

3<sup>o</sup> Nous passerons alors au *globule sanguin* et à sa *circulation*.

4<sup>o</sup> Alors seulement nous pourrons aborder, forts de toutes ces connaissances, l'étude des *écorces internes et externes*, auxquelles nous rattacherons les *organes des sens*, et enfin nous terminerons par une écorce interne particulière, l'épithélium des *organes génitaux*, dont une dépendance, l'épithélium de l'ovaire, nous ramènera à notre point de départ, l'ovule.

RÉSUMÉ. — La physiologie est l'étude des phénomènes que présentent les êtres vivants; partout où l'analyse de ces phénomènes a été poussée assez loin, on les voit se réduire à des actes physico-chimiques. On peut donc dire, avec de Blainville, que la physiologie est l'art de rapporter les phénomènes vitaux aux lois générales de la matière. Ces phénomènes doivent être étudiés dans les éléments anatomiques, dont la cellule est la forme la plus simple et le point de départ. Les éléments anatomiques vivent d'une vie indépendante, et c'est la réunion harmonique, le concours de toutes ces vies individuelles qui constitue la vie de l'organisme entier. La classification générale des cellules à propriétés bien caractérisées nous donne l'aperçu le plus général sur les fonctions de l'organisme, et nous permet d'établir l'ordre dans lequel doivent être étudiées ces fonctions.

## DEUXIÈME PARTIE

## DU SYSTÈME NERVEUX

I. — ÉLÉMENTS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE  
DU SYSTÈME NERVEUX

1<sup>o</sup> *Éléments anatomiques*. — Le globule nerveux ou cellule nerveuse est en général de petites dimensions (1 à 8 centièmes de millimètre); mais dans certaines régions (cornes antérieures de la moelle, cellules dites motrices), cet élément atteint des proportions relativement considérables, au point d'être presque aperçu à l'œil nu (moelle épinière du bœuf). Ces globules ne présentent pas d'enveloppe; ils ont un noyau sphérique et un nucléole très apparent. Ils sont en général étoilés, c'est-à-dire pourvus de prolongements (fig. 12); aujourd'hui on connaît des globules à un prolongement ou *unipolaires*; beaucoup sont *bipolaires*, c'est-à-dire ayant deux prolongements dirigés dans le même sens, et plus souvent en sens opposé: enfin le plus grand nombre sont *multipolaires*, et peuvent avoir jusqu'à dix prolongements. De ces prolongements, les uns se ramifient pour s'anastomoser avec les ramifications des prolongements semblables des cellules nerveuses voisines, et établir ainsi des connexions fonctionnelles entre ces



FIG. 12. — Cellules nerveuses (Virchow, *Pathologie cellulaire*).



cellules; les autres, qui demeurent en général indivis, et au nombre d'un seul pour chaque cellule, se continuent avec les fibres nerveuses (avec le cylindre-axe de la fibre, d'où leur nom de *prolongement axile*).

Ces *fibres nerveuses* (ou *tubes nerveux*) (fig. 13), minces et allongées, se composent d'une *enveloppe mince* (*v r*, *gaine de Schwann*), renfermant une

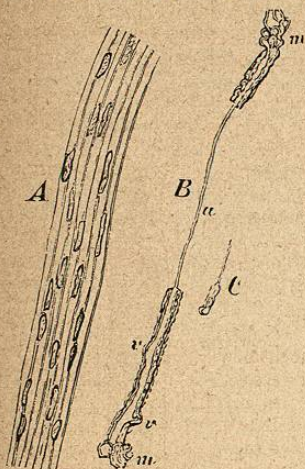


Fig. 13. — Fibres nerveuses grises et blanche\*.

substance médullaire (*myéline m, m*), qui se décompose facilement en gouttelettes grasses, et au milieu de celle-ci un cordon axile mince (*a*), le *cylindre-axe*. Quelques fibres nerveuses peuvent être réduites au cylindre-axe et à la gaine de Schwann avec peu ou pas de substance médullaire (fibres fines).  
De plus, ces fibres ne sont pas complètes sur toute l'étendue de leur trajet: certaines de leurs parties constitutives peuvent manquer vers leurs extrémités centrales ou périphériques. Ainsi, lorsqu'un tube nerveux moteur arrive près de la plaque motrice terminale, la myéline disparaît et la fibre nerveuse se trouve réduite à la gaine de Schwann renfermant le cylindre-axe. Dans la substance blanche des centres nerveux (cordons blancs de la moelle, par exemple), c'est la gaine de Schwann qui semble disparaître, c'est-à-dire que les fibres obtenues par la dissociation de ces parties se présentent comme des cylindres-axes auxquels sont attachées des gouttelettes et des traînées moniliformes de myéline (myéline devenue variqueuse), sans que rien permette de conclure à l'existence d'une membrane enveloppante. Enfin, dans la substance grise centrale, les cylindres-axes paraissent être tout à fait nus, c'est-à-dire constituer seuls la fibre nerveuse.

\* A, Fascicule gris, gélatineux, provenant d'un mésentère et traité par l'acide acétique; — B, fibre primitive large, blanche, provenant du nerf crural; — a, cylindre-axe mis à nu; v, fibre avec sa gaine médullaire, devenue variqueuse et sortant en gouttelettes en *mm*; — C, fibre primitive fine et blanche provenant du cerveau et ne contenant pas de myéline. — Grossis., 300 diam. (Virchow, *Pathologie cellulaire*.)

Nous voyons donc, en somme, que la partie la plus essentielle de cette fibre est le *cylindre-axe*, puisque seul il existe toujours dans toute la longueur de la fibre, et il est permis d'en inférer qu'en lui se produisent les phénomènes de conduction, de propagation d'irritation, que nous étudierons bientôt comme constituant essentiellement le mode de fonctionnement des nerfs. La membrane de Schwann et la myéline ne seraient, par suite, que des appareils de protection et d'isolement pour le cylindre-axe.

Les travaux récents sur la structure des tubes nerveux montrent bien leur origine cellulaire, ainsi que nous l'avons indiqué précédemment d'une manière générale. En effet, il résulte des recherches de Ranvier que les tubes nerveux sont formés de *cellules soudées bout à bout*. La membrane de Schwann ne forme pas un manchon cylindrique continu, comme on le croyait jusque dans ces derniers temps; elle présente à des distances régulières des *étranglements* en forme d'anneaux. Ces étranglements, placés à des distances qui varient suivant les dimensions des tubes, limitent des segments dits *segments interannulaires*. Chacun de ces segments paraît représenter une cellule, et, en effet, au centre de chacun de ces segments, et sur la face interne de la membrane de Schwann, il existe un *noyau* plat, ovalaire (fig. 14, en *b* et *b'*) noyé dans une *lame de protoplasma* qui double la *membrane de Schwann*. Plus en dedans, se trouve la *myéline*, qui, au point de vue de la morphologie générale, a dans le segment interannulaire la même signification que la

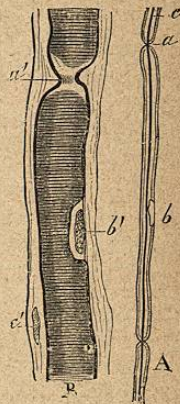


Fig. 14. — Tubes nerveux d'après les recherches de Ranvier\*.

graisse dans une cellule adipeuse. Ces segments interannulaires sont plus courts chez les sujets jeunes que chez l'adulte; leur accroissement est progressif, comme la taille elle-même. Quant au cylindre-axe, qui parcourt sans interruption toute la série de ces segments, sa signification est toute spéciale: les recherches les plus récentes, notamment celles qui ont trait à la régénération des nerfs sectionnés, paraissent indiquer (Ranvier) que le cylindre-axe est un prolongement d'une cellule nerveuse centrale, prolongement qui

\* A, Tube nerveux vu à un faible grossissement; — a, étranglement; — b, noyau du segment interannulaire; — c, cylindre-axe; — B, l'étranglement et une portion du segment interannulaire vus à un fort grossissement. (Préparation par l'acide osmique.) a', étranglement; — b', noyau du segment interannulaire; — c', noyau externe de la gaine.



se loge ainsi successivement dans une série de manchons représentés par la cellule du segment interannulaire. Le cylindre-axe, quelle que soit sa longueur, et en quelque point de son trajet qu'on le considère, serait donc toujours une émanation directe d'une cellule nerveuse centrale, c'est-à-dire qu'il appartient à la substance de cette cellule, et non à celle des éléments du segment interannulaire. Le cylindre-axe, prolongement de cellule nerveuse, est donc une formation qui végète du centre à la périphérie, de la cellule nerveuse vers les organes terminaux. Les faits nombreux que Ranvier a constatés à cet égard l'ont amené à formuler la théorie dite de la *croissance des fibres nerveuses* (cylindre-axe) par bourgeonnement. Récemment Van Lair (de Liège) a fait d'ingénieuses expériences qui viennent confirmer cette théorie. Ayant enlevé par résection un segment de nerf chez l'animal vivant, et l'ayant remplacé par un cylindre d'os décalcifié d'égale longueur, il a vu, lorsque la régénération nerveuse s'est produite, des fibres nerveuses nouvelles engagées dans les canaux de Havers de l'os transplanté, pour atteindre le bout périphérique du nerf réséqué.

Une autre forme de tubes nerveux se trouve dans les rameaux du grand sympathique ; ces fibres plates, pâles, amorphes ou à peine fibrillaires, et munies de noyaux très apparents (fig. 13, A : fascicule gris, gélatineux), sont les *fibres de Remak*, que quelques histologistes avaient considérées comme appartenant au tissu conjonctif ; mais l'histoire du développement de la fibre nerveuse, l'étude des éléments nerveux pâles des animaux inférieurs, tout indique la nature nerveuse de ces fibres. Ajoutons que dans certains petits troncs isolés du système nerveux grand sympathique la quantité de ces fibres pâles et tellement grande et le nombre des tubes à substance médullaire tellement faible, que l'on est obligé (surtout pour les nerfs spléniques) de considérer les fibres de Remak comme de véritables fibres nerveuses.

Enfin Ranvier, ayant démontré que les cellules du tissu conjonctif ne sont pas situées dans l'intérieur des faisceaux conjonctifs, mais à leur surface, a constaté qu'au contraire les fibres de Remak contiennent des noyaux de cellules qui leur appartiennent et qui font corps avec elles-mêmes ; en outre ces fibres se divisent et s'anastomosent entre elles, ce que ne font jamais les fibres conjonctives intra-fasciculaires des nerfs. De plus Ranvier, dans ses études sur le sympathique, a montré qu'au voisinage des ganglions il y a de nombreuses fibres à myéline dont on peut suivre la transformation en fibres de Remak.

Pour constituer les nerfs visibles à l'œil nu, des fibres nerveuses microscopiques se groupent en s'entourant de tissu conjonctif : d'abord les tubes et faisceaux primitifs sont enveloppés dans une gaine tubuleuse de substance homogène en apparence (*périnèvre*

de Robin), mais que Ranvier a démontrée formée de nombreuses lamelles disposées en fines couches concentriques (*gaine lamelleuse* de Ranvier). Les faisceaux secondaires ainsi formés sont alors entourés par une gaine formée véritablement de tissu *conjonctif* (ou *lamineux*) lâche, dans lequel rampent les capillaires nourriciers des nerfs : c'est le *névrilème*. Enfin le tronc nerveux total est compris dans une *enveloppe générale* de tissu conjonctif, dont le névrilème n'est qu'une dépendance. Sappey a montré que ces enveloppes névrilématiques reçoivent des filets nerveux qui sont aux nerfs ce que les *vasa vasorum* sont aux vaisseaux, d'où le nom de *nervi nervorum* sous lequel il les a désignées. (On nomme *vasa vasorum* les petits vaisseaux qui se ramifient dans les parois des gros vaisseaux et servent à leur nutrition.)

Quand on poursuit ces prolongements de globules nerveux ou tubes nerveux vers leurs extrémités périphériques, on les voit rarement se terminer par des extrémités libres (au milieu des cellules de certains épithéliums, de celui de la cornée, par exemple), mais le plus souvent arriver dans des muscles (*plaques motrices*), ou bien dans des organes encore problématiques appelés *corpuscules tactiles* et qu'on trouve spécialement dans la peau. On voit donc qu'en général les fibres nerveuses ne sont que des commissures, des ponts jetés d'un globule nerveux à un élément d'une autre espèce ou simplement à un autre globule nerveux.

Ces fibres nerveuses paraissent ne faire qu'un tout physiologique avec la cellule nerveuse qui leur donne naissance : toute excitation portée sur la fibre retentit sur le globule et *vice versa* ; la fibre séparée de son globule subit une dégénérescence (graisseuse) plus ou moins complète.

2° *Nutrition du système nerveux.* — Ce tout physiologique (globule et ses prolongements) vit et se nourrit ; les centres nerveux, composés essentiellement de globules, ont besoin d'une quantité considérable de matériaux et rendent aux milieux ambiants (par l'intermédiaire du sang) une grande quantité de déchets. Nous verrons bientôt, à propos du muscle, que les matériaux consommés par cet élément physiologique pendant son fonctionnement sont surtout des hydrocarbures (sucre et graisses), et fort peu d'albuminoïdes. Au contraire, l'élément nerveux paraît surtout exiger des matériaux albuminoïdes, et plus le travail nerveux est intense, plus les déchets de la combustion des albuminoïdes (surtout l'urée) sont abondants dans les excréments, dans l'urine et dans les produits du foie. Il résulte, en effet, des recherches de Byasson (1868)



que la quantité d'urée excrétée par l'homme varie selon que l'activité cérébrale est nulle, d'intensité moyenne, ou portée au plus haut degré; représentée par 20 dans le premier cas, elle monterait à 22 dans le second et à 23 dans le troisième. D'après Flint (de New-York), le produit excrémental formé par la désassimilation du cerveau et des nerfs serait plus spécialement représenté par la cholestérine, séparée du sang par le foie et déversée dans l'intestin avec la bile.

Ces actes de nutrition produisent dans les nerfs des dégagements de forces qui se manifestent par des courants électriques : ce phénomène, qu'on n'a pu constater dans les globules eux-mêmes, est très manifeste dans les nerfs périphériques. Il y a constamment, à l'état de repos, des courants qui parcourent les nerfs, courants allant de la surface à l'intérieur, et se comportant comme si les fibres nerveuses étaient composées de deux éléments emboîtés, la gaine étant positive et le centre négatif. En effet, chaque fois que l'on établit, à l'aide des fils d'un multiplicateur, une communication entre la surface extérieure et la surface de section d'un nerf, on observe un courant allant de la périphérie vers le centre. Ce phénomène électrique, appelé *force électro-motrice du nerf*, disparaît ou s'affaiblit dès que la fibre est soumise à une irritation, dès qu'elle sert de conducteur, en un mot, dès qu'elle fonctionne; c'est cette disparition du *pouvoir électro-moteur* que l'on nomme *oscillation négative*. (V. plus loin les quelques indications qui seront données à propos de l'*oscillation négative* observée sur les muscles, les propriétés électro-motrices des muscles et des nerfs étant de même ordre.)

D'autre part, l'expérience directe a montré que le nerf qui fonctionne consomme davantage; il se produit alors un dégagement de chaleur, dont Schiff a récemment démontré l'existence jusque dans les centres nerveux, sous l'influence de la peur, de l'excitation des sens, de toute cause, en un mot, qui produit l'activité cérébrale.

3<sup>o</sup> *Propriétés générales et fonctionnement général des éléments nerveux.* — En quoi consiste donc le fonctionnement spécial de l'appareil nerveux, fibre et cellule? Il consiste essentiellement dans un phénomène nommé *réflexe*. Lorsqu'une excitation est portée sur les terminaisons d'un nerf sur une surface (peau ou toute autre surface épithéliale), cette irritation se transmet par une *fibre centripète* à une *cellule nerveuse* centrale, qui la *réfléchit*, par une *fibre centrifuge*, sur une autre organe plus ou moins périphérique,

par exemple sur un muscle, dont elle va ainsi provoquer la contraction, ou sur une glande, dont elle amène la sécrétion (fig. 15).

Ainsi les *fibres* ont pour fonction d'amener l'excitation vers le globule ou cellule nerveuse, ou de la transporter de celle-ci vers la périphérie : de là les noms de *centripètes* ou *sensitifs* donnés aux premiers nerfs, de *centrifuges* ou *moteurs* donnés aux seconds.

Cette expression de *nerf sensitif* ou *moteur*, de fibre *centripète* ou *centrifuge*, doit indiquer seulement que tel est le sens dans lequel se manifeste le fonctionnement de la fibre, et cela en raison même de l'organe avec lequel la fibre est en connexion; mais il ne saurait indiquer une différence essentielle entre les filets centripètes et centrifuges; car, d'une part, il n'y a pas de différence anatomique essentielle entre les nerfs reconnus sensitifs et les nerfs moteurs, et, d'autre part, il n'y a pas non plus, au point de vue des propriétés générales, des différences essentielles entre les conducteurs centripètes et les conducteurs centrifuges; les propriétés sont les mêmes dans les uns et dans les autres, la fonction seule diffère, sans doute à cause des connexions périphériques et centrales des uns et des autres. Il est même permis de penser que chaque espèce de fibres conduit aussi bien dans un sens que dans l'autre, et que l'une, par exemple, ne manifeste un rôle centrifuge que parce qu'elle est seule en connexion à la périphérie avec les organes terminaux propres à faire passer l'excitation dans le muscle. C'est cette *conductibilité indifférente* que Vulpian avait voulu démontrer en cherchant à souder un segment de nerf moteur avec un segment de nerf sensitif, et c'est conformément à cette hypothèse qu'au lieu d'assigner aux fibres centripètes une propriété différente dite *sensibilité*, et aux fibres motrices une autre propriété dite *motricité*, cet auteur avait proposé de se contenter de désigner sous un nom général (*neurilité*) la propriété de conduction qui est commune aux deux ordres de fibres. Mais la démonstration de l'hypothèse n'a été réalisée que par M. P. Bert dans des expériences consistant à greffer l'extrémité libre de la queue d'un rat sous la peau du dos du même animal : la queue est laissée ainsi en anse de la région coccygienne vers la région dorsale, jusqu'à ce que la greffe se soit bien établie en cette dernière région. Alors on coupe la queue vers sa base, et cet appendice ne se trouve plus adhérer à l'animal que par son extrémité greffée sur le dos. Si alors on porte une excitation sur la queue, par exemple en la saisissant entre les mors d'une pince, on constate que l'animal a conscience de cette excitation et éprouve de la douleur. Or, cette excitation est alors transmise par les nerfs sensitifs de la queue, nerfs qui se sont soudés avec les nerfs cutanés dorsaux et qui conduisent vers eux l'excitation portée sur un point de leur trajet. Donc ces nerfs, qui, dans la queue occupant ses rapports normaux, conduisaient les excitations de la pointe vers la base, les conduisent maintenant de la base vers la pointe devenue seule partie adhérente à l'animal, c'est-à-dire que les nerfs sensitifs peuvent conduire indifférem-



ment dans les deux sens ; seulement, pour constater la conduction dans le sens inverse à celui qui produit normalement les sensations, il fallait mettre vers l'extrémité périphérique de ces nerfs un centre perceptif, un cerveau ; c'est ce qu'a réalisé l'expérience en soudant ces nerfs avec ceux du dos, qui sont en rapport avec les centres nerveux. Dans ces premières expériences, P. Bert n'avait interrogé la sensibilité de la queue greffée par sa pointe et sectionnée à sa base qu'après un temps qui permettait de supposer que les nerfs dans lesquels se faisait alors la conduction sensitive étaient, non les anciens nerfs de la queue, mais de nouvelles fibres développées dans la gaine de ces nerfs dégénérés. La nouvelle forme sous laquelle ce même physiologiste a présenté ultérieurement (*Société de biologie*, décembre 1876) cette expérience, la met désormais à l'abri d'une objection de ce genre ; elle nous semble établir définitivement le fait de la conductibilité indifférente des nerfs sensitifs.

Le rôle du globule (*cellule nerveuse*) est de favoriser le passage de l'excitation d'une fibre dans une autre : il représente un *centre de détente* ; mais ce rôle peut être très complexe ; ainsi souvent un premier globule réfléchit l'action, par une fibre commissurale, sur un ou plusieurs autres globules qui peuvent la diriger diversement à leur tour, directement

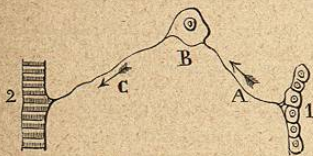


FIG. 15. — Schéma d'un réflexe simple \*.

sur une fibre centrifuge proprement dite, ou d'abord sur de nouveaux globules nerveux ; l'action nerveuse parcourt alors des arcs nerveux plus complexes que celui représenté par la figure 15 ; il y a interposition, dans l'arc nerveux simple, de plusieurs centres ou globules nerveux reliés entre eux par des fibres commissurales, d'où ricochets de réflexes centraux avant d'arriver au phénomène réflexe final. Les éléments globulaires peuvent même absorber pour ainsi dire l'action, et la conserver à l'état latent, pour la réfléchir seulement à un moment donné, sous l'influence de nouvelles excitations. On voit donc que les centres réflexes présentent des phénomènes fort complexes, par lesquels ils peuvent devenir les centres de la diffusion, de la coordination des mouvements, de la mémoire, etc. ; ces centres peuvent enfin être le siège de la sensation des excitations périphériques. Ainsi les organes auxquels vient aboutir l'excitation ini-

\* 1. Surface (épithélium) ; 2. muscle ; — A, fibre centripète ; — B, cellule nerveuse centrale ; — C, fibre centrifuge. — A, B et C forment l'arc nerveux qui préside au réflexe : arc diastaltique de Marshall-Hall ; dans la nomenclature de cet auteur, A représente la fibre cisodique ; B, le centre excito-moteur, et C, la fibre exodique.

tiale peuvent être aussi bien un organe nerveux qu'un muscle, ou qu'une glande, et l'acte terminal pourra être une idée aussi bien qu'une contraction musculaire ou une sécrétion.

En dehors des phénomènes centraux, qu'il est difficile d'analyser, nous voyons que le rôle des nerfs est essentiellement un rôle de conduction. En quoi consiste cette conduction ? Quel est le phénomène intime qui la caractérise ? On a longtemps non seulement comparé, mais même identifié ce qui se passe alors dans les nerfs avec un courant électrique ; aujourd'hui il est prouvé que l'influx nerveux n'a rien de commun avec l'électricité. D'abord on a pu déterminer sa vitesse de propagation, qui est de 28 à 30 mètres par seconde, vitesse bien différente de celle du fluide électrique, et qui varie avec la température du nerf. D'après Helmholtz, dans un nerf de grenouille refroidi à 0°, la vitesse de l'agent nerveux n'est plus que de 1/10 de ce qu'elle était à 15 ou 20°<sup>1</sup>. (Cependant les nouvelles recherches de Marey ont porté ce physiologiste à penser que si, en excitant un nerf refroidi, on observe un retard dans l'apparition de la contraction musculaire, ce retard résulte moins d'une diminution dans la vitesse de conduction du nerf, que d'une augmentation dans la durée de ce que Helmholtz a appelé le temps perdu ou l'excitation latente du muscle.) D'autre part, quand le nerf fonctionne, loin qu'il s'y produise de l'électricité, il y a, au contraire, avons-nous déjà dit, production de l'oscillation négative, c'est-à-dire affaiblissement ou disparition du courant normal de repos.

Dans le nerf qui fonctionne, paraît se faire une sorte de vibration moléculaire qui se propage de proche en proche avec une vitesse de 28 à 30 mètres par seconde ; ce mouvement nerveux présente ce caractère de s'accroître au fur et à mesure qu'il se transmet, à mesure qu'il progresse dans le conducteur nerveux ; c'est ce qu'on a exprimé en disant qu'il fait boule de neige, qu'il s'accroît

<sup>1</sup> D'après les recherches de Chauveau (*Académie des sciences*, juillet et août 1878), tandis que la vitesse moyenne de propagation des excitations nerveuses est de 21 mètres par seconde sur la grenouille, elle est en moyenne de 65 mètres chez les mammifères (âne, cheval) ; mais elle présente des variétés notables, car elle peut dépasser 75 mètres chez les animaux énergiques et de race, tandis qu'elle descend au-dessous de 40 mètres chez les sujets mous et débiles. — D'autre part, L. Frédéricq et G. Vandevelde (*Acad. des sciences*, juillet 1880) ont constaté que chez le homard la vitesse de conduction du nerf moteur est seulement de 6 mètres par seconde, avec une température de 120, et de 10 à 12 mètres par une température de 200, c'est-à-dire que cette vitesse est infiniment moindre chez ce crustacé que chez la grenouille et surtout que chez les mammifères à sang chaud.



comme l'avalanche<sup>1</sup>. Si, en effet, on porte successivement sur deux points d'un nerf une excitation identique, l'excitation du point le plus éloigné du muscle produit une contraction plus forte que celle du point le plus rapproché, et le maximum de contraction correspond au maximum d'éloignement.

4<sup>o</sup> *Excitants du système nerveux.* — Les excitants qui peuvent amener le fonctionnement des nerfs sont nombreux.

A. Les uns sont chimiques, comme les acides, l'ammoniaque, etc. ; nous verrons que ces agents excitent aussi les muscles ; mais pour agir sur les nerfs ils ont besoin d'être plus concentrés que pour agir sur l'élément musculaire.

B. Les autres sont de la nature des phénomènes mécaniques ou physiques, comme un choc, l'électricité, la chaleur. L'électricité excite les nerfs par les changements brusques qu'elle produit dans leur état moléculaire : aussi un courant appliqué sur un nerf n'amène-t-il de réaction que quand il commence ou quand il cesse de passer par celui-ci comme conducteur : pendant toute sa durée, il ne produit aucune action. Il faudra donc, pour exciter les nerfs, leur appliquer de brusques décharges électriques, et c'est pourquoi l'on se sert plus souvent dans ce but d'un courant induit fréquem-

<sup>1</sup> La théorie de l'avalanche (de Pflüger) a été l'objet de nombreuses objections de la part de Rosenthal et de Marey. Plus récemment, Vulpian (*Acad. des sciences*, 20 avril 1885) a repris les expériences à ce sujet, sur le chien, et a été amené à conclure que les excitations expérimentales des nerfs moteurs, loin d'acquiescer une intensité de plus en plus grande à mesure qu'elles parcourent les fibres nerveuses, du point excité vers les extrémités terminales intra-musculaires, perdent progressivement, au contraire, de leur énergie pendant ce parcours ; et que cette diminution de force peut arriver à empêcher l'excitation du nerf, si elle porte trop loin de son extrémité périphérique, de donner lieu à une contraction.

Dans les expériences rappelées à la page précédente sur la vitesse de conduction des nerfs moteurs, Chauveau a montré également que, si l'on augmente la distance qui sépare du muscle le point excité, le temps employé pour le transport de l'excitation croît moins vite que la longueur du chemin parcouru. On pourrait croire, d'après la théorie classique de l'avalanche, que ce résultat est dû à une modification subie par l'excitation dans son parcours, c'est-à-dire à une accélération graduelle de la vitesse de transmission. Mais il n'en est rien ; la comparaison des chemins parcourus dans l'unité de temps aux divers niveaux du nerf prouve, au contraire, que les excitations cheminent d'autant moins vite qu'elles se rapprochent davantage de la terminaison du nerf, c'est-à-dire que l'activité de la conductibilité du nerf décroît de ses parties centrales vers ses parties périphériques. Il faut ajouter que dans les expériences *post mortem* cette loi paraît renversée, ce qui explique les résultats contradictoires de quelques recherches faites sur les nerfs de la grenouille.

ment interrompu : à chaque interruption a lieu une excitation du nerf.

Dans les conditions physiologiques normales, c'est sur les extrémités dites sensibles des nerfs que les excitants extérieurs portent leur action ; aussi les extrémités périphériques des nerfs présentent-elles des dispositions qui les rendent plus aptes à être impressionnées par les agents extérieurs, et qui même les mettent en état d'être excitées plus spécialement par des agents particuliers : telles sont les extrémités du nerf optique pour la lumière, celles du nerf acoustique pour les sons, etc., en un mot, les organes des sens (*corpuscules de Pacini* sur les nerfs collatéraux des doigts et des orteils ; *corpuscules du tact* ou de Meissner à la face tactile des doigts et à la langue).

Parmi les faits relatifs à l'excitation des nerfs par l'électricité, il en est deux d'une importance capitale ; nous les indiquerons rapidement : 1<sup>o</sup> Le nerf est plus sensible (plus excitable) à l'électricité que le muscle (par contre, nous avons vu précédemment que le nerf est moins sensible que le muscle à l'action excitante produite par le contact des acides ou des bases). 2<sup>o</sup> L'excitation produite par l'électricité se traduit par un changement d'état du nerf : c'est-à-dire que si l'on excite électriquement un nerf qui est en état de repos, on le voit entrer en activité ; mais inversement, si l'on excite électriquement un nerf en activité, on le voit revenir à l'état de repos. Le fait est facile à vérifier par de nombreuses expériences dont nous citerons seulement la suivante : on installe une patte galvanoscopique, de manière que son nerf plonge en partie dans une petite cupule pleine d'une dissolution concentrée de chlorure de sodium ; sous l'influence de l'excitation produite par le contact de ce sel, le nerf est en activité et provoque dans les muscles une série continue de petites convulsions. Si alors on applique les électrodes sur le nerf, on voit les convulsions des muscles s'arrêter à chaque fois que le courant est ouvert ou fermé, c'est-à-dire que chaque excitation électrique, au moment où elle se produit, ramène le nerf à l'état de repos. Ce fait est d'une importance générale, car dans l'histoire du système nerveux il est plus d'une circonstance où l'on voit qu'une excitation appliquée à un appareil nerveux en activité a pour résultat de le faire rentrer dans l'état de repos.

Peut-être est-ce ainsi qu'il faut expliquer les résultats expérimentaux de l'excitation du nerf pneumo-gastrique. Ce nerf se rend au cœur ; quand on l'excite (en agissant sur le bout périphérique du nerf coupé), le cœur s'arrête ; ce résultat paraît en contradiction absolue avec ce fait général, à savoir que l'excitation du bout périphérique d'un nerf musculaire produit des contractions dans le muscle ; mais il ne faut pas oublier que le muscle cardiaque contient dans son épaisseur des ganglions nerveux, des petits centres moteurs à activité autonome, et grâce auxquels le cœur continue à battre même après



qu'il a été extrait de la cavité thoracique. Sans doute l'excitation du pneumo-gastrique interrompt cette action et ramène l'état de repos, comme dans l'expérience précédente l'excitation électrique réduisait à zéro l'activité produite par le contact du chlorure de sodium. Un phénomène semblable se produit dans l'innervation des vaisseaux, et la théorie que nous venons d'indiquer a été, dans ce cas particulier, consacrée par Cl. Bernard sous le nom de *théorie de l'interférence nerveuse*; il admet, en effet, que les éléments contractiles des parois des artérioles sont dans un état permanent de demi-contraction, de tonus, sous l'influence des nerfs vaso-constricteurs; lorsque, par l'excitation d'autres nerfs dits vaso-dilatateurs, l'artère est paralysée et se laisse dilater par l'afflux sanguin, c'est que l'action des nerfs vaso-dilatateurs vient agir sur les vaso-constricteurs en supprimant leur état d'activité. Ici encore une excitation ajoutée à une autre excitation produit la non-activité, comme, dans les faits d'optique désignés sous le nom d'*interférence*, des vibrations lumineuses annulent d'autres vibrations lumineuses auxquelles elles viennent s'ajouter. Tous les nerfs dont l'excitation produit un arrêt, une paralysie dans les organes où ils se distribuent sont dit *nerfs d'arrêts* ou *nerfs frénateurs* en comparant leur action à celle d'un frein; non seulement il y a des nerfs d'arrêts à action centrifuge, mais il existe aussi des nerfs centripètes ou sensitifs dont l'excitation arrête l'état d'activité des centres auxquels ils aboutissent; ainsi quand on coupe le pneumo-gastrique et qu'on excite son bout central, on arrête la respiration, c'est-à-dire l'activité des centres respiratoires du bulbe (où aboutissent les fibres centripètes du pneumo-gastrique).

Brown-Séguard a montré que le champ des phénomènes *inhibitifs* ou d'*arrêt* est infiniment plus étendu qu'on n'aurait cru, et que l'étude de ces phénomènes est d'une importance considérable pour les futurs progrès de la physiologie et de la médecine. Il considère comme pouvant être produits par inhibition nerveuse divers phénomènes tels que l'arrêt du cœur, l'arrêt des mouvements respiratoires, divers arrêts de l'activité cérébrale (perte de connaissance, aphasie, amaurose, etc.), de l'activité des cellules nerveuses formant le centre réflexe des sphincters vésical et anal, etc., etc. Dans sa théorie, ces diverses sortes de cessation d'activité sont produites par une irritation partant d'un point excité (pathologiquement ou expérimentalement) conduite par des nerfs aux cellules nerveuses possédant l'activité qui va disparaître, et agissant sur ces cellules de façon à suspendre, arrêter complètement ou diminuer notablement leur activité propre.

Pour en revenir à l'étude de l'électricité, nous insisterons sur ce point, à savoir que cet agent est en somme l'excitant le plus énergique de l'activité nerveuse: le nerf, sous l'influence de perturbations fonctionnelles plus ou moins connues, peut devenir insensible à l'action de tous les excitants et demeurer sensible à l'électricité seule. C'est ce qu'a observé Ch. Richet chez les malades atteints d'hémianesthésie hystérique: en traversant avec une épingle la peau de la région anesthésiée, il ne provoquait aucune douleur; mais, s'il faisait passer

l'électricité par deux épingles implantées à courte distance, il provoquait immédiatement une sensation douloureuse très vive.

C. Enfin les organes centraux jouent le rôle d'*excitants physiologiques* dans l'action réflexe, où ils ne font que transmettre l'excitation qu'ils ont reçue, et dans les phénomènes dits de *volonté* (qui ne sont sans doute qu'une forme plus compliquée d'actes réflexes), grâce au pouvoir qu'ont les globules nerveux de conserver certaines excitations (*mémoire*) pour ne les laisser se manifester qu'à un moment donné. Peut-être aussi peut-on supposer que les globules centraux, par le simple effet de leur nutrition, et sans excitation venue de l'extérieur, sont capables de dégager des forces qui agissent sur les fibres; c'est ce qu'on a désigné sous le nom d'*automatisme des centres nerveux* (volonté. — Tonus musculaire?). Nous examinerons plus loin cette question. Il est en tout cas démontré que l'afflux plus ou moins abondant du sang dans les centres nerveux, que la nature des gaz ou autres principes que contient ce liquide, peuvent devenir des causes d'excitation directe des centres nerveux.

5° *Excitabilité des éléments nerveux.* — L'excitabilité de l'élément nerveux, du nerf en particulier dans les recherches expérimentales, peut varier selon un grand nombre de circonstances. La chaleur l'augmente jusqu'à un certain point, le froid la diminue. Certains agents médicamenteux, comme la strychnine, ont le pouvoir d'exciter la puissance réflexe des centres nerveux; d'autres, comme le bromure de potassium, l'affaiblissent. Le curare, par contre, paraît agir spécialement sur la terminaison motrice des nerfs et y arrêter la transmission.

Le curare, dont l'histoire est une des questions les plus intéressantes en physiologie générale expérimentale, est devenu un si précieux moyen d'analyse physiologique que nous devons ici rapporter au moins les faits les plus indispensables à l'étude du système nerveux. Si l'on injecte une solution de curare sous la peau d'une grenouille, on voit bientôt l'animal demeurer immobile et flasque, avec toutes les apparences de la mort; mais on peut constater que son cœur continue à se contracter, et que la circulation se fait régulièrement dans les vaisseaux examinés au microscope. L'animal continue donc à vivre, et cette mort apparente n'est due qu'à la suppression des fonctions de certains éléments anatomiques. Une expérience de Cl. Bernard, devenue aujourd'hui classique, montre qu'il n'y a qu'une seule espèce d'élément anatomique frappé d'inertie, c'est le nerf moteur. Si, en effet, on prépare une grenouille de manière à séparer par une forte ligature le train antérieur du train postérieur (fig. 16), en ne laissant subsister



comme trait d'union entre ces deux moitiés que la masse des nerfs lombaires (N, fig. 16), et si l'on injecte une dissolution de curare sous la peau du train antérieur, on observe bientôt que cette moitié antérieure présente toutes les apparences de la mort, tandis que la moitié postérieure peut être le siège de mouvements spontanés, et qu'il s'y

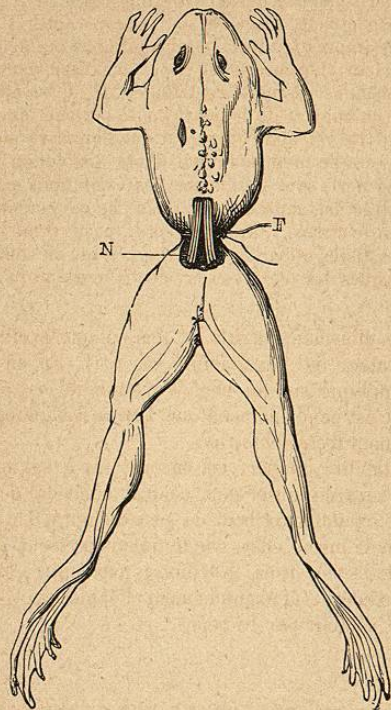


Fig. 16. — Grenouille préparée pour l'étude de l'action des poisons sur les nerfs (Cl. Bernard) \*.

produit des contractions musculaires énergiques quand on pince l'extrémité des pattes postérieures; ce premier fait prouve bien que les centres nerveux (moelle épinière), d'où partent les nerfs lombaires, bien que se trouvant dans la partie antérieure empoisonnée, n'ont subi

\* Une ligature F embrasse toutes les parties de l'abdomen, excepté les nerfs lombaire N, de sorte qu'il n'y a plus, entre le train antérieur et le train postérieur, que des communications nerveuses (Cl. Bernard).

aucune atteinte, c'est-à-dire que le curare est sans action sur les centres nerveux. Mais les nerfs sensitifs eux-mêmes ont été respectés par ce poison; en effet, si l'on pince une patte antérieure du même animal, il n'y a pas de mouvement dans cette patte, mais il s'en produit aussitôt dans les membres postérieurs; le curare n'avait donc détruit que les fonctions des nerfs moteurs de la partie antérieure, et respecté les nerfs sensitifs correspondants, lesquels sont encore aptes à conduire vers les centres une impression qui s'y réfléchit dans les nerfs moteurs du membre postérieur. Le curare est donc un poison qui supprime uniquement les fonctions des nerfs centrifuges. Il ne les atteint que lorsqu'il est porté au contact de leur extrémité périphérique: si, en effet, on prend une patte galvanoscopique et que l'on fasse plonger son nerf seul dans un verre de montre rempli d'une dissolution de curare, on observe que ce nerf, sous l'influence des excitations, continue à provoquer les contractions musculaires; il n'a pas été empoisonné, comme il l'aurait été si le curare, introduit sous la peau avait été amené, par l'imbibition des tissus et par la circulation, jusqu'au contact des extrémités périphériques des filets nerveux centrifuges, jusqu'au contact des plaques motrices.

L'électricité elle-même agit à la fois comme excitant et comme agent modificateur de l'excitabilité du nerf. En effet, quand un courant est appliqué sur un nerf, l'excitabilité est augmentée au pôle positif; c'est ce phénomène que l'on a désigné plus spécialement sous le nom d'*électrotonus*.

Mais l'excitabilité du nerf est encore liée à sa nutrition. Tout tube nerveux séparé d'un organe central subit la dégénérescence et cesse d'être excitable au bout de peu de jours. Un repos absolu produit parfois le même effet, car le fonctionnement est nécessaire au maintien de la vie, de la nutrition; par contre, les excitations exagérées produisent momentanément l'épuisement du nerf, qui a besoin de se rétablir par le repos.

## II. — DISPOSITIONS GÉNÉRALES DES CENTRES (MASSES GRISSES) ET DES CONDUCTEURS (NERFS ET GORDONS BLANCS)

Le volume et la situation de l'encéphale avaient engagé les anciens physiologistes à le considérer comme le centre principal du système nerveux: la moelle n'était à leurs yeux que l'ensemble des nerfs allant aboutir au cerveau ou en partant.

L'étude histologique de l'axe gris de la moelle et les expériences physiologiques de Legallois nous font, au contraire, considérer aujourd'hui la moelle comme le principal centre nerveux de l'orga-