

semblable qu'un muscle en contraction soit plus froid qu'un muscle au repos, si la contraction dont il s'agit n'est accompagnée de quelque phénomène qui nous échappe encore.

Le tissu musculaire étant le plus actif des tissus, celui qui respire et consomme le plus, et celui qui dégage le plus de chaleur, on en devra conclure que c'est le tissu qui contribue le plus — étant d'ailleurs le plus abondant, 50 p. 100 de l'organisme, en poids — à la production de la chaleur propre de l'organisme. C'est le producteur de chaleur par excellence ; plus il est actif, et plus la température est élevée (petits oiseaux, petits mammifères, généralement si actifs) ; plus il est apathique, indolent, et moins la chaleur est élevée. C'est aussi, en partie, un régulateur de la température, mais on remarquera que chez l'animal normal, la régulation de la température est principalement sous la dépendance du système nerveux, qui ordonne ou n'ordonne pas le mouvement, et agit sur les vaso-moteurs, dont le rôle dans la sudation, dans le rayonnement et la déperdition thermique est considérable, et enfin qui règle la respiration.

Rapports entre la chaleur dégagée et le travail produit. —

J. Béclard, en 1861, a été le premier à se demander quelle relation il y a entre le travail produit par un muscle et la quantité de chaleur dégagée par le même muscle au cours de ce travail. Tout d'abord, il est certain que tout travail s'accompagne d'un dégagement de chaleur, mais celui-ci est variable. Le muscle chargé, travaillant plus, dégage moins de chaleur que le muscle se contractant à vide, sans exécuter de travail : chaleur et travail varient en raison inverse l'un de l'autre.

Mais il y a travail et travail. Mathématiquement le travail $T = \frac{P \times H}{t}$, P représentant le poids, H la hauteur, et t le temps, la durée du soulèvement. Mais prenons le cas où le muscle est occupé non plus à soulever le poids, mais à le *maintenir* soulevé, sans mouvement, sans contraction sup-

plémentaire. Mathématiquement, il n'y a pas de travail ici : il serait absurde toutefois d'accepter cette conclusion, et nous opposerons le travail dont il s'agit ici au travail dynamique, en lui donnant le nom de travail statique. Or, si l'on compare la chaleur dégagée au cours de la contraction dynamique à celle qui est dégagée pendant la contraction statique, on voit qu'elle est plus considérable dans le second cas. Ici encore, plus il y a de travail et moins il y a de chaleur ; moins il y a de travail, et plus il y a de chaleur.

Heidenhain, en opérant autrement, en faisant exécuter à un même muscle des travaux différents (soulèvement de poids différents à la même hauteur) est arrivé à la conclusion opposée : la chaleur augmente en même temps que le travail effectué ; mais avant de conclure à une opposition entre ses expériences et celles de Béclard, il faudrait savoir si les combustions chimiques ont été identiques dans les deux cas, et si elles ont été différentes, ce qui est vraisemblable, la comparaison ne pourrait se faire sans une correction d'ailleurs difficile. (On remarquera en passant que pour un même muscle exécutant le même travail à deux reprises consécutives, le dégagement de chaleur est plus considérable lors de la première contraction ; et le muscle frais, à travail égal, dégage plus de chaleur que le muscle fatigué, ce qui n'est pas très facile à comprendre.)

Les observations de Béclard toutefois ont été confirmées par Fick, avec son collecteur de travail : il a vu, lui aussi, que la chaleur augmente quand le travail diminue : et, phénomène d'ailleurs très logique, il a confirmé le fait, observé par Béclard encore, que le travail négatif (relâchement du muscle qui a préalablement soulevé un poids) s'accompagne d'un dégagement de chaleur plus considérable que le travail positif. Le phénomène est logique, étant parallèle à ceux qui viennent d'être énumérés et de même sens : le travail du muscle qui se relâche est moindre que celui du muscle qui se contracte. Du reste, Fick a aussi remarqué que la

chaleur dégagée par le muscle, au cours de secousses isolées suivies chacune de relâchement complet (travail positif suivi de travail négatif) est plus considérable que celle qui est dégagée par le même muscle tétanisé qui se relâche peu ou ne se relâche point (travail positif et travail statique sans travail négatif, ou avec travail négatif très faible, n'annulant qu'une petite proportion du travail positif). Toutefois, il ne faut pas oublier que la chaleur dégagée durant le tétanos varie selon que les excitations sont rares ou fréquentes : plus elles sont fréquentes et plus la chaleur dégagée est abondante (travail statique considérable et combustions interstitielles plus fortes). M. Danilewsky a confirmé les faits qui précèdent en y ajoutant celui-ci, en montrant que la contraction peut dans certains cas non plus dégager, mais absorber de la chaleur, et produire un refroidissement, par conséquent. Cela n'a rien d'illogique; le travail accompli peut être supérieur à l'énergie chimique dégagée, et s'il y a réellement équivalence entre le travail et la chaleur, et les autres forces d'ailleurs (Carnot, Mayer, Joule, 1827-1843), l'excédent de travail peut être effectué par un emprunt de chaleur au tissu musculaire. Le même expérimentateur a encore vu que le muscle épuisé, incapable de se contracter et d'effectuer un travail, s'échauffe quand on l'excite : ses forces chimiques se transformant en chaleur seule, et non en travail et chaleur.

Que peut-on conclure de tout ceci ?

La théorie courante admet que, lorsqu'un muscle se contracte, le premier effet de la contraction est un dégagement de chaleur dont, aussitôt, si le muscle exécute un travail, une partie est transformée en travail, selon la loi de l'équivalence et de la constance des forces d'après laquelle la quantité de chaleur nécessaire pour élever d'un degré la température d'un kilogramme d'eau peut, sous forme de travail, produire 425 kilogrammètres, le travail nécessaire pour élever 1 kilogramme à 425 mètres de hauteur. On comprend très bien, dans ce cas, qu'il y ait une relation inverse entre la chaleur et le travail, et que l'échauffement soit moindre là où le travail est plus grand, puisque le travail ne peut s'effectuer qu'aux dépens de la chaleur dont une partie se transforme en ce

travail. On comprend aussi que le muscle en travail produise plus de chaleur qu'au repos, et le muscle au repos plus de chaleur que le muscle paralysé, puisque le travail chimique, la respiration, la consommation de glycogène et la circulation sont plus actifs dans le muscle agissant que dans le muscle inactif. Mais est-il nécessaire d'admettre que l'énergie chimique se transforme totalement en chaleur, dont une partie se transforme ensuite en travail ? MM. A. Chauveau et A. Gautier ne le pensent pas. Partant de ses nombreuses et délicates recherches sur le travail et la chaleur des muscles, M. Chauveau formule les propositions suivantes :

Le travail physiologique a pour origine les réactions chimiques intérieures du tissu qui travaille et est équivalent à celles-ci : et « tout travail physiologique (dans le cas présent, c'est la mise en jeu ou en activité de la contractilité) aboutit à une restitution totale au monde extérieur, de l'énergie que ce travail lui a empruntée. Cette restitution s'effectue intégralement sous forme d'une quantité de chaleur sensible qui représente l'équivalence exacte du travail physiologique quand celui-ci reste tout à fait intérieur. Si le travail physiologique s'accompagne de travail mécanique extérieur, la quantité de chaleur sensible qu'il produit est diminuée dans une proportion exactement équivalente à la quantité du travail mécanique ». Mais, si le principe de la conservation de l'énergie est exact, il ne saurait y avoir anéantissement de l'énergie : et quand le muscle se relâche, celle-ci se dissiperait sous forme de chaleur rayonnante. En un mot, la chaleur serait non le début, mais la fin de l'opération ; au lieu d'engendrer le travail, elle le suivrait, elle en serait l'excrétion. « La chaleur, dit M. Chauveau, n'apparaissant jamais que comme une fin, dans la série des transformations de l'énergie, chez les êtres vivants, on ne saurait considérer, au moins dans les conditions normales, la chaleur sensible des tissus comme étant apte à redevenir directement du travail physiologique. Elle affecte, au contraire, le caractère d'une excrétion. Cette chaleur sensible, transformation finale du travail physiologique, est suffisante pour maintenir constante dans toutes les conditions du repos et de l'activité, la température du corps chez les animaux à sang chaud. La calorification n'a donc pas besoin d'exister, et n'existe peut-être pas en tant que fonction spéciale. Elle apparaît généralement comme une conséquence du travail physiologique », ou encore, comme le dit M. Laulanié, « la chaleur produite par les animaux n'est pas un but, mais seulement un résultat. La production de la chaleur ne porte donc pas en elle-même sa finalité et sa raison d'être ». (Laulanié : *Revue scientifique*, 27 juin 1891, résumé du livre de M. Chauveau sur le *Travail musculaire*.)

La différence fondamentale entre la conception de M. Chauveau

et celle de ses devanciers se peut résumer en réduisant les deux hypothèses en formule. Dans la conception thermo-dynamique, l'équation est :

$$\text{Energie chimique} = \text{chaleur} = \begin{cases} \text{chaleur} = \text{travail physiologique} \\ \quad = \text{chaleur.} \\ + \text{chaleur imméd. dissipée.} \end{cases}$$

Pour M. Chauveau :

Energie chimique = travail physiologique = chaleur.

D'autre part, M. A. Gautier arrive à la même conclusion en montrant que si l'on applique le théorème de Carnot, en tenant compte du fait que 33 p. 100 environ de l'énergie développée par les combustions intra-musculaires, apparaissent sous forme de travail, et le reste sous forme de chaleur, on arrive à des résultats absurdes, en ce sens que si le travail provenait d'une transformation de chaleur, le muscle devrait être le siège d'un refroidissement intense (jusqu'à $-65^{\circ}\text{C}.$!) On fera bien de se reporter à son argumentation (*Chimie biologique*, p. 317-18), et on comprendra qu'il conclue « qu'il est évident que la chaleur ne se change pas en travail dans le muscle, et que ce n'est pas par cet intermédiaire que le potentiel chimique produit la force et l'énergie mécaniques ».

Remarquez en passant qu'une étude comparée des muscles d'animaux à sang chaud et à sang froid au point de vue spécial des rapports du travail et de la chaleur serait particulièrement intéressante. Pourquoi le muscle d'hétérotherme produit-il si peu de chaleur?

En somme la contraction musculaire est suivie d'un dégagement de chaleur; d'où l'importance du système musculaire pour la calorification, d'où l'adage, vieux comme le monde, qu'il faut « marcher pour se réchauffer ». Quant au rapport entre le travail mécanique et le travail chimique, l'homme ne fait pas mauvaise figure à côté des machines industrielles. Les bonnes machines ont au plus un rendement de 10 p. 100, c'est-à-dire qu'elles ne transforment que le 1/10^e de leur énergie chimique en travail : le reste se perd en chaleur. Chez l'homme il y a transformation d'un bon quart et chez les animaux à sang froid la proportion est peut-être beaucoup plus forte, car ils produisent peu de chaleur, et peut-être chez eux l'énergie chimique se transforme-t-elle surtout en travail; ceci expliquerait la force proportionnellement

énorme des insectes et d'autres invertébrés. Notons cependant que si le rendement en travail est de 25 p. 100 pour Helmholtz, il n'est que de 12 p. 100 pour Ch. Richet et Hanriot.

Phénomènes électriques de la contraction. — Le muscle qui se contracte produit de la chaleur et du travail, avons-

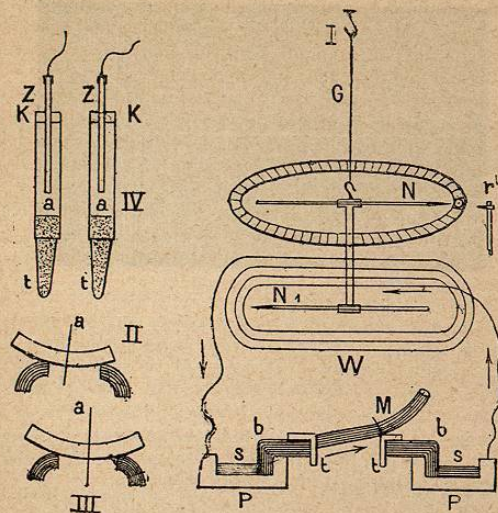


Fig. 79. — Représentation schématique des électrodes impolarisables PP, placées dans le circuit galvanométrique W, formé par un muscle reposant sur ses surfaces transversales longitudinales; II, III, autres dispositions du muscle. IV, Electrodes à pointes.

nous vu; il produit encore de l'électricité. Isolez un gastrocnémien de grenouille, avec son nerf : amenez le bout coupé du nerf au contact du muscle, et le muscle se contracte : un courant électrique dont le muscle est le siège a excité le nerf, d'où contraction du muscle (Galvani). Ou bien encore, prenez un muscle frais, coupez-le en travers et reliez la surface

de section et la surface longitudinale par deux fils avec un galvanomètre ; il se produit une déviation indiquant le passage d'un courant. Si au galvanomètre on substitue un téléphone (Hermann), la plaque de ce dernier entre en vibration, d'où un son. Il faut toutefois faire observer que, si ces cou-

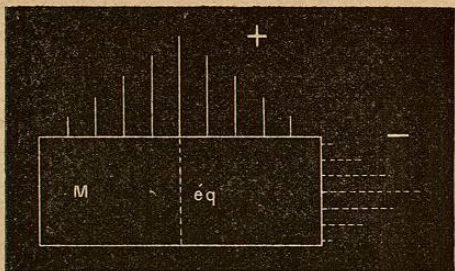


Fig. 80. — Schéma des tensions électriques du muscle, M, cylindre musculaire. Les lignes verticales indiquent les tensions positives (+) de la surface longitudinale ; les lignes pointillées horizontales indiquent la tension négative (-) de la surface transversale de section. Les courants sont d'autant plus forts qu'on relie les points des deux surfaces correspondant aux lignes les plus élevées (l'équateur de la surface longitudinale au centre de la surface transversale) et d'autant plus faibles qu'on relie les points donnant naissance aux lignes les moins élevées.

rants électriques existent réellement on n'est point d'accord sur les conditions de leur production. Hermann déclare nettement qu'ils ne s'observent point sur le muscle intact, normal, mais n'existent que si celui-ci est lésé, et dans ce cas la surface longitudinale est toujours positive, et la surface lésée, négative. Par contre Du Bois-Reymond pense que ces courants existent toujours dans le muscle tant intact que lésé.

Ni l'une ni l'autre surface ne sont également positive ou négative en tous les points. La tension est plus forte pour la surface positive à l'équateur du muscle, sur la ligne circulaire à égale distance des deux surfaces de section (étant

donné que nous considérons un rhombe musculaire, un tronçon découpé dans la longueur du muscle) et la tension négative est d'autant plus forte que l'on se rapproche plus du centre de la surface transversale. Il y a donc un courant continu allant de la surface longitudinale à la surface transversale et, sur une même surface, du point le plus central ou le plus équatorial, à celui qui l'est le moins, quand on les relie par un conducteur : par contre, il n'y a pas de courant entre deux points symétriques. L'intensité des courants est maxima au centre et à l'équateur : de ce point et de ce plan, ils vont diminuant vers l'extrémité des deux surfaces. Il y a entre ces courants et l'excitabilité du muscle lui-même une corrélation importante ; l'intensité du courant et l'irritabilité marchent de pair, et dans le même sens, augmentant ou diminuant simultanément, disparaissant avec la mort. Les courants peuvent donc dans une certaine mesure servir à apprécier l'excitabilité du muscle en expérience : ils représentent en quelque sorte le *coefficient de vitalité* de celui-ci.

Si nous considérons maintenant un muscle en activité, nous voyons que les courants existent toujours ; mais ils sont moins forts, et parfois de sens opposé : l'aiguille du galvanomètre oscille autour du zéro, et le franchit même en sens opposé : c'est ce que Du Bois-Reymond a appelé la *variation négative* ; on pourrait mieux l'appeler *courant d'activité* ; c'est un affaiblissement considérable du courant de repos, mais il est douteux qu'il y ait un renversement réel de celui-ci.

Le courant d'activité présente les caractères suivants :

Il est d'autant plus prononcé que le courant de repos (ou de lésion, car le muscle sur le myographe est lésé, et plus il est lésé et plus le courant de repos, qui n'existe probablement pas sur le muscle intact, est prononcé) est plus fort. Il *précède la contraction visible* du muscle (Helmholtz et Bernstein), et ne se manifeste pas de façon totale et simultanée sur tous les points de la surface, *il se propage de proche en proche, avec la même vitesse que l'onde musculaire* (3 mètres par seconde), et *coïncide avec la période latente*. On en

conclut que durant celle-ci il se passe dans le muscle excité des actions chimiques qui se manifestent d'abord par une modification — une diminution — d'électricité, puis par du mouvement. Une expérience élégante met bien en lumière cette antériorité de la variation négative : prenez un cœur à contraction lente (Tortue) et appliquez-y une patte galvanoscopique : la variation négative précédant la contraction du cœur déterminera un mouvement de la patte,

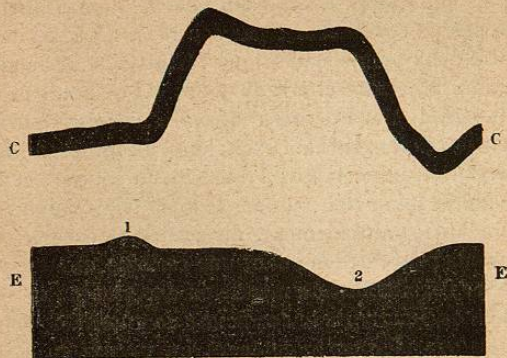


Fig. 81. — CC, cardiogramme. EE, tracé électrométrique. (D'après A. Waller, *British medical Journal*, 1888.)

une contraction induite, avant que le cœur ne batte, la patte se contractant plus vite.

Chaque excitation d'un muscle détermine une variation négative unique. En effet, si sur un muscle on pose le nerf d'une patte galvanoscopique, à chaque excitation du muscle, il y a contraction de la patte, *contraction induite* (Matteucci), contraction unique due à l'excitation du nerf par le courant d'activité ; si on tétanise le muscle, la patte galvanoscopique entre aussi en tétanos. Quand on étudie le courant d'activité sur un muscle plutôt lent, comme un cœur de grenouille, on constate — à l'aide de l'électromètre de Lippmann par exemple — que l'onde négative est en réalité double. Considérons deux points très voisins A et B situés de telle sorte que la propagation se fasse de A vers B ; ils sont isoélectriques, surtout si nous opérons sur un muscle non lésé, sur le cœur par exemple ; il n'y a pas de courant de repos, et l'électromètre demeure immobile. Excitons alors le cœur : A devient négatif — il y

a variation négative — le restant étant positif par rapport à lui ; puis B devient négatif, A le demeurant encore ; enfin B est encore négatif alors que A ne l'est plus. La variation est donc *diphase*, c'est-à-dire que chaque point au repos, où passe la variation, est d'abord négatif, puis positif : il n'y a pas passage direct de l'état négatif à l'état neutre. La variation diphase s'observe bien sur



Fig. 82. — Pattes galvanoscopiques disposées pour la contraction induite : a-b-c est inducteur pour d-e, qui est à son tour inducteur pour h.

le cœur : ajoutons que, d'après Bayliss et Starling, la variation négative est même en réalité triphasique. A. Waller (1890) a longuement étudié les phénomènes électriques qui accompagnent la contraction du cœur chez l'homme et l'animal. Si l'on plonge les deux mains dans deux vases d'eau acidulée en connexion avec un électromètre, on constate des mouvements du mercure à chaque battement du cœur. En effet, soient B et A représentant la base et la pointe du cœur : le cœur se contracte, il y a variation négative et l'état électrique de A et B est différent, et cet état se propage à tout le corps (le bras droit et la tête étant comme B, et le reste du corps comme A). Il suffira donc de réunir un point a et un point b

quelconques avec l'électromètre pour obtenir une indication ; il sera inutile de réunir deux points *a* ou deux points *b*, et, en cas de transposition des viscères B et A et les points *a* et *b* seront également transposés (chez le chien et les animaux à cœur parallèle à l'axe du corps, B s'irradie dans toute la moitié antérieure du corps et A dans toute la moitié postérieure). Avec ce procédé Waller a reconnu que, lors de la systole normale, spontanée, B est d'abord négatif par rapport à A, puis A négatif par rapport à B, ce qui, soit dit en passant, montre bien que la contraction cardiaque commence à la base. Relativement à la *contraction induite*, nous ajouterons qu'on peut l'obtenir dans toute une série de pattes galvanoscopiques convenablement disposées, comme l'indique la figure ci-jointe, chaque patte induite étant inductrice pour la suivante.

La variation négative (ou courant d'activité, opposé au courant de repos, si toutefois celui-ci existe réellement sur le muscle intact) est donc un phénomène bien réel. Du Bois-Reymond l'a mis en lumière chez l'homme en plongeant les deux mains dans deux vases d'eau acidulée, reliés à un électromètre : à chaque pression de l'un des fils (contraction musculaire) il a vu osciller le mercure. Hermann a objecté que le courant pouvait être dû aux glandes de la peau dont l'activité s'accompagne d'un dégagement d'électricité, comme on l'a montré, et ce qui tendrait à prouver que Du Bois-Reymond commet une erreur d'interprétation, c'est le fait qu'en électrisant le sciatique d'un chat atropinisé, on n'a pas de déviation dans le galvanomètre relié aux deux extrémités digitales de celui-ci, l'atropine paralysant la sécrétion, alors que sur le chat curarisé il y a déviation, bien que le curare paralyse les muscles (mais non les glandes). Toutefois Hermann lui-même ne va pas jusqu'à nier la production d'une déviation par les contractions musculaires, et du reste tout indique qu'une variation électrique accompagne celle-ci, non seulement chez le muscle lésé (diminution du courant), mais chez le muscle intact (variation, dégagement d'électricité au lieu de l'état isoélectrique), et, comme l'ont montré les expériences déjà anciennes de Becquerel, chez tous les tissus

vivants, sans doute en raison de leur activité chimique, origine de toute chaleur, de tout travail, et de toute électricité des organismes.

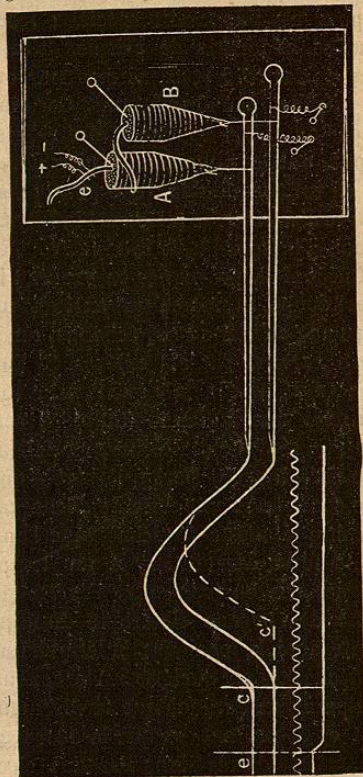


Fig. 83. — Méthode de Helmholtz pour montrer que la variation négative précède la contraction. Deux pattes galvanoscopiques sont disposées sur le myographe double et on en prend le temps perdu qui est de 1 centième de seconde. Puis on dispose le nerf de B sur le muscle A, comme cela est figuré et on excite le nerf de A. B se contracte aussi, mais le retard étant de 0,011 secondes au lieu de 0,020 on conclut que la variation négative de A qui excite B a une durée de 0,001 de seconde et prouve la contraction accompagnant l'excitation.

Animaux électriques. — Différents animaux jouissent de la propriété de produire des quantités d'électricité considérables, appréciables sans instruments spéciaux, et capables de donner la mort. Tels sont les silures, les raies, les

gymnotes, les torpilles. Walsh (1762) a le premier montré l'identité entre les commotions de la torpille et celle de l'électricité. De nombreux expérimentateurs ont montré que ces animaux sont pourvus d'appareils spéciaux recevant des nerfs considérables, et formés de prismes gélatineux séparés les uns des autres (500-1200 prismes par organe électrique chez la torpille) par des cloisons. Certains insectes semblent posséder aussi des appareils électriques, mais le gymnote, la torpille ont les appareils les plus développés, et la commotion en est formidable : elle peut paralyser un cheval. La décharge électrique se fait sous l'influence de la volonté ; elle diminue d'intensité avec la répétition, et augmente par le repos. On peut la provoquer en excitant le bout périphérique du nerf coupé, et même en excitant un point quelconque du corps par un réflexe qui échappe, car il persiste quand les centres nerveux ont été enlevés. Si l'on isole les fibres nerveuses du nerf, on constate que l'excitation de chacune d'elles détermine une décharge limitée à certaines parties de l'organe ; pour avoir une décharge totale, il faut exciter la totalité du nerf. D'après Marey, il semble que la décharge de la torpille consiste en une série de décharges élémentaires dont le nombre diminue à mesure que l'animal s'épuise, ou dont la force décroît. Il y a un temps perdu d'un centième de seconde environ entre l'excitation et la décharge. L'activité de l'organe électrique diminue avec le froid et augmente avec la chaleur ; la strychnine détermine une série de décharges en quelque sorte convulsives ; le curare ne semble paralyser l'organe que tardivement et difficilement. Grehant et Jolyet ont vu que la décharge double ou triple la production d'urée dans l'organe électrique. Il est curieux de noter que la décharge des poissons électriques qui tue les autres poissons, — et c'est à paralyser leur proie que leur sert leur organe, — est sans action sur l'individu qui décharge son appareil et sur les individus de même espèce. Cette immunité n'a pas encore été expliquée

d'une façon satisfaisante. On remarquera les analogies qui existent entre les muscles et l'appareil électrique ; mais elles ne suffisent pas à nous indiquer comment ce dernier a pris naissance.

Animaux lumineux. — Chez certains animaux l'excitant nerveux détermine non un mouvement, ou un dégagement d'électricité, mais un dégagement de lumière. Il ne s'agit point ici de la phosphorescence des poissons morts par exemple, due à des microorganismes, mais de celle de certains insectes (femelles des lampanyres, élatères, etc.), qui possèdent des appareils spécialement destinés à la production de lumière. L'excitation de l'animal peut diminuer ou accroître la phosphorescence, et celle-ci, à l'état normal, est intermittente, à renforcements et affaiblissements successifs. Peters a compté de 80 à 100 éclairs par minute chez le lampanyre. On peut séparer l'organe lumineux du corps sans qu'il perde sa propriété : les excitations diverses (mécaniques, thermiques, électriques) augmentent ou provoquent la phosphorescence. Celle-ci s'épuise par la répétition des excitations ; elle disparaît dans un milieu dépourvu d'oxygène, mais est très vive dans l'oxygène pur. R. Dubois, étudiant la phosphorescence du *Pyrophorus noctilucus*, a examiné la structure de l'organe lumineux. Il a vu que la production de lumière existe déjà dans l'œuf, que la lumière donne un spectre continu de la raie B à la raie F, qu'elle renferme assez de rayons chimiques pour permettre de faire de la photographie, et quelques rayons calorifiques, et qu'elle disparaît par la privation d'eau ; il pense que la substance photogène est un albuminoïde qui dégage la lumière quand il est attaqué par une diastase. La photogénie serait donc un phénomène physico-chimique sous la dépendance de l'excitation nerveuse.

On sait que plusieurs méduses et coelentérés (Béroés) sont phosphorescents, surtout quand on les excite ou agite, et la