

Quand on excite directement le tissu musculaire, on irrite en même temps les terminaisons nerveuses qui y sont contenues, et il peut se faire que la contraction soit la conséquence de l'excitation non pas de la substance musculaire elle-même mais bien des éléments nerveux; ceux-ci transportant alors l'excitation jusqu'au tissu musculaire, le résultat serait le même que lorsqu'on irrite le nerf moteur loin du muscle, et l'expérience ne prouverait pas que le muscle soit directement excitable. Mais il y a de bonnes raisons pour admettre que le tissu musculaire possède une irritabilité propre, pouvant être directement mise en jeu, comme celle de tout corps protoplasmique. Nous en trouvons une des plus fortes preuves dans l'analyse des effets de l'empoisonnement par le curare. L'action du curare, si bien étudiée par CL. BERNARD, consiste dans une séparation fonctionnelle entre le muscle et le nerf; le muscle devient incapable de se contracter sous l'influence du système nerveux. Cette action toxique se manifeste d'abord pour les muscles qui sont soumis à l'empire de la volonté et pour les muscles de la respiration, et les mouvements des muscles lisses et du cœur restent indemnes. Il en résulte que l'animal curarisé meurt par arrêt de l'hématose, mais qu'il peut être maintenu en vie par la respiration artificielle; chez la grenouille, en raison de l'importance de la peau dans l'hématose, le cœur continue à battre très longtemps malgré l'arrêt de la respiration. Si donc sur un animal curarisé on excite un nerf moteur, le muscle reste en repos au lieu d'entrer en contraction comme à l'état normal; mais que l'on porte l'excitation directement sur le muscle, on le verra se contracter. Le tissu musculaire est donc resté excitable. Le nerf lui-même n'a du reste point perdu son excitabilité; c'est ce que CL. BERNARD démontra par l'expérience suivante (fig. 122): on pose une ligature serrée sur la racine d'une des cuisses chez la grenouille, après avoir isolé le nerf sciatique de façon à ne pas le comprendre dans la ligature; la circulation étant ainsi arrêtée dans ce membre, on injecte le curare dans le sac lymphatique dorsal. La motilité disparaît peu après dans tout le corps, sauf dans la patte qui a été mise à l'abri du poison par la ligature. Si

l'on excite maintenant le nerf sciatique de cette patte au-dessus de la ligature, dans un point où il a nécessairement absorbé le poison, les muscles correspondants se contractent. La conductibilité nerveuse est donc intacte chez l'animal curarisé. Les centres nerveux aussi ont conservé leurs propriétés; il est en effet possible d'obtenir une contraction réflexe des muscles de la patte protégée par la ligature, en excitant un point quelconque de la peau du tronc ou des membres paralysés. L'action du curare ne s'exerce donc ni sur le muscle, ni sur le nerf dans sa continuité, ni sur les centres nerveux; il faut alors admettre forcément que la fonction abolie par le poison dans l'appareil neuro-musculaire est la relation qui existe normalement entre le nerf et le muscle, c'est-à-dire l'excitabilité des terminaisons nerveuses intra-musculaires, probablement des *plaques motrices*. Or, puisque dans ces conditions le muscle se contracte encore quand on l'excite directement, c'est que son tissu possède une excitabilité qui lui est propre.

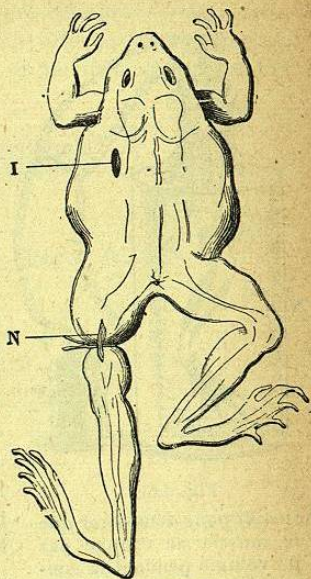


Fig. 122.

Grenouille préparée pour interrompre la circulation dans un membre (CL. BERNARD).

N, nerf sciatique non compris dans la ligature. — I, point où est injecté le curare.

§ 2. — CONTRACTION MUSCULAIRE

Au moment de sa contraction le muscle change de forme et de consistance: il diminue de longueur, mais augmente en

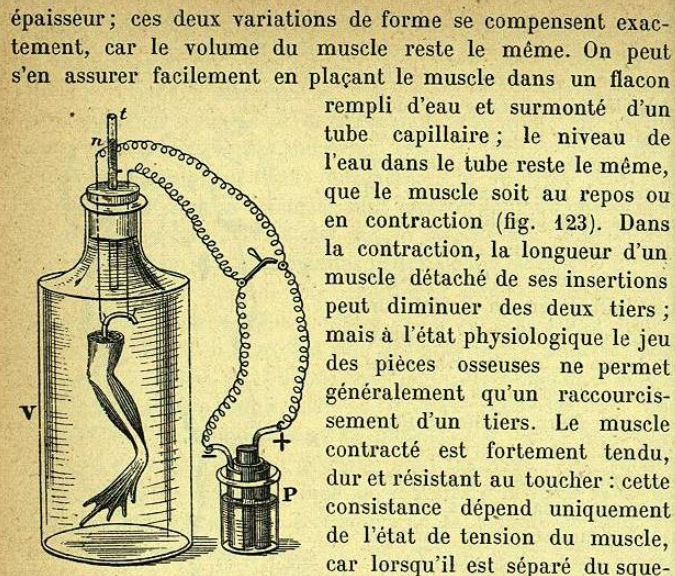


Fig. 123.

Appareil pour démontrer que le muscle ne change pas de volume pendant la contraction.

V, vase rempli d'eau et contenant une patte de grenouille dont le nerf repose sur deux électrodes. — *t*, tube capillaire dans lequel l'eau du flacon s'élève jusqu'au niveau *n*. — P, pile.

mais pour analyser la contraction d'une façon minutieuse, il faut avoir recours à la méthode graphique. Nous donnerons donc tout d'abord les résultats de la myographie avant de parler des phénomènes physiques, mécaniques, chimiques et microscopiques qui accompagnent la contraction.

1° Myographie. — Pour enregistrer la courbe de la contraction musculaire on se sert d'appareils nommés *myographes*.

épaisseur; ces deux variations de forme se compensent exactement, car le volume du muscle reste le même. On peut s'en assurer facilement en plaçant le muscle dans un flacon rempli d'eau et surmonté d'un tube capillaire; le niveau de l'eau dans le tube reste le même, que le muscle soit au repos ou en contraction (fig. 123). Dans la contraction, la longueur d'un muscle détaché de ses insertions peut diminuer des deux tiers; mais à l'état physiologique le jeu des pièces osseuses ne permet généralement qu'un raccourcissement d'un tiers. Le muscle contracté est fortement tendu, dur et résistant au toucher: cette consistance dépend uniquement de l'état de tension du muscle, car lorsqu'il est séparé du squelette par la section d'un de ses tendons et qu'il peut réaliser librement son raccourcissement maximum, le muscle contracté reste mou comme à l'état de repos.

L'observation la plus simple suffit à nous renseigner sur les changements de forme du mus-

Le principe du myographe, imaginé par HELMHOLTZ et perfectionné par MAREY, consiste à amplifier au moyen d'un levier le raccourcissement musculaire. Un levier, mobile autour d'un point fixe à une de ses extrémités, présente près de cette extrémité un petit crochet auquel on peut attacher le tendon d'un muscle: l'autre extrémité du levier est munie d'une pointe écri-

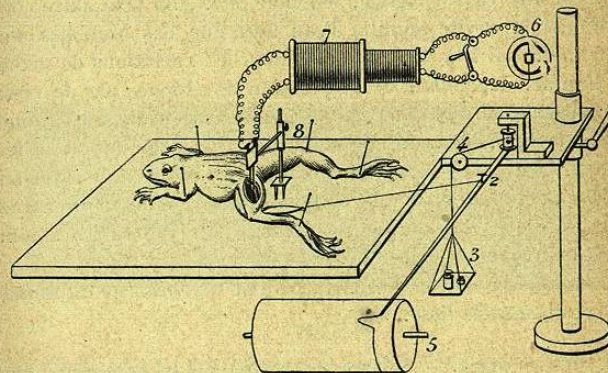


Fig. 124.

Schéma d'une expérience de myographie avec le myographe de Marey.

Le tendon du muscle gastrocnémien d'une grenouille est attaché par un fil à un levier (en 2), lequel écrit sur un cylindre enregistreur (3). Quand le muscle est relâché le levier est ramené à sa position d'équilibre par le fil 4 qui s'enroule autour de l'axe de rotation du levier où il s'attache, se réfléchit sur une poulie (en 4) et supporte un plateau chargé de poids (3) à son extrémité libre. — 6, pile. — 7, appareil d'induction. — 8, électrodes en crochets sur lesquelles repose le nerf sciatique.

vante qui trace sur un cylindre enregistreur la courbe du mouvement. C'est un levier du 3^e genre: l'avant-bras se fléchissant sur le bras par l'action du biceps représente exactement le levier du myographe. Lorsque la contraction cesse, le levier qui s'est soulevé revient à sa position première sous l'action de son poids; mais, en pratique, comme on emploie des leviers très légers, on attache à un des bras du levier, généralement le bras le plus court (et le levier devient alors du 2^e genre), un plateau que l'on peut charger de poids à volonté (voy.

fig. 124). Ainsi qu'il est facile de le comprendre, l'amplitude du tracé sera d'autant plus grande que l'attache du muscle sera plus voisine du centre de rotation du levier et que le levier lui-même aura une plus grande longueur (toutes choses étant égales du côté du raccourcissement musculaire).

Pour analyser la contraction des membranes musculaires limitant une cavité (vessie, estomac, etc.), on peut faire communiquer la cavité remplie d'eau avec une des branches d'un manomètre en U à eau ou à mercure : les variations de niveau du liquide, dépendant de la pression développée par le réservoir musculaire, pourront être enregistrées en faisant communiquer la branche libre du manomètre avec un tambour inscripteur. On peut encore dans le même but, comme l'ont fait CHAUVÉAU et MAREY pour le cœur, introduire dans la cavité des muscles creux des ampoules pleines d'air reliées à des tambours inscripteurs (voy. p. 191).

Analysons la courbe de contraction ou *myogramme* du muscle strié et du muscle lisse.

A. MUSCLE STRIÉ. — Soit un gastrocnémien de grenouille dont le tendon détaché du calcanéum est fixé par un fil au levier du myographe; le nerf sciatique isolé repose sur deux électrodes de manière qu'on puisse exciter à volonté la contraction au moyen d'un courant constant ou d'un courant faradique. La contraction se présentera avec des caractères différents suivant le nombre des excitations employées.

a. *Secousse simple*. Supposons d'abord qu'on ne lance dans le nerf qu'une seule excitation d'une durée excessivement courte, comme celle qui résulte de la fermeture ou de l'ouverture d'un courant constant, ou bien encore d'un choc d'induction; le muscle répondra par une contraction très brève que l'on nomme *secousse musculaire*. Le tracé de cette secousse est représenté dans la figure 125; au-dessous de la courbe de la contraction se trouve aussi enregistré le temps au moyen d'un diapason donnant 100 vibrations doubles par seconde; chaque ondulation de la ligne dentelée représente donc $\frac{1}{100}$ de seconde; enfin la ligne intermédiaire est le tracé d'un signal

électrique de DEPREZ indiquant le moment précis où se produit l'excitation. (Le signal électrique de DEPREZ est un petit électro-aimant qui au moment où le courant passe attire une petite pièce de fer doux, munie d'un style inscripteur. De la sorte au moment de la fermeture du courant le style donne un ressaut sur la ligne du tracé. Au moment de l'ouverture du courant, nouveau ressaut du tracé dû à ce que la pièce de fer doux se détache de l'électro-aimant, sous l'action d'un ressort élastique.)

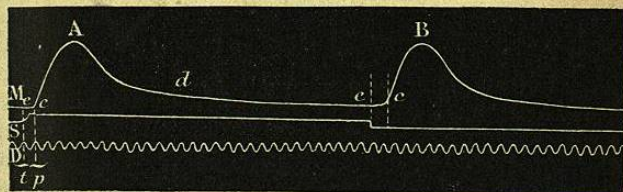


Fig. 125.

Tracé de la secousse musculaire (mouvement rapide du cylindre enregistreur).

Deux secousses musculaires A et B, la première à la fermeture, la seconde à l'ouverture du courant. — M, tracé du muscle. — S, du signal électrique. — D, du diapason. — L'excitation se produisant en e, on voit que le muscle ne commence à se raccourcir qu'en c. La distance *ec* est le temps perdu (*tp*). De c en d, contraction du muscle. Ce tracé montre de plus que le muscle ne se contracte qu'à la fermeture et à l'ouverture du courant et qu'il revient à sa position de repos pendant le passage même du courant.

Il faut remarquer dans cette courbe de la secousse musculaire deux parties distinctes: 1° une partie (*ec*) dans laquelle la ligne du tracé n'offre encore aucune modification, bien que l'excitation soit parvenue au muscle; il y a donc un retard de la contraction sur l'excitation; cette phase, pendant laquelle le muscle ne présente encore aucun phénomène apparent, porte le nom de *période d'excitation latente* ou *temps perdu*; on voit qu'elle dure $\frac{1}{100}$ de seconde; 2° une partie (*cd*) dans laquelle la ligne s'élève progressivement jusqu'à une certaine hauteur, s'y maintient quelque temps, puis s'abaisse graduellement pour revenir à son niveau primitif; elle répond à la période

active de la contraction et se décompose elle-même en deux phases : une phase d'ascension ou *période d'énergie croissante* correspondant au raccourcissement du muscle et une phase de descente ou *période d'énergie décroissante* correspondant au relâchement du muscle. Ces deux périodes peuvent avoir une durée à peu près égale, soit $\frac{5}{100}$ de seconde; cependant la descente est généralement un peu plus longue que l'ascension, et de plus ne s'opère pas avec la même vitesse pendant toute sa durée; la ligne s'abaisse d'abord rapidement, puis plus lentement en tendant peu à peu vers l'horizontalité. La lenteur relative de la décontraction indique que le muscle est encore actif durant cette période et soutient le poids pendant tout le temps de la descente; en effet, le levier séparé du muscle par la section brusque du fil est entraîné bien plus rapidement par son poids et trace sur le cylindre une ligne se rapprochant beaucoup de la verticalité. La durée totale de la secousse est d'environ $\frac{1}{10}$ de seconde pour le muscle de grenouille; chez les animaux à sang chaud elle est plus courte, très brève chez les oiseaux et encore plus chez certains insectes, chez la mouche par exemple, dont les muscles de l'aile peuvent donner, comme MAREY l'a démontré, 300 à 400 contractions à la seconde.

La durée de la secousse ainsi que celle de chacune de ses phases, y compris le temps perdu, est du reste sujette à certaines variations : elle s'allonge par la fatigue du muscle, son refroidissement, l'arrêt de sa circulation, et aussi par suite de l'augmentation du poids tenseur; elle diminue dans les conditions inverses. L'amplitude de la courbe (en rapport avec le degré de raccourcissement du muscle) est aussi très variable; toutes les causes qui affaiblissent l'excitabilité du muscle diminuent l'amplitude de la secousse. L'amplitude dépend aussi de l'intensité de l'excitation; l'énergie de la contraction augmente, en effet, avec l'intensité du courant jusqu'à un maximum qu'elle ne peut dépasser. Il faut encore remarquer que, pour une même intensité de courant, l'amplitude de la secousse augmente par la répétition des excitations; soit par exemple une première secousse peu élevée produite par un courant

d'intensité juste suffisante pour déterminer la contraction; si on provoque aussitôt après une seconde secousse avec le même courant, son amplitude sera plus considérable que celle de la première; une troisième secousse sera encore plus ample que la seconde, et il en est de même dans la suite jusqu'à ce que l'amplitude de la courbe ait acquis son maximum pour l'intensité du courant employé (fig. 126). Ce phénomène porte le nom d'*addition latente* : on l'explique en admettant que l'excitabilité du muscle est augmentée par une série d'ex-

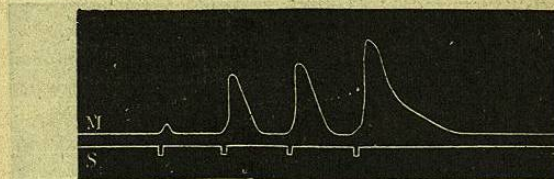


Fig. 126.

Addition latente (muscle de l'écrevisse) (d'après CH. RICHER).

M, muscle. — S, signal. Série de secousses de plus en plus amples pour une excitation répétée rythmiquement.

citations : une première excitation met le tissu musculaire dans une sorte d'équilibre instable qui le rend apte à réagir plus fortement à une seconde excitation. On comprend alors qu'un courant trop faible pour produire tout d'abord la contraction puisse la déterminer par la suite, si les excitations sont répétées un certain nombre de fois et suffisamment rapprochées.

b. *Fusion des secousses*. — Supposons maintenant qu'au lieu d'une seule excitation ou de plusieurs séparées, comme dans le cas précédent, par un intervalle plus grand que la durée de la secousse elle-même, on lance dans le nerf une série d'excitations suffisamment rapprochées pour atteindre le muscle pendant les différentes périodes de sa contraction, que se passera-t-il? Admettons d'abord qu'une seconde excitation tombe sur le nerf pendant la période d'énergie croissante du muscle.

cette seconde excitation ne produira pas une autre secousse, mais la secousse obtenue sera plus forte et plus longue; il y aura, pour ainsi dire, fusion de deux secousses en une seule plus ample et plus durable. Mais faisons maintenant en sorte que la seconde excitation parvienne au muscle pendant sa phase d'énergie décroissante: la décontraction ne s'achèvera pas, et une nouvelle secousse apparaîtra, se traduisant par un ressaut de la ligne de descente d'autant plus accusé qu'il se produira à un moment plus avancé de la décontraction. Si alors, au moyen

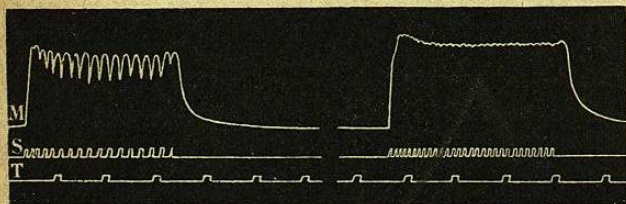


Fig. 127.

Contraction musculaire sous l'influence d'excitations rapprochées (mouvement lent du cylindre enregistreur).

M, muscle. — S, signal. — T, temps divisé en secondes par les battements d'un métronome. — A, secousses incomplètement fusionnées (3 excitations par seconde). — B, secousses presque complètement fusionnées, tétanos imparfait (8 excitations par seconde).

d'interruptions rythmées du courant, on lance dans le nerf une série d'excitations assez rapprochées pour que chacune d'elles atteigne le muscle avant que la secousse précédente soit achevée, le muscle entrera en *contraction permanente* ou *tétanos physiologique*, par fusion des secousses, et la ligne du tracé, à partir du sommet de la courbe, demeurera horizontale (*ligne de soutien*); cette ligne présentera une série d'ondulations si les secousses sont incomplètement fusionnées (*tétanos imparfait*, fig. 127); mais elle sera absolument droite si le nombre des excitations à la seconde est suffisant (*tétanos parfait*, fig. 128). Le nombre des excitations qu'il faut lancer dans le muscle pour obtenir le tétanos dépend naturellement de la

durée de la secousse; si cette dernière est de $\frac{1}{10}$ de seconde, il faudra plus de 10 excitations par seconde pour provoquer le tétanos. Pendant tout le temps que le courant interrompu excite le nerf, le muscle reste contracté; mais à la longue, par suite de la fatigue, il se relâche et la ligne du tracé s'abaisse progressivement, malgré la persistance des excitations.

La contraction physiologique des muscles sous l'influence de l'influx nerveux, de la volonté, est également le résultat

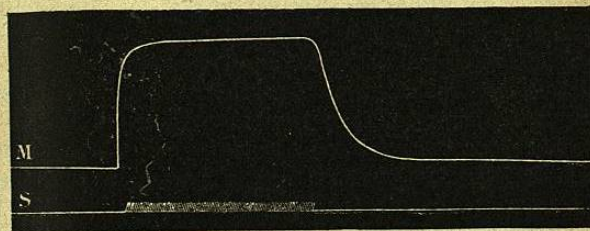


Fig. 128.

Contraction musculaire soutenue sous l'influence d'un grand nombre d'excitations à la seconde.

M, muscle. — S, signal. Les secousses élémentaires sont complètement fusionnées (tétanos parfait).

d'une fusion de secousses élémentaires; aussi tout muscle qui se contracte vibre et produit un son (*bruit rotatoire des muscles*); ce son répond, d'après HELMHOLTZ, à une tonalité de 36 à 40 vibrations par seconde. On peut l'entendre facilement sur soi-même en contractant fortement dans le silence de la nuit les muscles masticateurs ou les orbiculaires des paupières.

Ajoutons que le nombre des excitations à la seconde capable de provoquer la contraction musculaire n'est pas illimité. Si, à l'aide d'un dispositif spécial, on interrompt le courant 1 500 à 2 000 fois à la seconde, le tétanos ne se produit plus. Le muscle, comme le nerf du reste, ne répond donc pas si les excitations sont trop rapprochées. Cette proposition comporte toutefois certaines restrictions. Il est bien vrai qu'au delà d'un

certain nombre d'excitations le muscle ne se contracte plus d'une façon apparente, c'est-à-dire n'agit plus, par exemple, sur le levier du myographe; mais il entre cependant encore en vibration. A l'aide d'un ingénieux dispositif expérimental, D'ARSONVAL a pu mettre en évidence ces vibrations qui sont parfaitement suffisantes pour actionner la membrane d'un téléphone.

D'autre part, on sait par les expériences de TESLA et de D'ARSONVAL que les courants alternants de haute fréquence, (1 000 000 de vibrations par seconde), malgré une intensité suffisante pour faire rougir le fil d'une lampe à incandescence, ne produisent aucune excitation des muscles ou des nerfs. Si un tel courant (qui avec un nombre moindre de vibrations serait très dangereux pour l'organisme) passe à travers le corps d'une personne tenant à la main une lampe Edison; la lampe s'illumine, mais le sujet n'éprouve aucune sensation.

La fusion des secousses simples en une contraction soutenue est due à l'élasticité musculaire. Nous retrouvons ici le rôle de l'élasticité que nous avons déjà indiqué à propos du mouvement du sang; le jet saccadé du sang est transformé en jet continu par l'élasticité artérielle; de même les secousses du muscle sont fusionnées grâce à son élasticité. Le travail du muscle est par là grandement favorisé; car, ainsi qu'on le démontre en mécanique, l'effet utile d'une force appliquée à la traction d'un fardeau est plus considérable lorsque cette force exerce son action par l'intermédiaire d'un trait élastique, que lorsqu'elle est transmise par un lien inextensible. Quand on soulève un poids à l'aide d'un fil élastique, le poids n'est entraîné que lorsque le fil a subi un certain allongement et un degré de tension élastique plus ou moins considérable; il y a ainsi un retard ou temps perdu entre le moment où la force commence à agir et celui où le poids est soulevé. Telle est selon toute vraisemblance, d'après BERGONIÉ, la principale cause du temps perdu du muscle; celui-ci ne commence à actionner le levier auquel il est attaché que lorsque la tension élastique de ses fibres est devenue suffisante; pendant la

période d'excitation latente, le tissu musculaire est donc déjà en activité, mais cette activité ne se manifeste pas extérieurement parce qu'elle est employée à développer dans le muscle une certaine force élastique.

La contraction musculaire que nous venons d'analyser est le résultat d'un raccourcissement de la totalité du muscle, telle qu'elle se produit physiologiquement sous l'influence de l'excitation du nerf. Mais dans certaines conditions, pour les muscles isolés de leurs nerfs et ayant perdu en grande partie leur excitabilité, si l'on excite directement le tissu musculaire, on voit se former au point excité un nœud de contraction qui se propage tout le long du muscle à la manière d'une onde. On a calculé la vitesse de déplacement de cette *onde musculaire* en faisant reposer à la surface du muscle des leviers inscripteurs séparés par un certain intervalle; ces leviers sont soulevés successivement par le gonflement du muscle lors du passage de l'onde; la vitesse de transport de cette onde musculaire est de 1 à 2 mètres par seconde. Sur des muscles très fatigués, le nœud de contraction provoqué par une excitation directe peut rester localisé au point excité et persister un certain temps (*contracture*). SCHIFF a donné à ce phénomène le nom de *contraction idio-musculaire*.

B. MUSCLE LISSE. — Tout ce que nous avons dit de l'irritabilité du muscle strié s'applique au muscle lisse. Remarquons toutefois que les fibres lisses sont plus sensibles aux variations de température (froid et chaleur) que les fibres striées. La contraction du muscle lisse diffère de celle du muscle strié par sa lenteur; elle apparaît après une période d'excitation latente plus longue (0, 4 à 0,8 de seconde) et, une fois établie, elle a aussi une plus longue durée. Il y a cependant des transitions à ce point de vue entre les deux sortes de muscles: d'une part, certains muscles lisses ont une contraction relativement rapide, comme le sphincter de l'iris; d'autre part, parmi les muscles striés il en est qui se contractent moins rapidement que d'autres; ainsi, chez le lapin, la durée de la secousse est plus considérable pour les muscles rouges que