

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE ET SPÉCIALE DES MUSCLES

Chacun sait ce qu'est un muscle : c'est une masse généralement plus longue que large, le plus souvent de coloration rouge — chez les animaux supérieurs — formant la *viande* des animaux de boucherie, et douée, à l'état vivant, de la propriété de revenir sur elle-même, de se raccourcir de telle façon que les points sur lesquels s'attachent les deux extrémités du muscle se rapprochent l'un de l'autre, d'où un mouvement généralement amplifié par le fait qu'une de ces extrémités s'insère sur un *levier* osseux ; le raccourcissement n'est guère que de $\frac{1}{5}$ de la longueur totale sur le muscle, *in situ* ; mais le muscle tétanisé sur le myographe peut se raccourcir des $\frac{2}{3}$. Il y a des mouvements très rapides comme il en est de très lents ; il y a des muscles de différentes sortes, mais en somme leur propriété caractéristique, la *contractilité*, présente partout un certain nombre de traits communs généraux.

Cils vibratiles, mouvements des végétaux. — Le mouvement est propre à tous les êtres vivants ; mais il présente des degrés. Les jeunes cellules, et même beaucoup de cellules fortement différenciées, présentent souvent une motilité très marquée. Les plantes ont une certaine motilité propre, témoin les vrilles de la vigne, par exemple, et les plantes volubiles et grimpanes. Mais, chez elles, le mouvement est effectué non

par des muscles rudimentaires, non par des contractions, mais par la turgescence de tissus érectiles. Chez la sensitive, l'*Hydysarum gyrans*, les cynarées, il y a un tissu érectile spécial dont la turgescence détermine, selon les cas, un allongement de la partie à la base de laquelle il est placé, un abaissement ou une élévation, selon que la moitié supérieure ou inférieure du *pulvinus* se gonfle. Il est très intéressant de noter que ces organes de mouvement ont des sortes de nerfs, et que le protoplasma des fibres du liber est un excellent conducteur d'excitations comme l'a vu Dutrochet ; on sait depuis peu d'ailleurs (Gardiner) que le protoplasma est continu d'une cellule à une autre, et qu'il y a communication et continuité directe par des fils protoplasmiques qui passent à travers les parois cellulaires. Les mouvements des plantes, si intéressants, si curieux que soit leur mécanisme, ne nous présentent rien qui rappelle le mouvement musculaire, et pour apercevoir les origines de celui-ci, il faut nous adresser, non aux plantes, qui sont des organismes déjà élevés dans l'échelle biologique — bien que représentant une direction d'évolution très différente à maints égards de celle des animaux — mais aux organismes animaux ou végétaux élémentaires, au règne mixte des protistes (Hæckel) à ces organismes unicellulaires ou composés de plusieurs cellules à peine différenciées qui sont à la base des règnes animal et végétal. Considérons une amibe : c'est une petite masse protoplasmique, incolore, granuleuse, probablement dépourvue d'enveloppe ; nous voyons que ce protoplasma (ou *sarcode* comme l'appelait Dujardin en 1835) change sans cesse de forme : il s'allonge en filaments épais, en prolongements courts, de forme et de direction très variées ; il se déplace au moyen de ces pseudopodes, le protoplasma qui remplit la masse principale venant se déverser tout entier dans tel ou tel de ceux-ci. Chacun a pu observer ces mouvements que Rosel de Rosenhoff (1735) semble avoir été le premier à signaler. Voilà donc un organisme des

plus simples, doué de motilité, et le protoplasma dont il est composé accomplit toutes les fonctions vitales : il respire, il absorbe, il désassimile, il se meut. Il est fort rudimentaire au point de vue musculaire, comme aux autres d'ailleurs, et ce caractère rudimentaire de toutes les fonctions est commun à tous les organismes chez qui la division du travail ne s'effectue point, chez qui l'on n'observe pas différentes catégories de cellules spécialisées en vue de fonctions différentes, des cellules glandulaires, nerveuses, osseuses, musculaires, etc.; ces organismes accomplissent toutes les fonctions, mais par cela même que leur unique cellule subvient à toutes, ils ne peuvent pousser bien loin aucune de celles-ci : étant « propres à tout », ils perdent nécessairement en force ce qu'ils gagnent en étendue. Ce caractère est commun à tous les organismes unicellulaires : on le constate chez les amibes, chez les leucocytes (dont Wharton Jones a signalé, en 1846, la motilité propre), chez les rhizopodes et radiolaires où les pseudopodes épars sont remplacés par de longs filaments minces, chez beaucoup de microbes doués d'une motilité très nette (mouvement oscillatoire), chez le protoplasma de nombre de cellules de végétaux élevés (*Nitella syncarpa*, *Tradescantia virginica*), et on constate que ces mouvements ont des relations définies avec les excitations thermiques.

Il en va de même pour les cellules à cils vibratiles qui sont des cellules d'organisation très simple encore, mais dont la motilité est certainement d'ordre supérieur. Découvertes par Antoine de Heide en 1683 sur le manteau des moules communes, ces cellules consistent en une petite masse munie de parois propres, cylindrique, dont une extrémité est allongée en pointe et rattachée à l'organisme, l'autre étant pourvue d'un plateau, ou épaississement, sur lequel sont insérés de 6 à 10 cils ou filaments courts, homogènes, doués d'un mouvement généralement très rapide. On trouve de ces cellules sur le corps de beaucoup d'invertébrés aquatiques ; on trouve des cils vibratiles sur beaucoup d'organismes inférieurs — les infusoires ciliés par exemple, les paramécies que chacun connaît — et le nombre de ces cils varie considérablement : il n'y en a parfois

qu'un seul, comme chez les spermatozoïdes des animaux et chez les anthérozoïdes de beaucoup d'algues ; il y en a deux chez les zoospores de *Hæmatococcus pluviialis* (algue), quatre chez les zoospores d'*Ulothrix*, etc. Pour étudier les cils vibratiles, on peut employer la membrane buccale ou pharyngienne, ou encore l'œsophage d'une grenouille récemment tuée : la paroi interne de ces membranes est couverte de cellules à cils, et si l'on fixe l'œsophage ouvert sur une planchette, et si l'on place ensuite sur cet œsophage quelques grains de vermillon ou de charbon, on voit ces grains se déplacer dans un sens constant (vers l'estomac). On peut encore introduire dans l'œsophage une tige en verre mouillée avec un peu d'eau salée, et si celle-ci n'est ni trop mince ni trop épaisse, on voit se déplacer l'œsophage le long de la tige, poussé par ses cils vibratiles qui prennent un appui sur elle, ou bien, on peut faire la *limace artificielle* de M. Duval : on dépose un fragment de cet œsophage sur une surface humide, les cils étant du côté inférieur, en contact avec cette surface : le fragment se déplace. Chez les mammifères, il y a des cellules à cils dans la trachée, les bronches, la pituitaire, l'utérus, la trompe de Fallope, les canaux biliaires, lacrymaux, etc.; il y en a plus encore chez l'embryon (ventricules cérébraux et le canal central de la moelle). Le mouvement des cils s'effectue toujours dans le même sens, avec un rythme régulier, et ce mouvement rappelle celui d'un champ dont les blés sont inclinés par le vent ; il est parfois si rapide (plus de 1 000 par minute) qu'on ne distingue guère qu'une légère ondulation comme celle d'un courant d'eau qui s'écoulerait sur la surface examinée. L'inclinaison des cils se fait successivement : le mouvement gagne de proche en proche (Ranvier) ; le mouvement sert tantôt à la locomotion (Paramécies, larves de mollusques, etc.), tantôt à la respiration en renouvelant l'eau qui est au contact du corps, et ailleurs à l'expulsion des poussières, mucosités, etc., (homme) ou à la déglutition (grenouille). On a distingué différentes sortes de mouvement ciliaire : en crochet, comme un doigt qui s'étend et se replie tour à tour ; infundibuliforme, le cil oscillant de façon à dessiner un cône dont sa base d'attache forme le sommet ; pendulaire, où le cil oscille d'un côté à l'autre ; d'inclinaison, etc. La vitalité des cellules ciliées est très grande : on en trouve encore en activité dans le cadavre putréfié. Les mouvements cessent si les cils sont séparés du plateau, mais non si le plateau avec ses cils est séparé du reste de la cellule. La chaleur accroît la motilité jusqu'à + 40° centigrades ; le chloroforme et l'éther la suspendent temporairement ; les courants faibles ou moyens sont sans action ; les courants forts paralysent ; CO² ralentit ; à dose faible les acides et alcalins accélèrent, à dose forte ils arrêtent le mouvement. Calli-

burcès, Ranvier et Engelmann ont imaginé des appareils enregistreurs du mouvement ciliaire ; ils consistent essentiellement en un corps léger posé sur la surface vibratile, et fixé de façon à pouvoir tourner sur lui-même, mais non se déplacer : on amplifie le mouvement de rotation au moyen d'une aiguille qui se meut le long d'un cercle gradué.

Le mouvement ciliaire est un mouvement protoplasmique ; il n'y a pas là le moindre muscle. Engelmann le croit dû à des changements de forme de particules élémentaires qu'il appelle des *inotagmes*, et qui au repos seraient allongées, et dans la contraction sphériques.

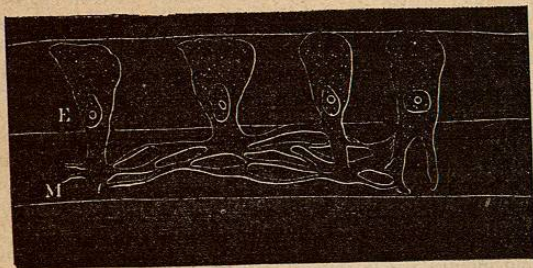


Fig. 58. — Cellules neuro-musculaires de l'hydre d'eau douce. E, ectoderme renfermant la partie protoplasmique, et M, mésoderme renfermant la partie filamenteuse de ces cellules.

Cellules neuro-musculaires. — Un commencement de différenciation de cellules spécialement motrices, et mieux appropriées à une véritable fonction musculaire s'observe dans les *cellules neuro-musculaires* découvertes par Kleinenberg chez l'hydre d'eau douce : on y voit un passage entre la cellule « bonne à tout faire » et celle qui est spécialisée pour le mouvement, la cellule musculaire vraie. Elles comprennent une masse cellulaire, arrondie, formant peau ou ectoderme, et un certain nombre de filaments allongés, contractiles, naissant de la partie profonde de ces cellules, et plongeant dans le mésoderme. Elles doivent leur nom au fait que l'excitation de la masse principale, cutanée, est

suivie d'une contraction des fibres situées dans le mésoderme ; la masse principale serait conductrice d'excitation nerveuse, en quelque sorte, et les filaments seraient en quelque sorte musculaires. Entre ces cellules neuro-musculaires et la véritable cellule musculaire, toutefois il y a encore des différences : peut-être décrira-t-on quelque jour des formes intermédiaires qui ont jusqu'ici échappé à l'attention ? Il est temps d'en venir aux fibres musculaires proprement dites. Elles sont de deux sortes, et nous résumerons brièvement leurs caractères, renvoyant pour plus amples détails aux traités d'histologie.

Fibres lisses et striées. — La fibre musculaire lisse (muscle de la vie de nutrition) a une longueur qui varie entre 6 et 13 centièmes de millimètre et un maximum de 4 centimètres ; elle est effilée, homogène ou légèrement granuleuse, et contient un noyau : elle présente quelquefois, et surtout après l'emploi de certains réactifs, un léger indice de striation transversale. Rouget pense qu'en réalité elle est composée de fibrilles très fines, onduleuses, juxtaposées. Ces sortes de fibres abondent dans les parois du tube digestif, de la vessie et des urètres ; on en trouve dans les poumons, les artères, la peau : c'est-à-dire dans les organes de la vie végétative. Chez beaucoup d'invertébrés, ce sont les seuls muscles que l'on rencontre, mais tandis qu'ils conservent leurs caractères physiologiques spéciaux, — la lenteur de la contraction, entre autres — dans les organes de la vie végétative, ils acquièrent des caractères très supérieurs dans les organes de la vie de relation (de Varigny), sans qu'on ait indiqué de différences essentielles de structure. Mais nous reviendrons plus loin sur ce point. Les muscles striés (muscle de la vie de relation) ont une structure beaucoup plus complexe. Ces fibres se rencontrent dans les muscles soumis à l'influence de la volonté, muscles des membres, du tronc, etc. Elles ont de 12 à 20 millièmes de millimètre de diamètre, présentent

une striation transversale très marquée, et sous la membrane (sarcolemme ou myolemme), qui les entoure, on reconnaît la présence d'un grand nombre de fibrilles distinctes, d'où une apparence striée manifeste dans le sens longitudinal. Ces fibrilles semblent formées de courts segments alternativement clairs et foncés placés bout à bout, et comme ces segments occupent le même niveau dans l'ensemble des fibrilles ils déterminent l'aspect strié de la fibre dans le sens transversal ; quand on parle de la striation de cette sorte de fibres, c'est à la striation transversale qu'on fait allusion. L'emploi des réactifs détermine dans ces fibres striées des dissociations sur lesquelles il a été beaucoup épilogué, et on est arrivé à y voir des éléments variés. Il semble, d'après Engelmann et les nombreux histologistes qui se sont attachés à la question, que la fibre musculaire est composée de segments ou disques placés bout à bout, alternativement isotropes et anisotropes, ces disques se subdivisant d'ailleurs en des éléments divers. Il faut convenir que les résultats sont peu satisfaisants et peu intelligibles, et l'histologie a beaucoup à faire encore dans cette étude. Signalons pourtant, pour mémoire, l'idée de Rouget qui considère les fibrilles comme des filaments enroulés en spirale : les stries correspondraient aux bords des filaments, et les espaces clairs entre les stries correspondraient à l'intervalle entre deux tours de spire. Si donc la fibre musculaire est de nature cellulaire — et il faut bien l'admettre — on devra convenir que c'est une cellule très profondément modifiée, quelle que soit l'hypothèse à laquelle on se rattache au sujet de sa structure intime.

Innervation des muscles. — Chaque fibre reçoit au moins une fibre nerveuse : dans les régions où les muscles paraissent le plus richement innervés (muscles de l'œil), il y a un filet pour de trois à dix fibres musculaires se subdivisant en autant de filets plus petits ; dans les muscles des membres,

il y a un filet pour de quarante à quatre-vingts fibres musculaires. On ne connaît pas au juste la relation entre les éléments musculaires et nerveux : on sait bien que le nerf s'épanouit en se ramifiant dans une sorte de masse granuleuse au-dessous du sarcolemme (colline de Doyère) en perdant sa myéline, et en formant la *plaque motrice* terminale (Rouget), mais la nature du rapport intime entre le muscle et le nerf échappe. Il semble qu'il n'y ait pas continuité d'après Kühne, et on ne peut faire que des conjectures au sujet de la façon dont une impulsion nerveuse vient exciter la fibre musculaire et l'ame, ner à se contracter. Chaque filet se subdivise en filets plus petits qui vont aboutir aux fibres musculaires, chacune de celles-ci possédant au moins une terminaison nerveuse. Il en résulte que l'excitation d'un même filet nerveux, à moins d'opérer sur les subdivisions ultimes, met en mouvement un plus ou moins grand

nombre de fibres musculaires. On comprendra sans peine que plus le nombre des filets nerveux est considérable par rapport aux fibres musculaires, plus les mouvements pourront être variés. C'est ce qui a lieu pour les muscles de l'œil : il y a presque autant de filets nerveux que de fibres ; les filets nerveux se subdivisent peu, et chacun d'eux n'innerve guère plus de deux ou trois fibres, aussi les mouvements de l'œil sont-ils infiniment variés en raison des contractions partielles qui sont rendues possibles par la subdivision — physiologique — de chaque muscle en une infinité

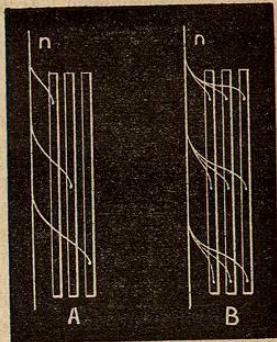


Fig. 59. — Schéma représentant la distribution des nerfs aux faisceaux primitifs des muscles longs. A distribution simple, plaque unique. — B distribution complexe, plaques multiples et étagées. (D'après M. A. Chauveau.)

de petits muscles. Dans une grande mesure, en effet, un muscle où chaque fibre reçoit un filet spécial doit être considéré comme un faisceau de muscles indépendants.

Les histologistes admettent que, dans les muscles courts, chaque faisceau primitif reçoit une seule terminaison nerveuse. M. Chauveau s'est récemment (*Arch. de Physiol.*, 1889, p. 1) demandé s'il en est de même pour les muscles longs. Deux hypothèses se présentent : elles sont schématisées dans la figure 59. L'anatomie ne pouvant guère répondre à la question — car il est difficile de suivre des faisceaux ayant jusqu'à 30 et 40 centimètres de longueur — M. Chauveau a eu recours à une méthode très ingénieuse dont voici le principe. Considérez les schémas ci-joints. Si on coupe le nerf *n* après qu'il a abandonné le premier filet, ou le premier trio de filets, que se passera-t-il ? Il y aura dans l'hypothèse A affaiblissement autrement considérable que si l'innervation est conforme à l'hypothèse B, et en outre, avec A, il y aura affaiblissement général, alors qu'avec B, il y aura paralysie de la partie inférieure, du muscle, et persistance intégrale de la contraction de la partie supérieure. M. Chauveau a donc étudié par la méthode graphique la contraction du muscle sterno-mastoidien partiellement énérvé, et les faits lui ont montré que c'est l'hypothèse B qui est exacte.

Contraction musculaire. — Et maintenant, venons-en à l'étude de la fonction propre des muscles, à sa contraction¹.

Contractez votre biceps par exemple en soulevant un poids, ou à blanc en contractant aussi ses antagonistes : il se produit

¹ Ce qui suit s'applique également aux muscles lisses et aux muscles striés à de petites différences près. Il n'y a pas entre les deux ordres de fibres de différences essentielles. Chez les animaux supérieurs sans doute, les fibres lisses ont une contraction lente, et sont soustraites à l'action de la volonté (bien que l'iris et le muscle ciliaire des mammifères aient des fibres lisses et, que leur contraction soit rapide, alors que le cœur, à fibres striées, est soustrait à l'influence de la volonté), mais chez les invertébrés les fibres lisses sont souvent les agents des mouvements volontaires, et chez certains d'entre eux (céphalopodes) ces fibres ont une contraction rapide, plus rapide que celle de beaucoup de muscles striés d'invertébrés (crustacés divers). Dès lors, il n'y a pas lieu de séparer l'étude des uns de celle des autres : il suffira de dire que chez les vertébrés la fibre lisse est généralement plus lente à se contracter, qu'elle se rencontre surtout dans les *appareils de la vie organique* (Bichat), et qu'elle est plus thermosystaltique que la fibre striée. Le curare semble ne point agir sur elle comme sur cette dernière, mais ceci peut tenir à une différence d'innervation.

un changement de forme manifeste, le muscle devient plus court, et sa partie moyenne prend une forme globuleuse, et augmente de volume en même temps que de consistance. Disons-le de suite, cette augmentation de volume, très réelle pour une partie du muscle, n'existe pas si l'on considère celui-ci dans sa totalité. Barzellotti a démontré, en effet, en 1796, que si l'on place une patte de grenouille dans un vase plein d'eau, surmonté d'un bouchon en verre creux, de calibre très étroit, également plein d'eau, dont le niveau s'abaisserait et s'élèverait notablement pour le moindre changement de volume de l'eau du vase, ce niveau ne change aucunement pendant la contraction. Si le muscle gagne en volume en certains points, il perd de sa longueur : le volume demeure invariable. On peut faire la même expérience en remplaçant la patte de grenouille par une anguille vivante (C. Richet) ; que l'anguille s'agite ou demeure tranquille, le niveau de l'eau reste le même. Le volume total du muscle ne change donc pas¹.

¹ Erman affirme pourtant que le niveau de l'eau baisse, et que par conséquent le muscle en se contractant *diminue* de volume.

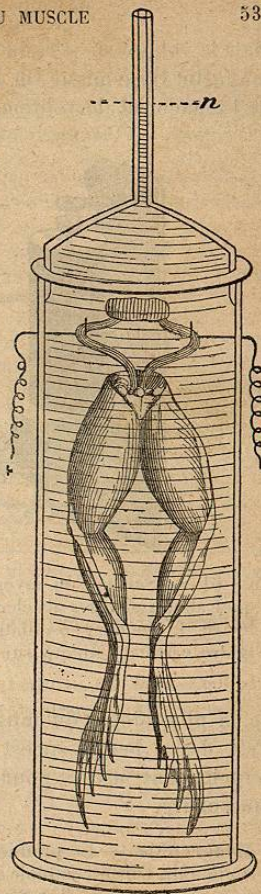


Fig. 60. — Expérience de Barzellotti montrant que le niveau d'eau (*n*) ne change pas durant sa contraction des muscles de la grenouille lors du passage du courant.

Mais le volume de certaines parties de celui-ci change, et sa longueur varie aussi. On ne peut pas étudier ces variations de longueur et de volume, non plus du reste que l'ensemble

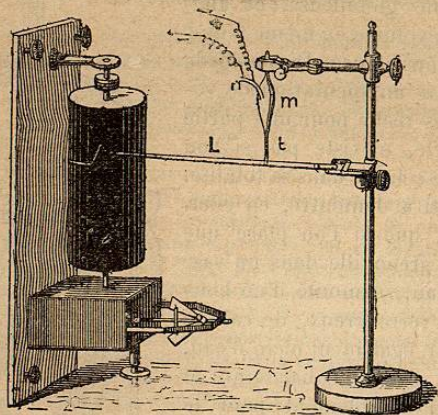


Fig. 61. — Schéma du myographe de Helmholtz : *m*, muscle auquel aboutissent les fils électriques. — *t*, attache du muscle sur le levier *L* dont les oscillations verticales s'inscrivent sur le cylindre vertical pivotant sur lui-même.

de la physiologie du muscle sans appareils appropriés, et c'est de ce besoin qu'est née la *myographie*, la méthode actuellement usitée pour l'enregistrement de la secousse musculaire.

Myographie. — Le premier myographe date de 1850; il est dû à Helmholtz. On ne l'emploie guère en France où celui de Marey a pris sa place, étant plus facile à employer. Ce dernier consiste essentiellement en une tige légère dont une extrémité, fixe, forme pivot, l'autre étant libre et mobile. Si à cette tige, vers le milieu de sa longueur, ou mieux, à petite distance du point fixe, on attache un fil relié à un muscle tendu dont l'autre extrémité est fixée, immobile, à chaque contraction du muscle, on aura un mouvement du levier, et, à contraction égale, le mouvement sera d'au-

tant plus ample que l'insertion du fil se fera en un point plus rapproché du pivot. Ce mouvement, il est facile de l'inscrire, par la méthode graphique, sur un cylindre revêtu de papier enfumé (ou sur une plaque) animé d'un mouvement régulier. Le myographe ressemble absolument au bras et à l'avant-bras; le levier, c'est l'avant-bras pivotant autour de l'extrémité inférieure de l'humérus; le pivot, c'est l'articulation du coude, l'humérus étant immobilisé, et le muscle en expérience, c'est le biceps, inséré, on le sait, très près de l'articulation; aussi le mouvement de l'avant-bras sur le bras est-il très ample, comparé au raccourcissement réel du biceps. Pour obtenir de bons tracés myographiques, il importe que le muscle soit légèrement tendu, surtout s'il repose à plat, car autrement, il ne reviendrait que lentement et imparfaitement à sa position première, après la contraction. Dans le myographe de Helmholtz, le fil qui relie le muscle au levier supporte en même temps un petit poids qui contribue à détendre le muscle, à le ramener à sa position allongée, une fois qu'il ne se contracte plus; dans celui de Marey, un poids s'enroule au milieu du pivot et tend à entraîner le levier en sens inverse du muscle (on gradue le poids selon la force du muscle) ou bien, le levier est maintenu ou ramené en place par un ressort léger, comme dans le myographe à ressort; mais le myographe à poids vaut mieux, la résistance qu'offrent le levier et le poids étant constante, tandis que celle du ressort est variable.

On se sert généralement de l'électricité pour exciter les muscles, et surtout des courants induits; on varie l'intensité de ceux-ci à volonté, et comme piles on emploie de préférence les Daniell, plus régulières et constantes que les piles au bichromate; et comme il est nécessaire de connaître le moment où le muscle a été excité, on intercale un signal de Desprez sur le trajet de l'appareil exciteur au muscle, de telle sorte qu'au moment où le muscle est excité, et tant qu'il demeure soumis à l'action de l'électricité, la plume inscrivante de ce signal — qui est un petit électro-aimant — change de position. Si l'on a soin de bien placer l'extrémité du levier inscripteur et de la plume du signal sur la même ligne, il est facile d'opérer différentes mensurations et comparaisons, surtout au point de vue du temps: connaissant la vitesse du cylindre, ou mieux inscrivant en même temps que le graphique musculaire et le signal des excitations, les vibrations d'un diapason donnant le $1/100^{\circ}$ ou le $1/200^{\circ}$ de seconde, on peut voir exactement combien il s'écoule de temps entre l'excitation et la réaction, etc.

Voici un muscle — un gastrocnémien de grenouille par

exemple, c'est le muscle classique en pareil cas, — disposé sur le myographe. Il n'est point trop tendu, et pour empêcher le dessèchement on l'humecte d'eau de temps à autre, ou bien on le recouvre d'une petite cage de verre, ne laissant passer que le fil allant au levier. A ses deux extrémités aboutissent deux électrodes, ou encore, le sciatique a été conservé et repose sur celles-ci. Levier et signal sont rapprochés, les

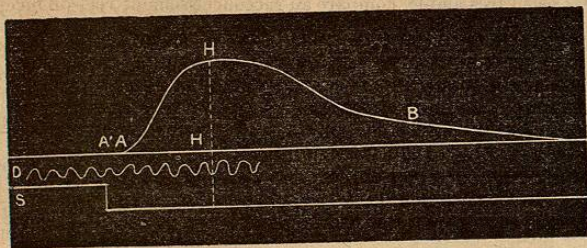


Fig. 62. — Secousse musculaire, muscle de grenouille tendu par un poids faible. Vitesse maxima du cylindre. (D'après C. Richet.)

plumes étant rigoureusement au même niveau ; un diapason inscrit ses vibrations, et on excite le nerf ; aussitôt le muscle se contracte, puis il se relâche, et sur le cylindre nous avons un graphique du genre de celui qui est figuré ici. Il s'agit d'interpréter ce graphique. Il y a là trois éléments à considérer : le temps écoulé entre l'excitation et la réaction, ou *période latente* ; la période *d'ascension* ou de *raccourcissement* ; la période de descente ou de retour à l'état premier, la période de *relâchement*.

Période latente. — Cette période (fig. 62) est d'environ un centième de seconde. Il semble toutefois que ce chiffre soit plus faible en réalité ; il serait de 8,6, peut être même 4 millièmes de seconde ; mais il ne faut pas oublier que pour le même muscle la période latente a des durées très variables

selon différentes conditions : en effet la période latente est plus courte si le courant est fort, si le muscle est frais, si le poids qu'il supporte est faible, et s'il fait chaud, que dans les conditions inverses : les différences peuvent être du simple au double ou au triple ; la période latente a encore une durée variable selon le moment où l'on excite le muscle

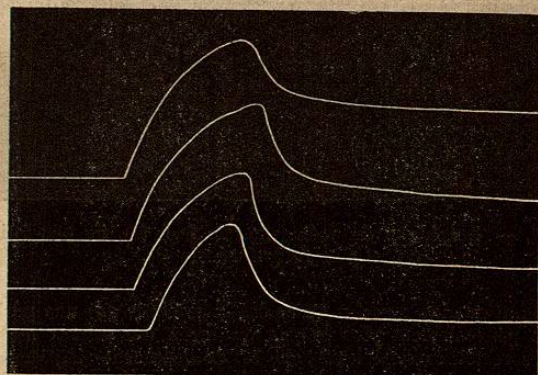


Fig. 63. — Tracé de *Pagurus Prideauxii* montrant l'influence des variations du poids sur la forme de la contraction. Le poids = successivement 5 grammes (ligne supérieure), 10, 15 et enfin 20 grammes (ligne inférieure). (A lire de gauche à droite.)

si on l'excite pendant qu'il est déjà en voie de contraction, la période latente est plus courte que lors de l'excitation survenant durant le repos, — elle peut n'être que de 0,002 ou 0,003 — ou durant la décontraction.

Il y a des variations sensibles dans la durée de la période latente chez les muscles striés de différents animaux, à conditions extérieures comparables ; elle peut osciller entre 0,002 et 0,07. Chez les muscles lisses de la vie végétative, la période latente est très longue, et se chiffre par secondes entières ; mais chez les muscles lisses de la vie de relation de nombreux invertébrés, elle est assez courte, comme l'a montré de Varigny ; elle peut n'être que de deux ou

trois cent vingtièmes de seconde pour les muscles du manteau de la Seiche et du Poulpe, alors qu'elle est dix et vingt fois plus longue pour le jabot, le rectum, l'œsophage des mêmes animaux. Pourtant chez la plupart des invertébrés les muscles lisses de la vie de relation demeurent très lents : tels ceux de l'escargot ou de la limace, des holothuries, etc., mais encore, même chez ceux-ci, la période latente reste inférieure à une demi-seconde. On remarquera

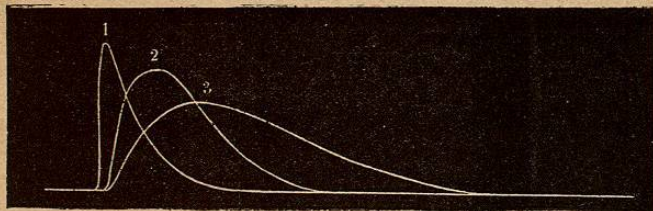


Fig. 64. — Graphique du même muscle frais (1), un peu fatigué (2), et plus fatigué encore (3).

en passant que les muscles striés des invertébrés ont une période latente généralement plus longue que celle des mêmes muscles chez les vertébrés supérieurs; elle est de deux cent-vingtièmes de seconde au moins¹. Au surplus on observe dans les muscles lisses ou striés des invertébrés les mêmes variations que chez les muscles striés des vertébrés, sous les mêmes influences : force de l'excitation, fatigue, etc., etc.

Forme de la secousse. — Relativement à l'amplitude de la secousse musculaire, on remarquera l'absence de plateau entre les deux périodes d'ascension et de descente, et la longueur plus grande de la période de descente qui dure deux ou trois fois plus longtemps que la période d'ascension. Du reste la forme du graphique varie énormément selon les conditions expérimentales. Plus l'excitation est forte, et plus la secousse est haute; plus le poids est lourd, moins le graphique a de hauteur; et on peut dire d'une

¹ Voir H. de Varigny : *Recherches Expérimentales sur la Contraction Musculaire chez les Invertébrés*, 1886.

façon générale que toutes les causes capables d'agir sur l'activité musculaire, la température, l'anémie, la fatigue, etc., retentissent sur la forme de la secousse : un muscle fatigué par des excitations trop nombreuses, un muscle anémié, — ceci est surtout le cas pour les muscles des vertébrés supérieurs, homéothermes — un muscle qui soulève un poids lourd, ou qui est refroidi, fournit un tracé moins ample que le muscle dans les conditions opposées : la période d'ascension au lieu d'être brusque, rapide, est lente, allongée, et la hauteur est moindre.

Contracture. Contraction idio-musculaire. Onde secondaire. — Quand, au lieu d'exciter un muscle de façon modérée, on lui envoie une excitation très forte, on voit se produire dans le graphique une modification très marquée : la période de descente se fait en deux temps, le premier assez rapide, séparé souvent du second, qui est très lent, par un plateau, une période d'arrêt dans la décontraction : on donne à ce second temps le nom de *contracture* (fig. 65). Ce phénomène est commun aux muscles lisses et striés, et il en est de même pour un autre qui s'en rapproche peut-être, la contraction *idio-musculaire* (Schiff). Celle-ci s'observe admirablement sur les muscles des holothuries, sur ceux du *Stichopus regalis* par exemple, mais on peut la constater sur tous les muscles lisses ou striés que l'on excite mécaniquement et localement en les rayant transversalement avec le dos d'un scalpel par exemple; on voit se former une sorte de nœud ou de gonflement qui persiste quelque temps sans se propager ni déplacer, et qui offre la forme d'une raie ou d'un monticule, selon que l'on a rayé le muscle ou qu'on en a touché un point très limité : chez le *Stichopus* la raie ou le monticule peut durer jusqu'à dix minutes, s'il fait froid; mais même à 25° C., il persiste quelques minutes.

Chez la Seiche ou l'Élédone, la raie disparaît très vite, en quelques secondes au plus (Frédéricq, de Varigny).

Un phénomène qui a plus de rapports que le précédent avec la contracture est celui qui porte le nom d'*onde secondaire* (C. Richet). On dit qu'il y a onde secondaire quand le muscle, après avoir été excité, et s'être relâché en totalité

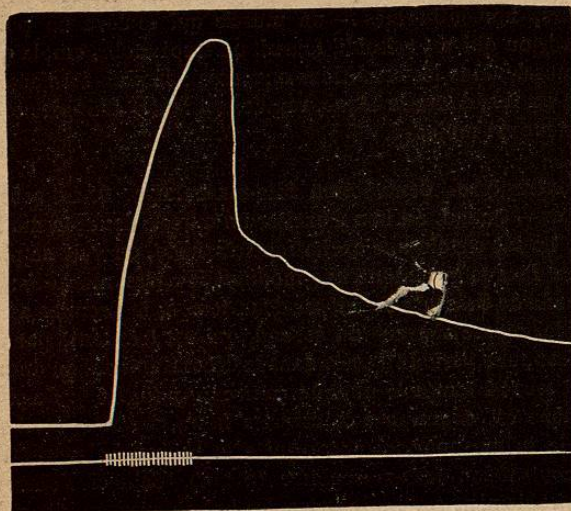


Fig. 65. — Tracé d'*Eledone moschata* indiquant la forme du graphique correspondant à la contracture.

ou en partie « se contracte de nouveau par saccades, comme par ondées, en sorte qu'il regagne à peu près la position qu'il avait acquise pendant son tétanos. Il reste ainsi contracturé durant un temps variable, puis il se relâche de nouveau et retourne graduellement, très lentement, à son point de départ¹ ». Pour observer cette onde il faut un muscle frais, point fatigué, soulevant un poids faible, et des excitations

¹ C. Richet. *Physiologie des Muscles et des Nerfs*, Alcan, 1882, p. 80-81.

assez fortes (fig. 66). La contracture n'est peut-être due qu'à une onde secondaire insuffisante pour déterminer une con-

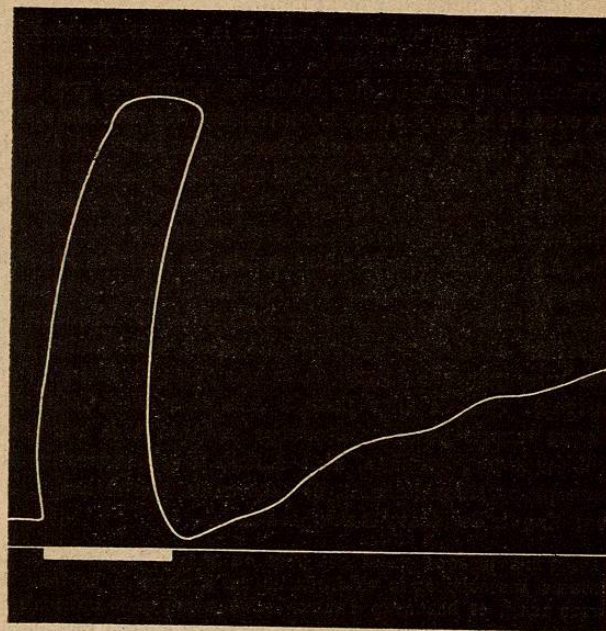


Fig. 66. — Onde secondaire (d'après C. Richet). La ligne inférieure indique les excitations électriques qui ont provoqué un tétanos. On voit qu'immédiatement après le tétanos le muscle est devenu plus extensible qu'avant l'excitation. Puis sa courbe remonte graduellement par saccades successives (muscle d'écrevisse).

traction nouvelle, mais suffisante pour arrêter la décontraction; on observe en effet des formes de passage très nettes de l'une à l'autre. En tout cas les deux phénomènes nous montrent qu'à la suite d'une excitation il se fait dans le

muscle une série de modifications plus ou moins durables qui peuvent certainement demeurer cachées, mais qui peuvent aussi se manifester nettement.

On voit de la sorte que la forme de la secousse musculaire peut varier considérablement.

Néanmoins, on peut dire d'une façon générale que, dans des conditions moyennes, la contraction des muscles striés est rapide, brève, et que celle des muscles lisses est d'ordinaire longue, lente, sauf pour les muscles lisses de la vie de relation de certains invertébrés. Même entre muscles striés d'ailleurs il y a des différences non seulement d'une espèce à une autre, mais chez la même espèce, les muscles pâles du lapin se contractant plus vite que les muscles rouges du même animal (Ranvier), les muscles striés de la queue de l'écrevisse et du Bernard-l'hermite ayant une contraction plus brève que celle du muscle de leur pince (C. Richet et de Varigny). Peut-on aller jusqu'à admettre avec Cash que chaque muscle possède sa courbe propre ? Cela est assez problématique, car il est bien difficile d'égaliser les conditions proportionnellement, et sans cette égalisation on ne peut obtenir de résultats comparables.

Différents poisons modifient plus ou moins la forme de la secousse musculaire ; le chloroforme en diminue la hauteur, le curare aussi, et beaucoup d'autres substances ; mais nulle n'agit de façon plus caractéristique que la vératrine étudiée récemment avec beaucoup de soin par M. Rondeau. Le muscle empoisonné par cette substance se contracte normalement ; mais sa décontraction est très particulière ; elle s'accompagne d'une onde secondaire d'autant plus prononcée que l'empoisonnement est plus intense, et qui ralentit énormément la période de décontraction.

Addition latente. Tétanos musculaire. — Nous n'avons considéré jusqu'ici que les effets d'une excitation unique, modérée ; il nous faut voir maintenant comment se comporte le muscle excité plusieurs fois de suite à intervalles rapprochés. Excitons donc un muscle deux fois de suite, en

succession rapide, de façon que la seconde excitation l'atteigne pendant qu'il commence à se contracter : nous obtenons une secousse unique, mais plus forte, plus ample que la secousse déterminée par une seule excitation (Helmholtz). Ceci ne nous surprend point, car nous savons qu'une excitation forte produit un effet plus considérable qu'une excitation faible, et nous comprenons que deux excitations ont plus de force qu'une seule. Mais en étudiant le phénomène de plus près, nous constatons qu'il y a quelque chose d'autre qui du reste contribue à expliquer l'influence considérable de la seconde

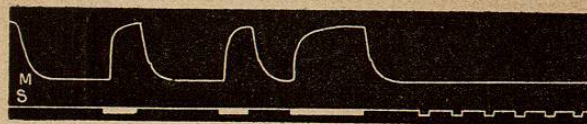


Fig. 67. — Addition latente (d'après C. Richet). Excitations d'intensité égale, mais de rythme variable. A droite de la figure, elles sont espacées et ne provoquent pas de mouvements, tandis qu'à gauche elles sont fréquemment répétées et provoquent un tétanos. Muscle d'écrevisse.

excitation. Excitons encore un muscle, mais en graduant la force du courant de telle façon qu'il soit trop faible pour déterminer une contraction. Nous excitons ; pas de mouvement ; nous excitons de nouveau, rien ; nouvelle excitation, rien encore, et de la sorte, trois, quatre, cinq ou six excitations passent inefficaces.

Puis tout à coup, sans que rien ait été changé au courant, voilà les excitations qui déterminent une contraction ; celle-ci est d'abord faible, mais à mesure que les excitations se succèdent, la contraction devient plus forte, et finit par atteindre une amplitude qui demeure constante. Puisque rien n'est changé au courant, il ne peut y avoir eu de modification que dans le muscle : l'excitabilité de celui-ci s'est accrue sous l'influence des excitations successives, et on dit qu'il y