

pourrons obtenir une nouvelle ligne horizontale, qui représentera le temps pendant lequel la forme active aura existé; puis enfin viendra une ligne descendante qui sera le graphique du retour à la forme de repos (DE). C'est sur ce principe qu'on a construit les divers appareils appelés *myographes* (Helmholtz, Marey), et c'est ainsi qu'on obtient des *graphiques de la contraction musculaire* avec analyse de ces différents temps. On voit alors qu'en général l'*excitation latente* dure $1/60$ de seconde; que le raccourcissement atteint son summum au bout d'environ $1/6$ de seconde, et passe progressivement, au bout d'un temps à peu près égal, à l'état de repos (1). (Il est bien entendu que cette description est celle de ce qui se passe lorsqu'une excitation brusque, sans durée notable, un choc par exemple, atteint le muscle. — Voyez plus loin l'étude de cette *secousse* musculaire.) — Au lieu de mesurer le raccourcissement du muscle, on peut mesurer son épaississement: c'est dans ce but que Marey a construit ses *pincettes myographiques* dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer ici: il nous suffira de dire qu'avec ces instruments on obtient le graphique du *gonflement*, et par suite de la contraction musculaire.

Si par ces moyens on étudie la contraction d'un muscle, succédant à une irritation brusque et courte (à un choc par exemple), on voit donc sur le graphique la descente succéder immédiatement à l'ascension (fig. 21, 2; CD), ce qui montre que la forme active n'a existé à son summum que fort peu de temps, puisqu'elle n'est pas représentée par une ligne, mais par un simple point de passage entre l'ascension et la descente. C'est ce qu'on a appelé la *secousse* ou la *convulsion musculaire*. — Mais si des excitations courtes et brusques se succèdent rapidement, on voit sur le graphique qu'une nouvelle contraction commence avant que la descente de la précédente ne soit achevée (fig. 21, 3; c, c', c'', c'''), c'est-à-dire que le muscle, au moment où il commençait à revenir vers la forme de repos, a de nouveau été sollicité à prendre la forme active; aussi ces demi-

(1) Voy. E.-J. Marey, *La machine animale*. Paris 1873.

descentes, interrompues par une nouvelle ascension, sont-elles marquées sur le graphique par une série d'ondulations, qui se rapprochent d'autant plus du niveau correspondant au summum de la forme active, que les excitations se sont succédé plus rapidement (fig. 21, 3; ligne F). Il est facile de concevoir que si les excitations sont de plus en plus rapprochées, les ondulations précédentes seront de plus en plus petites, et finiront par former une ligne droite, qui se produira tout le temps que ces excitations se succéderont avec la rapidité voulue: c'est que pendant tout ce temps le muscle se sera maintenu sous la forme active.

C'est ce maintien de la forme active, considéré comme le résultat d'une série de *secousses* ou convulsions fusionnées, qu'on a appelé le *tétanos physiologique* (Ed. Weber). Pour produire ce *tétanos physiologique*, il faut en général une *trentaine d'excitations par seconde*. Cette étude porte à croire que le muscle contracté, tel qu'on l'observe en général sur l'animal vivant, ne se maintient ainsi un certain temps sous la forme active que par une série de secousses fusionnées; et en effet, si l'on ausculte un muscle dans cet état, on entend un bruit, le *bruit* ou *ton musculaire*, dont la hauteur correspond à peu près à 30 vibrations par seconde, et c'est précisément, on le voit, le nombre des excitations et par suite des secousses musculaires nécessaires pour le maintien de la forme active, ou *tétanos physiologique expérimental* (Wollaston, Helmholtz).

Quant, au moyen de 30 excitations par seconde, on a obtenu la fusion des secousses, c'est-à-dire la contraction permanente (ou *tétanos physiologique*), si alors on rend encore plus rapides les excitations, la *contraction augmente d'énergie*, et ce qui prouve qu'elle se compose alors d'un plus grand nombre de secousses fusionnées, c'est que le ton ou bruit musculaire devient plus aigre, plus élevé. C'est ce qu'on vérifie facilement en écoutant sur soi-même le bruit du masseter plus ou moins *énergiquement* contracté. Le bruit du masseter, étudié dans le silence le plus complet de la nuit, peut ainsi s'élever d'une quinte (Marey).

La fatigue du muscle facilite la fusion des secousses, mais rend la contraction moins énergique (Marey).

Certains muscles striés présentent cette propriété particulière que leur secousse se fait très-lentement; en d'autres termes, leur courbe de contraction est très-allongée: tels sont les muscles de la tortue et les fibres musculaires du cœur (Marey). Ce dernier forme comme une transition entre les muscles striés et les muscles lisses, dont la secousse est très-longue et ressemble, sur un graphique, à un tracé de tétanos physiologique. Marey a ainsi démontré que la systole du cœur présente non pas les caractères d'une contraction, dans le sens de tétanos physiologique (fusion de secousses plus ou moins nombreuses), mais bien ceux d'une secousse unique très-lente à se produire. Cette manière de voir est surtout démontrée, grâce à l'étude de la *contraction induite par le muscle cœur*: lorsqu'une patte galvanoscopique de grenouille est mise en rapport avec une autre patte semblable, de telle sorte que le nerf de la seconde repose sur le muscle de la première, si cette première patte vient à se contracter, la seconde se contracte pareillement: c'est ce que Matteucci a désigné sous le nom de contraction induite. Dans ces cas une secousse unique de la patte inductrice n'amène qu'une secousse de la patte induite: le tétanos ou contraction de la première patte induit la contraction ou tétanos dans la seconde. Or la systole cardiaque, dans des circonstances semblables, induit non par la contraction ou tétanos, mais une simple secousse dans la patte dont le nerf est placé sur le cœur. Cette systole n'est donc elle-même qu'une secousse (Marey).

Si un poids est attaché à l'extrémité du muscle au moment de la secousse ou pendant le tétanos physiologique, ce poids est soulevé, à moins qu'il ne soit trop considérable: c'est là ce qui constitue le travail du muscle; c'est ainsi qu'on mesure sa force.

La *hauteur* à laquelle un muscle peut élever un poids dépend de la longueur de ses fibres; mais ce qu'on doit entendre par sa *force de contraction* (*force musculaire absolue*) se mesure par le poids nécessaire à la neutralisation du mouvement, et ne dépend que de l'étendue de la section transversale des muscles, ou du nombre des fibres qui le composent. En expérimentant sur les muscles de la grenouille,

Rosenthal ainsi trouvé que la force de contraction des muscles adducteurs de la cuisse de cet animal varie (pour l'unité de section transversale, c'est-à-dire pour 1 centimètre carré), entre 2 et 3 kilog. Pour les jumeaux et soléaires de l'homme elle serait de 8 kilog. pour chaque centimètre carré. — L'expérience est très-simple à faire sur l'homme. Une personne en expérience se tenant debout, on charge son corps de poids, jusqu'à ce que ceux-ci soient suffisants pour lui rendre impossible l'action de s'élever sur les orteils, en un mot jusqu'à ce qu'il soit impossible au talon de quitter le sol. Il est évident qu'en cet instant le poids du corps, plus les poids additionnels, représentent la force, le poids nécessaire à la neutralisation du mouvement que tendent à produire les muscles du mollet quand on s'élève sur les orteils, ou mieux sur les extrémités des métatarsiens. La force absolue des muscles du mollet est donc égale à la valeur de ce poids divisée par la longueur de leur bras de levier (voir plus loin *Mécanique de squelette*: levier du 2^e genre); étant donnée ensuite la section transversale moyenne de la masse musculaire du mollet (jumeaux et soléaires), il est facile d'en déduire la force absolue de l'unité de surface de ces muscles.

Le chiffre de 8 kilog. pour les muscles de l'homme nous montre que ces organes constituent, au point de vue mécanique, des machines aussi puissantes que parfaites, et qui en proportion de leur poids, relativement très-faible, développent une force bien plus considérable qu'aucune des machines que nous pouvons construire (1).

Il faut ajouter que la force musculaire présente des différences selon: 1^o *l'énergie de l'excitant*: c'est ce qu'on observe en ayant égard même seulement à l'excitant *volonté*. Que notre volonté atteigne momentanément au degré le plus intense, sous l'influence d'une passion forte, et elle pourra communiquer aux muscles une augmentation de force considérable. — 2^o de *l'état du muscle*. Un muscle longtemps en travail se fatigue; d'après ce que nous avons vu plus haut, on peut définir le plus haut degré de *fatigue*

(1) Weber, Rosenthal, Hermann.

la perte passagère de l'excitabilité, par l'effet de la présence des produits de combustion (acide lactique, etc.) que le muscle a formés dans ses contractions précédentes. Et on a démontré en effet que certaines matières *fatiguent* les muscles (J. Budge) (1) quand elles sont mises artificiellement en contact avec eux ; ce sont l'acide lactique et le phosphate acide de potasse. L'arrivée d'un alcalin neutralise ces effets et *rétablit* le muscle : c'est ce que fait normalement le sang (qui est alcalin).

On est allé plus loin dans l'analyse intime du phénomène de passage de la forme de repos à la forme active, et on a cherché les modifications moléculaires de la fibre musculaire pendant ce phénomène.

La théorie qui expliquait la forme active par un plissement en zigzag de la fibre musculaire (Prévost et Dumas, 1823) ne peut plus être admise. Dans ces cas la fibre musculaire, placée sur une lame de verre, y adhérerait par sa gaine, de façon qu'après avoir pris sa forme active, elle éprouvait de la difficulté à revenir à la forme de repos, ses adhérences la forçant à se plier en ligne brisée : c'est alors seulement, par ce retour incomplet, qu'on observait la forme de zigzag.

Aujourd'hui deux théories se disputent l'explication de ce phénomène.

Pour les uns (Weber, Aeby, Marey), le contenu presque liquide de la fibre musculaire serait le siège d'une série d'ondes (*onde musculaire*), dont la présence produirait le raccourcissement du muscle et son gonflement transversal.

Et en effet, en se servant de *pincés myographiques* qui enregistrent le gonflement du muscle lors de sa contraction (voy. p. 102), et en plaçant deux pincés de ce genre à une certaine distance l'une de l'autre sur la longueur du muscle, Marey a montré que, lorsqu'on excite l'une des extrémités du muscle, les deux pincés ne signalent pas en même temps le gonflement de celui-ci : celle qui est la plus proche de l'extrémité excitée entre la première en action ; puis le gonflement est signalé par la seconde pince. Le gonflement

(1) Julius Budge, *Compendium de physiologie humaine*. Trad. franç. par E. Vincent. Paris 1874.

du muscle marche donc comme une *onde*, dont Marey a pu évaluer la vitesse à 1 mètre par seconde. Cependant Aeby a constaté que, si au lieu d'irriter le muscle par l'une de ses extrémités, on l'excite dans toute sa longueur en mettant chacune de ses extrémités en rapport avec l'un des fils du courant exciteur, ou bien si l'on excite le nerf moteur du muscle, les deux réactions données par les deux pincés myographiques sont exactement superposées, c'est-à-dire synchrones. Dans ce cas la fibre musculaire se raccourcit donc dans tous les points à la fois.

Lorsqu'on examine au microscope la patte d'une araignée, on voit très-bien, à travers la carapace chitineuse, la contraction des fibres musculaires se montrer sous forme d'un gonflement local, qui progresse comme une vague, une onde, et cette progression est d'autant plus lente, plus facile à suivre, que, la patte étant détachée de l'animal, les muscles sont près de perdre leurs propriétés. Aussi dans beaucoup de muscles striés, au moment où ils commencent à mourir, quelque chose de semblable se manifeste-t-il à l'œil nu ; c'est ce que nous avons observé sur les muscles d'un décapité plus de trois heures après la mort : si l'on frappe vivement du dos d'un couteau le biceps par exemple, on voit se former un gonflement le long de la ligne transversale selon laquelle l'instrument a frappé le muscle ; mais ce gonflement ne progresse pas le long du muscle ; il persiste dans le point où il est formé. C'est à ce phénomène remarquable que Schiff a donné le nom de *contraction idio-musculaire*.

Pour le professeur Rouget, la fibre musculaire, d'après les études faites sur le pédicule contractile des vorticelles, est un vrai *ressort en spirale qui, activement distendu pendant l'état de repos du muscle, revient passivement sur lui-même au moment de la contraction* : la contractilité musculaire n'est qu'une propriété d'élasticité purement physique ; la rigidité cadavérique est un phénomène du même ordre que la contraction musculaire sur le vivant. « Le *style des vorticelles* nous montre le principal organe de la locomotion d'un animal constitué par une fibrille musculaire unique, libre dans un canal, au centre d'une gaine d'une transpa-

rence parfaite, qui permet de voir avec la plus grande netteté tous les changements que l'élément contractile éprouve pendant les états d'activité ou de repos, d'allongement ou de contraction. — Quand l'animal est tranquille, le style est au maximum d'allongement et le corps aussi éloigné que possible du point d'attache et de refuge. Dans cet état le filament central du style, la fibrille contractile est complètement étendue ; elle n'est jamais droite cependant, mais présente constamment une torsion en spirale très-allongée, comme un ruban tordu autour de son axe longitudinal et dont l'aspect rappelle exactement celui d'un ressort spiral de montre fixé et fortement tendu par ses extrémités.

« Aussitôt qu'un excitant mécanique, électrique, thermique, etc., atteint l'animal, cette spirale allongée, revenant brusquement sur elle-même, se transforme presque instantanément en un ressort en hélice d'une régularité parfaite, à tours très-rapprochés, qui ne mesurent plus guère que le cinquième de la longueur du style au repos et dont le diamètre transversal s'est accru proportionnellement. Cet état ne persiste généralement que pendant un temps assez court ; les tours du ressort s'écartant, il s'allonge bientôt avec une certaine lenteur et l'animal revient à sa position première.

» Le raccourcissement ou l'allongement de l'organe contractile sont dus ici manifestement au rapprochement et à l'écartement des tours d'un ressort mis en hélice. Mais auquel de ces deux états se rapporte la mise en jeu de l'élasticité ? Quel est celui qui nous montre le ressort musculaire revenu à sa forme naturelle, à son état de repos ? L'observation établit d'abord ce fait important : c'est que le filament spiral n'apparaît jamais dans l'allongement extrême que lorsque l'animal est vivant et sans lésions. Dès que l'animal est tué ou qu'il s'est détaché de son style, les tours de l'hélice se roulent en vrille et persistent définitivement dans cet état : il en est de même si l'on tue brusquement l'animal par un agent toxique ou par l'élévation de la température à $+ 40$ ou 45° . Il arrive fréquemment, pendant la vie même de l'animal, que la fibrille contractile se drise et que la continuité est rompue entre elle et le corps, centre trophique de tout l'animal ; dans ce cas, bien que la

gaine soit intacte et continue, le corps, bien vivant et nageant à l'aide des cils vibratiles, traîne à sa partie postérieure la fibrille contractile morte, roulée en vrille, persistant dans cet état de raccourcissement et ayant perdu pour toujours la faculté de s'allonger. L'allongement de la fibrille spirale, organe du mouvement musculaire chez la vorticelle, est donc lié à l'état de vie, c'est-à-dire à la continuité de la nutrition et de l'échange de matières. Dès l'instant où la nutrition est supprimée par la mort de l'animal ou par la séparation de la fibrille du centre trophique, l'élément contractile prend et conserve la forme naturelle inhérente à sa structure, celle d'un ressort en hélice dont les tours sont à l'état de repos au maximum de rapprochement.

» La contraction de la fibre musculaire du style de la vorticelle correspond à l'état de repos du ressort, elle est la conséquence directe de son élasticité ; l'allongement de la fibre est le résultat de l'extension du ressort par une cause de mouvement liée à l'acte de nutrition, et agissant pendant le repos apparent de l'organe contractile. Dès que la source de cette force antagoniste est tarie, l'élasticité ramenant le muscle à sa forme naturelle, produit le mouvement dit de contraction... Ainsi la tendance vers un état de contraction extrême est une propriété inhérente à la fibre musculaire vivante, une conséquence nécessaire de sa structure et de son élasticité. Pendant la vie cette tendance au raccourcissement est combattue par une cause d'extension qui prédomine pendant le repos du muscle, se développe dans l'échange des matériaux de nutrition, augmente avec l'activité de leur apport, diminue ou s'éteint par leur épuisement, et peut être momentanément suspendue par tous les excitants de la contractilité musculaire : l'action nerveuse, la chaleur, le choc, etc. (1). »

Quoique la théorie de l'*onde musculaire* nous paraisse plus conforme aux faits observés sur les animaux vertébrés et articulés, et qu'elle réunisse aujourd'hui la plupart des physiologistes, nous avons tenu à rapporter avec les déve-

(1) Rouget (de Montpellier), *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Juin 1867.

loppements que peut comporter un traité élémentaire, l'ingénieuse théorie du *ressort spirale* de Rouget. Quelle que soit la théorie que l'on choisira, ce qui nous paraît certain, c'est qu'il faut, comme nous l'avons déjà dit, ranger le changement de forme du muscle dans une classe générale de phénomènes physiologiques. Nous savons qu'une des propriétés essentielles des globules est de pouvoir changer de forme : les fibres musculaires dérivent des globules, et leur contenu a conservé à un haut degré cette propriété, comme du reste les autres propriétés précédemment étudiées (élasticité, pouvoir électro-moteur, échanges chimiques, etc.). Cette manière de voir, qui sans hasarder une théorie du phénomène, le fait du moins rentrer dans les propriétés générales des éléments essentiellement vivants, est confirmée par cette expérience de Kühne : remplissant un fragment de tube digestif d'insecte avec du protoplasma de Myxomicètes (cryptogames composés uniquement de globules très-contractiles, de protoplasma pur et simple), il a réalisé artificiellement une fibre musculaire ayant enveloppe et contenu et se comportant, sous l'action des excitants, absolument comme une fibre musculaire véritable, c'est-à-dire passant d'une forme de repos à une forme active.

Du reste, comme dans les globules, toute l'étendue de la fibre musculaire ne paraît pas prendre part en même temps au changement de forme : si sous le microscope on excite une portion déterminée d'une fibre, on voit le changement de forme, d'abord local, se propager aussitôt sous l'apparence d'une vague sur toute la longueur de la fibre, comme nous l'avons dit plus haut. Cette expérience est très-facile à produire sur les muscles des insectes, et surtout sur les pattes longues et grêles des araignées.

Sensibilité du muscle. Les muscles sont peu ou pas sensibles, mais ils possèdent une sensibilité particulière, le *sens musculaire*, dont nous parlerons plus loin avec détail. (Voy. chap. *des organes des sens.*) Nous dirons seulement ici que cette sensibilité, qui est l'impression du muscle agissant, nous fait apprécier l'intensité et la rapidité de contraction de chaque muscle, c'est ainsi qu'elle nous permet de juger de la lourdeur d'un poids en le soulevant, etc.

III. — MUSCLES LISSES.

Les fibres *musculaires lisses* (fig. 22) sont surtout placées dans les parois des viscères (intestin, vessie, utérus, etc.), ou dans les canaux qui y aboutissent ou en partent (bronches, uretère, urètre, canal cholédoque, etc., etc.). Aussi est-il difficile d'isoler un faisceau distinct de cet élément contractile pour en faire une étude spéciale.

Cependant en étudiant les muscles lisses tels qu'ils se présentent et avec les intrications normales de leurs fibres, il est facile de se convaincre que ces éléments possèdent, comme la fibre striée, la propriété de se présenter sous deux formes, que nous pouvons encore appeler forme de repos et forme active.

Sous ces deux formes le muscle lisse paraît présenter les mêmes propriétés que le muscle strié en pareil cas, tant sous le rapport des *réactions chimiques* que de la *force électro-motrice*, de l'*élasticité*, et des *échanges respiratoires* (combustion).

Mais ce qui différencie le muscle lisse du muscle strié,

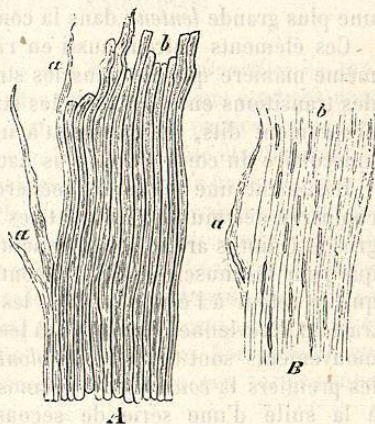


FIG. 21.
Muscles lisses (de la paroi de la vessie)*.

* A, fascicule complet dont sortent en *a, a* des fibres cellulaires isolées; *b*, en représente la section (par rupture). — B, un fascicule semblable ayant subi l'action de l'acide acétique : on voit paraître les noyaux longs et minces; — *a* et *b* comme ci-dessus. — Grossiss. 300 diam. (Virchow, *Pathologie cellulaire.*)