

L'étendue de la contraction des muscles sur l'animal vivant peut être déterminée par mensuration directe sur des muscles rectilignes, en prenant sur leur continuité la distance de leurs deux points d'insertion, avant et après la flexion *maximum* des parties mobiles auxquelles ils s'insèrent. Ces mesures ont été prises avec soin par MM. Valentin et Gerber sur un grand nombre de muscles du cheval, du lapin et de l'homme. De ces recherches on peut conclure que, sur le vivant, les muscles ne perdent guère, dans leurs plus grands mouvements, que le quart ou le tiers de leur longueur, c'est-à-dire en moyenne les trois dixièmes. Ce résultat est le même que celui auquel avaient été conduits MM. Prévost et Dumas sur les grenouilles.

L'étendue de la contraction d'un muscle est proportionnée à sa longueur. Cela ne veut pas dire que les fibres charnues se raccourcissent plus quand elles sont longues que quand elles sont courtes. Cela veut dire simplement que si un faisceau musculaire de 24 centimètres de longueur perd, par exemple, 6 centimètres de longueur pendant sa contraction, un faisceau de 12 centimètres perdra seulement 3 centimètres. Mais il n'en est pas moins vrai que l'un et l'autre se sont raccourcis, par rapport à leur longueur, d'une quantité identique, c'est-à-dire d'un quart dans l'exemple que nous avons choisi.

En même temps que le muscle se raccourcit, il augmente d'épaisseur. Cette augmentation d'épaisseur est bien évidente au moment de la contraction du biceps brachial, laquelle suffit pour changer complètement la forme du bras; elle ne l'est pas moins dans un grand nombre d'autres parties, et elle entraîne, dans la configuration des formes extérieures, des changements en rapport avec les diverses attitudes dont la connaissance exacte est indispensable au peintre et au sculpteur.

Lorsqu'un muscle se raccourcit, il devient plus dur, plus résistant sous la main qui le presse. Il gagne en épaisseur ce qu'il perd en longueur; en d'autres termes, son volume *absolu* ne change pas, ou du moins extrêmement peu. Les parties organiques pénétrées de liquides sont comme les liquides eux-mêmes, presque incompressibles.

On peut démontrer par expérience qu'il y a une très-légère diminution de volume du muscle pendant la contraction, et non pas une augmentation de volume, comme on l'a quelquefois soutenu. L'expérience qui consiste à plonger le bras dans un vase plein d'eau, et à examiner si le niveau de l'eau varie pendant la contraction, ne peut pas conduire à des évaluations précises, parce qu'il est impossible de fixer d'une manière convenable le bras dans le liquide. Un procédé beaucoup plus exact consiste à renfermer dans un vase complètement fermé, et rempli d'eau, la partie qu'on veut faire contracter (Voy. fig. 93). On prend un flacon à large ouverture A, on le remplit

d'eau, on y introduit une patte de grenouille récemment préparée,

puis on ferme hermétiquement le flacon avec un bouchon de verre à l'émeri, terminé supérieurement par un tube étroit C. On remplit d'eau le bouchon (qui est creux) et le tube C. On conçoit que la moindre variation dans le volume des parties contenues dans le flacon devra se traduire dans le tube C par une élévation ou un abaissement du niveau de l'eau. Le calibre du tube C étant très-étroit, relativement à la capacité du flacon, toute différence de volume dans le contenu du flacon sera très-visible dans le tube C. Les choses étant dans cet état, deux fils métalliques préalablement fixés au nerf D de la patte de grenouille

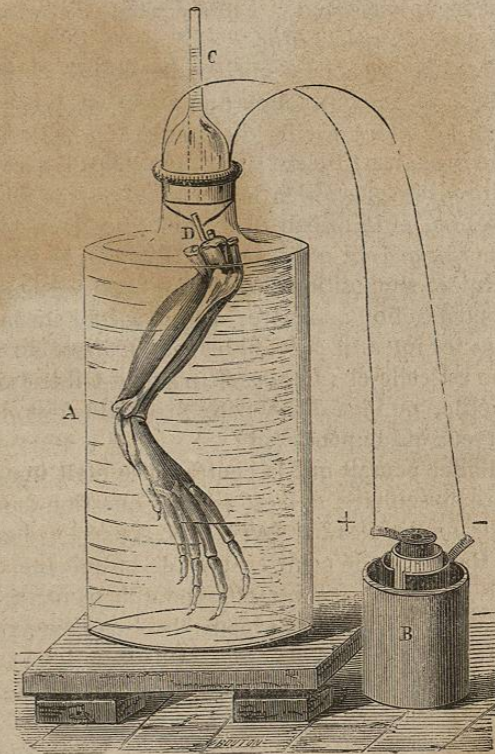


Fig. 93.

sont mis en communication avec une pile B. La patte se contracte, et le niveau de l'eau du tube C s'abaisse très-légèrement¹.

§ 222.

La contractilité est-elle inhérente à la fibre musculaire ? — La *contractilité* est le pouvoir que présentent les muscles de se contracter sous l'influence d'un excitant, quel qu'il soit. On donne souvent à la contractilité ou à la propriété contractile des muscles le nom d'*irritabilité*. Cette dernière expression, très-vague, étant souvent appliquée aussi aux parties centrales et périphériques du système nerveux, pour exprimer l'excitabilité de ces parties, c'est à dessein que nous ne l'employons

¹ Pour rendre le phénomène plus sensible, il est bon de placer 5 ou 6 membres de grenouilles dans le flacon.

M. L. Fasse a mesuré sur les muscles de la tortue la diminution due à la contraction. Une masse musculaire de 30 grammes a diminué de 12 millimètres cubes. M. Valentin est arrivé à des résultats analogues sur les muscles de la marmotte. Son procédé consiste à placer les muscles dans une solution albumineuse et à prendre leur *pesanteur spécifique* pendant l'état de repos et pendant la contraction; la pesanteur spécifique qui était 1,061 pendant le repos est devenue 1,062 pendant le mouvement.

point dans ce chapitre. Mais il est bon d'avertir le lecteur que, dans beaucoup d'ouvrages, le mot *irritabilité* est souvent employé comme synonyme de *contractilité*.

Lorsqu'un excitant quelconque, appliqué directement sur un muscle, détermine la contraction du muscle, on peut supposer deux choses : ou bien l'excitant éveille directement la contraction musculaire, parce que la contractilité est une propriété de tissu inhérente à la fibre musculaire vivante ; ou bien les nerfs sont la condition nécessaire de la contraction, et la liaison du muscle avec le système nerveux est la condition *sine qua non* de la contractilité dans le muscle lui-même. Dans cette dernière supposition, l'excitation immédiate du muscle ne serait suivie de contraction que parce qu'elle agirait sur les filets nerveux répandus dans les interstices des fibres musculaires. En d'autres termes, la question est celle-ci : Le muscle possède-t-il en lui-même la propriété contractile, ou bien doit-il cette propriété à sa liaison avec les éléments nerveux qui le pénètrent ?

Haller pensait que la contractilité était une propriété inhérente à la fibre musculaire, et il est souvent question dans les ouvrages de physiologie de l'*irritabilité hallérienne*. Voici les deux principaux arguments de Haller : 1° le cœur arraché de la poitrine d'un animal vivant continue encore à se contracter spontanément ; 2° des lambeaux de chair isolés (par conséquent séparés de leurs connexions avec le système nerveux) continuent à palpiter pendant un temps qui varie avec l'espèce à laquelle appartient l'animal, pour peu qu'on les irrite à l'aide d'excitants directs. Mais ces expériences ne sont pas concluantes ; elles ne prouvent point que les éléments nerveux que conserve dans son sein un muscle isolé n'entretiennent pas dans le muscle le pouvoir qu'il a de se contracter encore pendant quelque temps.

On a souvent cherché depuis Haller, surtout depuis l'introduction du microscope dans l'étude des phénomènes biologiques, à distinguer l'action nerveuse de l'action musculaire. Lorsqu'après avoir pris un muscle sur le corps d'un animal vivant on sépare avec soin quelques faisceaux striés de ce muscle et qu'on les place sous le microscope, en les maintenant humectés avec du sérum pour s'opposer au dessèchement, on peut, à l'aide des excitants, faire contracter ces faisceaux pendant quelques minutes. Mais peut-on affirmer que tous les éléments nerveux ont été détruits ? Il n'est pas possible, en procédant ainsi, d'obtenir la contraction dans les éléments d'un muscle, sans agir en même temps sur les éléments qui le pénètrent.

La pensée que l'excitant n'agit pas directement sur la fibre musculaire pour la faire contracter, mais qu'il agit sur les éléments nerveux qui la pénètrent, a été longtemps entretenue par ce fait d'expérience vulgaire rapporté plus haut (§ 220), à savoir que, de toutes les manières de faire entrer en contraction un muscle, la plus efficace est d'appliquer l'excitant non sur le muscle même, mais sur le nerf qui s'y rend. En

effet, quand, à l'aide de l'excitant mécanique ou galvanique, on excite directement un muscle, on ne produit dans la masse du muscle qu'un mouvement partiel de contraction incapable d'imprimer un mouvement étendu aux leviers auxquels le muscle est fixé ; l'excitation du nerf qui va au muscle, au contraire (et alors même que l'excitant est appliqué très-loin du muscle), fait contracter le muscle assez énergiquement pour déplacer les leviers de la locomotion, et simuler ainsi les mouvements déterminés par la volonté. Mais cette différence, qui est réelle, n'est pas essentielle : elle tient à ce que dans le premier cas l'excitant n'agit que sur les points voisins du lieu d'excitation, et ne fait entrer en jeu qu'un nombre de fibres musculaires insuffisant pour mettre complètement en jeu les leviers osseux, tandis que, les nerfs se distribuant à *tous les éléments du muscle*, tous ces éléments se trouvent excités du même coup par l'excitation du nerf, et éveillent ainsi la force totale du muscle. Si l'excitant employé localement sur le muscle était le courant galvanique, on pourrait croire que la différence observée tient à une différence de conductibilité des deux tissus ; mais ce serait là une fausse idée, car nous verrons plus loin que les nerfs ne conduisent pas mieux l'électricité que tout autre tissu, et que les muscles conduisent même mieux le courant de la pile que les nerfs. D'ailleurs, les mêmes faits se produisent quand on remplace l'excitant galvanique par l'excitant mécanique.

Cette différence dans les résultats, quand on excite directement un muscle ou quand on applique l'excitant sur le nerf qui s'y rend, tient, aussi, à ce que la transmission de l'excitation se fait dans les muscles suivant d'autres lois que dans les nerfs. Lorsqu'une cause d'excitation agit sur un nerf, en un point quelconque de son trajet, l'état du nerf se modifie à partir du point excité par en bas et par en haut, et sur toute l'étendue de la fibre nerveuse (Voy. § 347). L'excitation de la fibre musculaire, au contraire, ne dépasse pas le voisinage du point excité, ainsi que le prouve manifestement une expérience bien simple, indiquée par M. Fick. Le muscle long du ventre de la grenouille reçoit deux nerfs : l'un par sa partie antérieure, l'autre par sa partie postérieure. Excitez le nerf antérieur, la partie antérieure des fibres musculaires se contracte seule ; excitez le nerf postérieur, la partie postérieure des fibres musculaires se contracte seule. L'excitation de la fibre musculaire par l'intermédiaire du nerf ne franchit donc pas la distribution nerveuse elle-même et ne s'étend point, par conséquent, de la portion musculaire excitée à la portion musculaire qui ne l'est pas ¹.

Les faits que nous venons de rappeler ne sont pas de nature à résoudre le problème qui fait l'objet de ce chapitre. La question de savoir si la fibre musculaire possède ou ne possède pas en elle-même le pouvoir contractile reste entière : il faut chercher ailleurs sa solution.

¹ C'est à cette propriété que MM. Fick, Moleschott, Ludwig, etc., donnent le nom de *force coercitive* des muscles.

Ce qui est certain d'abord, c'est que le muscle doit communiquer avec les centres nerveux par l'intermédiaire des nerfs, pour qu'il puisse se contracter *sous l'influence de la volonté*. Lorsque les nerfs d'un membre sont divisés, le membre est paralysé, l'action musculaire volontaire est suspendue, et toute irritation portée sur les centres nerveux laisse ce membre immobile; toute influence des centres nerveux est à l'instant anéantie, et elle l'est pour toujours, si le nerf ne rétablit pas plus tard sa continuité par cicatrice.

Mais la *volonté*, c'est-à-dire l'incitation motrice venue de l'encéphale, n'est que l'un des modes d'excitation de la contraction musculaire. Elle est un excitant; mais il en est d'autres. Le muscle peut encore se contracter sous l'influence d'excitants mécaniques, chimiques ou galvaniques qui agissent *sur lui ou sur le nerf auquel il tient encore*, et nous rentrons dans les phénomènes décrits au paragraphe 220.

Les muscles qui ne renfermeraient pas de nerfs pourraient-ils se contracter? Quelques physiologistes font remarquer que certaines parties de l'embryon, en particulier le cœur, se meuvent dans l'origine (cœur de l'embryon de poulet du deuxième jour), alors qu'il n'existe pas encore de nerfs nettement dessinés établissant la communication avec le système nerveux central en voie de développement. Mais il faut dire qu'à l'époque dont nous parlons, les muscles eux-mêmes ne sont pas plus nettement constitués que les éléments nerveux eux-mêmes. Cet argument, invoqué pour douer la fibre musculaire de la propriété contractile, est analogue à celui qui consiste à comparer les muscles des animaux supérieurs aux tissus des animaux élémentaires doués de contractilité. Cette comparaison est tout à fait forcée. Dans les animaux supérieurs, il n'y a pas seulement *un tissu*, mais beaucoup de tissus différents, lesquels présentent des caractères propres. Les tissus nerveux, conjonctif, musculaire, constitués ici à l'état d'isolement et de tissus distincts, sont représentés, dans les animaux élémentaires contractiles, par une seule et même substance douée de propriétés complexes. Les propriétés s'isolent comme les tissus eux-mêmes, à mesure qu'on s'élève dans l'échelle des êtres. L'examen des animaux inférieurs ne peut en rien nous apprendre quelles sont les propriétés qui se concentrent dans tels ou tels tissus en particulier: l'expérience seule peut nous instruire sur ce point.

Est-il possible de faire entrer directement en contraction un muscle dont tous les nerfs auraient été détruits, ou dont les nerfs auraient perdu tout pouvoir incitateur? Nous avons dit plus haut que la destruction de tous les éléments nerveux qui entrent dans la constitution d'un muscle est chose impossible, même en poursuivant le nerf jusque dans ses éléments microscopiques. On ne peut donc priver directement un muscle des éléments nerveux qui pénètrent dans son sein. Mais si l'on parvenait, par un autre moyen, à anéantir l'action des éléments nerveux qui pénètrent dans le muscle, il serait alors possible d'exciter directe-

ment la fibre charnue, et d'isoler ainsi les propriétés du système musculaire des propriétés du système nerveux.

De nombreuses tentatives ont été faites en ce genre par MM. Valli et Ritter, Müller, Sticker, Schön, Günther, Nasse, Stannius, Longet, etc. Ces expériences ont consisté à couper sur un animal vivant le nerf ou les nerfs qui se rendent à un muscle ou à un groupe de muscles, et à rechercher comment se comportent les muscles séparés de leurs liens avec le système nerveux central, quand on les interroge avec des excitants divers, à des époques plus ou moins éloignées de l'opération. Mais ces expériences, quelque nombreuses qu'elles aient été, ont toujours laissé la question indécise. Lorsque l'on coupe, par exemple, le nerf sciatique sur les animaux et qu'on excite le bout périphérique¹ du nerf, on détermine, pendant quelques jours encore, des contractions dans les muscles auxquels ce nerf se distribue; après quoi l'excitation du nerf cesse de faire contracter les muscles. Le pouvoir que possède le nerf de faire contracter le muscle dans lequel il se répand se perd de proche en proche, et du bout coupé vers la profondeur du muscle. Au bout de quatre à huit jours, l'excitation du nerf et même celle des rameaux principaux (poursuivis par la dissection jusque dans l'épaisseur du muscle) est incapable de réveiller la contractilité musculaire. La contractilité, cependant, n'est pas éteinte dans le muscle, et on peut la réveiller encore pendant longtemps, en excitant *directement* la fibre charnue. Il est vrai qu'alors elle est extrêmement faible, ce qui tient vraisemblablement à ce que l'excitant n'agit plus alors que sur le point touché. La contractilité musculaire, bien que très-affaiblie, peut persister ainsi pendant des mois. Mais y persiste-t-elle indéfiniment? C'est ce qu'on n'avait pas clairement établi, et il était permis de l'attribuer, comme beaucoup l'ont fait, aux ramifications terminales des fibres nerveuses dans les muscles, alors surtout qu'on avait constaté que l'excitabilité des nerfs musculaires s'éteignait peu à peu du centre à la périphérie.

Les expériences précédentes ont toujours laissé dans le doute les physiologistes, jusqu'au jour où M. Bernard, en étudiant les effets du *curare*² sur les animaux, eut constaté que cette substance a le singulier effet d'anéantir la propriété *excito-motrice* des nerfs, tout en laissant aux muscles la propriété de se contracter sous l'influence des excitants *directs*. La question de l'indépendance de la contractilité musculaire, débattue depuis Haller, a donc été jugée au moyen de cette sorte d'analyse physiologique spéciale qu'opère le curare. Voici les principaux faits observés par M. Bernard, répétés depuis par beaucoup de physiologistes.

¹ Le bout périphérique du nerf est celui qui envoie ses filets dans les muscles, c'est-à-dire à la périphérie. Il correspond à la portion du nerf séparée du centre nerveux.

² *Curare*, poison végétal avec lequel les indigènes de l'Amérique méridionale empoisonnent leurs flèches. C'est une matière solide, d'un brun très-foncé, d'aspect résineux, soluble dans l'eau. On suppose que c'est le suc d'une plante ou de plusieurs plantes de la même famille que la noix vomique.

Pratiquez sur une grenouille une incision à la peau du dos et introduisez dans la plaie un petit fragment de curare sec ou en dissolution. Au bout de trois ou quatre minutes, l'empoisonnement est complet. Préparez alors la grenouille selon le procédé de Galvani, c'est-à-dire dépouillez les membres postérieurs et isolez les nerfs lombaires. Appliquez un excitant quelconque sur les troncs nerveux et sur les ramuscules nerveux, aussi près des muscles qu'on puisse les prendre, les membres postérieurs n'éprouveront aucune contraction; appliquez l'excitant sur les muscles eux-mêmes, ceux-ci se contractent à l'instant. Autre expérience: on découvre sur une certaine longueur le nerf sciatique à la partie supérieure de la cuisse d'une grenouille, et on coupe le nerf; on pratique ensuite la ligature des vaisseaux du même membre postérieur; après quoi on empoisonne l'animal, en plaçant un fragment de curare dans une incision faite à la peau du dos. Quand l'animal est empoisonné, on constate que les excitants appliqués sur tous les nerfs de l'animal sont incapables de susciter des contractions dans les muscles sauf sur le nerf sciatique du membre en expérience.

M. Bernard, et en même temps que lui M. Kölliker, ont constaté en outre que non-seulement le curare anéantit l'action excito-motrice des nerfs, sans nuire à la contractilité musculaire, mais que l'action du poison ne s'exerce que sur les filets nerveux excito-moteurs et non sur les filets sensitifs. Dans une grenouille partiellement empoisonnée, si l'on excite la peau du corps sur un point quelconque (même sur la peau des parties où a pénétré le poison), on fait naître des mouvements réflexes (Voy. § 344) uniquement dans le membre non empoisonné. Il est évident que les mouvements réflexes observés dans le membre sain, par irritation des parties empoisonnées, ne peuvent être transmis que par les nerfs sensitifs restés intacts¹. C'est ce que l'expérience suivante démontre encore plus clairement. Sur une grenouille, on pratique une incision au bas du dos et on isole les nerfs lombaires. On pose ensuite au même niveau une ligature à l'aide de laquelle on serre énergiquement tout le corps de l'animal, sauf les nerfs lombaires. La ligature étreignant l'aorte, il en résulte que la moitié antérieure du corps ne communique plus avec la moitié postérieure que par les nerfs lombaires. L'animal est alors empoisonné à l'aide d'un fragment de curare placé sous la peau du dos. Au bout de trois ou quatre minutes, les effets toxiques se sont étendus à toutes les parties de l'animal situées en avant de la ligature. Si l'on excite alors un point quelconque de la peau de la partie empoisonnée, aussitôt le *train de derrière* exécute des mouvements énergiques.

En résumé, on peut conclure de tous ces faits que la contractilité

¹ Si l'on n'obtient pas de mouvement réflexe en pinçant la peau quand l'animal est complètement empoisonné, cela ne prouve pas que l'animal soit insensible, mais seulement que les nerfs moteurs sont partout devenus impropres à réagir sur les muscles par l'excitation sensitive réflexe, aussi bien que sous l'influence de la volonté.

musculaire est une propriété inhérente à la fibre musculaire. Cette propriété peut être mise en jeu, soit sous l'influence nerveuse (volonté ou excitation sensitive réflexe), soit sous l'influence d'agents qui agissent directement sur elle, tels que l'action mécanique, l'action chimique, l'action galvanique¹.

Il y a quelques années, M. Schiff a appelé l'attention des physiologistes sur un phénomène auquel il a donné le nom de contraction *idio-musculaire*. Voici en quoi consiste ce phénomène, d'ailleurs bien connu. Lorsque, sur le muscle d'un animal mort ou d'un animal vivant, on pratique perpendiculairement à sa longueur une friction un peu forte ou

¹ M. Wundt, en reproduisant les expériences de MM. Bernard et Kölliker et en constatant leur justesse, lorsqu'on emploie comme excitant le galvanisme, nie que les excitants chimiques aient le pouvoir de faire contracter les muscles d'un animal empoisonné par le curare ou la conicine. Voici sa principale expérience: on empoisonne une grenouille avec la substance toxique, après avoir préalablement lié les vaisseaux cruraux d'un côté. Après la mort de l'animal, les deux muscles des deux membres postérieurs se contractent également sous l'influence de l'application locale de l'électricité, tandis que le sel marin, appliqué sur les muscles mis à nu, ne fait contracter que les muscles du membre dont les vaisseaux ont été liés. D'autres expériences lui ont encore montré que le sel marin appliqué sur un muscle (chez l'animal sain) entraîne bien plus lentement la contraction, que lorsqu'il est appliqué sur le même muscle, dans le voisinage du nerf qui le pénètre, d'où il tire cette conclusion, que le sel marin n'est pas capable d'exciter la contractilité musculaire, et qu'il n'agit que par l'intermédiaire du tissu nerveux qui se répand dans le muscle. Puis, généralisant sa conclusion, M. Wundt suppose que le muscle n'est *directement* excitable que par le galvanisme, et que les excitants chimiques, mécaniques et thermiques n'agissent sur le muscle que par l'intermédiaire du système nerveux.

En réponse aux idées de M. Wundt sur la contractilité musculaire, M. Kühne a entrepris un grand nombre d'expériences, surtout au point de vue de l'action chimique envisagée comme excitant de la contractilité musculaire. Il fait remarquer d'abord que si le sel marin, appliqué à la surface d'un muscle, excite la contraction plus lentement que quand on place le sel dans le voisinage du nerf qui le pénètre, cela tient à ce que la fibre musculaire est plus à *découvert* dans ce point, tandis qu'ailleurs il faut que le sel traverse une couche plus ou moins épaisse de tissu conjonctif. Puis il tire d'un grand nombre d'expériences tentées à l'aide d'acides, d'alcalis, de sels neutres et de corps indifférents, cette conclusion, que la plupart de ces corps agissent aussi bien sur les muscles que sur les nerfs, et même que le muscle est plus excitable que le nerf (au point de vue du mouvement, bien entendu). L'acide chlorhydrique et l'acide azotique très-dilués, par exemple, n'agissent plus sur les nerfs (pour faire contracter le muscle) alors qu'ils agissent encore sur les muscles. Il en est de même de l'acide acétique, de l'acide lactique, de l'acide gallique, du sel marin, du chlorure de potassium. D'autres substances ont paru agir à peu près également sur les muscles et sur les nerfs. Quelques autres, telles que les huiles et l'eau à la température du corps, se sont montrées sans action aussi bien sur les muscles que sur les nerfs. M. Kühne a répété ses expériences sur les muscles des animaux empoisonnés par le curare. Il a constaté que chez les animaux, alors que les nerfs avaient perdu tout pouvoir excito-moteur, les muscles avaient néanmoins conservé leur pouvoir contractile sous l'influence des mêmes doses de l'agent chimique excitateur.

M. Kühne a constaté encore que, quand on paralyse l'action excito-motrice des ramifications nerveuses qui se distribuent dans le muscle, par le procédé de M. Eckhard (Voy. § 348), on peut mettre pareillement en évidence l'excitabilité du muscle sous l'influence des agents chimiques.

M. Kühne a encore recherché s'il n'y avait pas, parmi les agents chimiques, une substance capable d'agir sur le muscle, et qui fût sans action sur les nerfs; il croit l'avoir trouvée dans l'ammoniaque; il aurait aussi reconnu que les dissolutions de sels métalliques, qui, appliqués sur les nerfs, entraînent la mortification du nerf sans amener la contraction des muscles animés par ces nerfs, déterminent, au contraire, la contraction quand on les applique sur les muscles eux-mêmes. Mais ces derniers résultats, qui ne sont pas nécessaires pour compléter la démonstration de la contractilité musculaire, ont été contestés par MM. Wundt, Schelske et Funke.