

le cordon pyramidal croisé est direct dans la moelle; sa section doit donc amener une paralysie du même côté; d'autre part, le faisceau de GOWERS, qui représente sans doute la principale voie centrale de conduction des impressions douloureuses, reçoit ses fibres de la moitié opposée de la substance grise; sa destruction doit donc produire l'anesthésie dans le côté opposé.

§ 2. — FONCTIONS DE LA MOELLE COMME CENTRE NERVEUX

Nous étudierons sous ce titre les mouvements réflexes qui prennent naissance dans l'axe gris médullaire et la propriété que l'on désigne sous le nom d'automatisme de la moelle, puis la localisation de différents centres spéciaux. Pour terminer, nous envisagerons la question de savoir si l'intégrité de la moelle est indispensable à l'entretien de la vie.

1° Réflexes. — Toute réaction organique succédant à une impression est à proprement parler un acte réflexe. Cet acte suppose l'intervention de trois facteurs : 1° la transmission d'une impression périphérique par un nerf centripète jusqu'à un centre nerveux ; 2° la transformation de cette impression dans le centre nerveux et sa réflexion sur une voie centrifuge ; 3° la transmission du mouvement à la périphérie par un ou plusieurs nerfs centrifuges. L'ensemble anatomique, substratum de l'action réflexe, porte le nom d'*arc réflexe*. C'est DESCARTES qui, en 1640, conçut le premier le mécanisme de l'action réflexe, et PROCHASKA qui, en 1784, en donna une théorie générale. Soit une grenouille dont on a coupé la moelle dans la région dorsale : au bout de quelques instants, l'ébranlement déterminé par le traumatisme s'étant dissipé, il suffit de pincer légèrement l'extrémité d'une des pattes postérieures pour la voir se fléchir. Si la moelle était coupée au cou, le mouvement de rétraction pourrait être provoqué dans les membres antérieurs. On peut supposer la moelle divisée en autant de tronçons qu'on voudra, chaque segment, pourvu qu'il soit en rapport avec un nerf sensible et un nerf moteur sera susceptible d'engendrer l'action réflexe ; chaque tronçon

d'une anguille coupée en morceaux présente des contractions réflexes lorsqu'on l'irrite. Ainsi la moelle, séparée des centres nerveux supérieurs, suffit pour la production de ces mouvements qui s'exécutent d'une façon purement mécanique, sans participation de la volonté ni de la conscience ; que l'on détruise la moelle avec un stylet enfoncé dans le canal rachidien, et le pouvoir réflexe est aboli. Les mêmes phénomènes ont lieu chez les mammifères, seulement les mouvements réflexes n'apparaissent nettement que plusieurs jours après la section de la moelle, lorsque les phénomènes inhibitoires développés par le traumatisme ont disparu. Ces mouvements sont plus faciles à produire chez les animaux nouveau-nés dont la moelle est moins sensible aux traumatismes ; chez eux, du reste, tous les mouvements s'accomplissent en qualité de réflexes, car l'écorce cérébrale et le faisceau pyramidal, voie de conduction des mouvements volontaires, ne sont pas encore développés.

a. *Excitants des réflexes.* — Les mouvements réflexes peuvent être déterminés non seulement par l'irritation d'une surface sensible, peau et muqueuse, mais aussi par l'excitation du nerf sensible dans sa continuité. Toutefois ces mouvements sont plus intenses et se produisent plus facilement quand l'excitation est portée sur les terminaisons nerveuses. De plus la nature et le mode d'excitation ne sont pas indifférents. Pour des excitations mécaniques, une irritation légère et fréquemment répétée, frôlement, chatouillement, est plus efficace qu'une irritation violente telle que pincement, écrasement, qui chez l'animal intact déterminerait de la douleur. Les excitants chimiques se montrent plus spécialement actifs : ainsi une goutte d'eau acidulée déposée sur la peau du membre inférieur d'une grenouille décapitée provoque le retrait de la patte, alors que le pincement de la même région pourrait demeurer sans effet.

b. *Lois des réflexes.* — L'intensité et la complexité des mouvements réflexes se montrent en rapport avec l'intensité et la nature de l'excitant. Par une excitation légère de la peau du membre inférieur, on détermine un mouvement réflexe loca-

lisé dans les muscles de la région excitée ; si l'excitation est un peu plus forte, les contractions s'étendent à un plus grand nombre de muscles, tout en restant localisées dans le membre correspondant (*loi de localisation*). En augmentant graduellement l'intensité de l'excitation, on voit apparaître des contractions dans le membre opposé (*loi de symétrie*), puis dans les membres supérieurs (*loi de l'irradiation*), enfin dans tous les muscles du corps (*loi de généralisation*). Telles sont les lois formulées par PFLÜGER. Ces phénomènes sont dus à l'irradiation des excitations dans des groupes de neurones de plus en plus nombreux. On voit que l'irradiation dans la moelle tend à se produire d'abord dans le sens transversal, puis dans le sens longitudinal. Il faut aussi noter que l'ébranlement causé par une forte excitation dans les centres réflexes persiste un certain temps après que l'excitation a cessé d'agir (*loi de l'ébranlement prolongé*), de même que les vibrations d'une cloche se prolongent longtemps après le choc qui les a produites.

c. *Caractères des réflexes*. — Les mouvements réflexes présentent un caractère intentionnel remarquable ; ils apparaissent dans des groupes physiologiques de muscles, et les contractions de ces muscles sont coordonnées et comme adaptées à un but à atteindre. Ainsi l'irritation de la muqueuse du larynx provoque la toux, l'irritation de la muqueuse nasale l'éternuement, tous mouvements qui demandent pour leur exécution le concours synergique d'un grand nombre de muscles. Sur une grenouille décapitée, si l'on pince l'extrémité d'un doigt, la patte se retire par flexion pour éviter la lésion ; si l'on pince la région anale, la patte se porte vers l'endroit touché pour repousser l'instrument ; que l'on dépose une goutte d'acide sur la racine de la cuisse, la nature du mouvement se modifie : la patte vient frotter et essuyer la région cautérisée. Bien plus, si après le dépôt de la goutte d'acide, on ampute le membre, l'animal, après quelques essais infructueux faits avec son moignon pour s'essuyer, vient se frotter avec les doigts de l'autre patte. PFLÜGER, s'appuyant sur cette expérience et sur d'autres semblables, a cru devoir doter la moelle d'une sorte de conscience

vague. Mais il n'est pas nécessaire de supposer l'intervention de propriétés psychiques pour expliquer ces phénomènes. Nous pouvons nous représenter simplement que les centres médullaires ont été, par leur fonctionnement antérieur chez l'animal intact, disposés de manière à faciliter les innervations dans des groupes de muscles déterminés ; de telle sorte qu'une impression périphérique peut mettre en jeu, en l'absence de tout centre conscient, un mécanisme déjà adapté à l'exécution de certains mouvements défensifs. L'expérience suivante de GOLTZ est, du reste, contraire à l'hypothèse d'une action psychique de la moelle ; deux grenouilles, l'une intacte, l'autre décapitée, sont placées dans de l'eau dont on élève graduellement la température : la grenouille qui n'a que la moelle épinière devient rigide et se laisse cuire sans présenter aucun mouvement de fuite ; au contraire, la grenouille intacte manifeste une violente agitation vers 30°. Ce n'est pas à dire que les actes réflexes à l'état physiologique, soient toujours inconscients ; beaucoup d'entre eux, au contraire, sont perçus, mais dans ce cas l'impression périphérique suit simultanément deux voies différentes, l'une courte qui la transmet à une cellule motrice médullaire, l'autre longue qui la porte jusqu'aux centres cérébraux.

La coordination des mouvements qui est un phénomène si caractéristique des réflexes normaux, fait défaut lorsque la sensibilité médullaire est exagérée d'une manière pathologique ; l'irradiation réflexe s'opère alors d'une façon diffuse et sans ordre, et les mouvements deviennent convulsifs ; c'est ce qui arrive notamment dans l'empoisonnement par la strychnine, dans le tétanos, l'hydrophobie.

Chez les mammifères les mouvements réflexes compliqués, qui présentent un haut degré de généralisation et de coordination, supposent l'intervention de la moelle allongée et du mésencéphale, comme nous le verrons plus loin. Cependant, même chez les animaux supérieurs, la moelle à elle seule peut suffire à l'exécution de mouvements réflexes relativement compliqués. Ainsi un chien, dont la moelle a été coupée au dos depuis une huitaine de jours, exécute avec le membre inférieur

le mouvement de gratter, lorsqu'on lui chatouille la peau de la région sacrée ; un canard décapité peut marcher, nager, battre des ailes pendant quelques instants, etc.

d. *Variations du pouvoir réflexe.* — Diverses influences diminuent ou augmentent le pouvoir réflexe de la moelle :

Le *pouvoir réflexe est diminué* par certains poisons, opium, chloroforme, bromure de potassium, etc., les narcotiques et les anesthésiques, d'une façon générale. Il est diminué aussi par l'action des centres nerveux supérieurs. Le cerveau exerce sur la moelle une action inhibitoire très marquée ; ainsi on peut, par un effort énergique de volonté, réprimer un acte réflexe, tel que le clignement. Les lobes optiques agissent, d'après les expériences de SETCHENOW, comme des centres modérateurs des actions réflexes ; si on les excite chez la grenouille en y déposant un cristal de sel marin, la réflexivité médullaire est très émoussée et même complètement abolie ; qu'on les enlève, et le pouvoir réflexe reparait dans la moelle. Ce n'est là qu'un cas spécial d'une loi très générale : toute excitation un peu forte d'un nerf centripète affaiblit ou supprime l'action réflexe ; par exemple, on peut empêcher l'éternuement en se grattant les ailes du nez, le réflexe dû au chatouillement en se mordant la langue ; une forte douleur développée dans les centres nerveux une action inhibitoire et abolit les réflexes ; c'est ainsi que s'explique la dépression du système nerveux, dans le *choc traumatique*. On voit donc que le résultat réflexe d'une excitation ne dépend pas seulement de cette excitation, mais aussi de l'état d'excitabilité plus ou moins grand dans lequel se trouve à un moment donné le système nerveux.

Le *pouvoir réflexe est augmenté* par la section de la moelle ; cette section supprime, en effet, l'action inhibitoire des centres nerveux supérieurs. Lorsque l'activité cérébrale est engourdie, comme dans le sommeil, les réflexes peuvent être provoqués avec la plus grande facilité ; par exemple, le retrait du membre par le chatouillement de la plante du pied chez un homme endormi. Il se pourrait aussi que la section augmentât la réflexivité médullaire en supprimant l'irradiation dans les

centres supérieurs. Certains poisons, tels que strychnine, brucine, picrotoxine, le poison du tétanos, de la rage augmentent considérablement le pouvoir réflexe ; chez un animal empoisonné par la strychnine, le moindre attouchement, un choc brusque sur la table d'expérience, déterminent de violentes convulsions.

e. *Vitesse de transmission des réflexes.* — On la calcule en mesurant le temps perdu qui s'écoule entre le moment de l'excitation et le moment de la réaction, et en déduisant le temps employé pour la transmission de l'excitation dans le nerf sensitif et le nerf moteur. Cette vitesse varie beaucoup ; elle est en moyenne de 8 mètres par seconde, par conséquent beaucoup plus lente que dans les nerfs. Cette lenteur doit provenir pour une part de ce que les articulations des neurones entre eux opposent au passage de l'influx nerveux une résistance beaucoup plus considérable que la substance des cylindres.

f. *Théorie anatomique des réflexes.* — Bien qu'un certain nombre de fibres sensibles se terminent dans la moelle et paraissent de ce fait plus en rapport avec les innervations réflexes, il est vraisemblable qu'il n'existe point de voies spéciales pour les réflexes, et que les mêmes conducteurs centripètes servent à la fois à la production des réflexes et des innervations conscientes. Le fait n'a rien de surprenant, car toute fibre sensible, avant de s'élever dans les centres supérieurs, émet sur son trajet un grand nombre de collatérales qui vont se mettre en rapport avec les neurones médullaires à différents étages. On peut se représenter anatomiquement une complication croissante des actions réflexes de la façon schématique suivante : une collatérale d'une fibre sensible émanant du ganglion rachidien peut aller directement se mettre en rapport avec une cellule radulaire de la corne antérieure (fig. 153, a, a, e), en parcourant d'arrière en avant toute la substance grise : voilà un arc réflexe ou sensitivo-moteur court ; c'est la relation la plus simple qui puisse exister entre le neurone sensitif et le neurone moteur périphériques. Un arc réflexe plus compliqué résultera de l'articulation de trois neu-

rones, comme dans la figure 153, *b, c, e*. L'élément sensitif périphérique (*b*) est toujours représenté par une fibre des racines postérieures; celle-ci se met en rapport avec une cellule des cordons, élément sensitif central (*c*) qui par ses collatérales entre en connexion avec les cellules radiculaires (*e*) du même

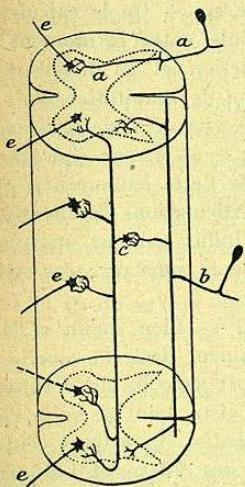


Fig. 153.

Schéma d'un arc réflexe court *a, a, e*, et d'un arc réflexe compliqué constitué par l'articulation de trois neurones *b, c, e* (imité de VAN GEHUCHTEN).

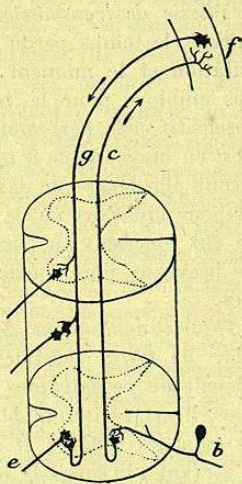


Fig. 154.

Schéma d'un arc réflexe, constitué par l'articulation de quatre neurones (*b, c, g, e*); *f*, écorce cérébelleuse.

côté ou du côté opposé. Enfin on peut concevoir un arc nerveux encore plus complexe constitué par la superposition de quatre neurones (fig. 154), en intercalant entre les deux neurones périphériques sensitif et moteur deux neurones centraux, l'un sensitif (*c*), l'autre moteur (*g*); par exemple une impression périphérique peut remonter jusqu'au cervelet (*f*) par le faisceau cérébelleux direct et être réfléchi sur les neurones

moteurs périphériques par une fibre centrifuge cérébelleuse.

2° Automatismes de la moelle. — Nous avons dit antérieurement comment on doit interpréter le prétendu automatisme des centres nerveux, et nous avons fait remarquer que les éléments nerveux ne possèdent en réalité aucune spontanéité d'action et qu'ils ne peuvent entrer en jeu que sous l'influence d'un excitant. En d'autres termes, toute action est une réaction, et les actions dites automatiques doivent entrer dans la catégorie des actes réflexes. La moelle nous en offre un remarquable exemple. A l'état normal, partent constamment de la moelle des innervations centrifuges qui tiennent sous leur dépendance la tonicité des muscles (tonus des muscles de la vie de relation, tonus vasculaire, etc.). Or, cette innervation en apparence automatique est incontestablement de nature réflexe; elle prend naissance dans les impressions périphériques de tension des muscles, des ligaments, de la peau, etc.; en effet, le tonus musculaire disparaît non seulement quand on sectionne les nerfs moteurs, mais encore quand on coupe les racines postérieures de la moelle. C'est par l'effet de ce tonus d'origine médullaire que nous pouvons expliquer l'attitude que prennent mécaniquement les membres d'une grenouille décapitée; l'animal est-il suspendu verticalement, les pattes postérieures ne pendent pas absolument flasques, mais elles sont légèrement fléchies; repose-t-il sur le sol par la surface ventrale, les pattes sont immédiatement ramenées vers le ventre (position assise qui permet à l'animal d'être toujours prêt pour le saut); si l'on étire doucement un des membres, aussitôt qu'on le lâche il reprend son état de flexion.

3° Différents centres réflexes dans la moelle. — Considérons séparément les réflexes qui portent sur les muscles volontaires de la vie de relation et ceux qui interviennent dans les mouvements des organes de la vie végétative.

A. RÉFLEXES SUR LES MUSCLES DE LA VIE DE RELATION. — Théoriquement on peut regarder la substance grise médullaire

comme un empilement de centres réflexes correspondant à chaque racine nerveuse et même à chacune des fibres de ces racines. Les cellules radiculaires des cornes antérieures en connexion par leurs dendrites avec les arborisations des cylindraxes sensitifs représentent les centres réflexes. Chaque cellule radiculaire paraît être en rapport avec une fibre centripète, émanant de la région où se rend la fibre motrice. C'est du moins ce que semble indiquer le réflexe élémentaire appelé réflexe tendineux qui consiste dans la contraction d'un muscle dont on irrite le tendon ; par exemple, vient-on à frapper un coup sec sur le tendon rotulien, le triceps se contracte et soulève la jambe (*réflexe rotulien* ou *phénomène du genou*).

B. RÉFLEXES SUR LES ORGANES DE LA VIE VÉGÉTATIVE. — La moelle contient aussi des centres réflexes pour les mouvements involontaires des organes de la vie végétative (contractions des organes splanchniques, sécrétions). Ces centres sont formés par la portion de substance grise qui émet les nerfs centrifuges correspondants. Ils se trouvent comme les précédents en connexion avec les centres supérieurs, mais leur sont moins étroitement subordonnés ; de telle sorte qu'ils peuvent suffire à eux seuls au fonctionnement normal de l'organe. On connaît les centres suivants :

a. *Centre cilio-spinal.* — Situé dans la partie inférieure de la moelle cervicale et la partie supérieure de la moelle dorsale, il préside à la dilatation de l'iris (voy. *Iris*, p. 616).

b. *Centre cardiaque.* — Superposable au précédent comme situation, il envoie au cœur les nerfs accélérateurs par les filets cardiaques sympathiques (voy. *Nerfs accélérateurs*, p. 239).

c. *Centre ano-spinal* de Masius. — Il est situé dans la moelle lombaire ; il agit sur le sphincter anal et maintient la tonicité de ce muscle.

d. *Centre vésico-spinal* de Gianuzzi. — Également dans la moelle lombaire ; il préside à la contraction de la vessie. Il paraît être double : l'un pour les muscles du corps de la vessie, l'autre pour le sphincter du col. Après la section de la moelle au-dessus de ce centre, la miction peut encore se faire par action réflexe lorsqu'on chatouille le gland.

e. *Centre génito-spinal* de Budge. — Dans la moelle lombaire ; il préside aux contractions des muscles des vésicules séminales et des canaux déférents chez le mâle ; on peut y distinguer aussi un centre de l'érection, c'est-à-dire un centre d'où partent les nerfs vaso-dilatateurs du pénis ou nerfs érecteurs d'ECKARDT. Après la section de la moelle au-dessus de ce centre, il est possible de déterminer encore par action réflexe l'érection et l'éjaculation. Chez la femelle, le centre génito-spinal préside aux contractions de l'utérus et du vagin. GOLTZ et FREUSBERG ont vu chez une chienne, dont la moelle avait été coupée au dos, la fécondation et la parturition s'effectuer comme dans l'état normal.

f. *Autres centres.* — Quant aux centres respiratoires, vaso-moteurs et sudoraux, nous en avons déjà parlé longuement (voy. p. 250, 301, 376).

4° Effets de la destruction de la moelle. — La destruction de la moelle entraîne non seulement la perte de la sensibilité et de la motilité volontaire et réflexe, mais encore des troubles tellement considérables des fonctions organiques, qu'elle paraît incompatible avec la survie de l'animal : les vaisseaux ayant perdu leur tonus se dilatent, la pression sanguine tombe à une valeur très faible et la température interne baisse considérablement ; des troubles trophiques apparaissent (eschares aux points soumis à une compression, atrophie des muscles, etc.) ; il y a incontinence des matières fécales et des urines. Tous ces troubles se montrent chez l'homme dans les myélites aiguës, au stade avancé de la maladie.

D'après cela, on pensait jusqu'ici que les fonctions de la moelle épinière sont indispensables à l'entretien de la vie. Mais les intéressantes expériences de GOLTZ et EWALD sont venu montrer récemment que cette notion n'est pas absolument exacte. Ces auteurs ont, en effet, réussi à conserver des chiens en vie pendant très longtemps après les avoir privés de la plus grande partie de leur moelle. Par exemple un chien, ayant subi la section de la moelle cervicale au-dessus de l'origine des nerfs des membre antérieurs, put être conservé grâce à certains soins

pris pour éviter les troubles trophiques de la peau et l'abaissement de température, et plus tard sa moelle lombaire et sacrée fut excisée. Ainsi mutilé, l'animal, au point de vue nerveux, est divisé en trois segments : un segment antérieur possédant le cerveau et la moelle cervicale, un segment moyen réduit à la moelle dorsale et un segment postérieur dépourvu de moelle. L'animal antérieur respire et mange pour son compte et celui de ses associés, mais sans se préoccuper du résultat (il arriva dans un cas que la tête rongea un morceau de la patte antérieure presque jusqu'à l'articulation). L'animal moyen ne montre que quelques phénomènes vitaux consistant en réflexes plus ou moins compliqués, tels que le tremblement sous l'influence d'une douche d'eau froide, l'incurvation de la colonne vertébrale sous l'action d'une caresse. Pour l'animal postérieur, dépourvu de moelle les phénomènes physiologiques sont très réduits, mais cependant encore étonnamment complexes. Le sphincter anal conserve encore une certaine tonicité, ce qui est en contradiction avec ce que l'on croyait jusqu'alors ; il est donc vraisemblable que le sphincter, outre son innervation médullaire et encéphalique, en possède encore une troisième, peut-être située dans le muscle lui-même. Quelques semaines après l'opération, les processus digestifs s'accomplissent comme chez l'animal sain, et les évacuations intestinales se font avec régularité ; de même pour la vessie et la miction. L'urine reste claire et ne contient ni sucre, ni albumine. Le tonus des vaisseaux se rétablit aussi après quelques jours, et l'animal devient capable de conserver sa chaleur en luttant contre les variations de la température extérieure. Des troubles trophiques très accusés se montrent toutefois chez cet animal ; ses muscles s'atrophient jusqu'à l'état de cordes, ses os s'altèrent profondément, et, tandis que les poils du segment antérieur conservent leur aspect brillant, ceux du segment postérieur deviennent ternes et tombent facilement.

Il semble se dégager de ces curieuses expériences qu'en l'absence de la moelle, le système du grand sympathique acquiert assez d'importance pour entretenir dans un état relativement satisfaisant certaines fonctions organiques, qu'on s'était habitué

jusqu'ici à considérer comme ne pouvant s'accomplir que grâce à l'intermédiaire des centres nerveux médullaires.

ARTICLE II

BULBE ET PROTUBÉRANCE

Dans le bulbe et la protubérance, on trouve non seulement la continuation des faisceaux blancs et de la substance grise de la moelle, mais encore des parties nouvelles surajoutées.

Les cordons de la moelle se prolongent dans la moelle allongée, mais leur position respective se modifie. Le faisceau pyramidal direct et le faisceau pyramidal croisé se placent à la partie antérieure du bulbe et constituent la pyramide bulbaire ; le pyramidal direct déjà entre-croisé dans la moelle occupe dans le bulbe le même côté qu'il occupait dans la moelle ; le pyramidal croisé vient du cordon latéral du côté opposé et s'entre-croise à la partie inférieure du bulbe avec celui du côté opposé en se portant en dedans et en avant (*décussation des pyramides*). Ces fibres proviennent, comme nous l'avons dit, des cellules motrices de l'écorce cérébrale ; en les poursuivant en sens centripète, c'est-à-dire en sens inverse du courant nerveux qui les parcourt, on les voit remonter dans la protubérance en s'engageant sous les fibres superficielles transversales du pont, puis passer dans le pied du pédoncule cérébral pour gagner l'hémisphère cérébral. Le faisceau pyramidal dans sa portion encéphalique contient un certain nombre de fibres qui ne descendent pas jusque dans la moelle, mais s'arrêtent dans les noyaux moteurs du bulbe et de la protubérance : faisceau moteur bulbaire, dont les fibres émanent, comme leurs congénères médullaires, des cellules pyramidales de la zone motrice de l'écorce cérébrale, et vont se mettre en rapport par leurs arborisations terminales, avec les cellules motrices des noyaux des nerfs crâniens. Ces fibres s'entre-croisent aussi avec celles du côté opposé, mais beaucoup plus haut que les fibres médullaires, au-dessus du bulbe, en pleine protubérance (fig. 170, p. 569).