
Studies on spider respiration and circulation by Victor Willem

David Edwin Hill¹

¹213 Wild Horse Creek Drive, Simpsonville, South Carolina 29680, USA, *email* platycryptus@yahoo.com

Introduction

The purpose of this paper is to provide English language translations of two papers (Willem 1918; Willem & Bastert 1918) that deal with spider circulation and respiration. But first, a brief introduction to the author (or lead author) of these papers, and the reason that these papers are of interest, is needed.

After his graduation as a secondary school teacher from the École normale des Sciences in Ghent, Belgium, Victor Antoine Joseph Willem (1866–1952) worked on his doctorate (1888) as an assistant in the laboratory of the zoologist and professor Félix Auguste Joseph Plateau, at the University of Ghent. After Plateau retired (1909), Willem lectured in zoology at Ghent. But during the *Great War* (1914–1918), he left war-torn Belgium to do research at the Laboratory of Physiology at the University of Amsterdam. It is here that he completed the studies of spider circulation and respiration covered in the two 1918 publications presented here. After the Great War, Willem returned to Ghent to become a full professor (1919), but by then his attention had turned to the study of vertebrate respiration.

I first became aware of the work of Victor Willem in 1977 when I observed up and down movement of the book lung lamellae (or flattened air sacs) of both the salticid *Lyssomanes viridis* (Walckenaer 1837) and the pholcid *Pholcus phalangioides* (Fuesslin 1775), in synchrony with systolic contraction of the heart (Figure 1; Hill 1977, 2006, 2020). This, coupled with anatomical evidence for the ability of spiders to expand and contract parts of the flattened air sacs of the book lungs, led me to describe a *hemolymph bellows hypothesis* for active ventilation of these lungs (Figure 2). More recent studies have shown that the partitioning of each air sac into fixed airspaces (kept open by *struts* or *proximal trabeculae*) and expandable airspaces (prevented from closing completely by *pegs* or *distal trabeculae*) is a general feature of the Araneae (Küntzel et al. 2019). Willem could not observe this detailed structure of the book lung as shown here (Figure 2.4), but he nonetheless expected that the air spaces within the flattened air sacs were capable of expansion in response to contraction of the heart. We can at least observe the following in transparent spiders: The lateral part of each thin-walled air sac of the book lungs can move up and down as it is subjected to rapid (~1-3 Hz) pressure changes driven by contraction of the heart.

The spider book lung has been generally characterized as a *diffusion lung* (e.g., Paul et al. 1987; Schmitz & Perry 2001; Schmitz 2013), in which the exchange of gases is regulated only by the opening and closing of the spiracle, with no active ventilation of the airspace. However Paul et al. (1987) reported some ventilatory air volume changes of the book lung in synchrony with the heart beat, but attributed this to movement of the posterior wall of the atrium. In general, previous studies have focused on the need of a spider to secure an adequate supply of oxygen, but there are other factors to consider, including *oxygen toxicity* (Hill 2020).



Figure 1. The book lungs of *Pholcus phalangioides* (1) and *Lyssomanes viridis* (2-4) can be observed through the transparent cuticle of the operculum (arrows). However, observation of the movement of the air sacs within these lungs requires an aligned view parallel to the plane of these sacs at a relatively high ($\sim 144\times$) magnification (Hill 1977). 3-4, The rapidly pulsating (or oscillating) flow of hemolymph through the pulmonary veins (P), heart (H), and anterior aorta (A) is easy to observe. Other abbreviations: L, book lung; dg, digestive gland, visible through the transparent cuticle.

We still have much to learn about the function of book lungs, but some things should be apparent. When the spiracle is closed, the $[O_2]$ and $[CO_2]$ gradient across the lamellae must approach zero, and each molecule (including H_2O) diffuses at a different rate. Active movement of air in the air spaces (ventilation) could allow maintenance of a gradient at lower levels. Hemolymph, *viscous* (not a Bernoulli flow) and incompressible, pulses through the book lung ($\sim 1-3$ Hz), simultaneously on both sides of each thin-walled air sac, as it is *pulled* by the contracting heart. The lateral part of each air sac has a variable air volume, and even when the spiracle is closed (apparently most of the time), could exchange air with the vesibule. In any case we, like Willem, can observe directly that the air sacs oscillate or move in response to cardiac systole. Hemolymph must accelerate as it enters the narrower spaces of the book lung, and the operculum (book lung cover) prevents collapse of the pulmonary sinus.

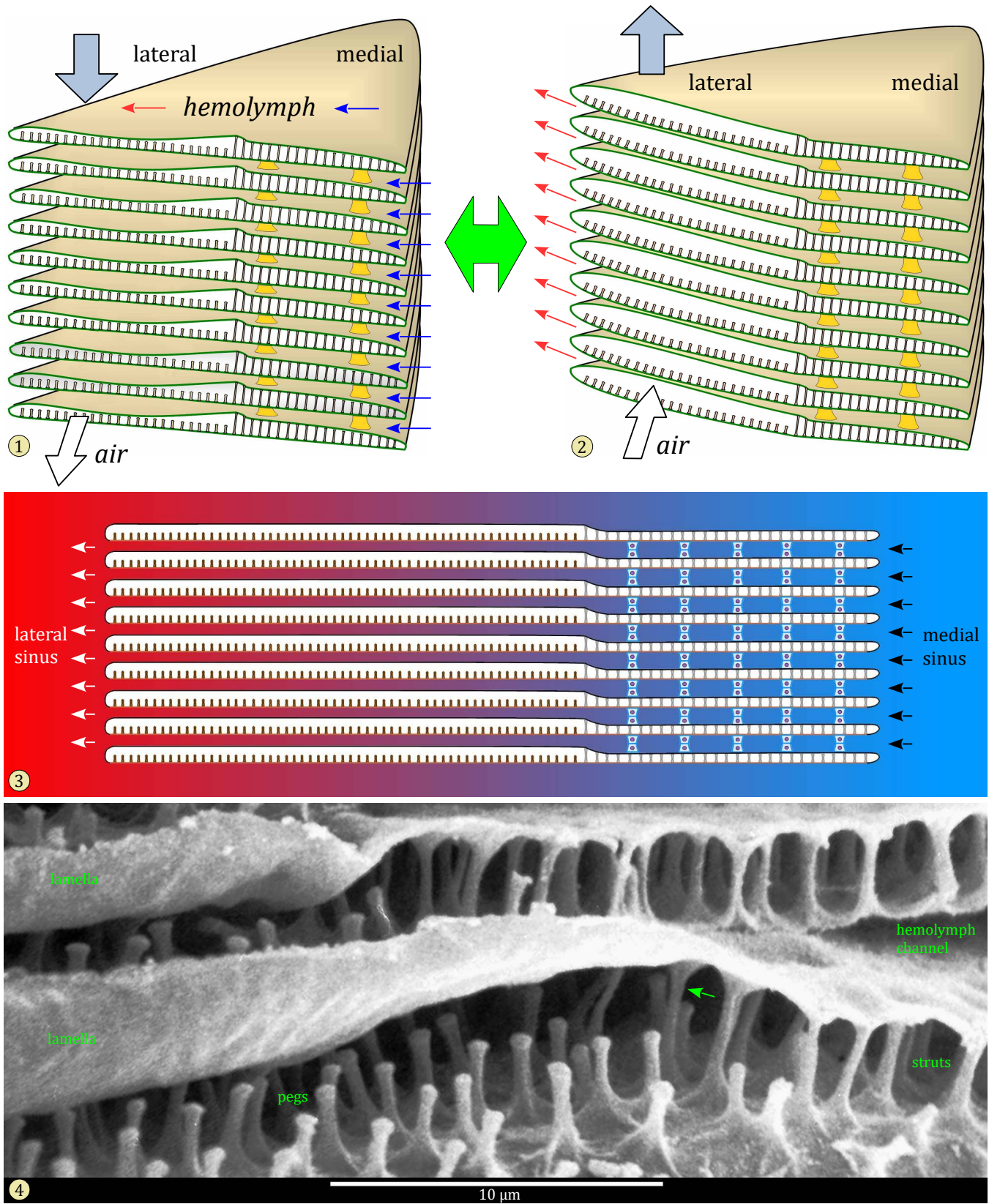


Figure 3. *Hemolymph bellows* hypothesis of book lung ventilation (after Hill 2020). **1**, Hemolymph under positive pressure in the medial sinus enters the book lung (blue arrows) to compress the lateral air chambers. **2**, Each heart contraction (systole) produces a negative pressure in the lateral sinus, pulling hemolymph out of the book lung (red arrows) and allowing the lateral air chambers to expand as they are pulled in a dorsal direction. **3**, Schematic diagram showing flow of hemolymph through the book lung. **4**, SEM view of cryofractured book lung of *Phidippus audax* (Hentz 1845), showing longer struts (arrow) at the transition from struts to pegs in the air space.

In subsequent sections I present each of Willem's two papers in order of their publication, first with a new English translation, and second in their original French language. As noted previously, Willem was limited by his inability to observe the fine structure of the air sacs, but he was a careful observer as he linked observable pressure changes in the heart to movement of the integument as well as movement of the air sacs of the book lung. It is hoped that more access to his work, neglected by many subsequent students of spider physiology, will lead to more critical observations of the link between the heart and book lungs of the pulmonate arachnids.

References for the Introduction

- Hill 1977.** D. E. Hill. SEP 1977. Some observations on the physiology of living *Lyssomanes viridis* which should apply to the Araneae in general. *Peckhamia* 1 (3): 41-44. Republished as *Peckhamia* 19.1, 30 AUG 2008.
- Hill 2006.** David E. Hill. 18 SEP 2006. Some observations on the physiology of living *Lyssomanes viridis* which should apply to the Araneae in general. Republication Version 1. *Peckham Society*. 1-8.
- Hill 2020.** David E. Hill. 12 NOV 2020. Respiration by jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Peckhamia* 225.1: 1-28.
- Küntzel et al. 2019.** Nico Küntzel, Jason A. Dunlop and Gerhard Scholtz. 17 SEP 2019. Morphology and evolution of spider book lungs (Araneae). *Arthropod Systematics and Phylogeny* 77 (2): 267-284.
- Paul et al. 1987.** Rüdiger Paul, Till Fincke and Bernt Linzen. MAR 1987. Respiration in the tarantula *Eurypelma californicum*: evidence for diffusion lungs. *Journal of Comparative Physiology B* 157: 209-217.
- Schmitz & Perry 2001.** Anke Schmitz and Steven F. Perry. Bimodal breathing in jumping spiders: morphometric partitioning of the lungs and tracheae in *Salticus scenicus* (Arachnida, Araneae, Salticidae). *The Journal of Experimental Biology* 204: 4321-4334.
- Schmitz 2013.** Anke Schmitz. Tracheae in spiders: respiratory organs for special functions. Chapter 3 in *Spider Ecophysiology*, ed. Wolfgang Nentwig, Springer. 29-39.
- Willem 1918.** Victor Willem. Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées. *Archives néerlandaises de physiologie de l'homme et des animaux* 1: 226-256.
- Willem & Bastert 1918.** V. Willem and C. Bastert. 1918. Essais d'inscription des pulsations cardiaques chez araignée. *Archives néerlandaises de physiologie de l'homme et des animaux* 2: 285-289.

Many footnotes appeared in these papers, and these are shown in brackets embedded in the text where they were references, in red. Several other added notes appear in blue.

Willem 1918

Willem 1918. Victor Willem. Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées. *Archives néerlandaises de physiologie de l'homme et des animaux* 1: 226-256.

NEW ENGLISH TRANSLATION

Observations on blood circulation and pulmonary respiration in spiders. By Victor Willem. Work from the physiology laboratory of the University of Amsterdam.

We know very little about the respiratory movements in spiders. The only modern observer who has experimented with them is F. Plateau. After publishing a fundamental paper on respiratory movements in Insects in 1884 [F. Plateau. *Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. Mém. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XLV, 1884.], he wanted to continue his research on other terrestrial arthropods and apply the ingenious methods that had served him with insects and arachnids. However, this was unsuccessful, both with araneids and with scorpionids and phalangids. "None of the known methods of investigation," he concluded, "allow us to determine the true nature of respiratory movements in spiders" [F. Plateau. *De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Archives de biologie*, t. VII, 1887 (p. 344).].

The failure of an experimenter as skillful and meticulous as Plateau seems to have discouraged naturalists from any further attempts; to my knowledge, no experiments on the functioning of the respiratory organs of spiders have been published since 1887. It is generally accepted, as Plateau pointed out, that "it is useless to look for changes in diameter in the abdominal walls" [*Loco citato*, p. 346.]. However, researchers have resorted to hypotheses, with the main one dating back to J. MacLeod [*MacLeod. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Archives de biologie, t. V, 1884.*]: the changes in lung capacity would be due to the changes in thickness of the blood-filled lung lamellae, which would move closer together and apart by the contraction of the connecting columns. The volume of the lungs remaining constant, the air space varies in the opposite direction to that of the lamellae. MacLeod considered the connecting columns to be partly muscular, but this interpretation was later found to be inaccurate by more recent histologists. Nevertheless, due to the lack of a more plausible hypothesis, researchers have wanted to maintain the idea of independent contraction in the connecting columns: L. Berteaux, in his research on lung structure, felt obliged to attribute the contractile function to the epithelial cells that make up the columns [*L. Berteaux. Le poumon des Arachnides. La Cellule, t. V, 1889.*]. On the other hand, C. Börner, departing from this almost classical view, described, in his paper on the Pedipalpida, muscles in some of them that insert on the anterior end of the lung lamellae [*C. Börner. Beiträge zur Morphologie des Arachnides. 1. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Heft 42, 1904 (fig., 50, p. 101).*]. The contraction and relaxation of these fibers would lead to narrowing and widening of interlamellar air spaces and blood sinuses between the lamellae. In tarantulids [*Pedipalpida: Tarantulidae*], other muscles inserted on the posterior wall of the lung vestibule could act as dilators of this air space.

I wanted to experimentally revisit this interesting yet still unclear question; I believe I have managed to elucidate it thanks to the research I conducted at the Physiology Laboratory of the University of Amsterdam. I would like to express my gratitude to its director, Prof. G. van Rijnberk, for warmly welcoming me, especially in circumstances where such kindness is doubly appreciated. My work has primarily focused, until now, on araneids (*Araneus diadematus* and *Larinioides sclopetarius*), and then on *Pholcus phalangoides*, a species particularly valuable for such investigations due to its simpler organization and translucent integument. [*I must thank Mr. H. Boschma, assistant in zoology, for providing most of the relatively rare specimens of this species that I used.*]

1. *Araneus diadematus*

Having familiarized myself with F. Plateau's working methods and reasoning, I thought it essential to pay attention to phenomena he had overlooked and, first of all, to elucidate the nature and origin of movements that this meticulous observer had incidentally noticed in the animals he studied: rather regular and rapid oscillations (130 or 147 per minute) of the abdomen, vertical and of very small amplitude (up to one-sixth of a millimeter), sometimes accompanied by similar movements of the pedipalps or a leg.

The season led me to begin with *Araneus*, whose abdomen, as Plateau said (p. 344), "shows oscillations so slight that it would be very difficult to determine their amplitude." I did not want to use Plateau's "projection method," which seemed too simplistic for the present case [*A magic lantern projected an enlarged silhouette of the animal onto a screen.*]: I examined various regions of the body surface under the microscope, with a magnification of 30-70 diameters, allowing me to observe very slight deformations.

The animal is held on the edge of a suitably cut piece of cork, to which its legs are also attached, using very fine pins that embrace the thorax. Alternatively, a ligature, encompassing all the legs brought dorsally, fixes it to the end of a needle [Here is the method that allowed me to easily make such a ligature: tie one end of a thread (ligature silk) to a fine needle with a knot; then pass the other end through the eye of the needle to form a loop that can be tightened by moving the knot along the needle and allowing the thread to slide through the eye: choose the size of the eye in such a way that the friction of the thread is enough to prevent untimely slipping]. The needle is then inserted into a cork, which can be oriented as needed. An ocular micrometer allows the identification and measurement of any small displacements of the points under consideration.

In *Araneus*, when fixed by the thorax and observed from the side, one can see the posterior end of the opisthosoma making small swaying movements in the sagittal plane, with a frequency of about 130 per minute and variable amplitude, around 1/100 of a millimeter. The entire opisthosoma participates in this movement, oscillating around the pedicel. If the opisthosoma is fixed in a way that the prosoma remains suspended, then the prosoma exhibits an equivalent swaying motion. On the other hand, the pedipalps, as well as any free leg, oscillate at the same rate: the angles formed by the distal segments open and close alternately, so that the tarsi appear to beat in time with the movement, which they amplify due to their length.

One immediately thinks, as the cause of these phenomena, of sudden variations in blood pressure resulting from heartbeats; however, this organ is invisible because it is hidden by opaque integuments and tissues. The translucency of certain regions of the legs allows us to verify this hypothesis: the centrifugal current that can be observed along the axis of the appendages is too rapid for analysis, but in the superficial regions where the current is centripetal, there are branches of this current between muscle fibers, where blood cells progress distinctly at a jerky pace corresponding to the mentioned rhythm.

If one decreases the blood pressure by allowing blood to flow out through a sectioned leg, simultaneously with other phenomena we will discuss later (collapse of the dorsal region of the abdomen, relaxation of the joint membranes of the legs...), the rhythm of all these oscillations slows down equally and simultaneously. And if the bleeding is sufficient, the swaying movements cease, while movements in the dorsal midregion persist, which still allow, as we will understand later, counting the heartbeats.

The study of the structure of the heart could explain these observations [The best recent work dealing with the circulatory system of spiders, I believe, is the relatively little-known paper by Mr. Causard, *Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XXIX, 1896)*; but the figures, having undergone excessive reduction, are often difficult to read. The paper by Schimkevitch, *Etude sur l'anatomie de l'Épéire (Annales des Sciences naturelles, sér. 6, t. 17, 1884)*, often cited, is almost unusable; I could not obtain the papers by A. Schneider, published in a collection that is currently unavailable to me. Furthermore, since physiological research requires a more precise anatomy of the heart than that shown by recent authors, who were mainly focused, curiously enough, on fine arterial ramifications, I had to devote a very long time to the revision of minute anatomical details. I only publish what is strictly necessary for my presentation and will be content with figures and legends: the details they contain were observed in serial sections and dissections, the preparation of which is delicate.].

Let us recall that the heart is a voluminous arc-shaped tube (Figure 1), whose walls consist mainly of striated muscle fibers arranged in a circular pattern. It has three pairs of orifices, the *ostia*, in the form of slits, arranged as indicated in the figure, and bounded by two muscular lips protruding into the organ's cavity, serving as valves.

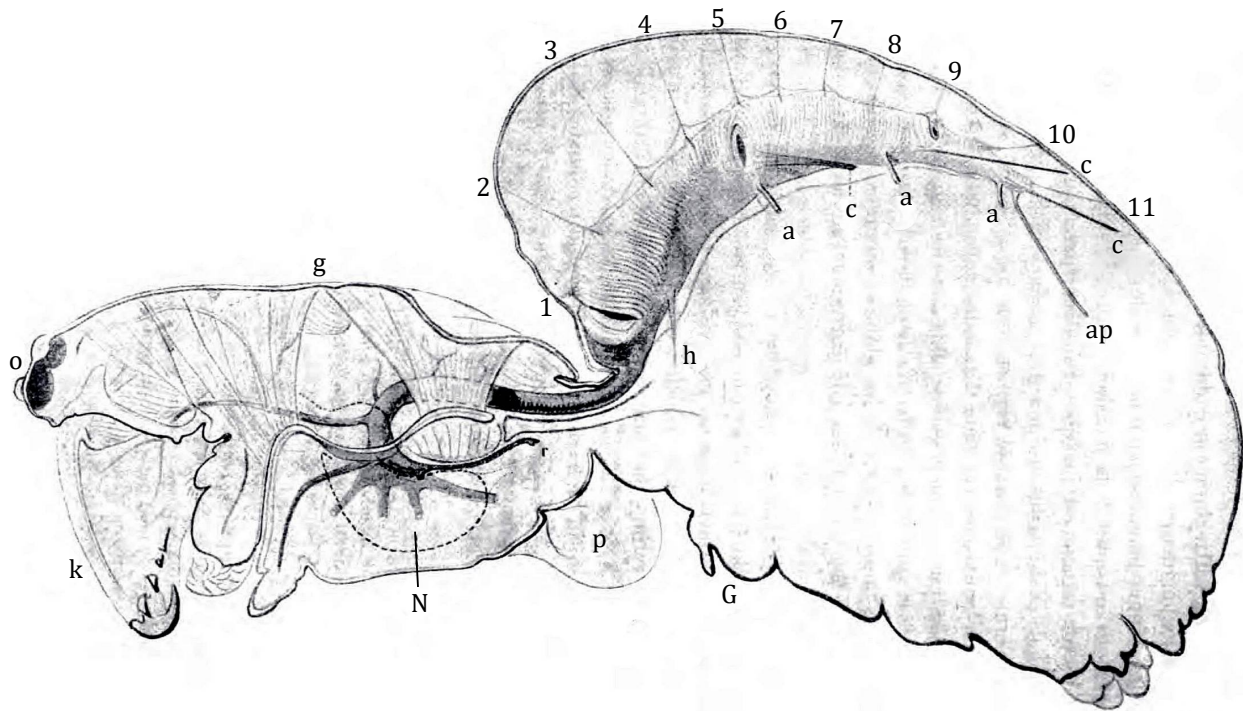


Figure 1. *Araneus diadematus*. Sagittal view showing the heart, pericardium, and main branches of the anterior aorta. *G*, female genital opening; *p*, base of the posterior leg; *N*, nerve mass; *k*, right chelicera; *o*, eyes; *g*, venom gland; 1-11, epicardial ligaments; *c*, commissural ligaments; *h*, hypogastric ligament; *a*, three lateral arteries; *ap*, posterior artery.

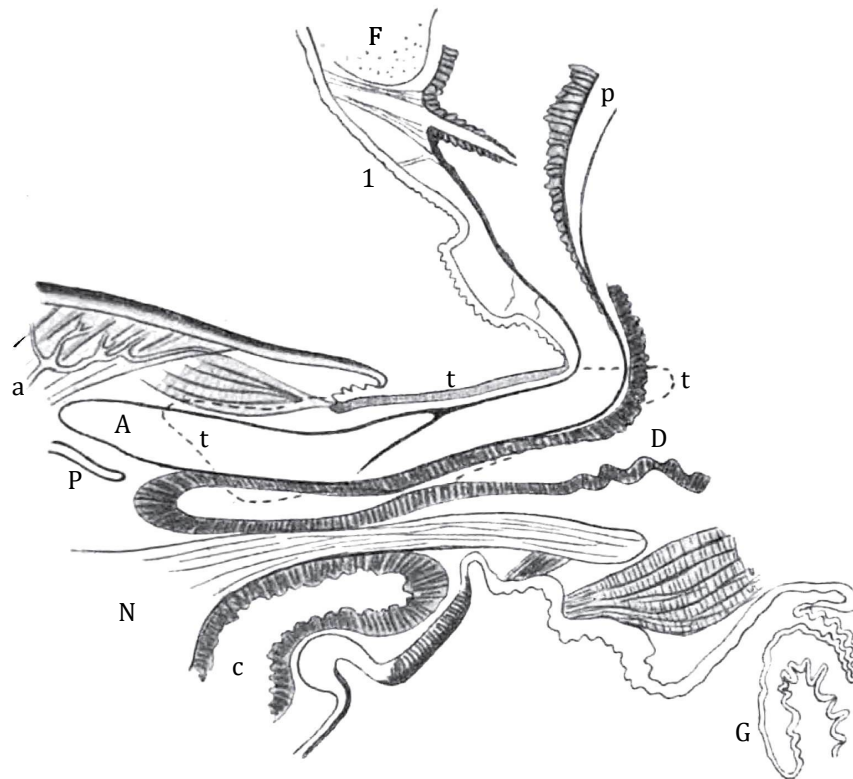


Figure 2. *Larinioides scolopetarius*. Sagittal section of the pedicel region (X 50). *I*, Anterior ostium, with its valve and peripyles; *1*, anterior epicardial ligament; *F*, lobe of the digestive gland; *p*, pericardial cavity; *t*, tergal chitinous saddle covering the artery (dotted line represents the projection of the right half); *a*, arterial branches on the surface of a muscle; *A*, anterior artery, at the point of its bifurcation; *P*, posterior part of the sucking pharynx cavity; *N*, subesophageal nerve mass; *c*, diverticulum of the digestive tube; *D*, digestive tube; *G*, female genitalia. [There is no reference to this figure in the text]

It continues with an anterior aorta, which is lodged in the hollow of a thick chitinous piece, the tergal part of the pedicel, whose rigidity protects it against deformation that could result from flexion of the opisthosoma. There, this aorta presents a sigmoid valve previously observed, according to Causard, by Aimé Schneider. It has well-studied branches in the cephalothorax, some of which I represent schematically, partially based on Mr. Causard's description.

The heart ends posteriorly with a *caudal artery*, and three pairs of relatively small lateral arteries in the opisthosoma, as indicated in Figure 1.

The heart is housed in a pericardial cavity, bounded by a thin conjunctive membrane applied to the surrounding lobes of the *digestive gland*. It is suspended there by a whole system of fine conjunctive tracts that extend to the conjunctive layer that lines the integument. Among these *ligaments* (Figure 3), we can distinguish:

- a. *Epicardial ligaments*, numbering ten pairs, spaced as shown in Figure 1, plus an eleventh single bundle;
- b. On the *lateral eminences* of the heart, i.e., on the three enlargements corresponding to the ostia, and on two very slight intermediate protrusions, pairs of groups of bundles are inserted, which Causard refers to as *exocardial ligaments*. In the most complex case, i.e., at the level of the ostia, each group includes: 1. the *pteropyles*, inserted on the lips and having a substantially vertical course; 2. the commissural bundle (*wing muscles* of various authors), inserted at the lower corner of the ostium and having a lateral-posterior course. These two groups of fibers are also observed in the anterior ostia, but there they lie entirely in the pulmonary vein (this will be discussed later). At the level of the intermediate eminences and at the posterior end, the two groups can still exist separately (anterior intermediate eminences) or merge into one.
- c. On the lower face of the heart, hypocardiac ligaments are inserted, five pairs: one very small pair very close to the anterior end of the heart, the second above the pulmonary veins, and the remaining three between the lateral arteries. They attach to the lower part: the first two pairs to the walls of the pulmonary sinuses, and the last three to the ventral muscular chain.

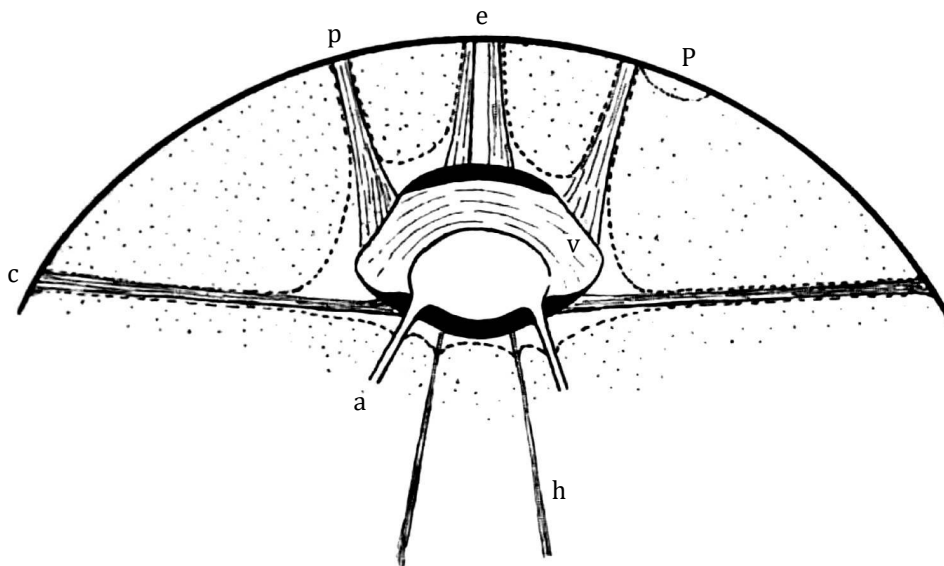


Figure 3. Schematic transverse section of the heart of *Araneus* at the level of the 2nd pair of ostia; *v*, a muscular lip of the ostium uniting with the corresponding lip on the opposite side to form an incomplete transverse veil; *e*, epicardial ligaments; *p*, peripyle; *P*, dorsal insertion of the anterior abdominal pillar; *c*, commissural ligament, presumed to be brought into the transverse plane; *a*, lateral artery; *h*, hypocardiac ligament.

With the help of this anatomical information, we can understand the origin of the swaying of the abdomen, particularly its collapse during systole [contraction of the heart]. I see two causes for this: first the straightening of the aorta due to the increase in internal pressure, and second the simultaneous increase in the curvature of the pericardial sinus, as contraction of the heart naturally leads to a drop in pressure in the pericardial cavity, and because of its specific shape, it must undergo a deformation opposite to that of the origin of the aorta, the effect of which adds to that of the first factor.

Deformation of the heart is transmitted to the body's walls through the suspensory ligaments; and it is evident to me that these ligaments, originating from the organization of a more irregular conjunctive network, have precisely the directions that correspond to the directions of the local tractions exerted by the walls of the heart and pericardial sinus on the walls of the opisthosoma. For this reason, I mentioned earlier, with some details, the distribution of these ligaments and carefully indicated their appearance in the figures.

However, the noticeable movements of the abdomen are more complex than the swaying we have just studied.

1. A series of setae corresponding to the anterior dorsal mid-region do not move parallel to themselves, as would be expected with a simple participation in the general rotation around the pedicel: they exhibit various tilting movements, which rhythmically change their respective orientations and show a particular deformation of their basal field, albeit very slight [This method of investigation, highly sensitive, is an adaptation on a microscopic scale of the procedure used by Plateau at times; a procedure that involved gluing long strips of stiff paper to certain points on the bodies of his insects to amplify changes in curvature on the surface being studied.]: a sagging that accompanies the cardiac systole. On the other hand, it can be observed, by immobilizing the end of the opisthosoma, that this deformation is independent of the general swaying of the abdomen. It is easily explained by the greater traction of the dorsal ligaments inserted on the portion of the heart that contracts the most during systole.

2. Just in front of the abdomen, in the vertical portion that overhangs the pedicel, there is an area that is projected forward, by about $\frac{1}{125}$ of a millimeter, with each beat of the cardiac rhythm. It indicates that the beginning of systole causes a momentary expansion in the underlying portion of the vessel due to the projection of the blood contained in the regions situated further backward.

3. The pulmonary region of the integument sags during systole. We will study this phenomenon in *Pholcus phalangioides*.

2. *Pholcus phalangioides*

A. Blood circulation

The swaying and deformations of the abdomen are, in this species, more extensive and complex; and this, let's state it immediately, is due to the greater flexibility of the integument.

When the animal is fixed by the legs brought dorsally, the opisthosoma shows, with each cardiac systole (usually 134 times per minute), a marked lowering movement as shown in the attached diagram (Figure 4). However, unlike the case of *Araneus*, the pedicel is not immobile, and furthermore, the posterior dorsal region of the prosoma is also lifted by the internal pressure, causing the opisthosoma to undergo alternating movements of lowering and raising, which in most cases result in approximately a rotation

around a fictitious axis projected at *F*. To further analyze the deformations of the abdomen, it is preferable to eliminate the general swaying and immobilize it, for example, by laying the spider on its side on the slide.

With *Araneus*, we were forced to prioritize the study of these deformations because they constituted the only practical means of investigating the movements of a concealed organ [My colleague, Dr. S. de Boer, first assistant in physical physiology, and I have obtained electrograms revealing the contractions of the heart using Einthoven's string galvanometer; this study is not yet complete.]; in the case of *Pholcus*, the integument is more transparent, the heart is not hidden under a layer of digestive gland lobules, and it can be observed directly; the body deformations will no longer be our exclusive focus and will primarily serve to study the changes in local pressure resulting from the heart contractions. First, it is necessary to examine the anatomy of the heart [The figure given by Schimkevitch of the heart of *Pholcus*, which is used by German authors as a representation of the heart of arachnids, gives a false impression; the data provided by Causard are accurate but entirely insufficient for the needs of our research.].

I have depicted in Figure 5 the heart of *Pholcus* seen dorsally, along with the boundaries of the pericardial sinus and its lateral expansions; Figure 4 shows the heart in place in a sagittal section of a male specimen. The muscular portion of the heart walls only consist of annular fibers, whose ends fuse together on the dorsal midline: a persistent index, perhaps, of an ontogenic peculiarity of the organ. Unlike Schimkevitch's findings, there is no X-shaped crossing of muscle fibers at the level of the ostia; the dorsal midline suture of the fibers is not interrupted there.

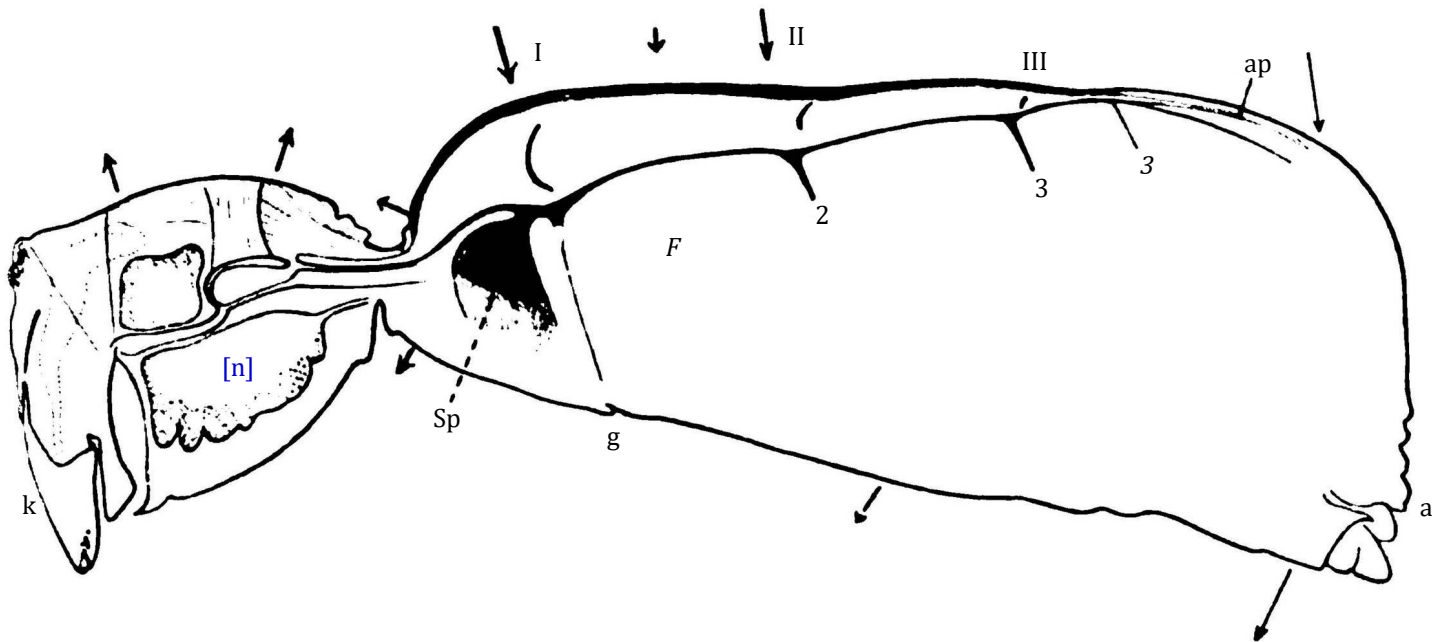


Figure 4. *Pholcus* ♂, sagittal view (X 15). *k*, right chelicera; *n*, sub-esophageal nerve ganglion; I, II, III, ostia; *ap*, posterior artery; 2, 3, lateral conjunctive lamellae; 3, posterior lateral artery; *a*, anus; *g*, genital opening, and above it, hypocardial ligament; *Sp*, pulmonary sinus. [I have represented on Fig. 4, with arrows, the direction and relative size (at a scale 25 times larger than the drawing itself!) of the movements of some points in the middle region of the body. The three fine lines indicated for the posterior half of the abdomen correspond to the complex vertical oscillation of the abdomen; the bold lines correspond to local elementary deformations.].

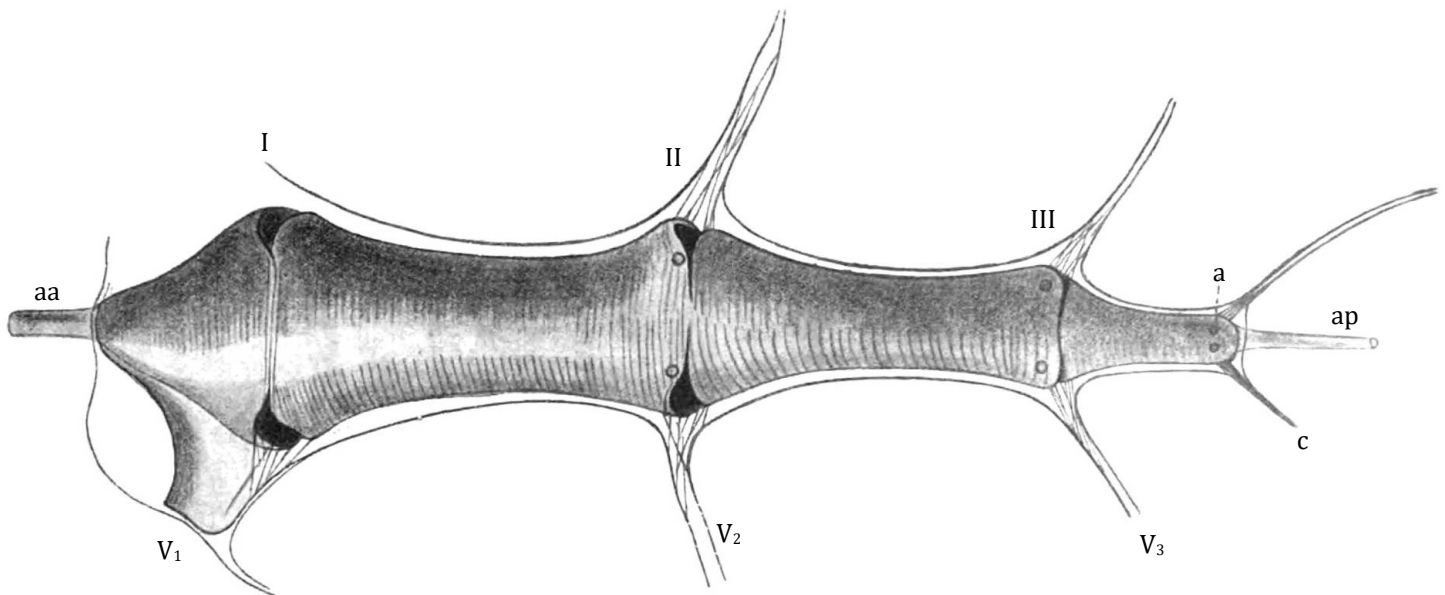


Figure 5. Heart of *Pholcus*, viewed dorsally (X 50). I, II, III, ostia with their peripyles; *aa*, anterior aorta; *ap*, posterior artery; the origins of the 3 pairs of lateral arteries are assumed to be seen in transparency; *a*, 3rd pair; *V₁*, pulmonary vein, indicated on a horizontal section passing at the level of the anterior pylocardia; *V₂*, *V₃*, two lateral veins and peripyles; *c*, posterior commissural ligament.

To avoid lengthy descriptions, I refer the reader to Figures 5 and 6 and the accompanying legends. I must emphasize, as we will use this anatomical information specifically, the previously unnoticed fact that each lip of every ostium merges with the corresponding lip on the opposite side to form a sort of semi-lunar muscular veil, nearly vertical. Additionally, it should be noted that, in contrast to *Araneus*, each group of pteripyles and commissural ligaments corresponding to ostia II and III forms a roughly transverse vertical fibrillary blade that plunges into a narrow blood sinus, similar to a pulmonary vein, and functions as a pathway for blood return to the heart. This arrangement is less specialized, if I am not mistaken, than that of *Araneus*, as it corresponds to what is observed in newly hatched individuals of the latter species. I have only observed hypocardiac ligaments at the level of ostium I: Figure 6D shows that the arrangement of lateral fibrillary blades allows for a downward traction of the heart and pericardium, which must be ensured elsewhere by hypocardiac ligaments.

I mentioned that heart contractions can be seen through the roof of the pericardium. During diastole, the heart, judging from the examination of the dorsal side, nearly fills the pericardial cavity; and examination of fixed organ sections confirms that the ventral region of the heart is closely applied to the floor of the pericardium, except at the level of the ostia.

It is the region comprising ostia II and III that contracts the most during systole, and it is precisely at the level of the ostia that the greatest decrease in transverse diameter is observed. However, the contraction of the heart is not very pronounced: behind pylocarde II, in a region that is particularly easy to observe and where the contraction is relatively strong, the lateral wall of the heart retracts towards the midline by only about $\frac{1}{15}$ of the transverse diameter, so that there, usually, the diameter only decreases by about one-seventh during systole.

This slight contraction, combined with the rapid rhythm of cardiac beats (130 per minute), indicates that arterial blood pressure must be relatively considerable. This supposition is confirmed by other facts, such as:

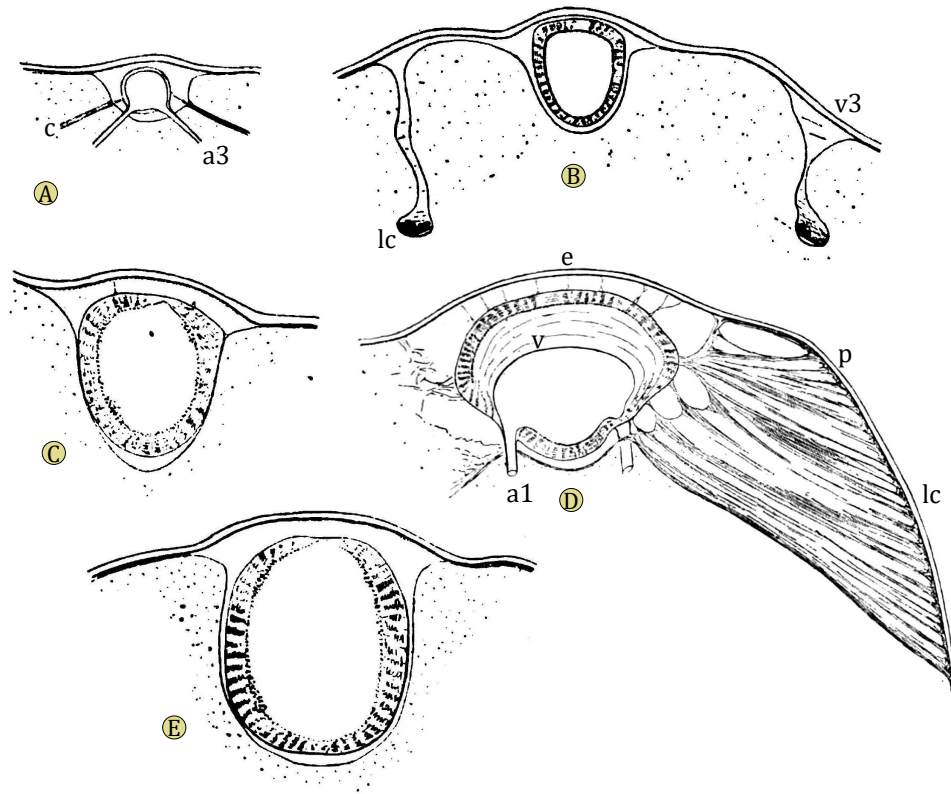
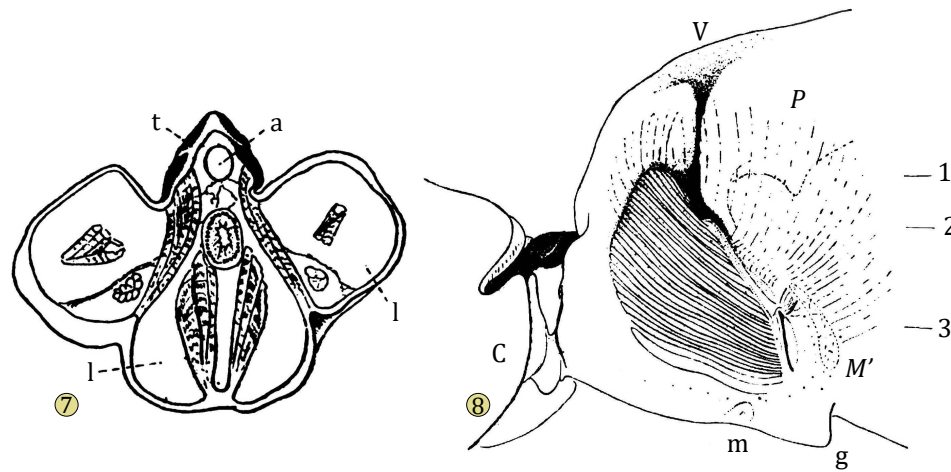


Figure 6. Transverse sections of the cardiac region in *Pholcus*, at different levels (X 75). **A**, At the level of the origin of the posterior lateral arteries. *a*₃, posterior lateral artery; *c*, commissural ligament. **B**, Behind pylocardia III. *v*₃, 3rd left lateral sinus; *c*, lower part of the conjunctive lamella, immersed in this sinus. **C**, In the middle of the space between pylocardia III and II. **D**, Slightly in front of pylocardia II. *v*, anterior valvular lamella of the pylocardium; *a*₁, first lateral artery; *e*, epicardial ligaments; *lc-p*, conjunctive lamella representing the peripyles and commissural ligaments (various portions of this lamella, with an oblique direction, are borrowed from several successive sections). **E**, At a midpoint between pylocardia II and I.



Figures 7-8. **7**, *Pholcus*. Transverse section of the pedicel (X 75). *a*, anterior artery; *t*, tergal piece, saddle-shaped, covering the artery (this piece is simple, as in *Araneus*, despite a false appearance due to the presence of two dark brown colored areas); *l*, blood sinuses located between the general blood cavity of the cephalothorax and the ventral abdominal sinus. **8**, *Pholcus*. Sagittal view of the left pulmonary region (X 40). *C*, prosoma, limited by a vertical section; *m*, muscular insertion; *g*, male genital opening; *M*, insertion of the lateral muscle; *P*, pericardial cavity; the corresponding funnel of the left hypocardial ligament is noticeable; *V*, left pulmonary vein, and more ventrally, the lung, seen through the integuments. The bands of the opisthosomal conjunctive sac and the spiracle muscle are represented. 1, 2, 3, levels of sections from Figures 9, 10, and 11.

[There is no reference to these figures in the text]

1. The considerable distance over which cardiac pulsations are felt. Indeed, it is observed that the systole of the heart is accompanied by a noticeable lifting of the integument in the dorsal midregion of the prosoma, a phenomenon that proves that the pulsation is felt beyond the arteries, reaching into the sinuses of the general lacunar system. The pulsation propagates, as previously seen, even close to the tips of the legs, causing an extension jerk in them, particularly a swaying of the last segment that can reach an amplitude of 2 mm. Beating in the ventral region of the opisthosoma, immediately behind the pedicel, indicates that the cardiac pulsation is felt in the large opisthosomal sinus where the blood from the prosoma gathers before passing into the lungs. [This important fact can be observed using another method. By using intense direct illumination, it is possible to perceive through the integument, even with a relatively low magnification of 40-50 diameters, the globules of the circulatory fluid, which then appear as bright dots against a darker background. In the currently considered region, one can observe the flow advancing rhythmically into the ventral sinus and causing oscillations in the uncontracted longitudinal muscles, and one can perceive the jerky flow swirls in this irregularly shaped cavity.]; we will see later that it cannot propagate beyond this point.

2. The rapid and serious hemorrhage that accompanies an injury such as the sectioning of a leg. At the same time, the drop in blood pressure is evidenced by the slowing of the heart rate, the smaller amplitude of the pulsating beats we have mentioned, and by the collapse of the vault of the pericardial cavity.

Interestingly, in our spiders, it is the blood pressure that keeps the pericardial cavity extended [In crustaceans and insects, it is the rigidity of the more solid integuments that counterbalances the traction of the suspensory ligaments of the heart]. During a significant hemorrhage, one can observe a strong collapse of the dorsal wall of the opisthosoma: a longitudinal depression forms, which is more pronounced at the level of the pulmonary veins and other lateral pericardial expansions, and it is interrupted, between the deepest hollows, by prominent ridges formed by integument folds.

One must wonder what mechanism allows the integument to resist this internal pressure and what is its antagonist? Before Causard, the fibrous strips that line the inner side of the integument and form what Causard calls the *opisthosomal connective sac* were believed to be of a muscular nature [See figures of this abdominal sac in Causard's paper; a representation of connective strips at a larger scale can be found in fig. 4, pl. VII de E. Lamy, *Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées (Ann. des. sc. nat. Zool., VIII^e sér., 15, 1902).*]. Since these strips are connective and not contractile, it must be admitted that they are normally in a state of extension, and this extension replaces the muscular tone that one might have invoked in the past. Furthermore, one can experimentally confirm that other connective fibers, connected to the opisthosomal sac, are also in a similar state of permanent extension: in the case of significant hemorrhage, vertical depressions appear on the sides of the animal, just at the level of the insertions of the two pairs of connective strips representing the cardiac lateral ligaments, and there, the collapse of the walls is more significant than any preformed blood cavity, and it is accompanied by a displacement of digestive gland tissue; these deformations, therefore, result from the traction of the strips, and the phenomenon indicates that the strips are normally in a state of extension, even during cardiac diastole.

The heart contracts as a unit, similar to that of *Limulus* [A. J. Carlson, *The nervous origin of the Heart-beat in Limulus. (American Journal of Physiology, Vol. XII, 1905)*]. This observation is surprising, considering the length of the tetrameric cardiac tube of arachnids, and if one refers to the general descriptions given by anatomists of the hearts of arthropods and insects in particular. It is often said that the heart is formed of a series of *ventriculites* separated by constrictions (the ostial valves), and its contraction occurs in a wave that propagates from the back to the front, with a new wave possibly starting at the posterior end before the previous one has reached the aorta; that each ventriculite, thanks to the alternating movements of the valvular folds that separate it from the previous and the next one, ejects, during its systole, the blood into the one immediately ahead... [Recent authors, such as Popovici-Bazosanu (1905),

Verson (1908), react against this view. It can also be observed that the long dorsal vessel of *Periplaneta americana*, a nevertheless archaic form, presents rapid pulsations similar to those of the heart of *Pholcus*, without any apparent contractile wave. Until further information is available, I consider the functional description often given of the hearts of arthropods as not very general]

There is nothing similar in *Pholcus*. Moreover, the structure of the ostial lamellae does not correspond to this double set of valves that, while opposing the reflux of blood towards the pericardial cavity during systole, would also close the transverse lumen of the heart. Figures 3, 6, and 12 show, if one considers the slight narrowing of the heart during its contraction, that the valves are not organized to reach the ventral surface of the organ's wall.

At the beginning of systole, as in *Araneus*, the region corresponding to the anterior end of the heart is projected forward, by about $10\ \mu$ [I have represented on Figure 4, using arrows, the direction and relative size (at a scale 25 times larger than the drawing itself!) of the displacements of some points in the middle region of the body. The three fine lines indicated for the posterior half of the abdomen correspond to the complex vertical oscillation of the abdomen; the thick lines correspond to local elementary deformations.]. This deformation shows that at this stage of cardiac contraction, a stream of blood is propelled forward, distending the anterior portion of the heart tube, which has a less thick muscular wall. A rise of about $5\ \mu$ in the chitinous piece of the pedicel reveals the distension of the aorta. We have already noted that the cardiac pulsation is noticeable in the sinuses of the prosoma and even in the ventral opisthosomal sinus.

Direct examination shows that in *Pholcus*, the systole of the heart is accompanied by a drop in pressure in the pericardial cavity: one can observe the lateral boundaries of it, made up of soft lobules of the digestive gland, jumping at each systole and to some extent following the contour of the heart.

This drop in pressure also leads to the deformation of the ceiling of the pericardial cavity. It is observed that the region above ostium I and the pulmonary veins collapses the most; next, it is the region covering ostium II and the second lateral veins. These two regions are separated by a much less mobile transverse band that presents a slight rocking movement because the two zones that border it, anteriorly and posteriorly, collapse differently.

The rhythmic deformation of the pericardial region varies in magnitude depending on the observed case, probably due to variations in the overall internal pressure. In a robust specimen, at the beginning of the observation, the movements are barely perceptible; a few hours later, probably when the opisthosomal muscle contraction caused by manipulation has subsided and the internal pressure has returned to a more normal value, it can be observed that the deformations become more pronounced. Moreover, they can be amplified at any moment by causing hemorrhage through the appropriate section of a leg segment.

The study of the rhythmic deformation of the dorsal region reveals another detail. If we compare the movement of the dorsal line with that of a cardiac contour or with that of the supra-peduncular region, which is easier to observe in the same microscope field, we note that the sinking of the dorsal line lags behind the moment of the cardiac pulsation and is less abrupt than the latter. These specific characteristics show that the collapse of the pericardial ceiling is not specifically due to a direct traction that the heart would exert through the epicardial ligaments, but rather results from the drop in pericardial pressure, which also follows the heart's systole only to the extent of the inertia of the blood returning to the central organ [The different development of the epicardial ligaments in *Araneus* and *Pholcus*, where they are represented only by insignificant fibrils, leads to differences in the mechanism of the deformations considered in the two forms; I will not address this secondary point at the moment.].

The drop in pericardial pressure determined by the cardiac systole is transmitted to the very wide

pulmonary veins and to the sinus that encloses each lung: their flexible walls are seen to jump, at each systole, towards the interior of the blood cavity, with a sudden jolt similar to that of the digestive gland walls of the pericardium itself [The amplitude is of the order of one-hundredth of a millimeter]. On the other hand, as in *Araneus* and more easily than in this species, the collapse of the pulmonary region of the integument can be observed at each systole. This brings us to the explanation of the mechanism of circulation and pulmonary ventilation.

B. Circulation and pulmonary ventilation

From the systolic depression in the pericardial cavity and in the pulmonary veins, there results an aspiration towards the heart of the blood contained in the pulmonary veins and, consequently, in the entire pulmonary lacunar system. Direct observation, with suitable lighting, allows one to witness the progression of the blood thus aspirated from the lungs and the abrupt exit of blood cells detaching from the edges of the pulmonary folds. [By using intense direct illumination, it is possible to perceive through the integument, even with a relatively low magnification of 40-50 diameters, the globules of the circulatory fluid, which then appear as bright dots against a darker background. In the currently considered region, one can observe the flow advancing rhythmically into the ventral sinus and causing oscillations in the uncontracted longitudinal muscles, and one can perceive the jerky flow swirls in this irregularly shaped cavity.]

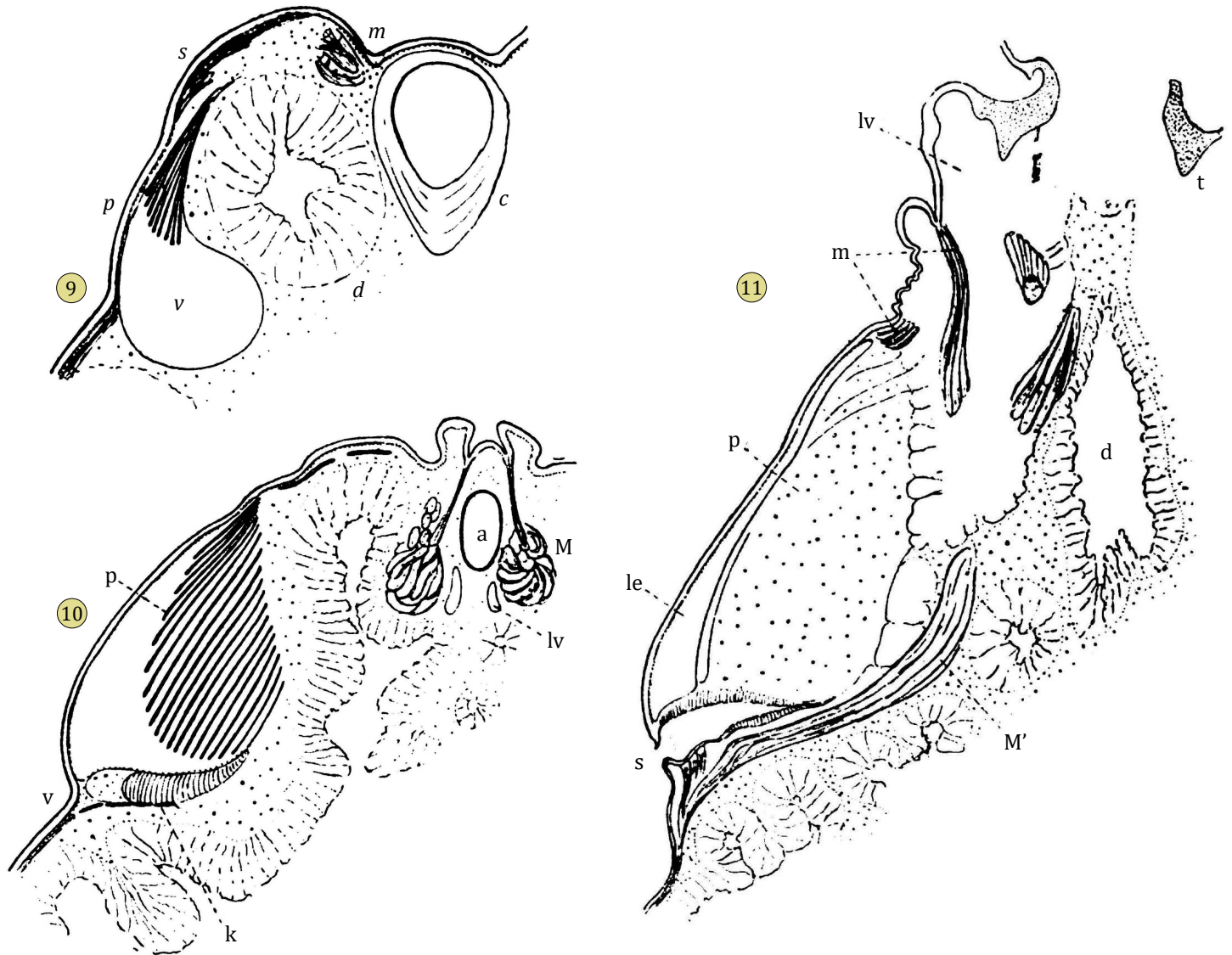
But a very easy observation reveals a more interesting phenomenon: the reduction in thickness of the pulmonary lamellae, or rather, the compression of this lamellar system, with each contraction of the heart. As they then return to their original volume, one can see, through the integuments, the white mass of the pulmonary lamellae playing like a harmonica with one face fixed ventrally. And this movement remains constantly synchronous with the cardiac pulsation: I have seen it follow the rhythm of the heart in a case where the pulsations were in pairs; and its amplitude, on the other hand, varies with that of the pericardial depression, which can be deduced from the conditions previously studied.

Moreover, the movement of the lamellae and the beating of the pulmonary vein walls, although synchronous, have different appearances: the latter begins with a sudden jump inward into the canal, followed by a slower collapse; the former involves more gradual and equal movements back and forth. This is because the vein's wall almost immediately experiences the variations in pericardial pressure; for the lamellae, these variations are attenuated by the influx of blood flowing through these organs: the observed movements, which correspond to the inertia of the circulating fluid, measure the resistance opposed by the pulmonary sinuses to the passage of blood.

Similar concordances prove that the narrowing of the pulmonary lamellae is a purely passive phenomenon; it is not necessary to invoke, to understand the blood circulation in the lungs, an active contraction of the lamellar columns, as some biologists have done when studying the mechanism of this circulation without considering the conditions of the general blood circulation. Their hypothesis, which I mentioned in the introduction, requires attributing a contractile function to the columns that is not consistent with their histological structure; and this would not explain the constant synchrony of this hypothetical contraction with the cardiac pulsation.

However, as we have seen previously, the blood from the large ventral sinus, which is going to enter the lungs, still undergoes the systolic thrust. Therefore, pulmonary circulation is ensured not only by the aspiration we have characterized but also by this thrust, both originating from the heart. The coexistence of two different pressures, one upstream and the other downstream of the lungs, reveals that there should be no direct communication between the ventral sinus and the pulmonary vein (sinus) other than the pulmonary system with its relatively high resistance.

Figures 9, 10, and 11, representing approximately horizontal sections at levels increasingly closer to the ventral surface, demonstrate this. The pulmonary vein (*V* in Figure 5) gradually changes shape as it embraces the outer edges of the pulmonary folds; from being cylindrical, it transforms into a flattened system of sinuses interposed between the integuments and the outer edges of the pulmonary folds; these sinuses almost disappear at the level of the most ventral folds, where they continue to merge with lamellar sinuses. On the other hand, the large ventral sinus only appears at the level of the abdominal extensions of the tergal saddle of the pedicel (*lv* in Fig. 10).



Figures 9-11. **9**, Nearly horizontal section of *Pholcus*, at the level of the top of the left lung (X 75). *c*, anterior part of the heart; *d*, a cul-de-sac of the digestive gland; *v*, pulmonary vein; *p*, tips of the most dorsal pulmonary lamellae; *m*, muscle; *s*, portions of the opisthosomal conjunctive sac. **10**, Section parallel to the previous one, at the level of the upper part of the pulmonary vestibule. Letters as in the previous figure: *v*, upper border of the pulmonary vestibule; *lv*, ventral sinus; *M*, muscle inserting on the posterior end of the tergal piece of the pedicel; *k*, bands of the conjunctive sac. **11**, Section parallel to the previous ones, towards the middle of the spiracle. *t*, tergal piece of the pedicel; *m*, *M'*, various longitudinal muscles inserting posteriorly on the walls of the anterior region of the opisthosoma, and anteriorly on the pedicel; *s*, spiracle; *p*, pulmonary lamellae, encountered almost parallel to their surface: they are more or less triangular laminae, stretched between the ventral sinus (to the walls of which they emit fine conjunctive fibers) and the efferent pulmonary sinus (*le*); posteriorly, they end with a free edge in the pulmonary vestibule.

Nowhere, in the serial sections, is a direct communication observed between the two systems: to pass from the ventral sinus, which thins upward, to the extra-pulmonary sinus that is the origin of the vein, the blood must pass through the system of the lung folds. Figure 12, representing an almost transverse section of *Pholcus*, shows these relationships and also allows us, in conjunction with Figure 4, to understand the main facts of the blood circulation.

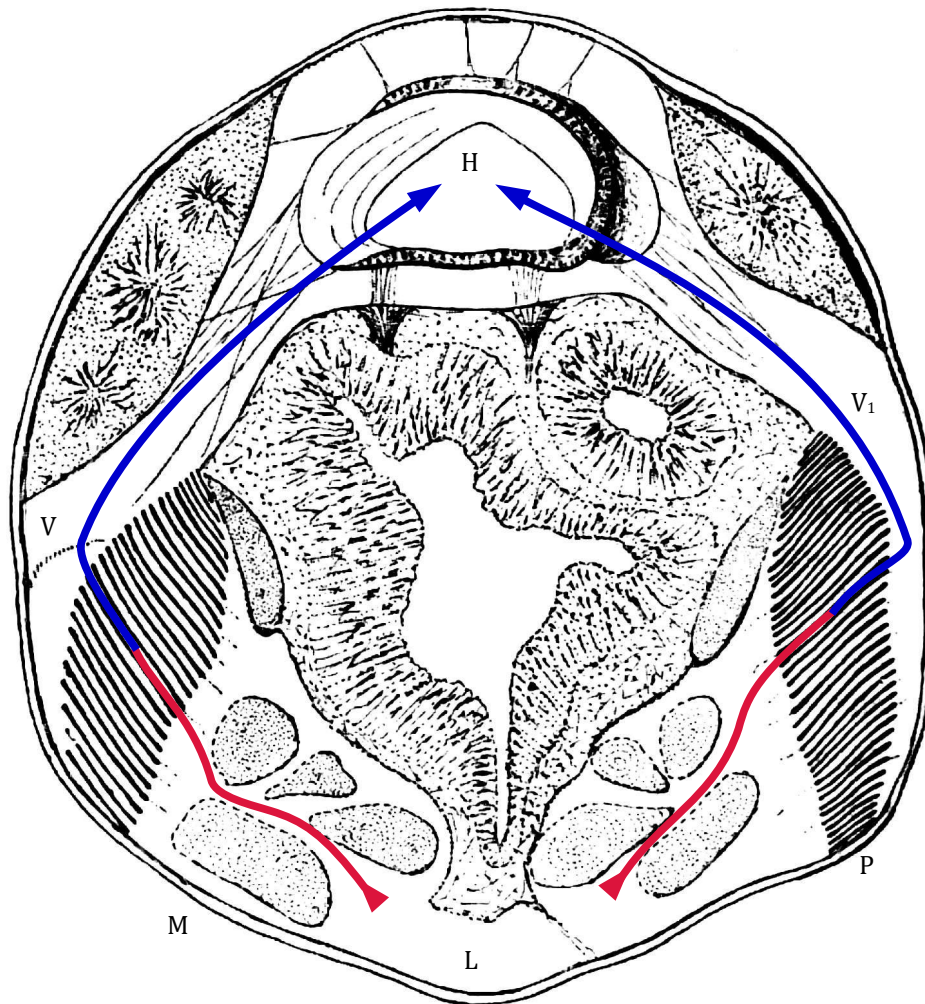


Figure 12. Nearly transverse section of *Pholcus*, viewed from the front; the upper part of the figure, including the heart (*H*) and the pulmonary veins, corresponds to a slightly more posterior region than the lower portion of the figure, where the large ventral sinus (*L*) is represented; the left half of the figure (right side of the animal) corresponds to a slightly more posterior plane than the other half: in the first half, the upper border of the pulmonary vestibule is visible; and the section of the heart passes through the ostial valve, while in the other half, the section passes in front of the ostium. Under the heart, slightly behind the plane of the section, are the origins of the hypocardial ligaments. In *P*, the pulmonary lamellae: the lines correspond to the interlamellar air spaces. *M*, longitudinal muscles, of which the most dorsal is the muscle *M'* of the following figures and Figure 11, and *M* of Figure 10. [The colored arrows have been added to the original figure to highlight the direct of flow from the ventral sinus through the book lung and pulmonary vein (*V*) to the heart (*H*) on either side]

This is an opportunity to point out that in *Pholcus*, we do not find the muscle that C. Börner illustrates, in Araneidae [*Loco citato*, fig. 50, page 101.], attaching to the anterior end of the pulmonary folds and whose contraction, through a mechanism otherwise not well understood, would determine the flattening of the lamellae.

Let us now consider the consequences for the air cavities of the lungs of the facts we have observed: relatively high blood pressure, even in the return sinuses surrounding the lungs, and rhythmic oscillations of this pressure.

There must be an opposing mechanism to the external compression, capable of preventing it from crushing the air cavities (interlamellar spaces and vestibule) by expelling the air present under atmospheric pressure. However, there are no resistant muscles or ligaments that, attached to the lungs, radiate towards fixed external points and whose traction would keep these hollow organs open, with their generally delicate walls. On the other hand, there are unique cuticular structures on the internal walls of the air cavities: small rods that stand perpendicularly to the dorsal surface of the lamellae, and more or less branched trunks whose branches anastomose into a spongy network on the free edges of the lamellae and on the walls of the vestibule [See especially the cited paper by L. Berteaux]. Histologists, by attributing to the small rods the apparent function of keeping the very delicate pulmonary lamellae apart, have partially suspected the role of these more or less rigid structures; but they have not seen, due to artificial shrinkage in preserved organs, that all these chitinous structures come into contact with each other everywhere, even in the vestibule.

From the viewpoint we are considering, the entirety of the air spaces can be compared to a cavity filled with an elastic felt-like material: oscillations of the external pressure necessarily lead to alternating reductions and increases in volume, the successive elements of pulmonary ventilation.

It would be somewhat presumptuous to expect to experimentally verify this explanation of pulmonary ventilation by measuring the changes in the gaps between the pulmonary lamellae, which are deep organs, separated by a few micrometers and oscillating twice per second. But one can think of a simpler verification: demonstrating inspirations and expirations of air through the spiracle, by using a water droplet placed on this orifice to close it with a movable plug. The experiment is not difficult to perform under the microscope. At least in *Pholcus*, it reveals new facts.

First, contrary to what observers of Araneids say, in specimens kept under the microscope, the spiracle is rarely found wide open, and even then, it remains open only for an instant; the posterior face of the orifice swells into a rounded bulge, which fits closely against the bevel of the anterior edge (Figure 14). After some time, however, a collapse of the bulge occurs at the upper part, releasing the dorsal angle of the spiracle and restoring limited communication between the vestibule and the exterior (Figure 14); but this collapsed part of the bulge exhibits a sort of continuous trembling, and the orifice closes again at the slightest stimulation of the animal.

The bulge in question (Figures 11, 15, horizontal section) is a simple hollow fold, inside which only some connective tissue and blood fluid can be observed: its swelling is thus a passive phenomenon, due to an increase in blood pressure in the abdomen, under the influence of the contraction of muscles radiating from the pedicle to the abdominal walls.

The retraction of the upper region of the bulge remains to be explained. Guided by the previous observation, I succeeded in identifying the presence of a small muscle (Figures 14, 15), consisting of a few short muscle fibers, detaching from the large lateral muscle to insert, some (2 or 3) at the very top of the angle of the spiracle, and others (m') a little more numerous, on the inner region of the posterior wall of the vestibule. This small muscle may be the homologue of those that C. Börner has identified in tarantulids.

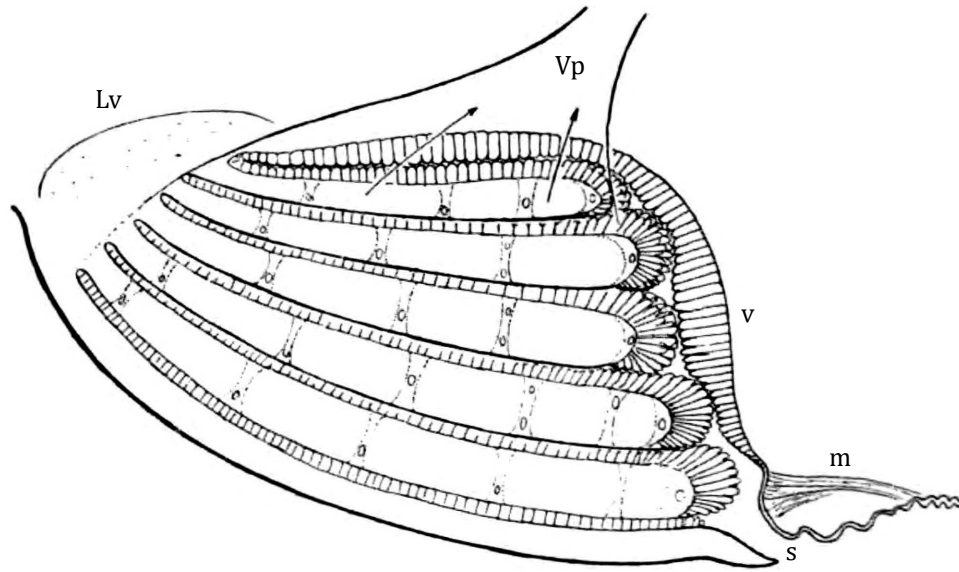
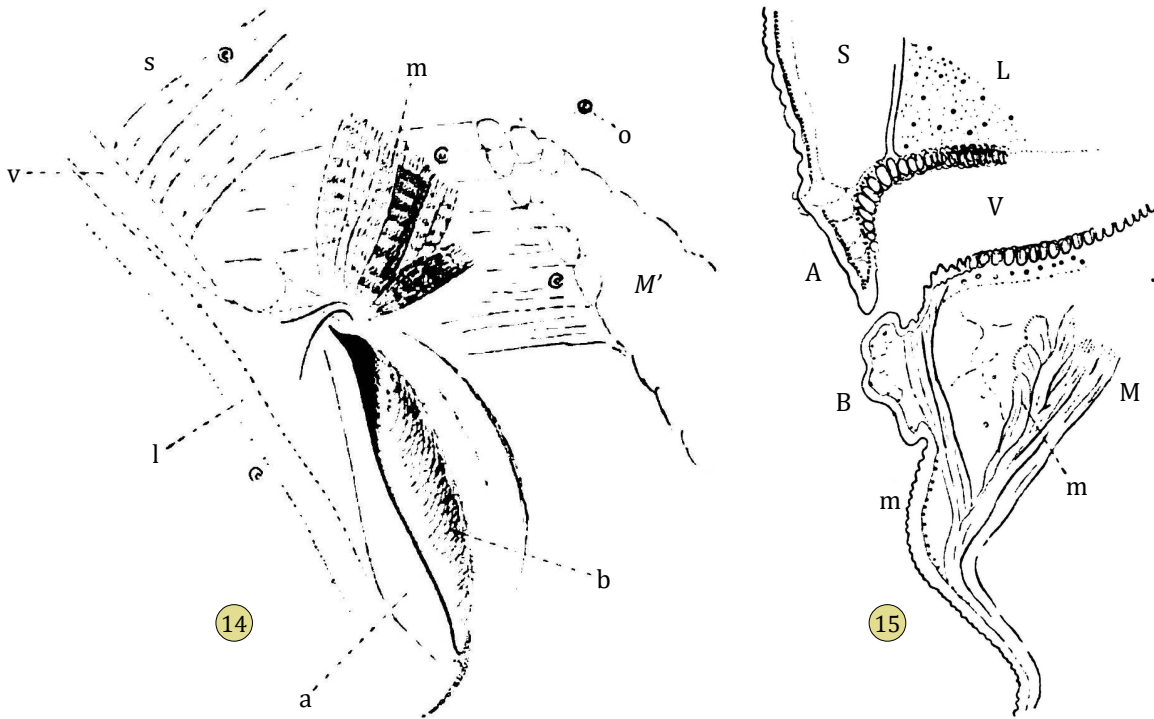


Figure 13. Schematic structure of a lung. It is depicted in a (longitudinal) vertical section, but the spiracle is shown as if on a rather horizontal section: the lamellae, whose number has been greatly reduced, have been considerably thickened in order to visibly indicate their elements: the cuticular layers, the chitinogenic cells, the dorsal face projections, the (simplified) cuticular productions of the free edge, the cellular columns going from one face to the other, and the sinuses. *s*, spiracle; *m*, dilator muscle of the vestibule; *v*, cuticular wall of the vestibule; *Vp*, pulmonary vein; *Lv*, ventral sinus, shown in the background. [There is no reference to this figure in the text]



Figures 14-15. **14**, Left spiracle (X 150) (compare with Figure 8). *a*, anterior border of the spiracle; *b*, posterior bulge capable of closing the orifice; *a*, base of a silk thread. Transparently visible through the integument: *M'*, the lateral muscle; *m*, the small muscle of the vestibule; *s*, bands of the conjunctive sac; *l*, the free edge of the pulmonary lamellae; *c*, the posterior wall of the vestibule. **15**, Horizontal section of the region of the left spiracle, towards its top (slightly lower than Figure 11) (X 230). *A*, anterior border of the spiracle, with its single silk thread; *B*, posterior bulge; *m*, outer fibers of the dilator muscle of the vestibule; *m'*, inner fibers, inserting a little lower; *M'*, lateral muscle; *V*, pulmonary vestibule; *L*, pulmonary lamella, of which the left border of two limiting layers is visible: the small circles correspond to the cellular columns, the points to the projections of the upper face; *S*, posterior part of the sinus from which the pulmonary vein originates.

Therefore, the orifice of the pulmonary vestibule is organized in such a way that it closes during the contraction of flexor muscles of the opisthosoma on the prosoma. However, under these circumstances, the intervention of a small dilator muscle, which contracts in a jerky manner, keeps a restricted communication between the vestibule and the open air. When a drop of water of suitable size for observation is placed on this orifice, one can witness the trembling of the bulge, and a small amount of water enters the vestibule, drawn in by the recoil of the wall. The general phenomenon of inspiration and expiration that one expects is masked by the intervention of the dilator muscle.

It is worth mentioning that this investigation does not require the use of a water droplet. It is noticed that the external surface of the exoskeleton of *Pholcus* is coated with a greasy secretion that, sometimes, accumulates by capillarity in the angle of the spiracle. Observing the deformations and movements of this tiny index is sufficient to study the movements of the orifice. After many attempts, where I strived to avoid any excitation of the spider by a shock to the microscope slide or by breathing on it, I succeeded, with a specimen that had lost all its legs due to autotomy [This legless specimen, kept in a humid chamber, is still very much alive three months after autotomy], in glimpsing for a few moments independent oscillations of the meniscus of the index, which I believe are unrelated to the trembling of the dilator muscle, and they follow a rhythm that is in agreement with that of the heart.

Therefore, we observe that other factors can come into play in pulmonary ventilation, besides the rhythmic oscillations of blood pressure: a small dilator muscle of the vestibule can act as an inspiratory muscle [I mention here, in passing, that bands of the conjunctive sac lining the posterior wall of the vestibule (I have depicted them in Figs. 6, 10, 14) should be considered, due to their elasticity, as passive antagonists to external pressure; they act in the same direction as the internal cuticular structures.]. On the other hand, the contraction of the flexor muscles of the abdomen, especially that of the lateral muscle, may lead to forced expiration. One can verify this by immersing a *Pholcus* in alcohol: the general contraction of muscles is accompanied by the expulsion of a drop of air through the spiracle; then, after the death of the animal and the relaxation of its muscles, it is found that liquid occupies the cavity of the vestibule and a part of the interlamellar spaces, indicating the difference between a maximal expiration and the post-mortem capacity.

Do these occasional factors occur only exceptionally, or does it normally happen at more or less regular intervals that inspiratory and expiratory muscular movements take place to renew the air in the vestibule more efficiently, mixing it with the air in the interlamellar spaces driven by oscillations of cardiac origin? This is a question that I have not been able to elucidate, given the microscopic dimensions of the spiracle and the difficulties mentioned earlier.

Pholcus phalangioides does not possess tracheae. The season has not yet allowed me to study tracheal ventilation in appropriate species. It is provisionally permissible to assume that the ventilation mechanism is analogous to that of the lungs.

General considerations

Upon the first examination of the circulatory system of *Araneus* and *Pholcus*, one is struck by the significance of the anterior artery, whose caliber is remarkably larger than that of the lateral and posterior arteries [The dimensions shown in my drawings are measured from sections; they are probably more accurate than the data provided by injections.]. The majority of the blood propelled during each cardiac systole flows to the prosoma, and the main portion of the circulatory system is represented by the cycle: heart, prosoma, lungs, pulmonary veins, ostium I. Hence, the pulmonary veins are highly developed, and the anterior ostia are the most important of the three pairs of cardiac ostia, causing the

dorsal vessel to shift forward in the abdomen. All this indicates, physiologically, that oxygenated blood from the lungs is distributed almost exclusively to the regions of the body, prosoma, and anterior part of the opisthosoma [In fact, apart from a few insignificant muscles in the anal region, all the striated muscles of *Pholcus* are located in front of the lungs and the genital orifice.], which include the nerve centers and locomotor muscles: this phenomenon is analogous to circulation in other animals in the animal kingdom.

The blood that the heart sends through the opisthosomal veins can return to it without passing through the lungs. According to Causard, in the forms he injected, there is an extensive cavity surrounding the fibers of the opisthosomal sac, extending below and even above the pericardium when, as in the case of *Araneus*, it is covered by the digestive gland. This large peripheral cavity receives blood coming from the digestive gland. According to Causard, this provides a pathway for venous blood to re-enter the pericardium without passing through the lungs. There is no doubt about this for very young spiders, where blood cells can be observed entering the pericardium following the depressions on the surface of the digestive gland (corresponding to the exocardial ligaments) in front of the middle and posterior ostia. Injection results in spiders suggest that this may still occur in adults; the injected material can infiltrate the subcutaneous cavity between the fibrils of the exocardial ligaments, indicating a possible infiltration pathway to the pericardium. However, there is no wide-open canal communication, and the amount of blood following these return paths is certainly low, according to Causard. My sections of *Pholcus* show that the subcutaneous cavity may well be, in many regions, a virtual cavity distended by injections; on the other hand, as seen in my drawings, the two pairs of posterior lateral veins described by Causard in young individuals of other species persist in adults. These veins constitute serious return pathways to the heart for blood coming from the opisthosomal arteries. Therefore, this blood completes a particular cycle, but it is evident that it partially mixes with the pulmonary blood, both in the heart and in the pericardial cavity.

This semi-independence of the two circulatory cycles and the functional relationship between the lungs and the organs in the anterior region of the spider's body explain the constant position of the lungs at the very anterior part of the abdomen.

The interdependence of the respiratory organs and the heart is further highlighted when comparing these systems in arachnids with those of another group in the same phylum, the insects, which have evolved in a different direction.

In insects, the respiratory organs, the tracheae, are not confined to a restricted space; they branch out extensively, and the air, as often described, seeks the blood in the farthest corners of the organism. However, if one observes the heart pulsations in an Insect like the cockroach or the water beetle, it is striking how comparatively insignificant these contractions are compared to the incessant movements of the intestinal convolutions. This observation convinces us that the mixing of abdominal blood is much more a result of the peristaltic movements of the intestine rather than the activity of cardiac systole. On the other hand, the respiratory movements, which are ample and seemingly powerful, regularly compress the abdominal contents, suggesting that they play a more significant role than the heart in facilitating blood exchange between the abdomen and the thorax. It gives the impression that the dorsal vessel is, in large insects at least, a regressive organ, serving mainly to draw blood from the abdomen and then discharge it through its single artery into the cephalic region, which is less affected by respiratory movements due to the distance and limited development of air sacs.

I am inclined to believe, as a guiding hypothesis for future research, that the development of tracheae has led to the regression of the dorsal vessel in insects. On the other hand, in arachnids, no such influence has been observed, and the dorsal vessel must have retained its role as a propulsive organ of the circulatory

fluid. Moreover, the reduction of respiratory organs in arachnids has turned them into a highly resistant spongy body, increasing the workload of the heart, which has maintained, or acquired, the volume that we observe in it.

ORIGINAL FRENCH VERSION

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 [F. PLATEAU. *Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. Mém. de l'Acad. roy. de Belgique, t. XLV, 1884.*], 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 [F. PLATEAU. *De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Archives de biologie, t. VII, 1887 (p. 344).*], „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 la 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" [*Loco citato, p. 346.*]. Mais on se rabat sur des hypothèses, dont la principale remonte à J. MacLeod [MacLeod. *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Archives de biologie, t. V, 1884.*]: les changements de capacité des poumons seraient dûs aux 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. MacLeod 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 [L. Berteaux. *Le poumon des Arachnides. La Cellule, t. V, 1889.*]. D'autre part, C. Börner, se séparant de cette opinion pour ainsi dire classique, décrit, dans son mémoire sur les Pédipalpes [C. Börner. *Beiträge zur Morphologie des Arachnides. 1. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Heft 42, 1904 (fig., 50, p. 101).*], 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 Rijnberk, 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. [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.]

1. *Epeira diadema*

Familiarisé avec les méthodes de travail et de raisonnement de 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 par fois de mouvements analogues des palpes ou d'une patte.

La saison m'a fait débiter avec des Epéires, 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 de projections" de Plateau, méthode trop simpliste pour le cas actuel [Une lanterne magique projetait sur un écran une silhouette agrandie de l'animal.]: 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 [Voici le moyen qui m'a permis de réaliser simplement semblable ligature: on attache par un noeud 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 noeud 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 in tempestif] 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 Epéire, fixé 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 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 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 [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 Schimkevitch, Etude sur l'anatomie de l'Épéire (*Annales des Sciences naturelles*, sér. 6, 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.] explique, l'origine de ces phénomènes.

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

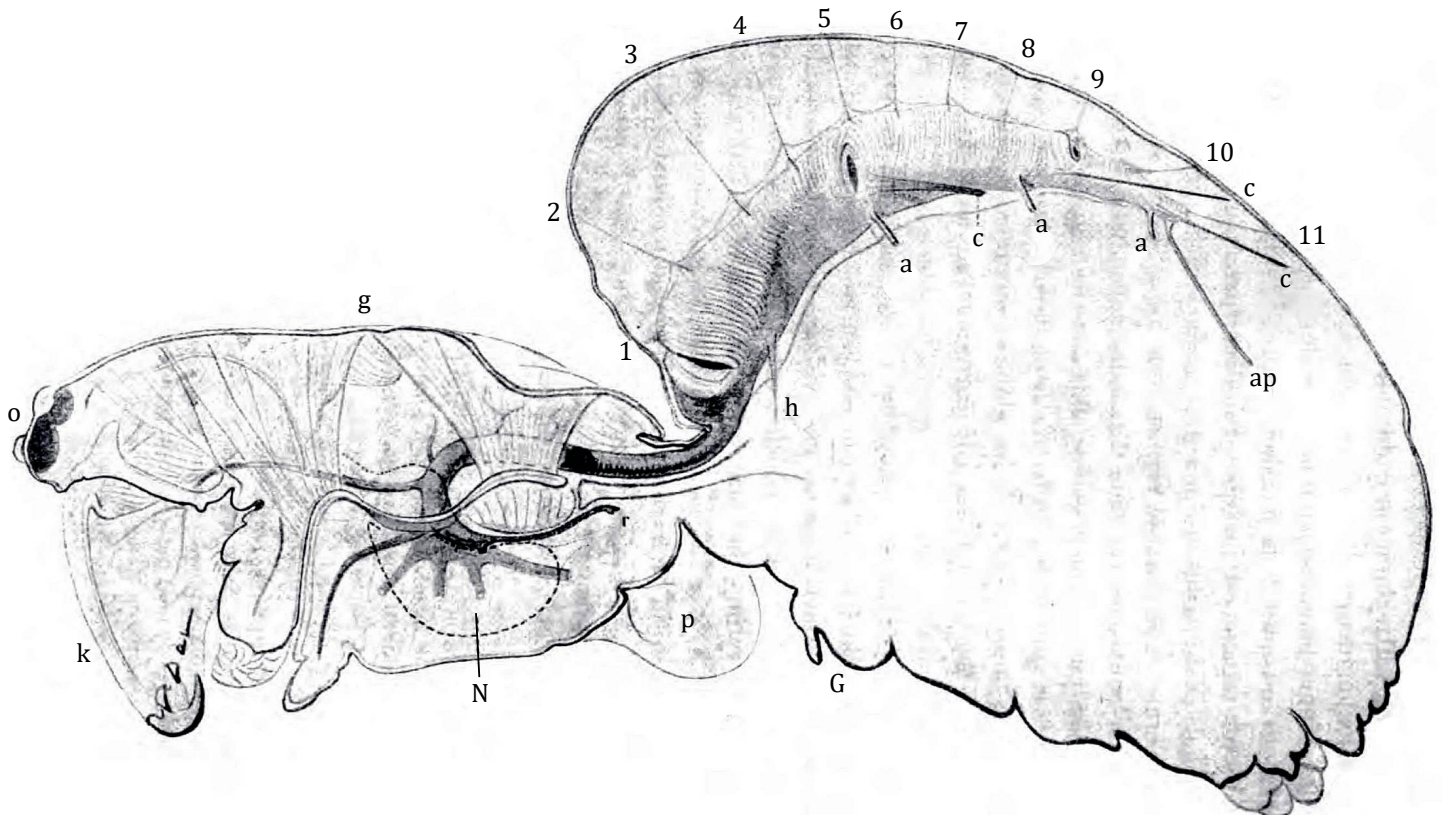


Fig. 1. *Epeira diadema*. Vue sagittale, montrant le cœur, le péricarde, les ramifications principales de l'aorte antérieure. G, orifice génital femelle; p, base de patte postérieure; N, masse nerveuse; k, chélicère droite; o, yeux; g, glande vénémeuse; 1-11, ligaments épicaudiques; c, ligaments commissuraux; h, ligament hypogastrique; a, trois artères latérales; ap, artère postérieure.

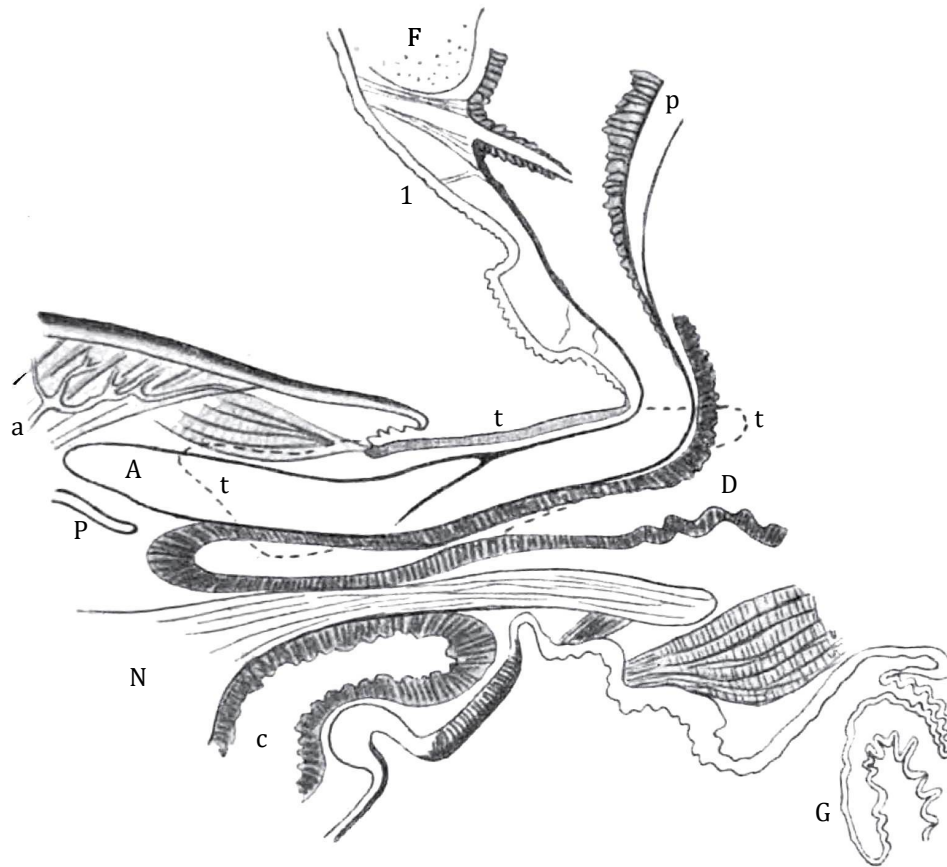


Fig. 2. *Epeira scolopetaria*. Coupe sagittale de la région du pédoncule abdominal (X 50). I, Pylocarde antérieur, avec sa valvule et les ptéripyles; 1, ligament épïcardique antérieur; F, lobe du foie; p, cavité péricardique; t, selle chitineuse tergale, couvrant l'artère (en pointillé, la projection 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-oesophagienne; c, caecum du tube digestif; D, tube digestif; G, appendice génital ♀. [Il n'y a aucune référence à cette figure dans le texte]

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):

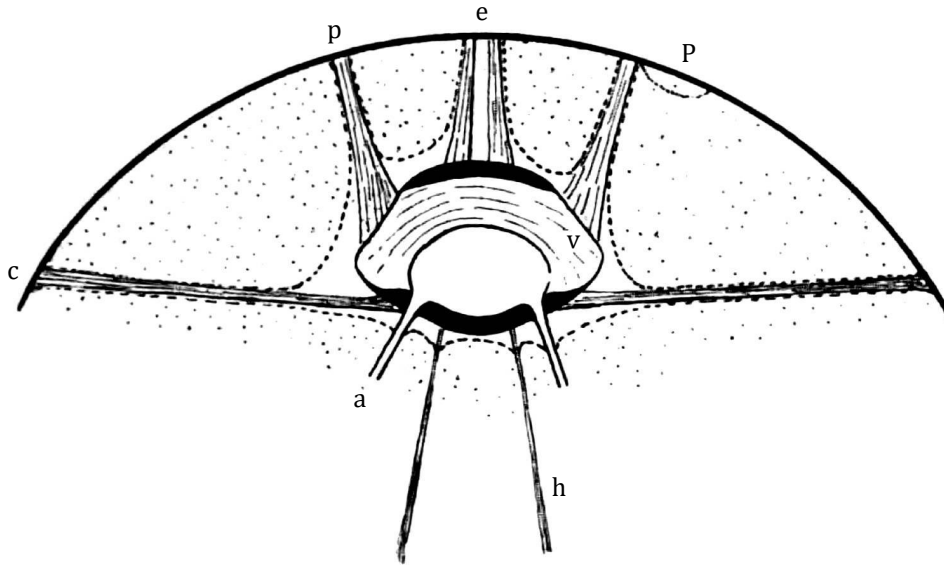


Fig. 3. Coupe transversale schématique du cœur d'*Epeira*, au niveau de la 2^e paire de pylocardes; *v*, une lèvre musculaire du pylocarde s'unissant avec la lèvre correspondante du côté opposé pour former un voile transversal incomplet; *e*, ligaments épocardiques; *p*, ptéripyle; *P*, insertion dorsale du pilier abdominal antérieur; *c*, ligament commissural, supposé ramené dans le plan transversal; *a*, artère latérale; *h*, ligament hypocardique.

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, qui Causard désigne du nom de *ligaments exocardiques*. 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 ailles" 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 il 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 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 [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.]: 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 1/125 de millimètre, à chaque secousse du rythme cardiaque. Elle indique que le début de la systole détermine dans la portion sousjacent 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 phalangioides*.

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 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.

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

[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.]; 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 résultant des contractions du cœur. Il convient d'examiner préalablement l'anatomie de l'organe central de la circulation [La figure que donne Schimkevitch 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.].

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.

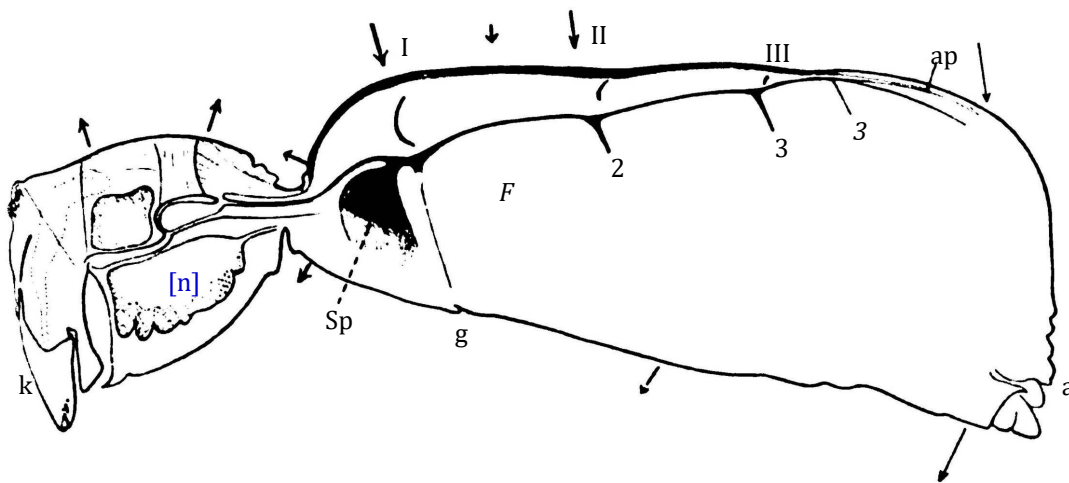


Fig. 4. *Pholcus* ♂, vue sagittale (X 15). *k*, chélicère droite; *n*, ganglion nerveux sous-oesophagien; I, II, III, pylocardes; *ap*, artère postérieure; 2, 3, lames conjonctives latérales; 3, artère latérale postérieure; *a*, anus; *g*, orifice génital, et au-dessus, ligament hypocardique; *Sp*, lacune pulmonaire. Voir, pour l'explication des flèches, la note en bas de la page 243 [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.].

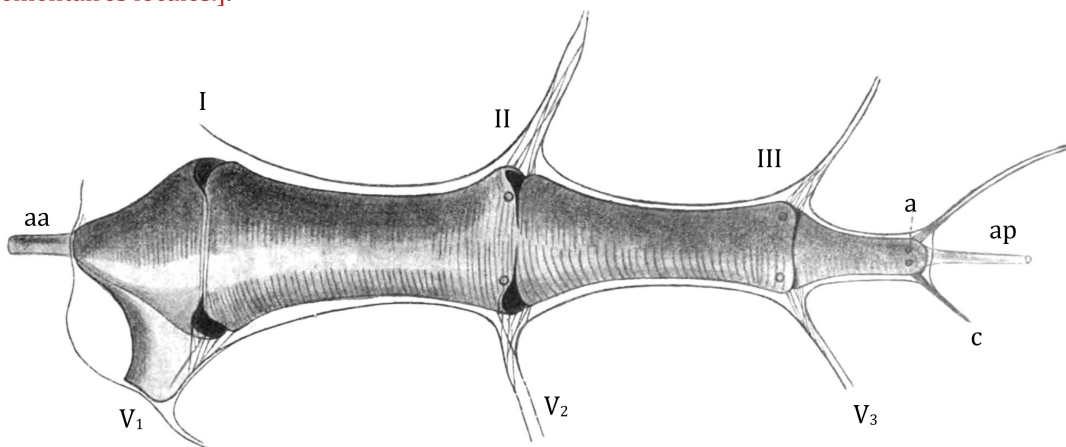


Fig. 5. Cœur de *Pholcus*, vu dorsalement (X 50). I, II, III, pylocardes avec leurs ptérypyles; *aa*, aorte antérieure; *ap*, artère postérieure; les origines des 3 paires d'artères latérales sont supposées vues par transparence; *a*, 3^e paire; *V*₁, veine pulmonaire, indiquée sur une coupe horizontale passant au niveau des pylocardes antérieures; *V*₂, *V*₃, deux veines latérales et ptérypyles; *c*, ligament commissural postérieur.

La portion musculaire des parois du cœur ne comprend que les 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 vent Schimkevitch, 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 ptéripylaires 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 *Epéires*, 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.

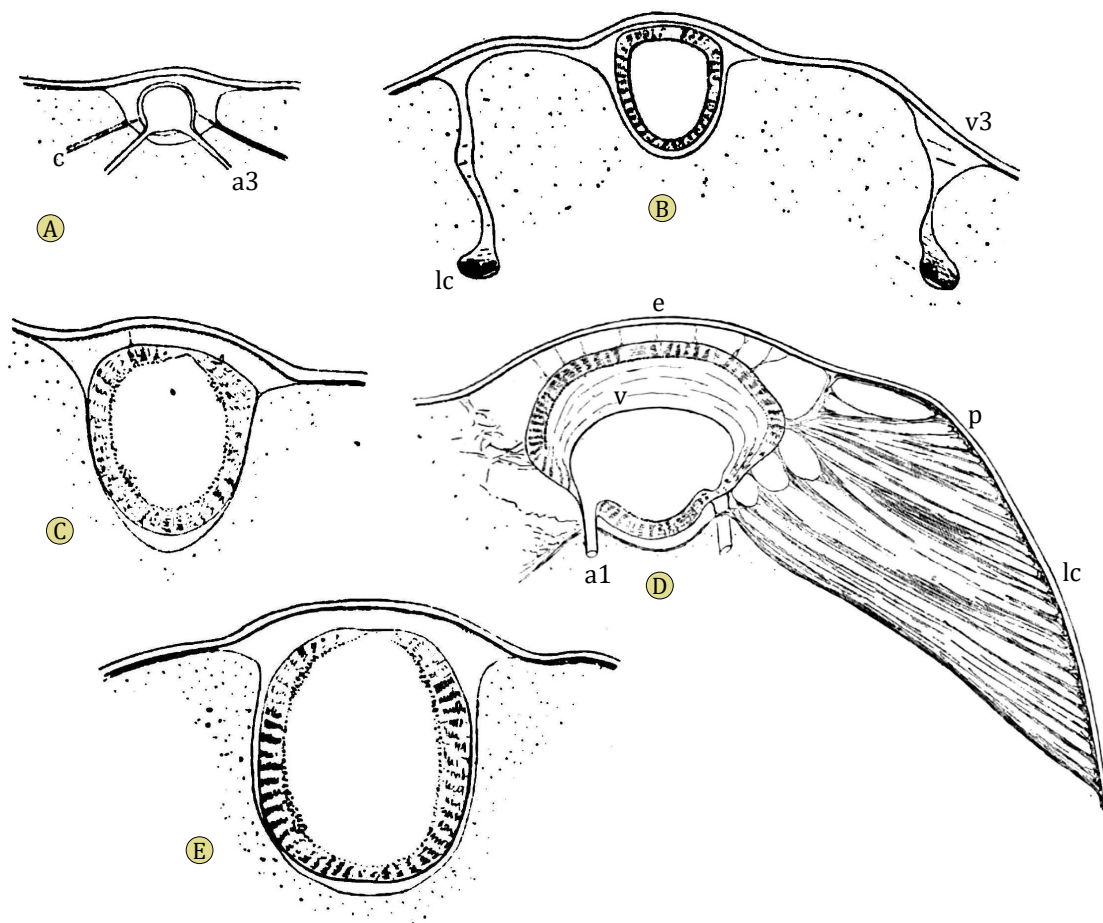
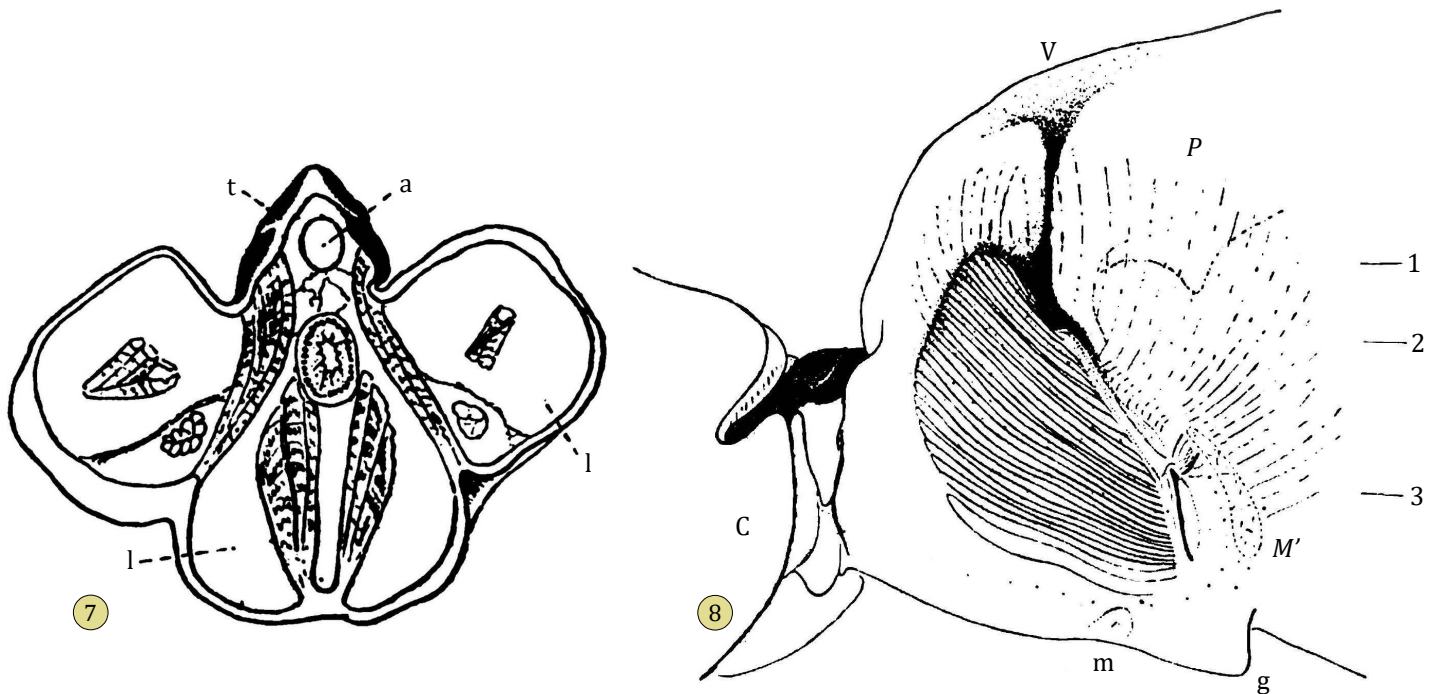


Fig. 6. Coupes transversales de la région cardiaque chez *Pholcus*, à différents niveaux (X 75). A. Au niveau de l'origine des artères latérales postérieures. a_3 , artère latérale postérieure; c , ligament commissural. B. En arrière des pylocardes III. v_3 , 3^e sinus latéral gauche; c , partie inférieure de la lame conjonctive, noyée dans ce sinus. C. Au milieu de l'espace compris entre les pylocardes III et II. 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 ptéripyles et les ligaments commissuraux (on a emprunté les diverses portions de cette lame, à direction oblique, à plusieurs coupes successive). E. A mi-distance entre les pylocardes II et I.



[Figs. 7-8] Fig 7. *Pholcus*. Coupe transversale du pédoncule abdominal (X 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. Fig. 8. *Pholcus*. Vue sagittale de la région pulmonaire gauche (X 40). *C*, céphalothorax, limité par une section verticale; *m*, insertion musculaire; *g*, orifice génital mâle; *M'*, insertion du muscle latérale; *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 de coupes des fig. 9, 10, 11. [Il n'y a aucune référence à ces chiffres dans le texte]

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 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 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 $\frac{1}{15}$ 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:

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 immédiatement en arrière du pédoncule prouvent que la pulsation cardiaque est sensible dans la grande lacune abdominale où se rassemble le sang du céphalothorax, avant de passer dans les poumons [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.]; 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 maintient en extension la cavité péricardique [Chez les Crustacés et chez les Insectes, c'est la rigidité des téguments, plus solides, qui contrebalance la traction des ligaments suspenseurs du cœur]. 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 [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)]. 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 permanent: dans le 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*. [A. J. Carlson, *The nervous origin of the Heart-beat in Limulus*. (*American Journal of Physiology*, Vol. XII, 1905).] 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 et des Insectes notamment. On dit souvent [Des auteurs récents, comme Popovici-Bazosanu (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.]

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 [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.]. 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 distension 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 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 du 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 [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.].

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 systole, vers l'intérieur de la cavité sanguine, d'une secousse brusque toute semblable à celle des parois hépatiques du péricarde lui-même [L'amplitude en est de l'ordre du centième de millimètre.]. 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.

B. Circulation et ventilation pulmonaires.

De la dépression systolique dans la cavité de péricarde et dans les veines pulmonaires résulte donc une aspiration vers le cœur du sang contenu dans les veines pulmonaires et, partant, dans l'ensemble des lacunes pulmonaires. L'examen direct, avec un éclairage convenable [Voir la note 1 de la page 240], 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.

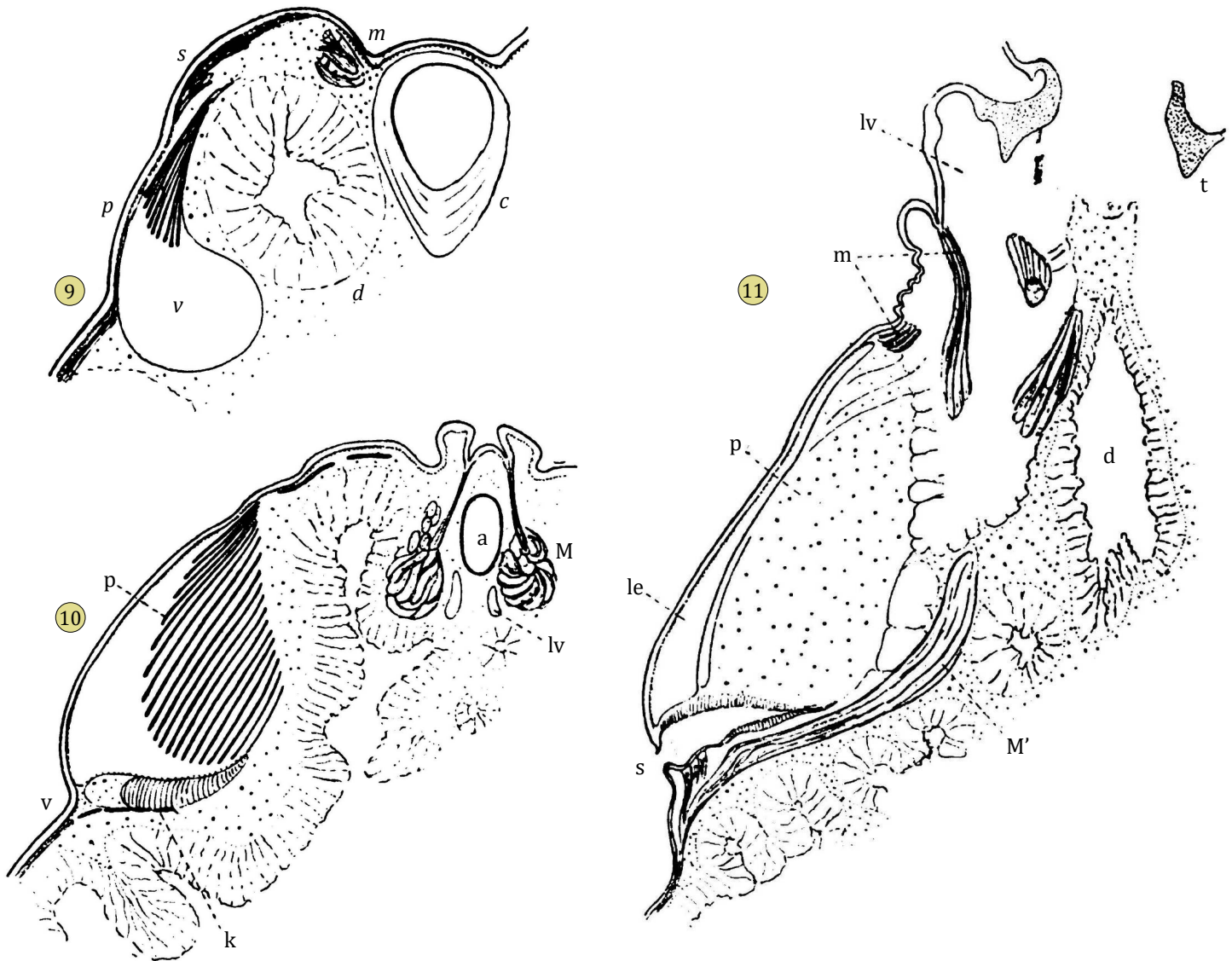
Mais une observation très aisée révèle un phénomène plus intéressant: la diminution d'épaisseur des lamelles pulmonaires - ou plutôt le tassement du système de ces lamelles - à chaque contraction du cœur. Comme elles reviennent ensuite à leur volume primitif, on aperçoit, à travers les téguments, la 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, 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 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 celle n'expliquerait point le synchronisme 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.



[Figs. 9-11] Fig. 9. Coupe à peu près horizontale de *Pholcus*, au niveau du sommet du poumon gauche (X 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. Fig. 10. Coupe parallèle à 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. 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.

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

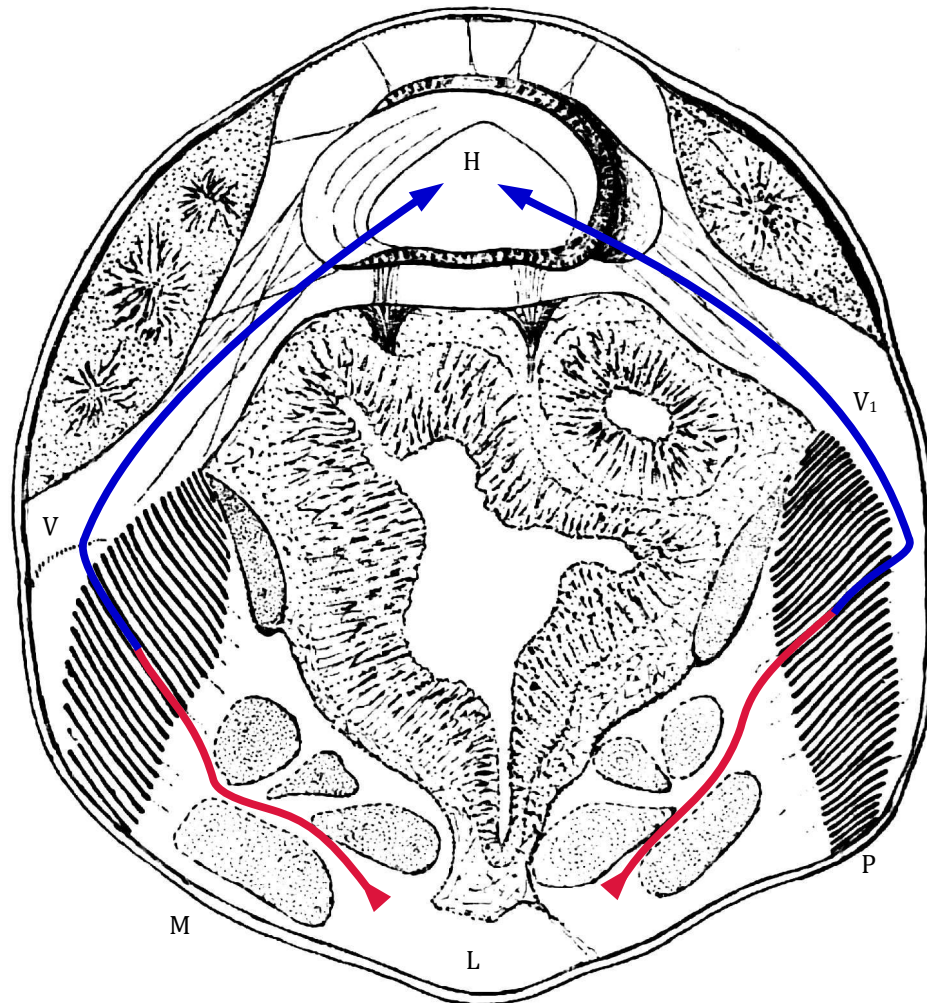


Fig. 12. Coupe à peu près transversale de *Pholcus*, vue d'avant; la partie supérieure de la figure, comprenant le cœur *H* et les veines pulmonaires, correspond à une région un peu plus postérieure que la portion inférieure de la figure, où est représentée la grande lacune ventrale *L*; la moitié de 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 feute 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. [Les flèches colorées ont été ajoutées à la figure originale pour mettre en évidence le flux direct de la lacune ventrale (sinus) à travers le poumon du livre et la veine pulmonaire (*V*) vers le cœur (*H*) de chaque côté]

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 [*Loco citato*, fig. 50, page 101.], sur l'extrémité antérieure des feuillets 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 poumons,

des faits que nous avons constatés: pression sanguine relativement élevée, même dans les lacunes de retour entourant les poumons, oscillations rythmiques de cette pression

Il doit exister un mécanisme antagoniste 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 poumons, 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 tigelles 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 [Voir spécialement le mémoire cité de L. Berteaux]. Les histologistes, en attribuant aux tigelles 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 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 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 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.

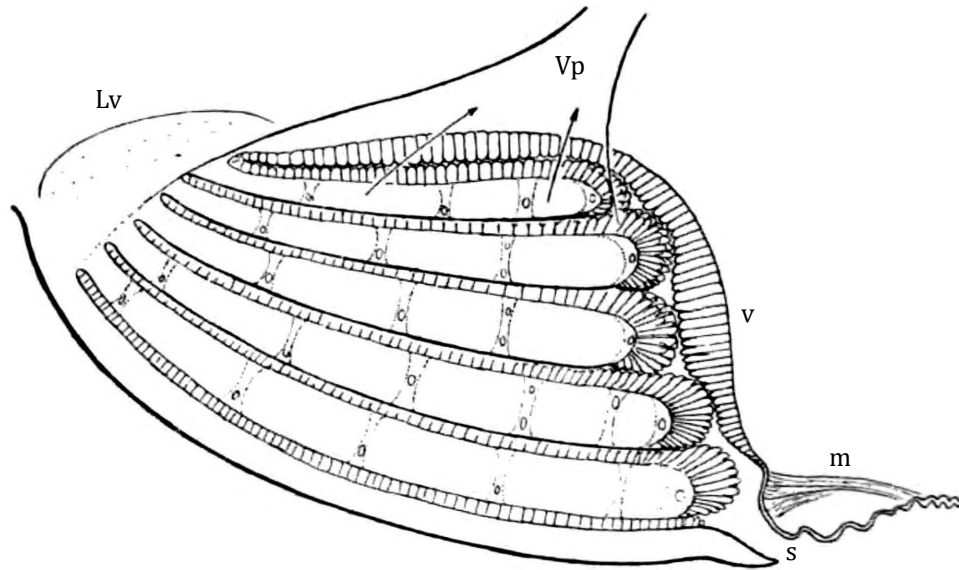
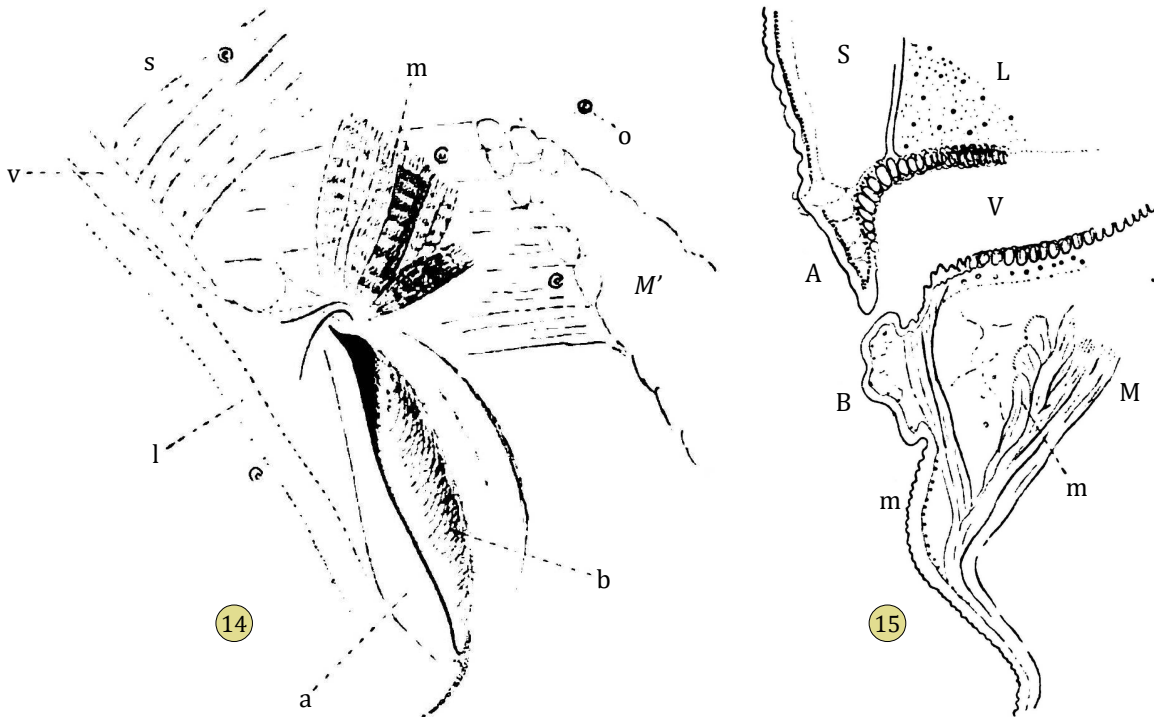


Fig. 13. Structure schématique d'un poumon. On l'a figuré en section (longitudinale) verticale, mais le spiraculum est figuré comme sur une coupe plutôt horizontale: on a donné aux lamelles, dont le nombre a été fortement réduit, une épaisseur fort amplifiée, dans le but de pouvoir en indiquer visiblement 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. [Il n'y a aucune référence à cette figure dans le texte]



[Figs. 14-15] Fig. 14. Spiraculum gauche (X 150) (comparer à la fig. 8). *a*, bord antérieur du spiraculum; *b*, bourrelet postérieur pouvant fermer l'orifice; *a*, 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; *c*, la paroi postérieure du vestibule. Fig. 15. Coupe horizontale de la région du spiraculum gauche, vers son sommet (un peu plus bas que la fig. 11) (X 230). *A*, bord antérieur du spiraculum, avec sa soie unique; *B*, bourrelet postérieur; *m*, fibres extérieures du muscle dilatateur 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 de deux couches limitantes: les petits cercles correspondant aux colonnettes cellulaires, les points aux tigelles de la face supérieure; *S*, partie postérieure de la lacune d'où naît la veine pulmonaire.

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 ce 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 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 [Cet exemplaire apode, maintenu dans une chambre humide, est encore très vivant trois mois après l'autonomie.], à apercevoir pendant quelques instants des oscillations du ménisque de l'index indépendantes, je pense, des trémulations du muscle dilateur, 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 dilateur du vestibule peut jouer le rôle de muscle inspirateur [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.]. 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 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 *Epeira* et de *Pholcus*, par l'importance de l'artère antérieure, dont le calibre dépasse singulièrement celui des artères latérales et de l'artère postérieure [Les dimensions portées sur mes dessins sont mesurées sur des coupes; elles sont probablement plus exactes que les données fournies par des injections.]; 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 de 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'abdomen [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.], 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 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.

Willem & Bastert 1918

Willem & Bastert 1918. V. Willem and C. Bastert. 1918. Essais d'inscription des pulsations cardiaques chez araignée. Archives néerlandaises de physiologie de l'homme et des animaux 2: 285-289.

NEW ENGLISH TRANSLATION

Heartbeat recording studies in a spider, by V. Willem and C. Bastert. (Laboratory of Physiology, University of Amsterdam).

One of us, during research on spiders [V. Willem. *Observations on the blood circulation and pulmonary respiration in spiders. Dutch Archives of Human and Animal Physiology, volume 1, 1917; p. 226.*], studied the conditions of blood movement in vessels and blood spaces through certain rhythmic deformations of the animal's body.

In *Pholcus*, the main subject of these observations, one can see the entire abdomen oscillating around its pedicel and lowering during the cardiac systole; one can see various appendages, especially the legs, beating to the rhythm of the heartbeat when they are free. Furthermore, what is more informative is that the relatively less rigid integuments of certain body regions undergo rhythmic deformations that provide information about the changes in pressure within the blood spaces they immediately cover.

The diagram below [Figure 1] [This diagram is Figure 4 from the aforementioned paper.], representing a sagittal section of *Pholcus*, indicates, through arrows, the direction and magnitude, magnified by 25 times, of these movements. Thin lines correspond to the oscillations of the abdomen; thicker lines correspond to local deformations of the roof of the pericardial sinus, the region covering the aorta, the dorsal part of the cephalothorax, and the ventral abdominal cavity.

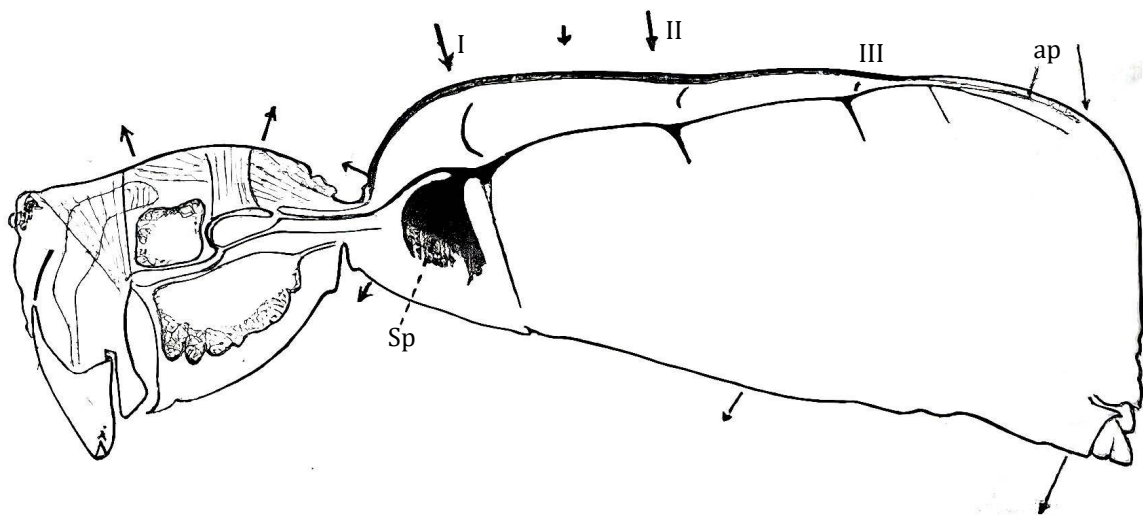


Figure 1. Sagittal view of *Pholcus* ♂, X 15. I, II, III, pylocardium of the heart; *ap*, posterior artery; *Sp*, lung sinus. - The arrows indicate the direction and the size (on a scale 25 times larger than that of the drawing itself!) of the displacements of some points of the middle region of the body. The three thin lines shown for the posterior half of the abdomen correspond to the vertical swing of the abdomen; the thick lines correspond to local deformations.

These displacements and deformations were measured under the microscope. We thought it might be possible to demonstrate them objectively, that is to say, to record them. As they are too delicate to allow registration by the usual graphical method, we thought of projecting and photographing the enlarged silhouette of the studied region onto a screen.

The animal, properly oriented under the objective of a microscope, was strongly illuminated from below using light from the voltaic arc of a powerful projection apparatus. Through prisms functioning by total reflection, we projected a silhouette image with a vertical boundary onto the slit of the fall device of an Einthoven wire galvanometer.

We sought to refine this technique because it is a novel combination of known processes and because we see it as a method that will enable recording movements that are too minimal or too weak to move recording levers (such as the respiratory movements of small insects, for example) and to address questions that were hardly ventured into before. But we find ourselves at present held up by a shortage of suitable photographic plates and above all by the lack of voltaic lamp pencils. As it may be a long time before we can complete the series of measurements, we are now publishing the typical results that we have obtained.

Figure 2 shows a graph provided by the distal region of the last segment of a leg from the first pair. The spider was fixed with all its legs brought back onto its back and held on a cork plate; the studied region extended beyond the edge of the plate to receive the beam of light. The lens used is A. de ZEISS; no ocular; the magnification obtained is 120x. The segment of the leg produced a main shadow, and the setae formed narrower shadows, some of which are represented as fine lines on the graph.

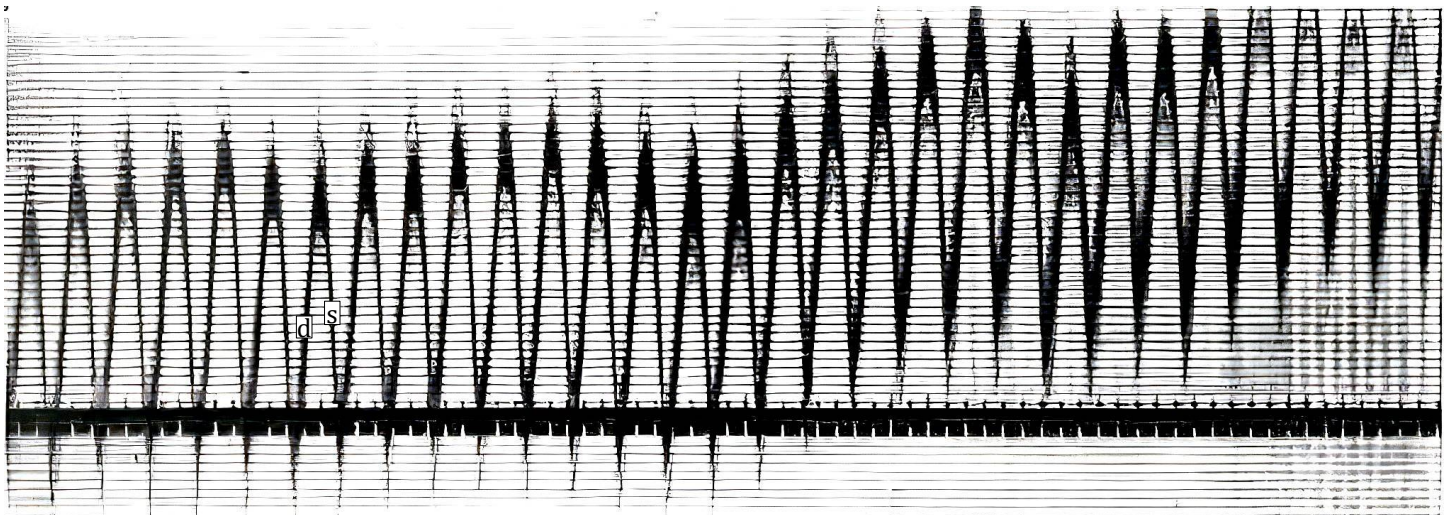


Figure 2. Movement of the extremity of a leg I, X 120. Time in fifths of a second. *s*, systole; *d*, diastole.

As previously mentioned (*loc. cit.* p. 228), the angles formed by two successive segments of a leg open under the influence of increased internal pressure resulting from the cardiac systole and then close again, thus rhythmically changing the position resulting from the balance between the tensions of the flexor and extensor muscles in a resting leg. Each element of the graph shows, as expected, that the systolic extension of the leg is faster than the diastolic flexion, thus constituting a tracing of the heartbeat, attenuated and delayed to an extent that we have not yet been able to determine.

In the case considered, the frequency of the pulses is 116 per minute, a figure somewhat lower than the average. The graph also indicates periodicity in the pulses: they occur in groups of 8 to 10, and a careful examination shows that within each group, there is a gradual transition from larger and more spaced-out pulses to shorter and smaller excursions, and vice versa.

Figure 3 shows a graph depicting the oscillations of the end of the abdomen. The spider was fixed by its legs brought together on the dorsal side, and the abdomen, suspended freely, was exposed (as well as the cephalothorax) to the beam of light. This exposure resulted in minimal heating of the body, which led to an acceleration of the heartbeats: the frequency rose to 215 per minute.

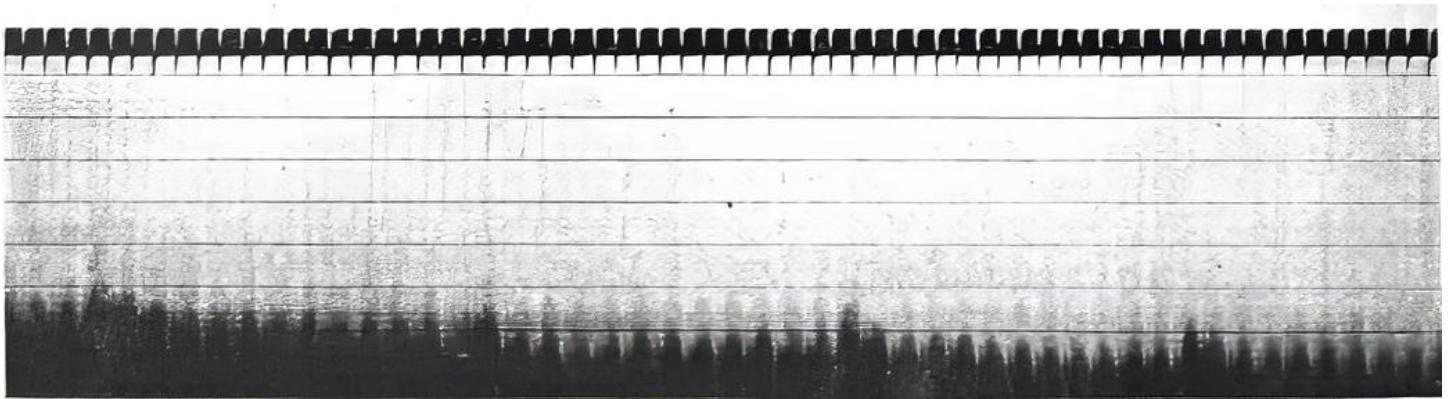


Figure 3. Swings of the extremity of the abdomen, X 120. Time in fifths of a second.

The main silhouette corresponds to the ventral edge of the posterior end of the abdomen, and the additional tracings correspond to the shadows of variously overlapping setae.

As shown in the aforementioned paper (p. 229-233), the swinging of the abdomen is also a consequence of the cardiac pulsations, and its sagging during the systole is mainly due to the straightening of the aorta (Figure 1, *a*) under the influence of the increase in internal pressure.

It can be seen that this swinging of the abdomen consists of complex movements, starting with a very rapid jerk, followed by a slower oscillation. The explanation for this duality of the curve element should not be difficult: the tracing provided by the chronograph shows the same phenomenon; it is itself composed of analogous elements: a rapid beat superimposed at the beginning of a slower swing. Now, the accessory element in the movement of the chronograph's rod is an elastic ripple resulting from the impact received, with each triggering, by the rod that activates the screen rod. Similarly, for the abdomen: the rapid oscillation results from the fact that the abdominal mass, fixed by the tension of the muscles that connect it to the cephalothorax, receives a quick impulse at the beginning of each systole.

This elastic oscillation is seen to vary among different individuals, depending on the mode of abdomen suspension, the frequency of cardiac pulsations, and especially the blood pressure.

The two types of obtained graphs objectively testify, on an amplified scale, to the abrupt nature of the cardiac systole of spiders, as one can directly observe it in more or less transparent individuals.

The graph provided by the abdomen, in turn, reveals a periodicity of the cardiac pulsations that seems to coincide with what was observed in the leg tracings. The groups here consist of 12-13 pulsations, which differs from Figure 2, possibly in relation to the observed difference in frequency itself. We still do not know the possible cause of this secondary periodicity.

We had intended to record, through the same process, the smaller superficial deformations marking changes in pressure in various blood spaces; we would have liked to attempt the simultaneous recording of two movements, to measure the synchronism of the various consequences of the cardiac pulsation. However, obtaining such tracings requires stronger magnifications, intense light, and our experiments are currently suspended.

ORIGINAL FRENCH VERSION

ESSAIS D'INSCRIPTION DES PULSATIONS CARDIAQUES CHEZ UNE ARAIGNÉE, PAR V. WILLEM et C. BASTERT. (LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ D'AMSTERDAM).

L'un de nous, à l'occasion de recherches sur les Araignées [V. WILLEM. *Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées. Archives néerlandaises de physiologie de l'homme et des animaux, tome 1, 1917; p. 226*], a étudié les conditions du mouvement du sang dans les vaisseaux et dans les lacunes sanguines, au moyen de certaines déformations rythmiques du corps de l'animal.

Chez *Pholcus*, qui a été particulièrement l'objet de ces observations, on voit tout l'abdomen osciller autour de son pédoncule et s'abaisser au moment de la systole cardiaque; on voit les divers appendices, et surtout les pattes, quand ils sont libres, battre la mesure du rythme cardiaque; on voit, ce qui est plus instructif, les téguments relativement peu rigides de certaines régions du corps subir des déformations rythmiques qui renseignent sur les modifications de la pression dans les espaces sanguins qu'ils recouvrent immédiatement.

Le schéma ci-dessous [Fig. 1] [Ce schéma est la fig. 4 du mémoire cité.], représentant une coupe sagittale de *Pholcus*, indique par des flèches la direction et la grandeur, à une échelle 25 fois trop grande, de ces mouvements. Des traits minces correspondent aux oscillations de l'abdomen; des traits plus gros, aux déformations locales du toit du sinus péricardique, de la région couvrant l'aorte, de la partie dorsale du céphalothorax, de la lacune abdominale ventrale.

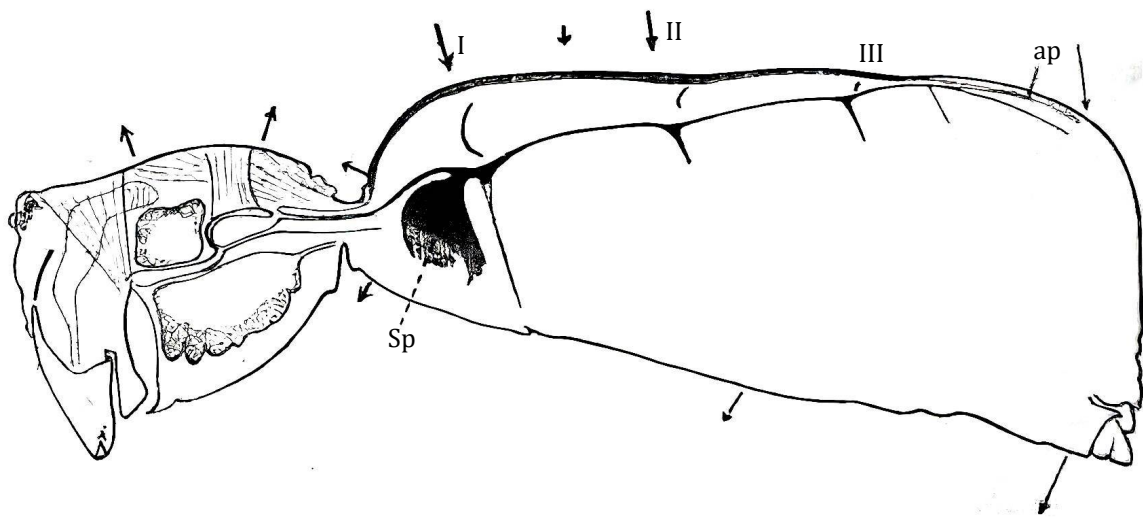


Fig. 1. Vue sagittale de *Pholcus* ♂, X 15. I, II, III, pylocardes du cœur; *ap*, artère postérieure; *Sp*, lacune pulmonaire. - Les flèches indiquent la direction et la grandeur (à une échelle 25 fois plus grande que celle du dessin lui-même!) des déplacements de quelques points de la région médiane du corps. Les trois traits fins indiqués pour la moitié postérieure de l'abdomen correspondent au balancement vertical de l'abdomen; les traits gros correspondent aux déformations locales.

Ces déplacements et déformations avaient été mesurés sous le microscope. Nous avons pensé qu'il serait peut-être possible de les montrer objectivement, c'est-à-dire de les enregistrer. Comme ils sont trop délicats pour permettre une inscription par la méthode graphique ordinaire, nous avons songé à projeter et à photographier sur un écran la silhouette agrandie de la région étudiée

L'animal étant convenablement orienté sous l'objectif d'un microscope, on l'éclairait fortement, par en dessous, au moyen de la lumière provenant de l'arc voltaïque d'un fort appareil à projection; et, au moyen de prismes fonctionnant par réflexion totale, on projetait une image-silhouette à limite verticale sur la fente du valapparaat d'un galvanomètre à fil d'Einthoven.

Nous avons cherché à mettre cette technique au point, parce que c'est une combinaison nouvelle de procédés connus et parce que nous y voyons une méthode qui permettra d'enregistrer des mouvements trop minimes ou trop faibles pour mouvoir des leviers enregistreurs (tels, par exemple, les mouvements respiratoires de petits Insectes...) et de résoudre des questions qu'on n'a guère osé aborder antérieurement. Mais nous nous trouvons actuellement arrêtés par la pénurie de plaques photographiques convenables et surtout par le manque de crayons de lampe voltaïque. Comme il s'écoulera peut-être longtemps avant que nous ne puissions achever la série des inscriptions, nous publions dès maintenant les tracés-types que nous avons obtenus.

La fig. 2 est un graphique fourni par la région distale du dernier segment d'une patte de première paire. L'Araignée était fixée au moyen de toutes ses pattes ramenées sur le dos, et maintenue sur une plaque de liège; la région étudiée dépassait le bord de la plaque, pour recevoir le faisceau de lumière. L'objectif employé est A. de ZEISS; pas d'oculaire; le grossissement obtenu est de 120. L'article de la patte donnait une ombre principale; les soies formaient des ombres plus étroites, dont certaines se marquent en traits fins sur le graphique.

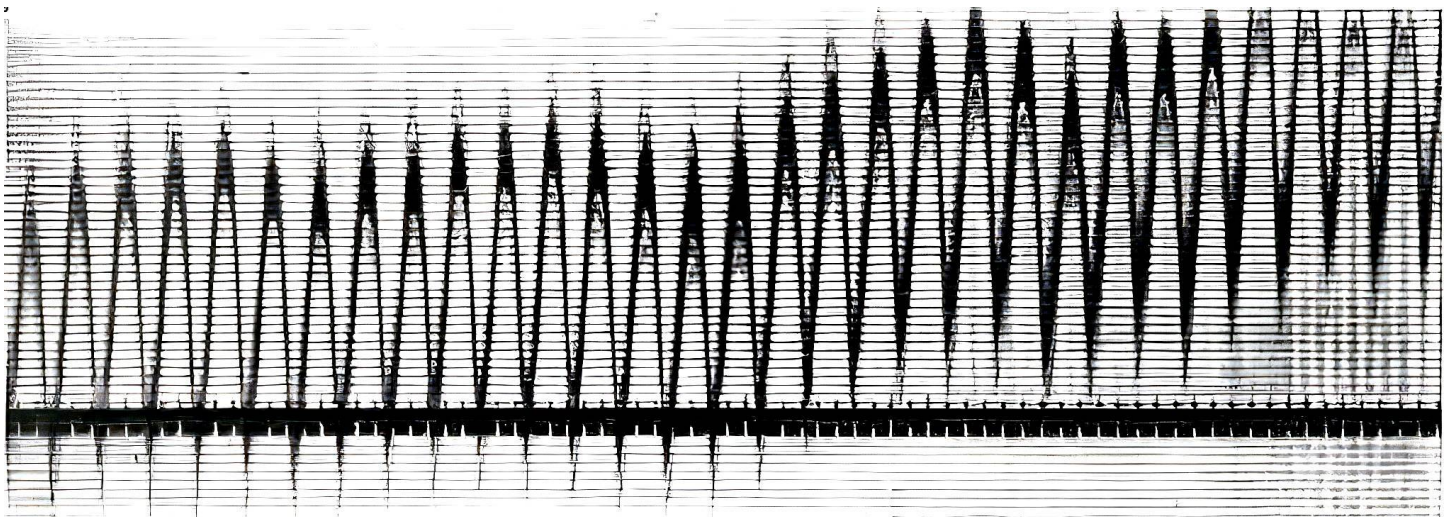


Fig. 2. Mouvements de l'extrémité d'une patte de première paire; X 120. Temps en cinquièmes de seconde. *s*, systole; *d*, diastole.

Comme il a été dit antérieurement (loc. cit. p. 228), les angles formés par deux segments successifs d'une patte s'ouvrent sous l'influence de l'augmentation de pression interne résultant de la systole cardiaque, et se referment ensuite: changeant ainsi rythmiquement la position résultant de l'équilibre, dans une patte en repos, entre les tensions des muscles fléchisseur et extenseur. Chaque élément du graphique montre, comme il fallait s'y attendre, que l'extension systolique de la patte est plus rapide que la flexion diastolique; il constitue ainsi un tracé de pulsation cardiaque, atténué et retardé dans une mesure que nous n'avons pu déterminer encore.

Dans le cas considéré, la fréquence des pulsations se trouve être de 116 par minute, un chiffre assez inférieur à la moyenne. Le graphique indique en outre une périodicité dans les pulsations: celles-ci se succèdent en effet par groupes de 8 à 10; et un examen attentif montre que dans chaque groupe, il y a passage graduel de pulsations plus amples et plus espacées à des pulsations plus courtes et d'excursion moindre, et inversement.

La fig. 3 est un graphique fourni par les oscillations de l'extrémité de l'abdomen. L'araignée avait été fixée par les pattes ramassées du côté dorsal et l'abdomen, suspendu librement, était exposé (ainsi que le céphalothorax) au faisceau lumineux. Il est résulté de cette exposition, un échauffement minime du corps, qui a déterminé l'accélération des pulsations cardiaques: la fréquence en est montée à 215 par minute.

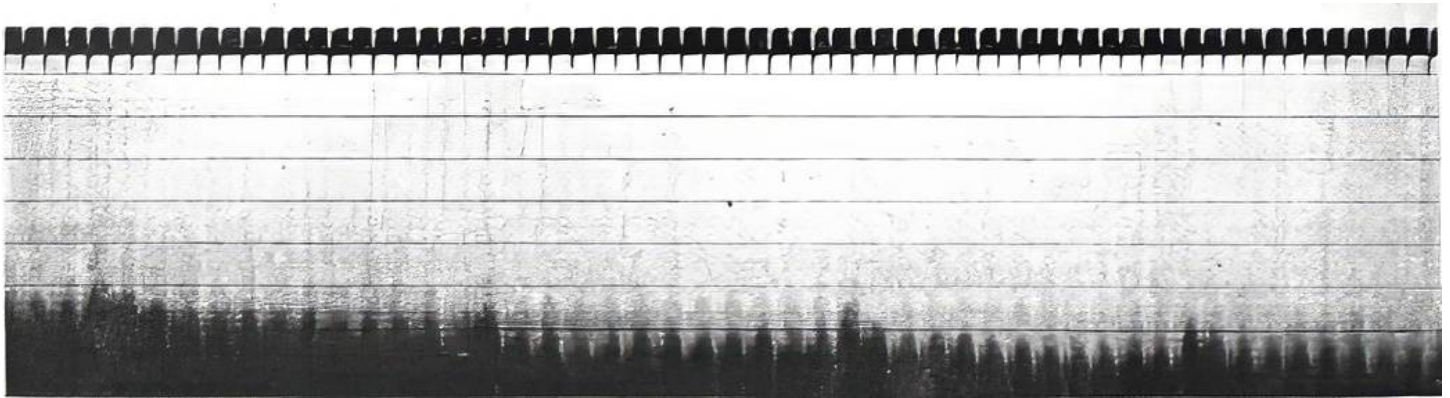


Fig. 3. Balancements de l'extrémité de l'abdomen; X 120. Temps en cinquièmes de seconde.

La silhouette principale correspond au bord ventral de l'extrémité postérieure de l'abdomen; les tracés accessoires correspondent aux ombres de soies plus ou moins superposées.

Comme il a été exposé dans le mémoire cité (p. 229-233), le balancement de l'abdomen est aussi une conséquence des pulsations cardiaques, et son affaissement au moment de la systole notamment, est dû principalement au redressement de l'aorte (fig. 1, a) sous l'influence de la hausse de pression interne.

On voit que ce balancement de l'abdomen se compose de mouvements complexes, débutant par une secousse très rapide, précédant une oscillation plus lente. L'explication de cette duplicité de l'élément de courbe ne doit pas se chercher loin: le tracé fourni par le chronographe présente le même phénomène; il est formé lui-même d'éléments analogues: un battement rapide superposé au début d'un balancement plus lent. Or, l'élément accessoire, dans le mouvement de la tige du chronographe, est une ondulation élastique résultant au choc que reçoit, à chaque déclanchement, la tige actionnant la tige écran. De même pour l'abdomen: l'oscillation rapide provient de ce que la masse abdominale, fixée par la tension des muscles qui la relie au céphalothorax, reçoit, au début de chaque systole, une impulsion rapide.

On voit cette oscillation élastique varier chez les divers individus, avec le mode de suspension de l'abdomen, la fréquence des pulsations cardiaques, et surtout la pression sanguine.

Les deux genres de graphiques obtenus témoignent donc objectivement, à une échelle amplifiée, du caractère brusque de la systole cardiaque des Araignées, telle qu'on peut directement l'observer chez des formes plus ou moins transparentes.

Le graphique fourni par l'abdomen révèle à son tour une périodicité des pulsations cardiaques qui paraît concorder avec celle qu'on a constatée dans les tracés de la patte. Les groupes sont ici de 12-13 pulsations, différence d'avec la fig. 2, qui peut être en rapport avec la différence observée dans la fréquence elle-même. Nous ignorons encore la cause possible de cette périodicité secondaire.

Nous nous étions proposés d'enregistrer par le même procédé les déformations superficielles, plus petites, marquant les changements de la pression dans diverses lacunes sanguines; nous aurions voulu tenter l'inscription simultanée de 2 mouvements, de manière à mesurer le synchronisme des diverses conséquences de la pulsation cardiaque. Mais l'obtention de semblables tracés nécessite des grossissements plus forts, une lumière intense, et nos essais se trouvent momentanément suspendus.
