je n'ai vu de ligaments hypocardiques qu'au niveau des pylocardes I: la figure 6 D montre que la disposition des lames fibrillaires latérales permet une traction du cœur et du péricarde vers le bas, qui doit être ailleurs assurée par des ligaments hypocardiques.

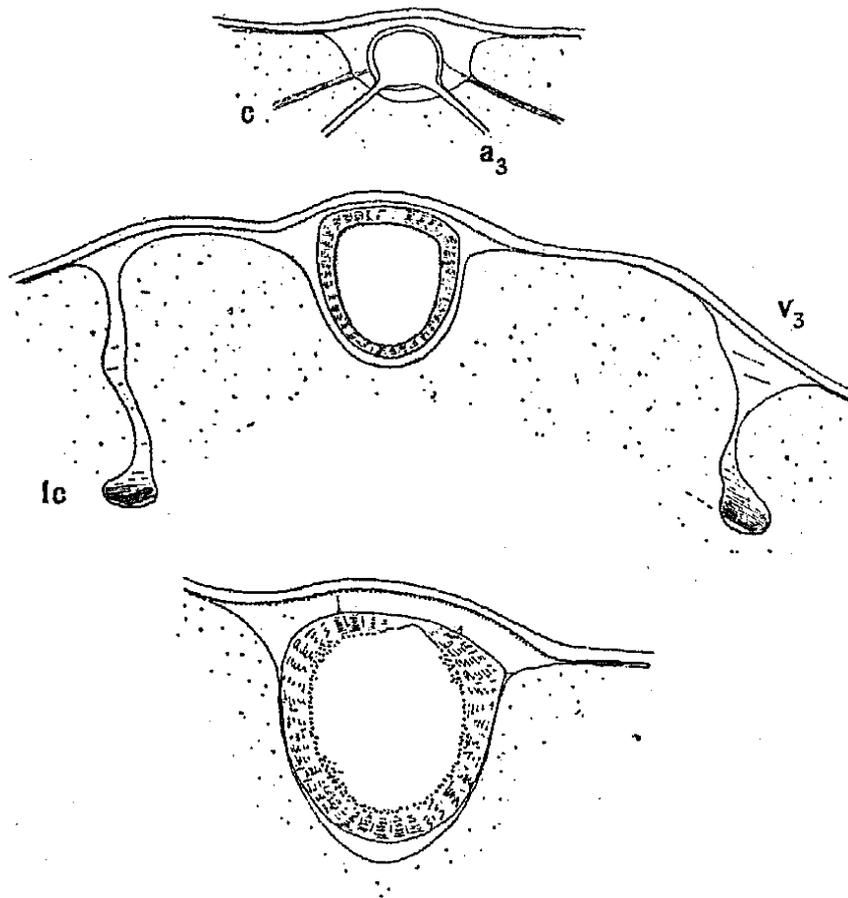
J'ai dit qu'on peut apercevoir au travers du toit du péricarde les contractions du cœur. Pendant la diastole, le cœur, à en juger par l'examen du côté dorsal, remplit à peu près la cavité péricardique; et l'examen des coupes

¹⁾ La figure que donne SCHIMKEVITSCH du cœur de *Pholcus*, et qui se trouve reprise par les auteurs allemands comme représentation du cœur des Arachnides, en donne une idée fautive; les données fournies par CAUSARD sont exactes, mais tout-à-fait insuffisantes pour les besoins de nos recherches.

d'organes fixés confirme que la région ventrale du cœur se sépare peu du plancher du péricarde, contre lequel il paraît étroitement appliqué, partout ailleurs qu'au niveau des pylocardes.

C'est la région comprenant les pylocardes II et III, qui se contracte

Fig. 6; A, B et C.



Coupes transversales de la région cardiaque chez *Pholcus*, à différents niveaux ($\times 75$).

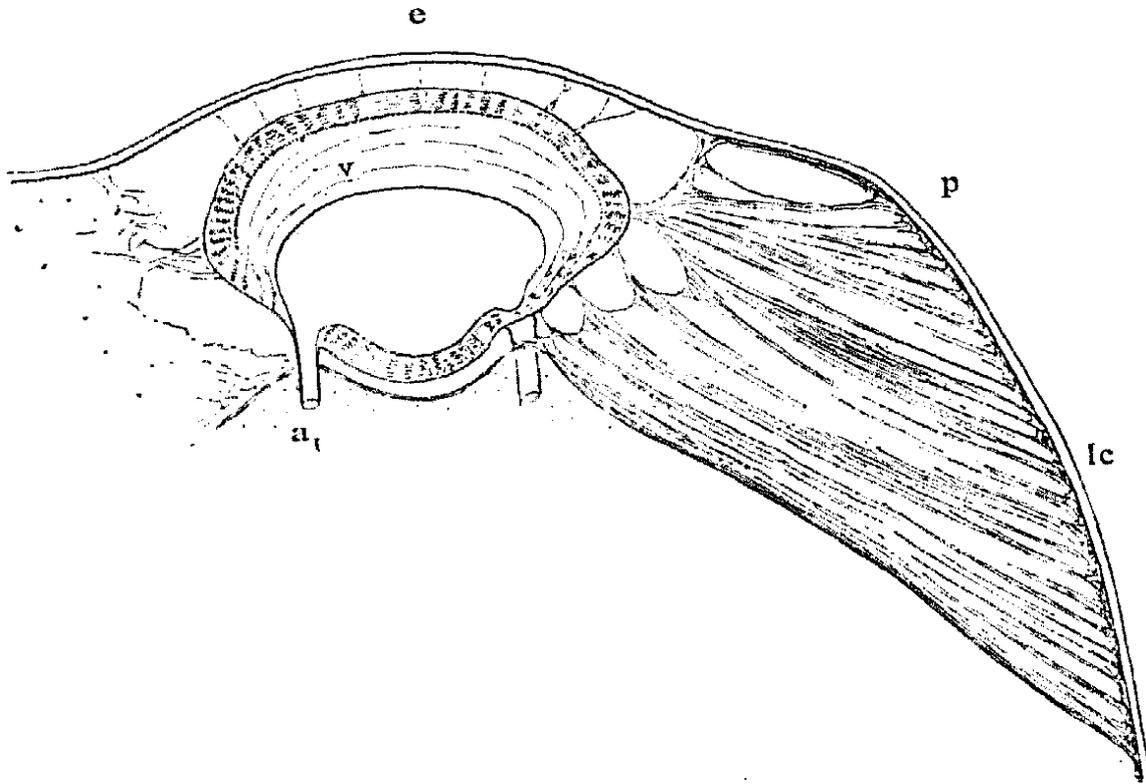
- A. Au niveau de l'origine des artères latérales postérieures.
*a*₃, artère latérale postérieure; *c*, ligament commissural.
- B. En arrière des pylocardes III.
*v*₃, 3^e sinus latéral gauche; *c*, partie inférieure de la lame conjonctive, noyée dans ce sinus.
- C. Au milieu de l'espace compris entre les pylocardes III et II.

le plus au moment de la systole, et c'est au niveau même des pylocardes que s'observe la diminution la plus grande du diamètre transversal. La contraction du cœur est cependant peu accusée: en arrière du pylocarde II, en une région spécialement facile à observer et où la contraction est relativement forte, la paroi latérale du cœur ne se rétracte vers la ligne médiane que de $\frac{1}{15}$ environ du diamètre transversal, de telle sorte que là, ordinairement, ce diamètre ne diminue à la systole que d'environ un septième.

Cette faible contraction, jointe à la rapidité du rythme

des secousses cardiaques (130 par minute), indique que la pression sanguine artérielle doit être relativement considérable. Et cette supposition se trouve confirmée par d'autres faits, tels que:

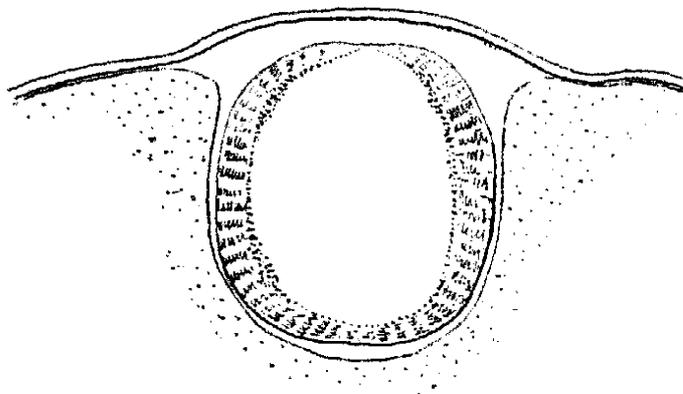
Fig. 6 D.



D. Un peu en avant des pylocardes II.

v, lame valvulaire antérieure du pylocarde; *a*₁, première artère latérale; *e*, ligaments épicaudiques; *lc-p*, lame conjonctive représentant les ptéri-pyles et les ligaments commissuraux (on a emprunté les diverses portions de cette lame, à direction oblique, à plusieurs coupes successives).

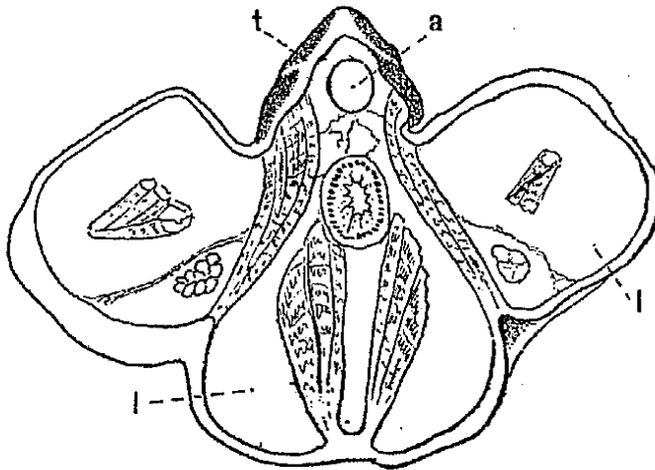
Fig. 6 E.



E. A mi-distance entre les pylocardes II et I.

1° la grande distance à laquelle se font sentir les pulsations cardiaques. On constate, en effet, que la systole du cœur s'accompagne d'un soulèvement perceptible des téguments de la région médiane dorsale du céphalothorax, phénomène qui prouve que la pulsation se fait sentir, au-delà des artères, jusque dans les lacunes du système lacunaire général. La pulsation se propage, comme on l'a vu, jusque près de l'extrémité des pattes, déterminant la secousse d'extension de celles-ci, et notamment un balancement du dernier article qui peut atteindre une amplitude de deux millimètres. Des battements de la région ventrale de l'abdomen qui vient

Fig. 7.



Pholeus. Coupe transversale du pédoncule abdominal ($\times 75$).

a, artère antérieure; *t*, pièce tergale, en forme de selle, couvrant l'artère (cette pièce est simple, comme chez *Epeira*, malgré une fausse apparence due à l'existence de deux territoires colorés en brun foncé); *l*, lacunes sanguines situées entre la cavité sanguine générale du céphalothorax et le sinus abdominal ventral.

immédiatement en arrière du pédoncule prouvent que la pulsation cardiaque est encore sensible dans la grande lacune abdominale où se rassemble le sang du céphalothorax, avant de passer dans les poumons ¹⁾; nous verrons plus loin qu'elle ne peut se propager au-delà.

2°. L'hémorragie rapide et sérieuse qui accompagne une lésion comme la section d'une patte. En même temps, la chute de la pression sanguine se manifeste par le ralentissement du rythme cardiaque, par la plus faible amplitude des

battements pulsatoires que nous avons signalés, et par des affaissements de la voûte de la cavité péricardique.

C'est, chose curieuse, chez nos Araignées, la pression sanguine qui

¹⁾ Ce fait important peut se constater par un autre procédé. En utilisant un éclairage direct intense, on peut apercevoir à travers les téguments, même avec un grossissement relativement faible de 40—50 diamètres, les globules du liquide circulatoire, qui se détachent alors comme des points brillants sur un fond plus obscur. Dans la région considérée actuellement, on voit le courant arriver par avancées rythmiques dans le sinus ventral et faire osciller les muscles longitudinaux non contractés, et l'on perçoit les remous du courant saccadé dans cette cavité de forme irrégulière.

maintient en extension la cavité péricardique ¹⁾. Lors d'une hémorragie importante, on voit la paroi dorsale de l'abdomen s'affaisser fortement: une dépression longitudinale se creuse, qui s'accuse davantage au niveau des veines pulmonaires et des autres expansions péricardiques latérales, et qui s'interrompt, entre les creux les plus profonds, de crêtes saillantes formées par des replis tégumentaires.

On doit se demander quel est le mécanisme qui permet aux téguments de résister à cette pression interne et qui en est l'antagoniste? Avant CAUSARD, on croyait de nature musculaire les bandelettes fibrillaires qui doublent les téguments du côté interne et forment ce que CAUSARD appelle le sac conjonctif abdominal ²⁾. Puisque ces bandelettes sont conjonctives et non contractiles, il faut bien admettre qu'elles se trouvent normalement en état d'extension et que cette extension remplace le tonus musculaire qu'on aurait pu invoquer autrefois. On peut d'ailleurs se convaincre expérimentalement que d'autres fibres conjonctives, raccordées au sac abdominal, se trouvent en semblable état d'extension permanente: dans les cas d'hémorragie importante, on voit apparaître sur les flancs de l'animal, juste au niveau des insertions des deux paires de lames conjonctives représentant les ligaments latéraux cardiaques, des dépressions verticales; et là, l'affaissement des parois est plus important que toute cavité sanguine préformée, et il s'accompagne d'un déplacement du tissu du foie; ces déformations résultent donc de la traction des lames, et le phénomène indique que les lames se trouvent normalement, même pendant la diastole cardiaque, en état d'extension.

Le cœur se contracte en bloc, comme celui de *Limulus*. ³⁾ C'est là une constatation faite pour surprendre, si l'on considère la longueur du tube cardiaque tétramérique des Arachnides, et si l'on se reporte aux descriptions générales que les anatomistes donnent du cœur des Arthropodes

¹⁾ Chez les Crustacés et chez les Insectes, c'est la rigidité des téguments, plus solides, qui contrebalance la traction des ligaments suspenseurs du cœur.

²⁾ Voir des figures de ce sac abdominal dans le mémoire de CAUSARD; on trouvera une représentation à plus forte échelle de bandelettes conjonctives, fig. 4, pl. VII de E. LAMY, Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées (*Ann. des sc. nat. Zool.*, VIII^e sér., 15, 1902).

³⁾ A. J. CARLSON, The nervous origin of the Heart-beat in *Limulus*. (*American Journal of Physiology*, Vol. XII, 1905).

et des Insectes notamment. On dit souvent ¹⁾ que le cœur est formé d'une série de „ventriculites” séparés par des étranglements (les valvules des pylocardes), et que sa contraction se fait suivant une onde qui se propage d'arrière en avant, une nouvelle onde pouvant commencer à l'extrémité postérieure avant que la précédente ait encore atteint l'aorte; que chaque ventriculite, grâce au jeu alternatif des replis valvulaires qui le séparent du précédent et du suivant, chasse, au moment de sa systole, le sang dans celui qui se trouve plus immédiatement en avant

Il n'y a rien de semblable chez *Pholcus*. D'ailleurs, la structure des lamelles pylocardiques ne répond pas à ce double jeu de valvules qui, tout en s'opposant, lors de la systole, au reflux du sang vers la cavité péricardique, fermerait en même temps la lumière transversale du cœur. Les figures 3, 6, 12 montrent, si l'on veut considérer le faible rétrécissement du cœur au moment de sa contraction, que les valvules ne sont pas organisées pour rejoindre la face ventrale de la paroi de l'organe.

On voit, au début de la systole, comme chez *Epeira*, la région correspondant à l'extrémité antérieure du cœur se trouver projetée en avant, d'environ 10 μ ²⁾. Cette déformation montre qu'à ce stade de la contraction cardiaque, un flot de sang est lancé en avant, qui distend la portion antérieure, à paroi musculaire moins épaisse, du tube cardiaque. — Un soulèvement, d'environ 5 μ , de la pièce tergale du pédoncule révèle la distention de l'aorte. — Nous avons signalé déjà que la pulsation cardiaque se marque dans les lacunes du céphalothorax et jusque dans la lacune abdominale ventrale.

L'examen direct montre, chez *Pholcus*, que la systole du cœur s'accompagne d'une chute de la pression dans la cavité péricardique: on

¹⁾ Des auteurs récents, comme POPOVICI—BAZDOSANU (1905), Verson (1908), réagissent contre cette manière de voir. On peut d'ailleurs constater que le vaisseau dorsal, très long, de *Periplaneta americana*, une forme cependant archaïque, présente des secousses rapides analogues à celles du cœur de *Pholcus*, sans onde contractile apparente. Jusqu'à plus ample informé, je considère donc comme peu générale, la description fonctionnelle qu'on donne souvent du cœur des Arthropodes.

²⁾ J'ai représenté sur la fig. 4, par des flèches, la direction et la grandeur relative (à une échelle 25 fois plus grande que celle du dessin lui-même!) les déplacements de quelques points de la région médiane du corps. Les trois traits fins indiqués pour la moitié postérieure de l'abdomen correspondent au balancement vertical d'origine complexe, de l'abdomen; les traits gros correspondent aux déformations élémentaires locales.

voit les limites latérales de celle-ci, constituées par les lobules mous du foie, sauter à chaque systole et suivre dans une certaine mesure la ligne qui forme le contour du cœur.

Cette chute de pression entraîne aussi la déformation du plafond de la-cavité péricardique. On constate que c'est la région surplombant le pylocarde I et les veines pulmonaires, qui s'affaisse le plus; ensuite, c'est la région recouvrant le pylocarde II et les deuxièmes veines latérales. Ces deux régions se trouvent séparées par une bande transversale beaucoup moins mobile et qui présente un léger mouvement de bascule, parce que les deux zones qui la bordent, antérieurement et postérieurement, s'affaissent différemment.

La déformation rythmique de la région péricardique varie de grandeur selon le cas observé, sans doute avec les variations de la pression interne générale. Un exemplaire robuste, au début de l'observation, présente des mouvements à peine perceptibles; quelques heures après, probablement lorsque la contraction des muscles abdominaux provoquée par les manipulations a cédé, et que la pression interne est revenue à une valeur plus normale, on constate que les déformations s'accroissent. Et on peut d'ailleurs, à tout instant, les amplifier en provoquant une hémorragie par la section appropriée d'un segment d'une patte.

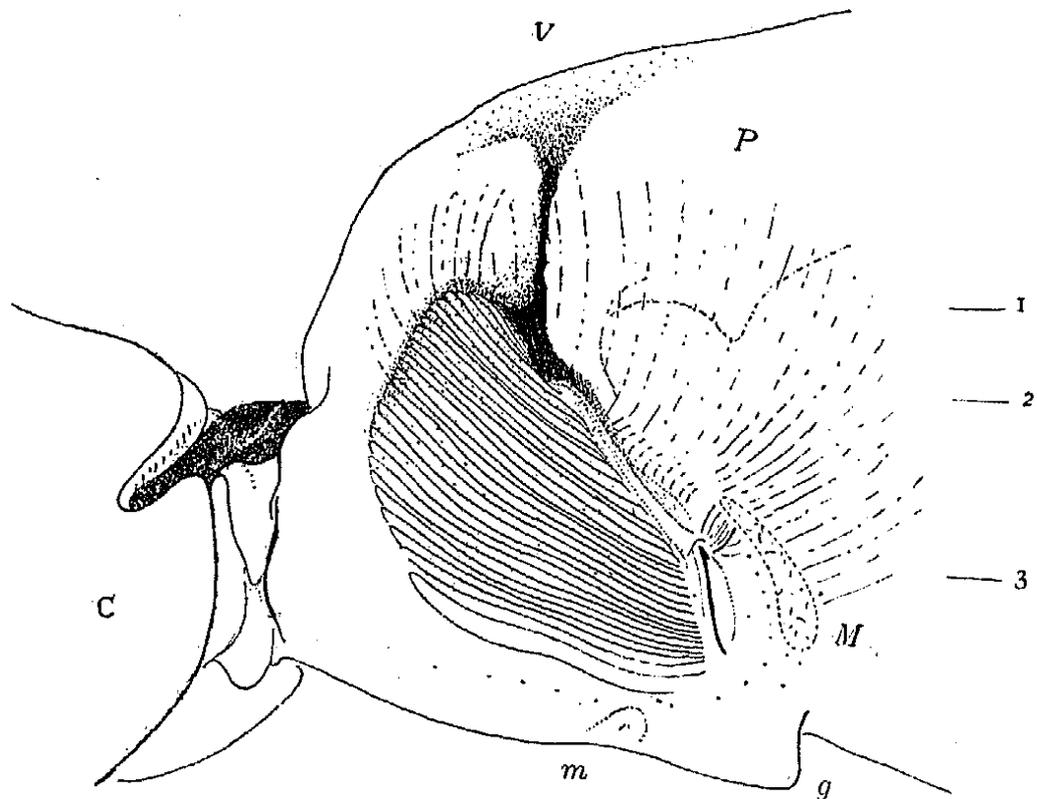
L'étude de la déformation rythmique de la région dorsale révèle un autre détail. Si l'on compare le mouvement de la ligne dorsale avec celui d'un contour cardiaque, ou avec celui de la région supra-pédonculaire, plus facile à observer dans un même champ de microscope, on constate que l'affaissement de la ligne dorsale retarde sur l'instant de la secousse cardiaque et est moins brusque que celle-ci. Ces caractères spéciaux montrent que l'affaissement du plafond du péricarde n'est pas dû spécialement à une traction directe que le cœur exercerait par l'intermédiaire des ligaments épicaudiques, mais qu'il résulte plutôt de la chute de la pression péricardique qui, elle aussi, ne suit la systole du cœur que dans la mesure de l'inertie du sang qui revient à l'organe central ¹⁾.

La chute de la pression péricardique déterminée par la systole cardiaque se transmet aux veines pulmonaires, très larges, et à la lacune qui coiffe chaque poumon: on voit leurs parois flexibles sauter, à chaque

¹⁾ Le développement différent des ligaments épicaudiques chez *Epeira* et chez *Pholcus*, où ils ne sont représentés que par des fibrilles peu importantes, entraîne des différences dans le mécanisme des déformations considérées chez les deux formes; je n'examinerai pas actuellement ce point secondaire.

systole, vers l'intérieur de la cavité sanguine, d'une secousse brusque toute semblable à celle des parois hépatiques du péricarde lui-même ¹⁾. Et d'autre part, comme chez *Epeira* et plus facilement que chez cette espèce, on peut constater l'affaissement de la région pulmonaire des téguments au moment de chaque systole. Ceci nous amène à l'explication du mécanisme de la circulation et de la ventilation pulmonaires.

Fig. 8.



Pholcus. Vue sagittale de la région pulmonaire gauche ($\times 40$).

C, céphalothorax, limité par une section verticale; m, insertion musculaire; g, orifice génital mâle; M', insertion du muscle latéral; P, cavité péricardique; on y remarque l'entonnoir correspondant au ligament hypocardique gauche; V, veine pulmonaire gauche, et plus ventralement, le poumon, vus à travers les téguments. On a représenté les bandes du sac conjonctif abdominal, et le muscle du spiraculum. 1, 2, 3, niveaux des coupes des fig. 9, 10, 11.

B. Circulation et ventilation pulmonaires.

De la dépression systolique dans la cavité du péricarde et dans les veines pulmonaires résulte donc une aspiration vers le cœur du sang

¹⁾ L'amplitude en est de l'ordre du centième de millimètre.

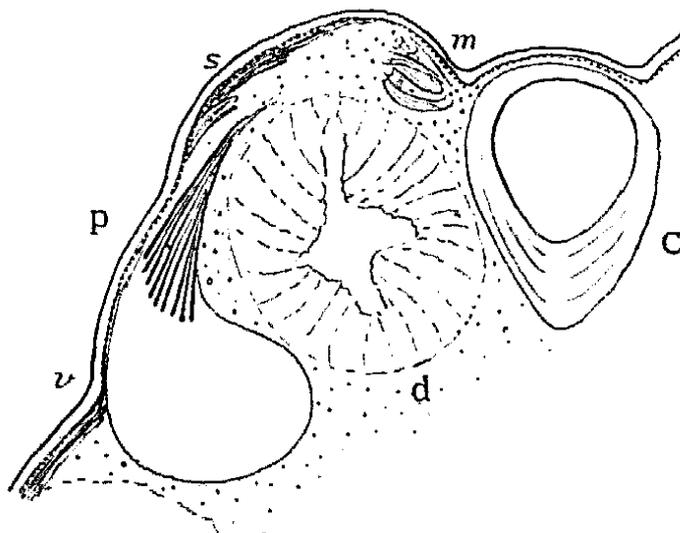
contenu dans les veines pulmonaires et, partant, dans l'ensemble des lacunes pulmonaires. L'examen direct, avec un éclairage convenable ¹⁾, permet d'assister à la progression du sang aspiré ainsi des poumons et à la sortie brusque des globules sanguins qui se détachent des bords des feuillets pulmonaires.

Mais une observation très aisée révèle un phénomène plus intéressant: la diminution d'épaisseur des lamelles pulmonaires — ou plutôt le tassement du système de ces lamelles — à chaque contraction du cœur. Comme elles reviennent ensuite à leur volume primitif, on aperçoit, à travers les téguments, la masse blanche des lames pulmonaires jouer comme un harmonica dont une face serait fixée ventralement. Et ce jeu reste constamment synchrone avec la pulsation cardiaque: je l'ai vu suivre le rythme du cœur dans un cas où les pulsations se présentaient bigémées; et son amplitude, d'autre part, varie avec celle de la dépression péricardique qu'on peut déduire des conditions déjà étudiées précédemment.

D'ailleurs, le mouvement des lames et le battement des parois de la veine pulmonaire, quoique synchroniques, ont des allures différentes: celui-ci débute par un saut brusque vers l'intérieur du canal, suivi d'un affaissement plus lent; le premier comporte un aller et un retour plus graduels

et plus égaux. C'est que la paroi de la veine subit presque immédiatement les variations de la pression péricardique; pour les lamelles, ces variations sont atténuées par l'afflux du sang qui traverse ces organes: les mouvements observés, qui correspondent à l'inertie du liquide circulant,

Fig. 9.



Coupe à peu près horizontale de *Pholcus*, au niveau du sommet du poumon gauche ($\times 75$).

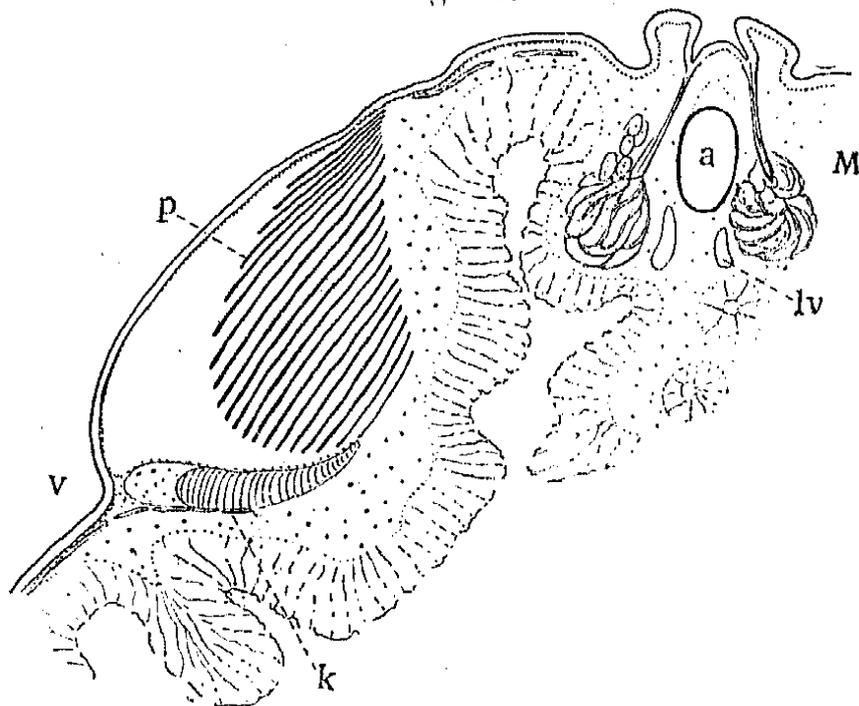
c, partie antérieure du cœur; *d*, un cul-de-sac du foie; *v*, veine pulmonaire; *p*, extrémités des feuillets pulmonaires les plus dorsaux; *m*, muscle; *s*, portions du sac conjonctif abdominal.

¹⁾ Voir la note 1 de la page 240.

mesurent la résistance opposée par les lacunes pulmonaires au passage du sang.

Semblables concordances prouvent que le resserrement des lamelles pulmonaires est un phénomène purement passif; il n'est pas nécessaire d'invoquer, pour comprendre la circulation sanguine dans les poumons, une contraction active des colonnettes lamellaires, comme l'ont fait les

Fig. 10.



Coupe parallèle à la précédente, au niveau de la partie supérieure du vestibule pulmonaire.

Lettres comme dans la figure précédente; *v*, bord supérieur du vestibule pulmonaire; *lv*, lacune ventrale; *M*, muscle s'insérant sur l'extrémité postérieure de la pièce tergale du pédoncule abdominal; *k*, bandelettes du sac conjonctif.

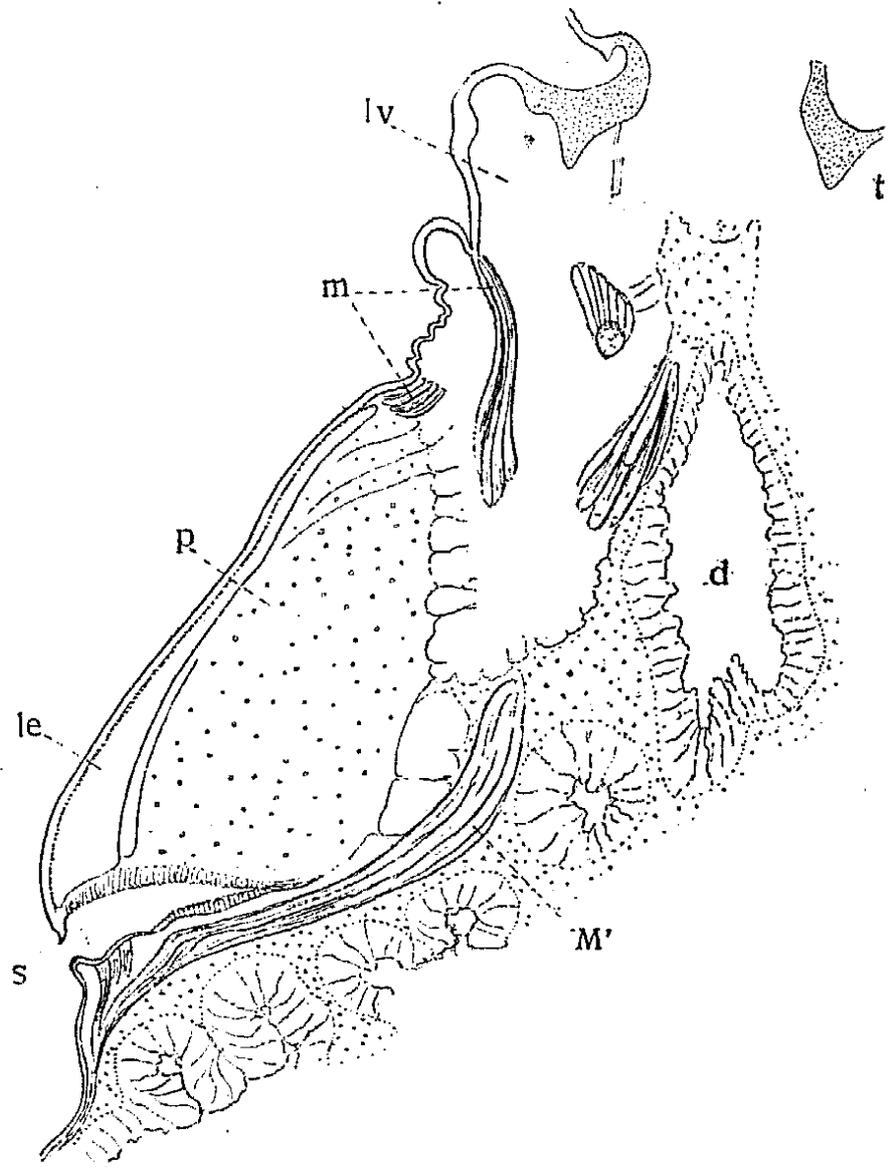
constant de cette contraction hypothétique avec la pulsation cardiaque.

Mais nous avons vu précédemment que le sang de la grande lacune ventrale, qui va pénétrer dans les poumons, subit encore la poussée systolique: la circulation pulmonaire est donc assurée non seulement par l'aspiration que nous venons de caractériser, mais aussi par une vis a tergo, toutes deux d'ailleurs d'origine cardiaque. La coexistence de deux pressions différentes, l'une en amont, l'autre en aval des poumons, révèle qu'il ne doit pas exister de communication, entre la lacune ventrale et la veine pulmonaire, autre que le système pulmonaire avec sa résistance relativement considérable.

biologistes qui ont voulu étudier le mécanisme de cette circulation sans envisager les conditions de la circulation sanguine générale. Leur hypothèse, que j'ai rappelée dans l'introduction, exige que l'on attribue aux colonnettes une fonction contractile peu en rapport avec leur structure histologique; et elle n'expliquerait point le synchronisme constant

Les figures 9, 10, 11, représentant des coupes sensiblement horizontales, à des niveaux de plus en plus rapprochés de la face ventrale, montrent qu'il en est bien ainsi. La veine pulmonaire (*V*, de la fig. 5) change progressivement de forme en embrassant les bords externes des feuillets pulmonaires; de cylindrique qu'elle était, elle passe à un ensemble aplati de lacunes interposées entre les téguments et les bords externes des feuillets pulmonaires; ces lacunes se réduisent à presque rien au niveau des feuillets les plus ventraux, où elles se continuent d'ailleurs encore avec des lacunes lamellaires. — Par contre, on ne voit apparaître la grande lacune ventrale qu'au niveau des prolongements

Fig. 11.



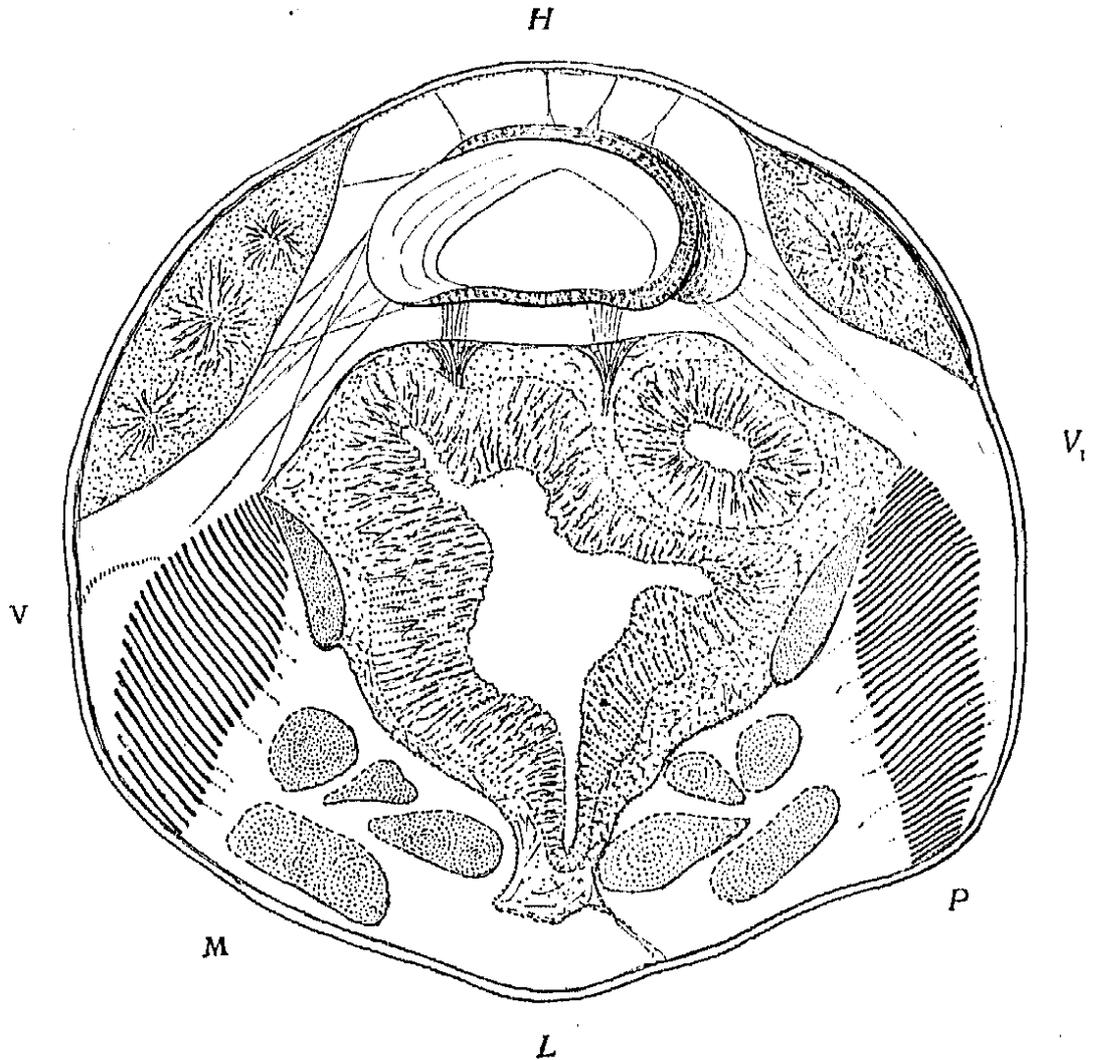
Coupe parallèle aux précédentes, vers le milieu du spiraculum.

t, pièce tergale du pédoncule abdominal; *m*, *M'*, divers muscles longitudinaux s'insérant postérieurement sur les parois de la région antérieure de l'abdomen, et antérieurement sur le pédoncule; *s*, spiraculum; *p*, feuillets pulmonaires, rencontrés à peu près parallèlement à leur surface: ce sont des lames plus ou moins triangulaires, tendues entre la lacune ventrale (vers les parois de laquelle elles émettent de fines fibres conjonctives) et la lacune pulmonaire efférente (*le*); postérieurement, elles se terminent par un bord libre dans le vestibule pulmonaire.

la grande lacune ventrale qu'au niveau des prolongements

abdominaux de la selle tergale du pédoncule abdominal (*Zv*, fig. 10). Nulle part, sur les coupes en série, ne s'observe de communication

Fig. 12.



Coupe à peu près transversale de *Pholcus*, vue d'avant; la partie supérieure de la figure, comprenant le cœur *H* et les veines pulmonaires, correspond à une région un peu plus postérieure que la portion inférieure de la figure, où est représentée la grande lacune ventrale *L*; la moitié de gauche de la figure (côté droit de l'animal) correspond à un plan un peu plus postérieur que l'autre moitié: on voit, dans la première, le bord supérieur du vestibule pulmonaire; et la coupe du cœur passe par la fente pylocardique, tandis que dans l'autre moitié, la coupe passe en avant du pylocarde. Sous le cœur, un peu en arrière du plan de la coupe, l'origine des ligaments hypocardiques. En *P*, les feuillets pulmonaires: les traits correspondent aux espaces aériens interlamellaires. *M*, muscles longitudinaux, dont le plus dorsal est le muscle *M'* des figures suivantes et de la fig. 11, et *M* de la fig. 10.

directe entre les deux systèmes: pour passer de la lacune ventrale, qui va s'atténuant vers le haut, à la lacune extra-pulmonaire qui est l'origine

de la veine, le sang doit traverser le système des feuilletts du poulmon. La figure 12, représentant une coupe à peu près transversale de *Pholcus*, montre ces relations et permet en outre, avec la fig. 4, de se rendre compte des principaux faits de la circulation sanguine.

C'est l'occasion de faire remarquer que, chez *Pholcus*, on ne trouve pas le muscle que C. BÖRNER figure s'insérer, chez les Aranéines ¹⁾, sur l'extrémité antérieure des feuilletts pulmonaires, et dont la contraction, par un mécanisme d'ailleurs peu compréhensible, déterminerait l'aplatissement des lames.

Cherchons maintenant quelles doivent être les conséquences, pour les cavités *aériennes* des poulmons, des faits que nous avons constatés: pression sanguine relativement élevée, même dans les lacunes de retour entourant les poulmons, oscillations rythmiques de cette pression.

Il doit exister un mécanisme autagoniste de la compression extérieure, capable d'empêcher celle-ci d'écraser les cavités aériennes (espaces interlamellaires et vestibule), en expulsant l'air qui s'y trouve sous la pression atmosphérique. Or, on ne rencontre pas de muscles ou de ligaments résistants qui, attachés d'une part aux poulmons, rayonneraient vers des points fixes extérieurs, et dont la traction maintiendrait ouverts ces organes creux, à parois généralement délicates. Par contre, on connaît sur les parois internes des cavités aériennes, des productions cuticulaires très particulières: des tiges qui se dressent perpendiculairement à la face dorsale des lames, et des troncs plus ou moins ramifiés dont les branches s'anastomosent en un lacis spongieux, sur les bords libres des lames et sur les parois du vestibule ²⁾. Les histologistes, en attribuant aux tiges la fonction, évidente au premier examen, de maintenir à distance les lamelles pulmonaires fort délicates, ont partiellement soupçonné le rôle de ces productions plus ou moins rigides; mais ils n'ont pas vu, en raison de rétractions artificielles dans des organes conservés, que toutes ces productions chitineuses viennent partout en contact les unes avec les autres, même dans le vestibule.

Au point de vue que nous considérons, l'ensemble des espaces aériens peut donc se comparer à une cavité bourrée d'un feutrage élastique: les oscillations de la pression extérieure y déterminent nécessairement

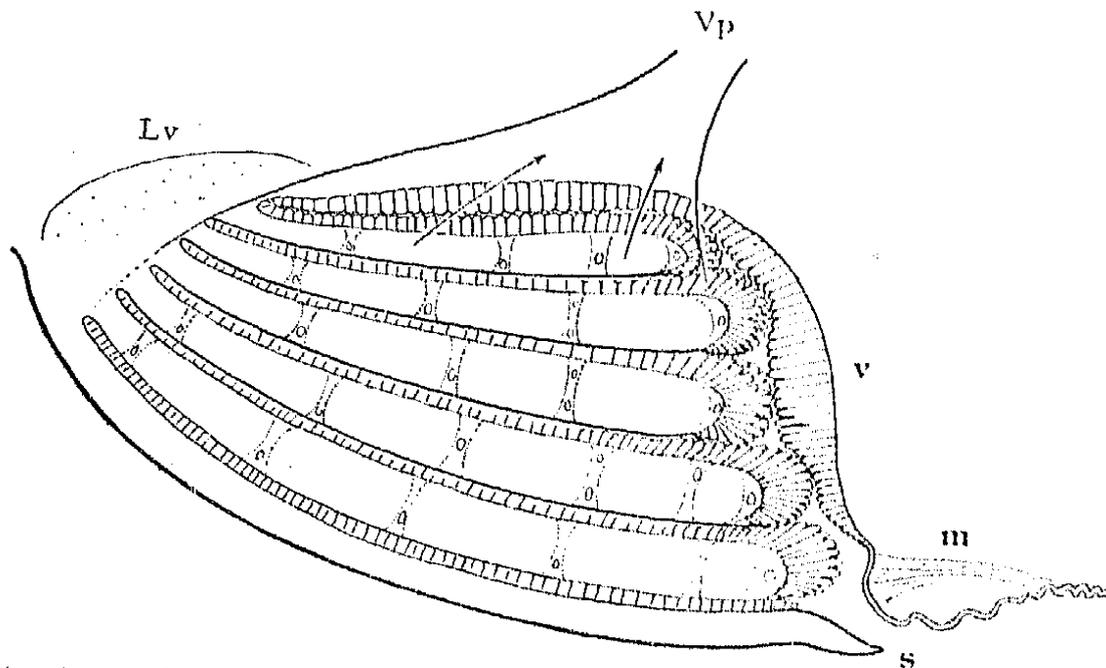
¹⁾ *Loco citato*, fig. 50, page 101.

²⁾ Voir spécialement le mémoire cité de L. BERTEAUX.

des diminutions et des augmentations alternatives du volume, les éléments successifs d'une ventilation pulmonaire.

Il serait quelque peu présomptueux de s'attendre à pouvoir vérifier expérimentalement cette explication de la ventilation pulmonaire en mesurant les changements des écarts des lames pulmonaires, des organes profonds, distants de quelques μ et oscillant deux fois à la seconde. Mais on songe à une vérification plus facile: la mise en évidence d'inspirations et d'expirations d'air par le spiraculum, au moyen d'une gouttelette d'eau déposée sur cet orifice, de façon à le fermer par un

Fig. 13.



Structure schématique d'un poumon. On l'a figuré en section (longitudinale) verticale, mais le spiraculum est figuré comme sur une coupe plutôt horizontale; on a donné aux lamelles, dont le nombre a été fortement réduit, une épaisseur fort amplifiée, dans le but de pouvoir en indiquer visiblement les éléments: les couches cuticulaires, les cellules chitinogènes, les tigelles de la face dorsale et les productions cuticulaires (fort simplifiées) du bord libre, les colonnettes cellulaires qui vont d'une face à l'autre, les espaces lacunaires.

s, spiraculum; *m*, muscle dilatateur du vestibule; *v*, paroi cuticulaire du vestibule; *Vp*, veine pulmonaire; *Lv*, lacune ventrale, figurée à l'arrière-plan.

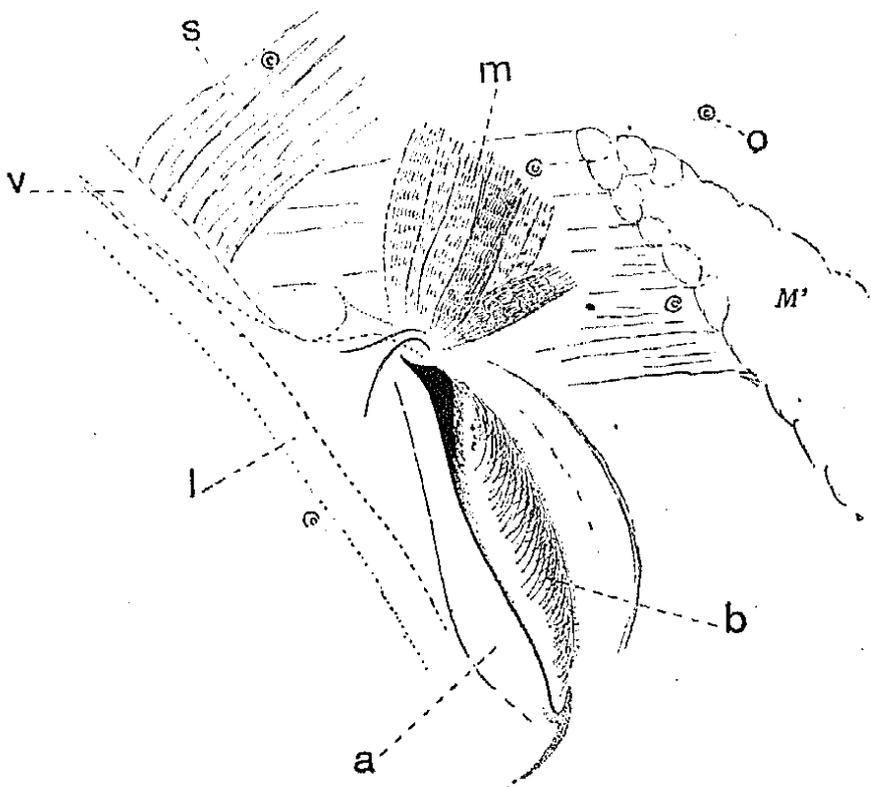
bouchon mobile. L'expérience n'est pas difficile à réaliser sous le microscope. Chez *Pholcus* tout au moins; et elle révèle des faits nouveaux.

On constate tout d'abord, contrairement à ce que disent les observateurs des Aranéides, que, chez les exemplaires maintenus sous le microscope, le spiraculum s'observe fort rarement béant, et encore ne le reste-t-il

qu'un instant; la face postérieure de l'orifice se gonfle en forme de bourrelet arrondi, qui vient s'appliquer étroitement sur le biseau du bord antérieur (fig. 14). Après quelque temps cependant, un affaissement du bourrelet se produit à la partie supérieure, qui dégage l'angle dorsal du spiraculum et rétablit une communication restreinte du vestibule avec l'extérieur (fig. 14); mais cette partie affaissée du bourrelet présente une sorte de tremblement continu, et l'orifice se reclôt à la moindre excitation de l'animal.

Le bourrelet en question (fig. 11, 15, coupe horizontale) est un simple

Fig. 14.



Spiraculum gauche ($\times 150$) (comparer à la fig. 8).

a, bord antérieur du spiraculum; *b*, bourrelet postérieur pouvant fermer l'orifice; *o*, base d'une soie. On voit par transparence, à travers les téguments: *M'*, le muscle latéral; *m*, le petit muscle du vestibule; *s*, les bandes du sac conjonctif; *l*, le bord libre des lames pulmonaires; *v*, la paroi postérieure du vestibule.

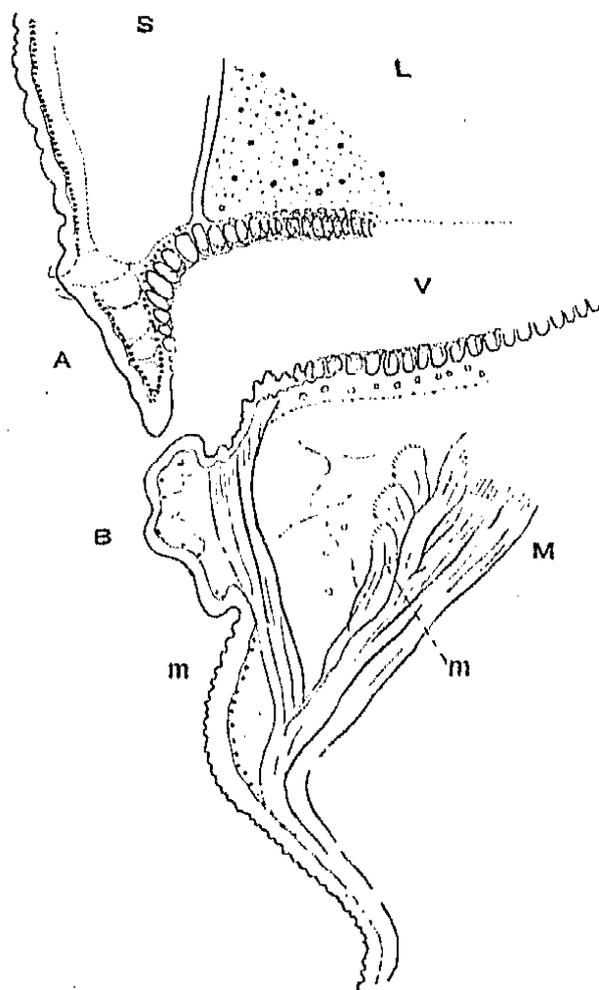
repli creux, dans la cavité duquel ne s'observe qu'un peu de tissu conjonctif et du liquide sanguin: son gonflement est donc un phénomène passif, dû à une augmentation de la pression sanguine dans l'abdomen, sous l'influence de la contraction des muscles rayonnant du pédicule vers les parois abdominales.

Il reste à expliquer la rétraction de la région supérieure du bourrelet. Guidé par l'observation précédente, j'ai réussi à reconnaître la présence d'un petit muscle (fig. 14, 15), formé de quelques fibres musculaires courtes, se détachant du grand muscle latéral pour aller s'insérer, les unes (2 ou 3) tout au sommet de l'angle du spiraculum, les autres (m') un peu plus nombreuses, sur la région plus interne de la paroi postérieure du vestibule. Ce petit muscle est peut-être l'homologue de ceux que C. BÖRNER a signalés chez les Tarantulides.

Donc, l'orifice du vestibule pulmonaire est organisé de telle manière qu'il se ferme lors de la contraction de muscles fléchisseurs de l'abdomen sur le céphalothorax; mais dans ces circonstances, l'intervention d'un petit muscle dilateur, qui se contracte de manière saccadée, maintient béante une communication restreinte du vestibule avec l'air libre. Lorsqu'on dépose sur cet orifice une gouttelette d'eau de dimensions favorables à l'observation, on assiste aux trémulations du bourrelet, et on voit une petite quantité d'eau pénétrer dans le vestibule, aspirée par le recul de la paroi; le phénomène général d'inspiration et d'expiration que l'on attendait se trouve masqué par l'intervention du muscle dilateur.

Ajoutons que la recherche en question ne nécessite pas l'usage d'une

Fig. 15.



Coupe horizontale de la région du spiraculum gauche, vers son sommet (un peu plus bas que la fig. 11) ($\times 230$).

A, bord antérieur du spiraculum, avec sa soie unique; B, bourrelet postérieur; m, fibres extérieures du muscle dilateur du vestibule; m' , fibres intérieures, allant s'insérer un peu plus bas; M, muscle latéral; V, vestibule pulmonaire; L, lame pulmonaire, dont on voit, à gauche, le bord des deux couches limitantes; les petits cercles correspondent aux colonnettes cellulaires, les points aux tigelles de la face supérieure; S, partie postérieure de la lacune d'où naît la veine pulmonaire.

goutte d'eau. On remarque que la surface externe des téguments de *Pholcus* se trouve enduite d'une sécrétion grasse qui, quelquefois, s'accumule par capillarité dans l'angle du spiraculum: l'observation des déformations et des déplacements de cet index minuscule suffit pour étudier les mouvements de l'orifice. Or, après bien des tentatives, où je m'évertuais à éviter toute excitation de l'araignée par un choc du porte-objet ou par le souffle de l'haleine, j'ai réussi, chez un exemplaire amputé de toutes ses pattes par autotomie ¹⁾, à apercevoir pendant quelques instants des oscillations du ménisque de l'index indépendantes, je pense, des trémulations du muscle dilatateur, et de rythme concordant avec celui du cœur.

Nous constatons donc que, dans la ventilation pulmonaire, peuvent intervenir d'autres facteurs que les oscillations rythmiques de la pression sanguine: un petit muscle dilatateur du vestibule peut jouer le rôle de muscle inspirateur ²⁾. — D'autre part, la contraction des muscles fléchisseurs de l'abdomen, et spécialement sans doute, celle du muscle latéral, peut déterminer une expiration forcée. On s'en assure en plongeant un *Pholcus* dans l'alcool: la contraction générale des muscles s'accompagne de l'expulsion d'une gouttelette d'air par le spiraculum; puis, après la mort de l'animal et le relâchement de ses muscles, on constate que du liquide occupe la cavité du vestibule et une partie des espaces interlamellaires, indiquant la valeur qui sépare une expiration maximale de la capacité post mortem.

Ces facteurs occasionnels n'interviennent-ils qu'exceptionnellement; ou bien se produit-il normalement, à des intervalles plus ou moins réguliers, des mouvements *musculaires* inspiratoires et expiratoires, destinés à renouveler davantage l'air du vestibule, que les oscillations d'origine cardiaque mélangeraient à celui des espaces interlamellaires? C'est une question que je ne suis pas parvenu à élucider, en raison des dimensions microscopiques du spiraculum et des difficultés indiquées plus haut.

Pholcus phalangioides ne possède pas de trachées. La saison ne m'a

¹⁾ Cet exemplaire apode, maintenu dans une chambre humide, est encore très vivant trois mois après l'autotomie.

²⁾ Je signale ici, en passant, que des bandes du sac conjonctif abdominal doublant la paroi postérieure du vestibule (je les ai représentées sur les fig. 6, 10, 14) doivent être considérées, en raison de leur élasticité, comme des antagonistes passifs de la pression extérieure; elles agissent dans le même sens que les productions cuticulaires internes.

pas permis encore d'étudier la ventilation trachéenne chez des espèces appropriées. Il est permis d'admettre provisoirement que le mécanisme de la ventilation y est analogue à celui des poumons.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

On est frappé, au premier examen du système circulatoire de *Alpeira* et de *Pholcus*, par l'importance de l'artère antérieure, dont le calibre dépasse singulièrement celui des artères latérales et de l'artère postérieure¹⁾; la plus grande partie du sang lancé à chaque systole cardiaque se rend au céphalothorax, et la portion principale de la circulation sanguine est représentée par le cycle: cœur, céphalothorax, poumons, veines pulmonaires, pylocardes I. De là vient que les veines pulmonaires ont un tel développement, que les pylocardes antérieurs sont les plus importantes des trois paires d'ostioles cardiaques, que le vaisseau dorsal se trouve reporté vers l'avant de l'abdomen. Tout cela signifie, physiologiquement, que le sang oxygéné dans les poumons est distribué presque exclusivement dans les régions du corps, céphalothorax et partie antérieure de l'abdomen²⁾, qui comprennent les centres nerveux et les muscles de la locomotion: c'est là un fait dont on trouve maints analogues dans le règne animal.

Le sang que le cœur envoie par les veines abdominales peut lui revenir sans passer par les poumons. CAUSARD trouve, chez les formes qu'il a injectées, une lacune étendue, embrassant les fibres du sac abdominal, se prolongeant en dessous du péricarde et même au-dessus de lui, lorsqu'il est, comme chez les *Epéïres*, recouvert par le foie; cette vaste lacune périphérique reçoit le sang venant du foie. Il y aurait là, d'après CAUSARD, une voie permettant au sang veineux de rentrer dans le péricarde sans passer par les poumons. Il n'y a pas de doute à ce sujet pour le cas des toutes jeunes Araignées, chez qui l'on voit des globules sanguins venir se jeter dans le péricarde en suivant les dépressions situées à la surface du foie (correspondant aux ligaments exocardiques) en face des pylocardes moyens et postérieurs. Des résultats d'injection

¹⁾ Les dimensions portées sur mes dessins sont mesurées sur des coupes; elles sont probablement plus exactes que les données fournies par des injections.

²⁾ A part, en effet, quelques muscles, peu importants, de la région anale, tous les muscles striés de *Pholcus* sont localisés en avant des poumons et de l'orifice génital.

chez des Araignées semblent indiquer qu'il peut en être encore ainsi chez les adultes : la matière d'injection peut s'infiltrer de la lacune sous-tégumentaire entre les fibrilles des ligaments exocardiques, indiquant une voie possible d'infiltration vers le péricarde ; mais il n'y a pas là de communication sous forme de canal largement ouvert et la quantité de sang qui suit ces voies de retour, dit CAUSARD, est assurément faible. — Mes coupes de *Pholcus* me montrent que la lacune sous-tégumentaire pourrait bien n'être, dans beaucoup de régions, qu'une cavité virtuelle que distendraient les injections ; par contre, comme on peut le voir sur mes dessins, il persiste chez l'adulte les deux paires de veines latérales postérieures que CAUSARD décrit chez les jeunes individus d'autres espèces. Et elles constituent des voies de retour sérieuses, vers le cœur, pour le sang provenant des artères abdominales. Celui-ci accomplit donc un cycle particulier ; mais il est évident qu'il se mélange partiellement avec le sang pulmonaire, et dans le cœur et dans la cavité péricardique.

Cette semi-indépendance des deux cycles circulatoires et la relation fonctionnelle des poumons avec les organes de la région antérieure du corps de l'Araignée, expliquent la position constante des poumons à la partie tout-à-fait antérieure de l'abdomen.

L'interdépendance des organes respiratoires et du cœur se marque encore d'autre façon, qui apparaît clairement si on compare ces appareils des Aranéides avec ceux d'un autre groupe du même phylum, les Insectes, différenciés dans une autre direction.

Chez les Insectes, les organes respiratoires, les trachées, ne sont pas ramassés en un espace restreint ; ils se ramifient au loin et l'air, selon une formule souvent employée, va chercher le sang dans les derniers recoins de l'organisme. Or, si l'on observe les pulsations du cœur chez un Insecte comme la Blatte ou le Dytique, on est frappé du peu d'importance de ces contractions comparativement aux déplacements incessants des circonvolutions intestinales, et l'on se convainc que le brassage du sang abdominal est bien plus le fait des mouvements péristaltiques de l'intestin que de l'activité des systoles cardiaques. — D'autre part, les mouvements respiratoires, si amples et en apparence si puissants, qui compriment régulièrement la masse du contenu abdominal, doivent assurer, plus que l'action du cœur, les échanges du sang entre l'abdomen et le thorax. — Et l'on a l'impression que le vaisseau dorsal est, chez

les Insectes de grande taille tout au moins, un organe en régression, n'ayant plus guère comme rôle que de puiser du sang dans l'abdomen pour le déverser par son unique artère dans la région céphalique, moins sensible aux mouvements respiratoires en raison de l'éloignement et du peu de développement de sacs aériens.

J'incline donc à penser — hypothèse directrice pour des recherches futures — que le développement des trachées a entraîné, chez les Insectes, la régression du vaisseau dorsal. Par contre, chez les Arachnides, semblable influence ne s'est pas fait sentir, le vaisseau dorsal a dû conserver son rôle d'organe propulseur du liquide circulatoire ; de plus, la condensation des organes respiratoires a fait de ceux-ci un corps spongieux à grande résistance et augmenté le travail du cœur : celui-ci a conservé — ou acquis — le volume que nous lui constatons.
