

pour les muscles blancs, comme l'a montré RANVIER. D'après MAREY, la contraction des muscles lisses est le résultat d'une secousse unique, très longue. La contraction du cœur s'en rapproche; nous avons dit en traitant du rythme cardiaque, que la systole paraît devoir être assimilée à une secousse simple (voy. page 231).

**2° Phénomènes physiques de la contraction musculaire.** — La contraction s'accompagne d'un changement dans l'état électrique du muscle et d'un dégagement de chaleur.

a. *Électricité musculaire.* — Tous les tissus vivants sont des sources d'électricité, mais surtout les muscles et les nerfs. Si l'on applique deux électrodes impolarisables reliées à un galvanomètre, l'une sur la face libre, l'autre sur la coupe ou le tendon d'un muscle vivant, on voit l'aiguille galvanométrique indiquer par sa déviation le passage d'un courant: la surface du muscle est électrisée positivement, sa coupe négativement. On a évalué à 0,1 d'élément Daniell la force électromotrice du muscle. En reliant deux points de la surface du muscle inégalement distants du tendon, on obtient aussi une déviation de l'aiguille, mais plus faible. Tel est donc le courant de repos du muscle. Supposons maintenant que le muscle entre en contraction, on verra alors l'aiguille du galvanomètre revenir vers le zéro, soit par suite de la cessation du courant de repos, soit peut-être par production d'un courant de sens inverse; DUBOIS-REYMOND a nommé ce phénomène *oscillation* ou *variation négative*. Ce changement de la force électromotrice est suffisant pour exciter un nerf moteur appliqué sur un muscle; il est facile de le démontrer à l'aide de *pattes galvanoscopiques* (fig. 129). On prépare des pattes de grenouilles en les dépouillant de la peau et en isolant leur nerf sur une certaine étendue, puis on applique le nerf de l'une d'elles sur la surface des muscles de l'autre. En déterminant alors la contraction de cette dernière par l'excitation de son nerf, on verra la patte galvanoscopique se contracter en même temps; c'est ce qu'on appelle la *contraction secondaire* ou *induite* de MATTEUCCI; à une secousse simple du muscle la patte galvanoscopique répond par une secousse

simple; si le muscle entre en tétanos sous l'influence d'excitations répétées, la patte galvanoscopique entre aussi en tétanos; cela prouve que la variation négative qui s'établit dans le muscle tétanisé se compose d'autant de variations électriques

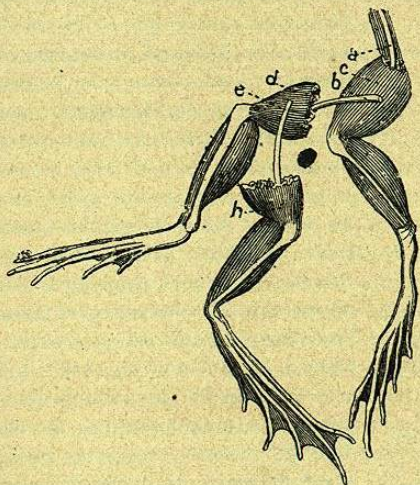


Fig. 129.

Pattes galvanoscopiques disposées pour la contraction induite.

En excitant le nerf *a*, les trois pattes *c*, *d* et *h* se contractent. La variation négative de *c* excite en effet le nerf *b*, et celle de *d* excite à son tour le nerf *e*.

qu'il y a de secousses élémentaires. On démontre aussi à l'aide de la patte galvanoscopique, en enregistrant sa contraction, que la variation négative n'a pas de temps perdu, c'est-à-dire qu'elle apparaît dans le muscle excité dès le début de la période d'excitation latente.

Tout ce que nous venons de dire de l'électricité du muscle est également applicable au nerf. Certains poissons, comme la torpille, ont la propriété de dégager de l'électricité sous forte tension, au moyen d'appareils spéciaux dits *organes électriques*. Ces organes reçoivent de gros nerfs; leur excitation provoque

une décharge électrique analogue à la décharge d'une bouteille de Leyde.

b. *Dégagement de chaleur.* — Comme nous l'avons dit dans le chapitre de la *Chaleur animale*, les muscles représentent les principaux foyers de la chaleur.

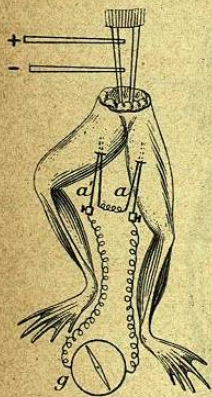


Fig. 130.

Dispositif expérimental pour démontrer la production de chaleur dans un muscle tétanisé.

*a, a'*, aiguilles thermo-électriques. — *g*, galvanomètre.

face de la peau qui recouvre le biceps suffit, du reste, pour indiquer le même phénomène.

La quantité de chaleur dégagée par le muscle dans sa contraction varie suivant différentes conditions. S'il n'exécute aucun travail mécanique, on peut dire, sans grande erreur, que toute l'énergie libérée apparaît alors sous forme de chaleur. Or, on constate dans ces conditions que l'échauffement augmente avec la force de l'excitant, ce qui revient à dire que l'activité des oxydations dont le tissu musculaire est le siège varie avec l'intensité des excitations. D'autre part, pour une

même intensité d'excitation, la chaleur produite est plus grande si le muscle éprouve une forte résistance à se contracter que s'il se contracte librement; d'où il apparaît que le muscle est une machine d'une grande perfection qui règle d'elle-même sa dépense d'énergie suivant l'effort à vaincre.

### 3° Phénomènes mécaniques de la contraction, travail.

— Le travail d'un muscle qui soulève un poids s'évalue comme en mécanique, en kilogrammètres, c'est-à-dire en multipliant le poids par la hauteur de soulèvement  $T = PH$ . La hauteur du soulèvement dépend du raccourcissement du muscle; celui-ci sera, toutes choses égales d'ailleurs, d'autant plus grand que le muscle sera plus long. Quant à la force du muscle, elle dépend évidemment de la quantité des fibres et se trouve en rapport avec l'étendue de leur surface de section. Il est difficile d'évaluer la force absolue d'un muscle (poids maximum qu'il peut soulever), car elle varie considérablement suivant l'excitabilité du tissu musculaire et l'intensité de l'excitant. On a admis qu'un muscle de grenouille dont la surface de section égalerait un centimètre carré, pourrait soulever 3 kilogrammes. Le travail étant le produit de deux facteurs, sa valeur variera avec la valeur de ces deux facteurs; mais pour que cette valeur soit maxima, c'est-à-dire pour obtenir le maximum d'effet utile, l'expérience montre qu'il faut que le poids ait une valeur moyenne, ni trop forte, ni trop faible.

Le travail, tel que nous venons de le considérer, est le *travail mécanique* ou *dynamique*. Mais lorsqu'un muscle soutient un poids à une hauteur fixe de soulèvement, le travail qu'il effectue ne rentre plus dans la définition précédente; il faut lui donner un autre nom, c'est le *travail statique*; on en prend pour mesure le produit du poids par la durée de la période de soutien  $T = Pt$ . Enfin lorsque le muscle se contracte à vide, il ne produit aucun travail extérieur (en négligeant le soulèvement de son propre poids); pourtant si nous considérons avec CHAUVÉAU, que le passage de l'état de repos à l'état de contraction est le résultat d'un *changement de force élastique* du muscle, que le tissu musculaire oppose une certaine résistance interne à sa déformation, et qu'au

moment de sa contraction il a à lutter contre cette résistance, nous devons admettre que, dans ces conditions, le muscle exécute encore un travail ; on peut lui donner le nom de *travail intérieur*. Par conséquent, lorsque le muscle soulève ou soutient un poids, le travail total n'est pas représenté seulement par le travail dynamique ou statique, il faut, de plus y ajouter le travail intérieur. La notion du travail intérieur doit être encore plus étendue ; on peut, en effet, comprendre avec CHAUVEAU sous ce titre toutes les manifestations confinées dans l'intimité du tissu musculaire, c'est-à-dire les métamorphoses d'ordre chimique, physique et physiologique.

Sans entrer dans le détail des expériences de CHAUVEAU, (qu'on trouvera exposées dans les traités de physique biologique) remarquons seulement que dans la conception de ce physiologiste tout travail extérieur résulte d'une création dans le tissu musculaire d'une forme spéciale de l'énergie, *l'énergie élastique de contraction* et apparaît comme une transformation directe d'une partie du travail intérieur. Quelle en est la conséquence ?

On sait que dans tout moteur thermique une partie de la chaleur est transformée en travail, et qu'il y a équivalence entre la chaleur disparue et le travail produit (1 calorie = 425 kilogrammètres). Or, le muscle dans sa contraction s'échauffe et exécute du travail mécanique ; celui-ci provient-il d'une transformation d'une partie de la chaleur formée ? En un mot, le muscle est-il un moteur thermique ? Dans des expériences déjà anciennes, BÉCLARD avait remarqué qu'un muscle qui soutient un poids à une hauteur constante (travail statique) dégage plus de chaleur qu'un muscle employé à soulever le poids à une certaine hauteur (travail dynamique) ; que d'autre part le travail négatif qui résulte du relâchement du muscle qui a soulevé un poids, s'accompagne d'un dégagement de chaleur plus grand que le travail positif, et qu'enfin lorsque le muscle soulève et laisse retomber successivement un poids, en soutenant ce poids pendant la descente (travail positif et travail négatif s'annulant réciproquement), son échauffement est plus considérable que dans le cas de travail positif seul. Ces résultats, confirmés par FICK, démontrent donc que lorsque le muscle produit du travail mé-

canique, il s'échauffe moins que lorsqu'il n'exécute aucun travail, comme si dans le premier cas une partie de la chaleur s'était transformée en travail. Dans cette hypothèse, une partie de la chaleur dérivée des actions chimiques qui accompagnent la contraction, servirait à la création du travail mécanique ; la chaleur serait ainsi un mode d'énergie intermédiaire entre l'énergie chimique et l'énergie mécanique, comme dans la machine à vapeur. Peut-il vraiment en être ainsi dans le moteur animé ? Non. Car, selon le principe de CARNOT, tout moteur thermique ne peut fonctionner qu'à la condition qu'il y ait une chute de chaleur d'une température élevée à une température plus basse, du foyer au condenseur. Or, en appliquant ce principe au muscle, on trouve que la chute de chaleur devrait s'opérer dans des limites de température incompatibles avec la vie.

Si la source du travail n'est pas dans une transformation de la chaleur, on est conduit à se demander si elle ne se trouve pas dans une transformation plus directe de l'énergie chimique, de même que dans une pile l'énergie électrique provient de la mise en œuvre de réactions chimiques. D'ARSONVAL a émis l'opinion que le muscle est un transformateur électrique de l'énergie chimique et non un transformateur thermique, et que la chaleur n'est qu'un résidu de la contraction musculaire et non la source de cette contraction. De son côté, CHAUVEAU a été amené à interpréter d'une façon spéciale l'origine du travail musculaire. Pour lui, la création de la force élastique du muscle contracté et du travail interne, qui se transforme en travail extérieur, doit être rapportée à l'énergie chimique comme cause directe. Dans cette manière de voir, de même que dans la théorie de D'ARSONVAL, la chaleur n'apparaît plus comme une forme intermédiaire de l'énergie, mais seulement comme un résidu, une sorte d'excrétum lié à la production du travail interne, et qui est mis en liberté lorsque ce travail s'anéantit par le relâchement du muscle. En d'autres termes, la chaleur n'engendre pas le travail extérieur, elle le suit et représente la partie inutilisée du travail intérieur. On comprend donc que dans cette théorie comme dans la théorie thermo-dynamique du reste, le travail extérieur ne

résulte pas d'une transformation directe de l'énergie chimique ; seulement, à l'encontre de ce que l'on admet dans la théorie thermo-dynamique, le stade intermédiaire n'est pas la chaleur, mais bien le mode d'énergie que nous désignons sous le nom d'énergie élastique et de travail intérieur. En exprimant ces théories en formules, nous dirions donc dans la théorie thermo-dynamique :

$$\text{Énergie chimique} = \text{chaleur} = \begin{cases} \text{travail extérieur.} \\ \text{chaleur.} \end{cases}$$

et dans la théorie de CHAUVEAU :

$$\text{Énergie chimique} = \text{énergie élastique} = \begin{cases} \text{travail extérieur.} \\ \text{chaleur.} \end{cases}$$

Les considérations précédentes peuvent faire prévoir que le moteur animé doit être bien supérieur au moteur thermique pour la production de travail. En effet, dans une machine à feu le rendement ne dépasse pas 1/12 de l'énergie chimique correspondant à la combustion du charbon, et les 11/12 restants sont perdus comme chaleur. Le muscle, au contraire, est capable de transformer une bien plus grande partie de l'énergie chimique en travail, quoique, à la vérité, son rendement soit extrêmement variable suivant un grand nombre de conditions, comme l'a montré CHAUVEAU. Le reste de l'énergie, qui n'est pas transformé en travail, est perdu sous forme de chaleur, mais non sans que l'économie en profite, car si ce reste est perdu comme travail, il contribue cependant à l'entretien de la chaleur animale.

#### 4° Phénomènes chimiques de la contraction, fatigue.

— Les muscles contiennent 73 p. 100 d'eau, des sels (1 p. 100) parmi lesquels prédomine le phosphate de potasse, des matières albuminoïdes (21 p. 100) et d'autres matières organiques (3 p. 100). Le tissu musculaire congelé et réduit en poudre donne une *neige musculaire*, qui, exprimée dans une presse refroidie à 0°, fournit un liquide sirupeux, le *plasma musculaire* (procédé de préparation de KÜHNE). Ce plasma musculaire un peu au-dessus

de 0° se sépare en deux parties, par un phénomène analogue à la coagulation du sang : une partie solide ou coagulum formé par une substance albuminoïde, de l'ordre des globulines, appelée *myosine*, et un liquide ou *sérum musculaire* contenant encore plusieurs espèces d'albumines. La myosine ne préexiste donc pas dans le muscle ; elle se forme, comme la fibrine dans le sang, sous l'action d'un ferment. Les autres matières organiques du muscle sont des substances azotées comme la créatine, l'urée, et des matières non azotées, principalement des graisses, du glycogène et du glycose. La couleur rouge des muscles est due à un pigment qui ne paraît pas différer de l'hémoglobine.

Quels sont les matériaux que le muscle emploie pour sa contraction ? La théorie la plus accréditée est que le muscle consomme des substances hydrocarbonées et non des albuminoïdes. En effet, si le muscle puisait dans la combustion de l'albumine l'énergie chimique nécessaire à la contraction, il semble que l'excrétion de l'urée devrait augmenter après un exercice musculaire prolongé : or, il n'en est rien. FICK et VISLICEUS dans une ascension du Faulhorn, montagnes des Alpes bernoises, trouvèrent que la combustion des albuminoïdes couvrait à peine un tiers du travail qu'ils avaient produit, et que ce travail pour les deux tiers au moins ne pouvait avoir son origine que dans la combustion des substances non azotées. Les expériences de CHAUVEAU et KAUFMANN sur le masséter du cheval ont montré que pendant la contraction, l'irrigation sanguine du muscle devient trois fois plus active qu'à l'état de repos et que les combustions augmentent aussi de plus du triple. Dans le sang veineux du muscle contracté on trouve moins de glycose et plus de CO<sup>2</sup> que dans le même sang provenant du muscle au repos. D'autre part, le glycogène musculaire diminue et peut même disparaître complètement si la contraction est poussée jusqu'à l'épuisement du muscle. La combustion du glycose et du glycogène doit être le résultat d'une fermentation, et les produits ultimes de l'oxydation, CO<sup>2</sup> et H<sup>2</sup>O, paraissent précédés par la formation de corps intermédiaires, tels que l'acide lactique. En fait, la réaction du muscle qui est alcaline à l'état de repos, devient franchement acide pendant la contraction, par accumulation d'acide lactique. Dans

cette théorie le muscle emploie donc des matériaux hydrocarbonés pour sa contraction à la façon d'une machine qui brûle du charbon. Mais, de même que les pièces d'une machine s'usent en fonctionnant, de même le tissu musculaire doit subir aussi une certaine usure, se traduisant par une combustion de substances albuminoïdes, incomparablement moindre toutefois que la combustion des hydrocarbonés. Il ne faudrait pas cependant abuser

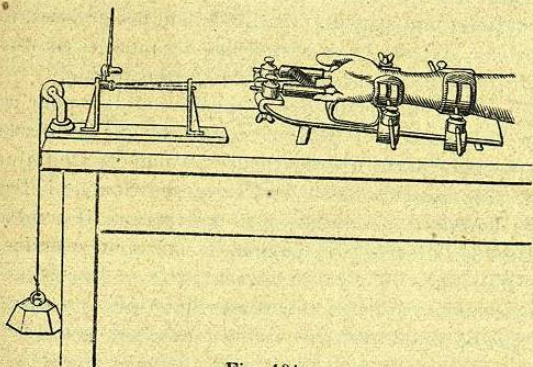


Fig. 131.

Ergographe de Mosso.

L'avant-bras est fixé, la main immobilisée par les doigts index et annulaire engagés dans des étuis. Le médium est libre et par sa flexion soulève un poids qui y est attaché au moyen d'un fil réfléchi d'autre part sur une poulie. Ce fil commande en outre le mouvement d'un style inscripteur qui se déplace parallèlement à lui-même le long d'une glissière.

de cette comparaison, car la contraction musculaire poussée jusqu'à l'extrême fatigue, s'accompagne d'un déchet de matériaux azotés, et il semble bien qu'alors le muscle travaille en empruntant l'énergie chimique à l'oxydation de sa propre substance.

La fatigue est cette sensation particulière que l'on éprouve à la suite d'un travail forcé ou longtemps soutenu. Le muscle qui se fatigue par des contractions répétées ou par une contraction soutenue perd peu à peu son excitabilité; l'amplitude des courbes de contraction diminue progressivement; pour

augmenter cette amplitude il faut alors renforcer l'intensité de l'excitation; à la limite extrême de fatigue, le muscle ne répond plus même aux excitations les plus fortes. Pour étudier et analyser le phénomène de la fatigue chez l'homme, on se sert de l'ergographe de Mosso. La figure 131 représente cet appareil et la figure 132 un tracé de la fatigue du muscle fléchisseur du doigt médium chez l'homme normal. La fatigue ne provient pas seulement de l'épuisement des substances de réserve du muscle, mais encore de l'accumulation dans le tissu musculaire des matériaux de déchet de la contraction; en effet si, comme l'indiqua RANKE, on lave le muscle fatigué en faisant passer dans ses vaisseaux une solution physiologique de sel marin ou du sang frais, de façon à entraîner les substances fatigantes, l'excitabilité de la fibre musculaire réapparaît bientôt; par contre, en injectant dans les vaisseaux d'un muscle frais un extrait aqueux de muscles fatigués, on produit artificiellement dans ce muscle le phénomène de la fatigue. Quand, par le repos, la fatigue disparaît, la restauration du muscle s'opère donc non seulement par la restitution du combustible, mais encore par l'enlèvement des matériaux comburés.

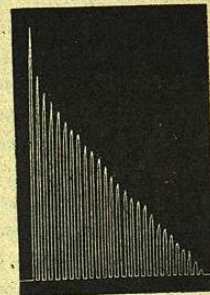


Fig. 132.

Tracé de la fatigue musculaire recueilli avec l'ergographe de Mosso. (Réduit 1/2.)

Les muscles après la mort deviennent raides et durs; c'est la rigidité cadavérique: elle fixe les membres du cadavre dans la position qu'ils affectaient au moment de la mort, et oppose une forte résistance aux mouvements qu'on essaye de leur imprimer. Ce phénomène est dû à la coagulation de la myosine. Il débute un temps variable après la mort (en général cinq à six heures) et ne disparaît que lorsque s'établit la putréfaction. Le froid le retarde, la chaleur au contraire l'accélère. Lorsque les muscles sont fatigués au moment de la mort, comme il arrive pour les animaux de boucherie surmenés, le gibier poursuivi.

la rigidité musculaire apparait très rapidement et quelquefois d'une façon quasi instantanée.

### 5° Phénomènes microscopiques de la contraction. —

Lorsqu'on examine au microscope une fibre musculaire lisse pendant sa contraction, on constate qu'elle diminue de longueur et augmente d'épaisseur. C'est la seule modification visible. Mais pour la fibrille musculaire striée, dont la structure est beaucoup plus complexe, les phénomènes microscopiques de la contraction sont d'une interprétation très difficile. La fibrille musculaire se compose d'une succession de parties alternativement claires et foncées de réfringence différente : la partie foncée est le *disque épais* ; l'espace clair est coupé transversalement dans sa partie moyenne par une strie transversale foncée, le *disque mince*. L'intervalle compris entre deux disques minces est un *segment musculaire*. Ce segment est donc formé dans sa partie moyenne par le disque épais, et à chacune de ses extrémités par un disque clair. La substance du disque épais est plus sombre, plus réfringente, plus consistante et présente la double réfraction (*substance anisotrope*), tandis que la substance du disque clair est plus molle, moins réfringente et à réfraction simple (*substance isotrope*).

Pour ENGELMANN, dans la contraction la substance anisotrope augmente de volume, devient plus molle, plus claire et moins réfringente, tandis que la substance isotrope subit des modifications inverses. En d'autres termes, il se ferait une pénétration de la substance isotrope dans l'anisotrope. Mais pour RANVIER le disque épais représente seul la substance contractile de la fibre, et l'espace clair correspond à une matière élastique. Cette conception repose sur la comparaison de l'aspect histologique de la fibrille lorsqu'elle est fixée dans un muscle au repos ou dans un muscle tétanisé et tendu. Dans le premier cas les stries sont rapprochées et le détail de la striation difficile à distinguer ; dans le second cas, au contraire, la succession des disques épais, des disques minces et espaces clairs apparait nettement et on remarque que le disque épais a diminué de hauteur, tandis que l'espace clair a gagné en étendue. Il semble donc

que la substance contractile dans la fibre musculaire soit segmentée en une série de fragments (disques épais) séparés par des parties élastiques (espaces clairs) ; les disques épais qui ont une forme allongée en bâtonnets à l'état de repos, tendent comme tout fragment de protoplasma, à prendre une forme arrondie pendant la contraction ; de plus le plasma musculaire serait exprimé sur les côtés. Ainsi ces disques diminuent de hauteur en augmentant le diamètre transversal de la fibrille, et allongent les espaces clairs si la fibrille ne peut pas se raccourcir. La division de la substance contractile en un grand nombre de segments est en rapport avec la rapidité de contraction du muscle strié ; l'explosion d'énergie, déterminée par l'excitation nerveuse dans tous ces éléments à la fois, aura, en effet, une action plus brève que si l'excitation devait se transmettre dans une masse unique volumineuse. Dans cette théorie, on doit donc chercher dans la striation du muscle non pas le secret de la contraction, mais seulement la cause de la rapidité du raccourcissement musculaire. Quant à la cause intime du changement de forme des substances contractiles, on doit la chercher sans doute dans les variations de cette force appelée *tension superficielle* qui se rapporte à la cohésion des molécules (voyez *Traité de physique biologique*).

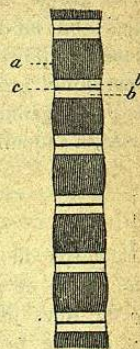


Fig. 133.  
Fibrille musculaire des muscles de l'aile de l'hydrophile.  
a, disque épais. —  
c, disque mince. —  
b, b, espaces clairs.

### ARTICLE II

### PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS NERVEUX

Le système nerveux établit un lien fonctionnel entre les différentes parties du corps, et on l'a comparé assez justement à un réseau télégraphique dans lequel les nerfs seraient les