

sensitives, mais ces fibres leur sont données par les racines postérieures : ce sont des *fibres récurrentes*, et elles donnent lieu à ce qu'on a appelé la *sensibilité récurrente* (Magendie, Cl. Bernard). En effet, ces fibres suivent, pour aller à la moelle, les racines antérieures du centre à la périphérie, puis, soit au niveau de l'anastomose des deux racines, soit plutôt au niveau des plexus (cervical, thoracique, lombaire, etc.), soit plus loin, vers la périphérie, elles se réfléchissent pour gagner les racines postérieures et rentrer avec elles dans le centre médullaire. La sensibilité récurrente des racines antérieures ne fait donc pas exception à la règle générale : tout dans ces racines est centrifuge ; tout dans les racines postérieures est centripète. Aussi, quand on coupe une racine antérieure, c'est son bout périphérique seul qui se trouve encore sensible ; cette expérience est la démonstration la plus complète de la sensibilité récurrente, si l'on ajoute que la section d'une racine postérieure fait immédiatement disparaître la sensibilité récurrente de la racine antérieure correspondante.

Cette étude de la *sensibilité récurrente* des nerfs n'est pas seulement un fait intéressant de physiologie expérimentale, mais cette propriété nerveuse est encore appelée à intervenir dans l'interprétation de phénomènes cliniques en apparence énigmatiques. Plusieurs fois, chez l'homme, le nerf médian, accidentellement divisé, fut réuni à l'aide d'un point de suture, et, bientôt après l'opération, la sensibilité avait en partie reparu dans les parties auxquelles ce nerf se distribue. Pour se rendre compte de ces faits singuliers signalés à différentes reprises (S. Laugier, Richet), plusieurs auteurs crurent à une restauration de sensibilité qu'ils expliquèrent par l'hypothèse d'une réunion immédiate. Plus vraisemblable était l'hypothèse d'anastomoses nerveuses qui venaient, par un trajet récurrent, ramener la sensibilité dans les parties et même dans le tronçon de nerf situé au-dessous de la section. C'est ce qui a été démontré par les expériences de MM. Arloing et Tripier¹. Ils ont divisé trois nerfs collatéraux sur le doigt d'un chien, et ils ont constaté que la sensibilité à la douleur avait cependant persisté sur tous les points du doigt ; ils sectionnèrent alors le quatrième nerf collatéral, et aussitôt l'analgésie devint absolue. Ils ont de plus constaté que, lorsqu'on coupe un des nerfs cutanés de la main, les deux bouts restent sensibles, et que la sensibilité du bout périphérique consiste en une sorte de sensibilité d'emprunt due à la présence de fibres récurrentes venues des autres nerfs cutanés. — Dans un travail ultérieur (*Arch. de physiol.*, 1874) en tout confirmatif du précédent, Arloing et Tripier ont de même constaté la sensibilité récurrente sur les nerfs

¹ Arloing et Tripier, *Recherches sur la sensibilité récurrente des nerfs de la main* (*Archives de physiologie*, 1869).

de la face ; sur le cheval, quand la section du facial est faite près de ses branches terminales, on constate dans son bout périphérique une sensibilité qui est due à des anastomoses récurrentes empruntées au trijumeau. Le nerf trijumeau présente lui-même une sensibilité récurrente provenant en partie d'un entre-croisement ou d'une récurrence du nerf du côté opposé.

Chaque racine postérieure présente sur son trajet un petit ganglion, un peu avant le point où elle se réunit à la racine antérieure : ce ganglion (*ganglion rachidien*) offre une agglomération de cellules ayant avec les tubes nerveux qui le traversent des rapports encore mal définis¹. Les fonctions de ce ganglion sont ignorées ;

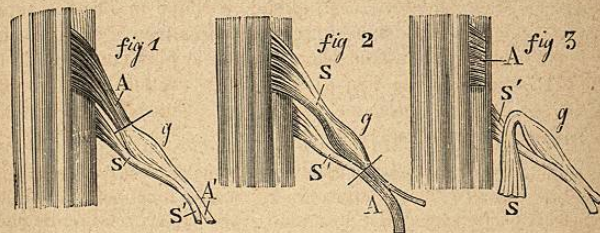


FIG. 20. — Altération consécutive à la section des racines rachidiennes*.

on ne connaît que son rôle trophique, découvert par Waller et vérifié depuis par Cl. Bernard et un grand nombre de physiologistes. Lorsqu'on coupe une racine antérieure, c'est le bout périphérique qui se désorganise, tandis que le bout central reste intact, parce qu'il est encore en connexion avec son centre trophique, la

¹ Ces cellules, chez les mammifères, sont unipolaires, c'est-à-dire n'émettent qu'un prolongement ; mais bientôt ce prolongement se bifurque, et l'une des branches de bifurcation se continue avec une fibre afférente, l'autre branche avec une fibre éférente du ganglion. Grâce à cette bifurcation (tubes nerveux en T de Ranvier) ces cellules unipolaires représentent de véritables cellules bipolaires interposées sur le trajet des fibres nerveuses des racines postérieures.

* Fig. 1. La section a porté sur la racine postérieure avant le ganglion. La portion A, comprise entre la section et la moelle, est seule altérée : la portion A', appartenant au ganglion g, n'a pas subi d'altération, de même que la racine antérieure S.

Fig. 2. La section a porté sur le nerf mixte immédiatement après la réunion des deux racines. La portion A du nerf mixte est altérée, tandis que les deux racines (dont la postérieure S et son ganglion g) n'ont subi aucune altération.

Fig. 3. La racine postérieure a été arrachée de la moelle en A, son bout périphérique S (rabattu) n'offre pas d'altération (Cl. Bernard).

moelle; au contraire, quand on coupe une racine postérieure entre la moelle et le ganglion, c'est le bout resté en connexion avec le ganglion qui demeure intact, pendant que le bout adhérent à la moelle se désorganise (fig. 20; 1 et 3); les ganglions des racines postérieures jouent donc le rôle de *centres trophiques* vis-à-vis des nerfs sensitifs. En effet, il va sans dire que si l'on coupe le nerf mixte au delà du ganglion, la partie périphérique s'altère, aussi bien les éléments sensitifs que les éléments moteurs (fig. 20; 2).

IV. — PHYSIOLOGIE SPÉCIALE DU SYSTÈME NERVEUX FONCTIONS DE L'AXE CÉRÉBRO-SPINAL

A. — MOELLE ÉPINIÈRE

Les *nerfs centripètes* ou *sensitifs* arrivent à la moelle par les *racines rachidiennes postérieures*; après avoir pris une plus ou moins grande part à la constitution des cordons blancs postérieurs, ils se mettent en rapport avec la substance grise. Les *nerfs centrifuges* ou *moteurs* émanent des cornes antérieures de la substance grise, traversent les *cordons antéro-latéraux*, et ensuite, comme nous l'avons vu, sortent de la moelle par les *racines antérieures* des nerfs rachidiens (fig. 17, p. 40).

La substance blanche de la moelle est formée par les racines nerveuses qui la traversent plus ou moins obliquement, et par les fibres verticales (*cordons* proprement dits).

Les vivisections, mais surtout l'étude des dégénérescences de la moelle consécutives à des sections expérimentales ou à des altérations pathologiques, ont prouvé: 1° que les racines postérieures vont se perdre presque immédiatement dans les cornes postérieures de la substance grise, les unes par un trajet plus ou moins horizontal, les autres par un trajet plus ou moins oblique en haut ou même en bas; des éléments de la corne postérieure partent alors des fibres qui montent dans les cordons postérieurs jusqu'au plancher du quatrième ventricule, et peut-être quelques-unes jusqu'à l'encéphale (L. Turck). Le reste des cordons postérieurs est formé par des fibres commissurales qui unissent une région des cornes postérieures à une autre région de ces cornes situées au-dessous; 2° que les racines antérieures partent des cornes antérieures et traversent presque horizontalement le faisceau blanc antéro-latéral; ce faisceau est constitué par des fibres qui viennent du corps strié

dans les cornes antérieures, et par des commissures verticales d'une partie de ces cornes à une autre partie située au-dessus ou au-dessous (fig. 18, p. 41).

Nous avons donc à étudier la moelle sous deux points de vue: 1° comme *conducteur* (cordons blancs et axe gris); 2° comme *centre* des racines rachidiennes (axe gris seulement).

1° *Voies de conduction dans la moelle.* — Pour établir les fonctions conductrices de la moelle, on expérimente successivement sur les divers faisceaux qui la composent, en les excitant, en les sectionnant, en observant les troubles produits par leurs diverses lésions expérimentales ou morbides, et enfin en étudiant les dégénérescences ascendantes ou descendantes qui sont la conséquence de ces lésions. Nous allons passer en revue chaque cordon de la moelle en indiquant les résultats obtenus par ces divers modes d'investigation: ces résultats devront nous montrer à quelle espèce de conduction (motrice ou sensitive) président ces faisceaux, et si cette conduction se fait d'une manière directe ou croisée, c'est-à-dire avec décausation partielle ou complète sur la ligne médiane.

Faisceaux postérieurs. — Tous les physiologistes, depuis Magendie, ont reconnu que les faisceaux blancs postérieurs sont directement excitables par les irritants même les plus légers, et donnent alors lieu, de la part de l'animal, à des réactions générales marquant qu'il éprouve de la douleur, en même temps que se produisent des mouvements réflexes énergiques. Mais on a dû se demander si dans ces expériences on mettait réellement en jeu l'excitabilité des cordons postérieurs, ou seulement celles des fibres des racines postérieures, et van Deen, Stilling, Brown-Séguard n'avaient pas hésité à refuser aux cordons postérieurs toute excitabilité propre, autre que celle qu'ils emprunteraient aux fibres radiculaires correspondantes. Mais les recherches de Longet, Cl. Bernard, Chauveau, Schiff ont mis hors de doute l'excitabilité de ces cordons. Schiff expérimentait en isolant ces cordons dans une longueur de 5 à 6 centimètres, et en excitant l'extrémité inférieure de la bandelette blanche, qui n'avait plus alors de connexion avec la moelle que par son extrémité supérieure. Ces cordons sont donc excitables par eux-mêmes, et n'empruntent pas cette excitabilité aux racines sensibles qui les traversent. Mais il ne faut pas se hâter d'en conclure que les cordons postérieurs représentent uniquement des voies conductrices de la sensibilité, ni surtout qu'ils sont les conducteurs de tous les modes de sensibilité. En effet, les expériences qui consistent à couper transversalement toute la moelle à l'exception des faisceaux postérieurs, ou bien à couper

les faisceaux postérieurs en respectant le reste de la moelle, prouvent que ces faisceaux ne sont pas les conducteurs de toutes les impressions périphériques vers l'encéphale, car dans la première expérience on constate l'abolition complète de la sensibilité à la douleur, tandis que dans la seconde cette sensibilité est conservée.

D'autre part l'étude des dégénérescences consécutives aux sections de ces cordons et des racines correspondantes a fourni de précieux renseignements sur la signification physiologique des cordons postérieurs. Quand on sectionne les racines postérieures entre leur point d'émergence et leur ganglion, le tronçon attaché à la moelle éprouve la dégénérescence wallérienne, ainsi que nous l'avons vu plus haut (p. 57). Or, en étudiant dans la moelle, par des coupes successives, les fibres dégénérées, on voit que ces fibres, c'est-à-dire les racines postérieures, nombreuses d'abord au niveau de l'origine de la racine sectionnée, deviennent de plus en plus rares à des niveaux supérieurs et s'épuisent dans la substance grise à une distance assez faible de leur origine, sans jamais remonter jusqu'à la moelle allongée. Donc les conducteurs centripètes ou sensitifs ne se continuent pas directement avec les fibres des cordons postérieurs, mais avec la substance grise (nous verrons bientôt qu'ils se continuent également avec une partie des cordons latéraux). Après la section des cordons postérieurs, on voit se produire en eux une dégénérescence ascendante : le faisceau dégénéré va en s'atténuant et finit en pointe au contact de la substance grise, sans atteindre le niveau du bulbe. Ces résultats, obtenus par Turck, Charcot, Vulpian, Bouchard, et confirmés récemment par Schiefferdecker, nous montrent donc que *les cordons postérieurs doivent être considérés principalement comme des fibres longitudinales commissurales, reliant par un trajet en arc, les divers étages de l'axe gris de la moelle.*

Enfin Schiff a constaté que les animaux chez lesquels on a coupé transversalement toute la moelle, à l'exception des cordons postérieurs, ont perdu toute sensibilité à la douleur ; mais ils ont conservé la *sensibilité de contact* ; si on cautérise un point de leur membre postérieur, ils ne crient pas, ils tournent la tête et regardent vers la région cautérisée, ayant seulement conscience d'un contact en ce point. D'après quelques données anatomiques, nous adopterions volontiers cette conclusion, que les cordons postérieurs, outre leurs fibres commissurales en anse, possèdent encore des fibres conductrices de la sensibilité tactile. En effet, on voit ces cordons postérieurs, au niveau du collet du bulbe, présenter un entre-croisement qui va donner naissance à la partie sensitive des pyramides, ainsi que nous l'avons décrit avec le professeur Sappey. Cet entre-croisement de fibres sensitives, faisant suite aux cordons postérieurs, est relativement considérable chez l'homme (V. fig. 23 ci-après), dont toute la surface du corps, et particulièrement les extrémités des membres, sont richement pourvues d'or-

ganes du tact ; il est moins prononcé chez les animaux et même presque nul chez ceux qui, comme le rat, le lapin, ont l'appareil tactile plus spécialement développé dans la peau de la face. En présence de ces faits anatomiques, il nous semble qu'il ne faut pas trop légèrement condamner l'opinion de Schiff, et que ses expériences sur les animaux devront être surtout contrôlées par l'étude des formes cliniques que l'homme peut présenter. Et en effet, d'après les recherches récentes de Herzen, les impressions purement tactiles et les impressions de froid sont conduites au cerveau par les cordons postérieurs. Chez un malade qui avait perdu la sensibilité tactile et la sensibilité au froid dans les membres inférieurs, l'autopsie montra que les cordons postérieurs (et une partie des cordons latéraux) étaient altérés dans la région dorsale, tandis que la substance grise et les cordons antérieurs étaient intacts sur toute leur longueur. Le même auteur, chez le chat et le chien, par la section des cordons postérieurs de la moelle, a produit la perte de la sensibilité cutanée et de la sensibilité au froid, alors que la sensibilité au chaud et la sensibilité à la douleur étaient conservées ¹.

Cordons antérieurs et latéraux. — Les cordons antérieurs et latéraux sont excitables, mais ce fait n'a été nettement démontré que par des expériences récentes (Vulpian). Calmeil et Flourens n'avaient pas obtenu de résultats en portant l'excitation sur ces cordons ; Longet les avait trouvés excito-moteurs ; mais van Deen, Brown-Séquard et Chauveau, après de nombreuses expériences, étaient revenus à l'ancienne opinion de Flourens et de Calmeil. Vulpian a montré que ces résultats contradictoires tenaient aux modes divers d'excitation mis en usage. Il a constaté qu'il faut une excitation très énergique pour déterminer les contractions dans les muscles recevant leur innervation des parties situées au-dessous du faisceau excité ; que les attouchements, les piqûres, les grattages superficiels ne produisent aucun résultat, mais qu'on met en jeu l'excitabilité de ces faisceaux en les pressant entre les mors d'une pince. L'expérience suivante de Vulpian est on ne peut plus explicite à ce sujet : « Sur un lapin ou un chien, on met à nu, après éthérisation, la partie postérieure de la région dorsale de la moelle et la partie antérieure de la région lombaire, puis on coupe la moelle en travers le plus en avant possible. On laisse reposer

¹ A. Herzen (*Arch. f. ges. Physiol.*, t. XXXVIII). Quelques auteurs admettent en effet qu'il y a des conducteurs spéciaux et distincts pour les impressions de froid et pour les impressions de chaud, et même que les points de la peau capables de recevoir la sensation de froid sont distincts de ceux qui correspondent à la sensation de chaleur. (Voy. Goldscheider, *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1885 ; et Herzen, *Transmission des impressions thermiques. Revue médicale de la Suisse romande*, 1883, III, p. 372.)

l'animal pendant une heure environ, après avoir recousu la plaie. On ouvre de nouveau cette plaie, on coupe toutes les racines antérieures et postérieures dans toute la longueur de la portion de la moelle mise à nu en arrière de la section transversale, puis on enlève, soit par arrachement, soit par incision, les faisceaux postérieurs et même une partie des faisceaux latéraux dans toute cette longueur. Si l'on pique alors avec une grosse épingle les faisceaux antérieurs à une faible distance de l'endroit où la moelle avait été préalablement coupée en travers, on détermine des contractions plus ou moins fortes, un soubresaut plus ou moins violent dans le train postérieur de l'animal, surtout dans le membre correspondant au faisceau piqué. Les effets sont encore plus accusés si, au lieu de piquer les faisceaux subsistants, on les comprime entre les mors d'une pince à dissection. » Ces résultats, obtenus par des excitations mécaniques, ont une valeur incomparablement supérieure à ceux que, dans diverses expériences que nous n'analyserons pas ici, on a obtenus en employant l'excitation électrique; car, quelque moyen qu'on emploie pour éviter, dans des expériences de ce genre, les courants dérivés, on n'est jamais certain d'avoir limité l'excitation électrique aux parties directement excitées. Plus récemment encore (*Société de biologie*, 3 juillet 1886) Laborde a montré que sur le lapin on pouvait mettre en jeu l'excitabilité des cordons antéro-latéraux de la moelle en frôlant simplement et légèrement, avec une pointe mousse, la surface de ces cordons, sur la moelle préalablement sectionnée; en opérant sur la région dorso-lombaire, on produit ainsi des contractions dans le membre postérieur; il va sans dire que dans ces expériences on a grand soin que l'excitation ne porte pas directement sur les racines antérieures correspondantes.

Des résultats fournis par l'excitation nous pouvons donc déjà conclure que les cordons antérieurs et latéraux représentent, du moins pour leur plus grande partie, des conducteurs centrifuges, c'est-à-dire moteurs.

L'étude des résultats fournis par les sections simples vient encore compléter cette première notion. Quand on coupe transversalement la moelle épinière de manière à ne laisser d'intacts que les cordons antérieurs avec une partie des cordons latéraux, lorsque même on ne laisse, comme moyen d'union entre la partie de la moelle située en arrière et celle située en avant de la section transversale, que les faisceaux antérieurs, on voit que les parties (membres postérieurs) situées en arrière du lieu de section ont conservé leurs mouvements volontaires (van Deen). D'autre part, quand on coupe

uniquement les faisceaux antéro-latéraux, la mobilité volontaire est abolie dans les parties situées en arrière de la section. Donc les cordons antéro-latéraux servent, au moins en grande partie, à conduire les ordres de la volonté; *ils font communiquer les centres encéphaliques avec la substance grise de la moelle (cornes antérieures)*.

On sait que les cordons antérieurs et surtout les latéraux se continuent en haut avec les pyramides bulbaires, en subissant au niveau du bulbe (fig. 22, p. 76) un entre-croisement tel que l'hémisphère cérébral droit commande les mouvements du côté gauche du corps. Au-dessous de l'entre-croisement bulbaire, les cordons antérieurs, conducteurs de la volonté, suivent-ils, dans leur parcours médullaire, un trajet direct, c'est-à-dire restent-ils toujours du même côté? Les observations cliniques et les vivisections paraissent démontrer que, pour la majorité des fibres des cordons antéro-latéraux, le trajet médullaire est direct et non croisé; mais l'anatomie microscopique nous montre qu'il y a cependant, au niveau de la commissure blanche antérieure, une légère déviation des cordons blancs. En tenant compte de ce fait anatomique, en ayant de plus égard à la propriété qu'a une moitié latérale de la substance grise de transmettre à l'autre moitié les excitations qu'elle a reçues, on se rendra facilement compte des phénomènes que présentent les animaux sur lesquels on a pratiqué une hémisection de la moelle; dans ce cas, les mouvements volontaires sont complètement conservés dans la moitié du corps opposée à l'hémisection médullaire; mais ces mouvements ne sont pas complètement abolis dans les membres correspondant au côté lésé; ils sont seulement faibles, mal assurés, incertains.

Mais les cordons antéro-latéraux ne contiennent-ils que des fibres conductrices centrifuges volontaires? Ne renferment-ils pas des fibres sensibles (centripètes) et des fibres commissurales qui seraient aux parties grises des cornes antérieures ce que les cordons postérieurs sont aux parties grises postérieures? D'une part, les expériences de vivisection nous montrent que l'excitation directe de la partie postérieure des cordons latéraux détermine une douleur vive; cette partie renferme donc des fibres centripètes. D'autre part, l'étude des dégénérescences succédant à une section transversale nous éclaire et sur la situation de ces fibres centripètes et sur l'existence de fibres commissurales. En effet, les lésions ou les sections transversales de la moelle produisent dans les cordons blancs antéro-latéraux une atrophie ou dégénérescence ascendante localisée dans la partie postérieure du cordon antéro-latéral, contre la substance grise des cornes postérieures; ces atrophies ascendantes atteignent et dépassent le niveau supérieur de la moelle. Il y a donc bien, dans cette partie des cordons latéraux, des voies conductrices centripètes, qui se continuent jusque dans les organes encéphaliques.

Pour résoudre la question de savoir si les autres parties des cordons

antéro-latéraux représentent uniquement des conducteurs volontaires centrifuges, il suffit d'observer les dégénérescences de ces cordons chez les sujets atteints de lésions graves du corps strié. Dans ces cas, une dégénérescence qui commence au niveau des fibres pédonculaires correspondant au corps strié lésé, s'étend aux fibres longitudinales de la protubérance et du bulbe du même côté, puis à une partie des faisceaux antéro-latéraux de la moelle; mais dans la moelle cette atrophie descendante occupe seulement la partie moyenne du faisceau latéral du côté opposé à la lésion cérébrale, et une petite partie du bord interne du faisceau antérieur du côté correspondant à cette lésion. Donc les fibres conductrices centrifuges volontaires ne constituent qu'une partie des cordons antéro-latéraux de la moelle; elles constituent, après entre-croisement au niveau du bulbe, la partie moyenne des cordons latéraux proprement dits, et, sans entre-croisement au niveau du bulbe, la partie la plus interne des cordons antérieurs; ce sont ces derniers conducteurs qui s'entre-croisent, pendant leur trajet médullaire, dans la commissure blanche antérieure.

Que représentent donc les autres parties des cordons blancs antéro-latéraux (à part la partie sensitive sus-indiquée), auxquelles on ne saurait attribuer la fonction des conducteurs centrifuges volontaires? Cette question trouve cette fois sa solution dans l'étude des atrophies qui succèdent à une lésion ou à une section complète de la moelle, ou seulement de ces cordons. Dans ces cas l'atrophie descendante n'est pas limitée, comme dans le cas de lésion du corps strié (ou de la capsule interne), à une faible partie du cordon antéro-latéral; elle occupe toute l'épaisseur de ce cordon au niveau de la lésion, et descend depuis ce point en s'atténuant successivement jusqu'à l'extrémité inférieure de la moelle. Comme pour les cordons postérieurs, ces fibres, offrant une dégénérescence *angulaire*, nous représentent des fibres commissurales en anse, unissant les divers étages de la substance grise des cornes antérieures.

Substance grise de la moelle. — Tous les physiologistes sont d'accord pour reconnaître que la substance grise de la moelle n'est pas excitable expérimentalement. C'est là, du reste, un fait qui s'observe dans tous les autres amas de substance grise de l'axe nerveux cérébro-spinal, et qui ne perdra son caractère général que lorsqu'il aura été bien prouvé que la substance grise corticale des hémisphères est directement excitable par les moyens expérimentaux. Les recherches faites par l'application d'excitations diverses sont donc absolument impuissantes à nous instruire sur les fonctions conductrices de l'axe gris médullaire. Mais déjà, par exclusion, n'ayant pas trouvé, dans les cordons postérieurs, des voies suffisantes de conduction centripète, et n'ayant trouvé dans les cordons latéraux que des voies centripètes insuffisantes, nous devons être amenés à penser que c'est pas l'axe gris que s'effectue en partie

cette conduction. Les expériences de section de la moelle confirment cette manière de voir et jettent un jour tout nouveau sur le mode selon lequel se fait la conduction de la sensibilité dans la moelle.

L'expérience montre, en effet, tout d'abord que la section des faisceaux postérieurs, des faisceaux latéraux et des faisceaux antérieurs laisse persister en partie la sensibilité. La vivisection la plus concluante serait celle qui consisterait à couper transversalement la substance grise, en laissant intactes les parties blanches qui l'enveloppent; mais si l'on a présente aux yeux la forme qu'affecte l'axe gris médullaire (fig. 17, p. 40), on comprendra facilement qu'une semblable opération peut être regardée comme impossible, et qu'il n'y a que peu de confiance à accorder aux expériences dans lesquelles on suppose l'avoir à peu près correctement réalisée. Mais on peut du moins, ainsi que l'indique Vulpian, « faire une excision profonde des parties postérieures de la moelle dans une largeur de 1, 2, 3 centimètres, et lorsque la sensibilité est conservée dans les membres postérieurs, on reconnaît, après la mort, qu'on a laissé en place, en rapport avec les faisceaux antérieurs, une partie plus ou moins étendue de la substance grise. » Ces expériences, variées de mille manières, ne laissent aujourd'hui aucun doute sur ce fait, que *la conduction des impressions sensibles se fait, dans la moelle, principalement par la substance grise.*

Mais, chose remarquable, les sections portées expérimentalement sur la substance grise prouvent que cette substance grise ne conduit point les impressions sensibles par des voies anatomiquement préétablies, mais pour ainsi dire d'une manière *indifférente*. Ces faits singuliers, et qui sont en contradiction avec les théories les plus classiques et notamment avec la théorie des conducteurs sensitifs spéciaux, ont été mis dans toute leur évidence par Vulpian. Ce physiologiste a montré, en effet, que la moelle épinière peut transmettre à l'encéphale les impressions reçues à la périphérie, même lorsqu'elle a subi des mutilations expérimentales considérables. S'il s'agit seulement de sections transversales, ces sections peuvent diviser la moelle épinière dans une grande partie de son épaisseur, et dans un sens quelconque, sans interrompre la transmission des impressions sensibles, à la condition qu'une petite partie de la substance grise (une sorte de pont) ait été respectée par l'incision. Quel que soit le sens de l'incision transversale incomplète de la moelle, l'animal conserve incontestablement la possibilité de reconnaître le point du corps irrité, c'est-à-dire qu'il conserve encore des notions plus ou moins exactes sur la position respective des diverses régions de son corps qui sont en relation, par leurs nerfs, avec la partie de la moelle épinière située en arrière du siège de la lésion.

Il est impossible d'accepter, en présence de ces faits si remarquables, l'hypothèse qui voudrait que chaque parcelle d'une tranche transversale, passant par un point quelconque de la substance grise médullaire, contienne des éléments conducteurs en rapport avec toutes les fibres sensitives des nerfs naissant en arrière de ce point. On est donc conduit ainsi à se demander si les impressions, arrivant dans la substance grise médullaire, n'y provoqueraient pas une opération physiologique spéciale, se produisant dans la région même qui reçoit l'impression, variant suivant le lieu d'où part l'excitation, suivant l'étendue de la région impressionnée, suivant le genre d'excitation qui donne lieu à l'impression périphérique. De cette opération physiologique résulterait une sorte d'impression centrale, médullaire, qui pourrait être ensuite transmise à l'encéphale par une voie quelconque, par un petit nombre d'éléments conducteurs comme par un plus grand nombre, et qui conserverait plus ou moins exactement, dans les éléments conducteurs, tous les caractères de forme, d'intensité, et jusqu'à une sorte d'empreinte originelle, permettant au sensorium de reconnaître le siège du point de départ périphérique de l'excitation qui a provoqué la formation de cette impression médullaire (Vulpian).

Ces vues nouvelles ne sont pas en désaccord avec les faits cliniques. Nous citerons, pour montrer comment chez l'homme la continuité physiologique de la moelle peut être rétablie par le fait d'une continuité anatomique très restreinte, un cas qui nous paraît venir à l'appui des résultats expérimentaux. Charcot (*Leçons sur la compression lente de la moelle épinière*) a pu examiner l'état de la moelle chez un sujet dont la paraplégie, suite du mal de Pott, avait disparu depuis deux ans. Au niveau du point de compression, la moelle n'avait que le volume d'un tuyau de plume d'oie, et la coupe correspondait au tiers de la surface de section d'une moelle normale; on pouvait y voir, au sein de tractus fibreux durs et épais, une grande quantité de tubes nerveux munis de myéline et de cylindres-axes; la substance grise n'y était plus représentée que par une seule corne, où on ne trouvait qu'un petit nombre de cellules intactes.

2° *La moelle centre nerveux: centres réflexes en général.* — Jusqu'à présent nous n'avons considéré la moelle que comme conducteur, mais elle joue aussi un rôle de *centre* (colonnes grises) très important. Les *cellules* de sa substance grise établissent d'une façon plus ou moins directe la connexion fonctionnelle entre les *fibres centripètes* qui y arrivent et les *fibres centrifuges* qui en partent: ce sont elles qui président à ce qu'on appelle *actes ou phénomènes nerveux réflexes*.

Ainsi la substance grise de la moelle suffit pour transformer la *sensibilité en mouvement*, et le plus souvent elle le fait toute seule, sans qu'il y ait intervention de la fonction cérébrale. Si l'on coupe la moelle au-dessous du cerveau, il n'en résulte pas pour cela que

les parties périphériques cessent d'être en communication avec un centre nerveux réflexe: on peut donc dans ce cas provoquer le mouvement des extrémités, par exemple, en grattant la plante des pieds. Ce même fait s'observe encore dans les paralysies d'origine cérébrale, où le choc, le froid, la titillation et autres excitants des nerfs centripètes peuvent produire des mouvements et des sécrétions.

Mais pour étudier nettement les phénomènes réflexes au point de vue expérimental, il faut se placer dans des conditions qui suppriment, de la part de l'animal en expérience, tous les mouvements spontanés ou voulus, et ne laissent de manifestes que ceux qui sont le résultat direct des excitations que l'on porte sur ses surfaces sensibles. A cet effet, il faut supprimer les fonctions de l'encéphale en interrompant toute communication entre lui et la moelle épinière, siège des réflexes les plus élémentaires, les plus simples et les plus faciles à analyser. On décapite donc l'animal, s'il s'agit d'un animal à sang froid, d'une grenouille; s'il s'agit d'un animal à sang chaud, on coupe l'axe nerveux entre l'occipital et la première vertèbre cervicale, et, comme cette mutilation abolit les mouvements respiratoires, on pratique la respiration artificielle pour maintenir l'hématose, la circulation, les conditions de la vie, en un mot.

Mouvements réflexes. — La moelle peut donc produire certains mouvements très compliqués sans le secours du cerveau; tels sont les *mouvements de défense*, que l'on observe chez les animaux décapités que l'on soumet à des irritations (grenouilles, tritons). En expérimentant sur des mammifères adultes, Chauveau a constaté que les actes musculaires réflexes, sur l'animal dont la moelle épinière est entièrement séparée de l'encéphale, sont aussi énergiques, et souvent aussi bien coordonnés (les chevaux donnent des coups de pied) que les mouvements volontaires. Ces mouvements réflexes sont caractérisés surtout par leur *instantanéité*, et par la facilité avec laquelle ils se produisent. Un animal, à l'état physiologique, pourra supporter une excitation intense sans faire de moindre mouvement; après la section de la moelle, le plus léger attouchement sur la partie du corps innervée par le segment postérieur de la moelle suffira pour provoquer des secousses énergiques dans les membres correspondants. Le plus souvent aussi les mouvements de progression (marche, saut, natation) se font sans qu'il y ait intervention de l'intelligence; la volonté peut être parfaitement absente dans la marche, et nous marchons d'ordinaire pour ainsi dire sans le savoir. Ce phénomène est le fait exclusif de la moelle

épinrière. Le cerveau n'intervient qu'à certains moments, quand, par exemple, il s'agit de régler la marche, de la modérer ou de la hâter. Ce qu'il y a de plus remarquable dans ce fait, comme dans plusieurs autres semblables (par exemple, pour l'homme qui écrit, pour le pianiste qui exécute un morceau en pensant à autre chose), c'est que des mouvements dont la coordination n'a pu être acquise que par de longs efforts d'attention et de volonté, arrivent, par l'habitude et l'exercice, à prendre le caractère de mouvements purements réflexes.

Du moment qu'il est reconnu que tous les actes organiques sont de nature à être considérés comme le résultat d'une impression périphérique, tous ces actes ont une essence réflexe : aussi tous les organes nous présenteront-ils à étudier dans leur fonctionnement une série de réflexes où nous verrons la moelle agir non comme un auxiliaire du cerveau, mais comme un centre qui, dans certains cas, peut se suffire parfaitement à lui-même. Quelques exemples de réflexes nous feront mieux comprendre le mode de fonctionnement des centres nerveux (en particulier de la moelle et de sa portion bulbaire).

L'*éternuement* est un phénomène provoqué, soit par une excitation portant sur la muqueuse nasale, soit par l'arrivée brusque des rayons lumineux sur les membranes de l'œil ; cette irritation périphérique se transmet par le nerf trijumeau vers le ganglion de Gasser, d'où elle passe jusqu'aux amas globulaires de la moelle allongée et de la protubérance ; de là, par une série de réflexes nombreux et compliqués, elle se transforme, par l'intermédiaire de la moelle, en une excitation centrifuge qui s'irradie par les nerfs rachidiens jusque dans les muscles expirateurs.

Le *mouvement respiratoire* dépend de la moelle ; c'est elle qui préside à son rythme régulier. Pour que ce phénomène réflexe puisse se produire, il faut que les surfaces sensibles de la trachée et des vésicules pulmonaires soient impressionnées par l'air extérieur introduit, ou par l'air vicié et chargé d'acide carbonique à la suite des échanges pulmonaires.

C'est aussi à la classe des phénomènes nerveux réflexes qu'appartiennent les *sécrétions*. On peut admettre, comme règle générale, que toutes les fois qu'il y a sécrétion, il y a eu préalablement une impression qui s'est transmise aux centres nerveux et de là à la glande. La sécrétion salivaire se fait grâce aux nerfs centripètes du goût, qui amènent les impressions gustatives vers la moelle allongée, d'où elles se réfléchissent par la voie centrifuge (facial) jusque sur les glandes elles-mêmes et sur leurs vaisseaux.

Ces nerfs centrifuges paraissent agir directement sur les cellules de l'organe sécréteur, indépendamment de l'élément vasculaire, car si l'on supprime la circulation d'une glande, tout en excitant ses fonctions, elle emprunte alors aux tissus environnants les matériaux qui ne lui sont plus fournis par le sang, et elle continue à sécréter.

L'*acte réflexe* est toujours le fait fondamental dans le fonctionnement de tout centre nerveux : on comprend donc que l'on se soit attaché à étudier les réflexes, à les classer, à déterminer les influences qui peuvent en exagérer ou en diminuer la production, et cela principalement sur la partie spinale de l'axe cérébro-rachidien, où l'arc réflexe est plus facile à isoler expérimentalement de tous les phénomènes qui viennent le compliquer. Nous ne pouvons que passer rapidement en revue les résultats obtenus par cette étude, commencée seulement à la fin du siècle dernier.

Quoique Astruc, dès 1743, eût employé l'expression de *réflexes*, en comparant la transformation d'une impression en mouvement à un rayon lumineux qui se réfléchit sur une surface, ce n'est qu'avec les recherches de Robert Wyt, de Prochaska, de Legallois sur la moelle et sur ce qu'on appelait le *sensorium commune*, que Prochaska lui-même put nettement indiquer et le siège principal (moelle) et l'essence même des phénomènes qui prirent dès lors le nom de *réflexes* (*impressionum sensoriarum in motorias reflexio*; 1784) ; enfin les études histologiques du globule nerveux et de ses rapports avec les fibres nerveuses ont permis de se rendre un compte encore plus exact du mode par lequel se fait cette réflexion, quoique sur ce dernier point la plupart des données soient encore fort hypothétiques. Dès lors, Marshall-Hall (V. fig. 15, p. 32), Mueller, Lallemand, Flourens, Longet, Cl. Bernard, etc., enrichirent la science des faits si nombreux qui permettent aujourd'hui de *classer* les réflexes, de préciser les *lois* de leur production, ainsi que les influences qui les *modifient* (surtout pour les réflexes médullaires).

Classification des actes nerveux réflexes. — On divise généralement les réflexes d'après les voies que suivent et l'*action centripète* et l'*action centrifuge* ; à chacune de ces actions se présentent deux voies : ou les nerfs du système cérébro-rachidien, que nous avons seuls étudiés jusqu'ici, ou les branches du grand sympathique, par lequel nous terminerons l'étude du système nerveux.

Les réflexes les plus nombreux suivent comme voie centripète et comme voie centrifuge les filets nerveux rachidiens ; tels sont la

plupart de ceux que nous avons cités jusqu'ici : déglutition, éternement, toux, clignement des paupières, marche etc.

Une seconde classe, presque aussi nombreuse, se compose de réflexes dont la voie centripète est un nerf sensitif du système céphalo-rachidien, et la voie centrifuge un nerf moteur du grand sympathique, le plus souvent un vaso-moteur ; tels sont les réflexes qui donnent lieu à des sécrétions (salive, etc.), aux phénomènes de rougeur ou de pâleur de la peau, à l'érection, à certains mouvements de l'iris, à certaines modifications dans les battements du cœur, et, en pathologie, à un grand nombre de phénomènes que l'on disait *métastatiques*, vu la difficulté de trouver le mécanisme de leur production, comme un grand nombre d'ophtalmies, d'orchites, de coryzas qui tiennent à une hyperémie réflexe ; et, d'autre part, comme tenant à une anémie réflexe, certains cas d'amaurose, de paralysies, de paraplégies, etc.

Une troisième classe renferme les réflexes dont l'action centripète a pour siège les nerfs du sympathique (sensibilité obtuse, dite *organique*, des viscères) et pour voie centrifuge les nerfs moteurs céphalo-rachidiens (*de la vie de relation*) ; la plupart de ces phénomènes sont du ressort de la pathologie : telles sont les convulsions que peut amener l'irritation viscérale produite par la présence de vers intestinaux, les éclampsies réflexes, l'hystérie, etc. ; comme phénomène normal de ce genre on pourrait citer le réflexe respiratoire, car l'impression que la surface pulmonaire envoie au bulbe est transmise par le pneumo gastrique, qui, sous bien des rapports, se rapproche des nerfs du grand sympathique, ou tout au moins constitue une transition physiologique entre les rameaux du grand sympathique et ceux du système céphalo-rachidien.

Enfin, on peut comprendre dans une quatrième et dernière classe les réflexes dont les voies de conduction, centripète comme centrifuge, se trouvent dans les filets du grand sympathique : nous aurons à examiner plus tard si pour ceux-ci l'action centrale se passe dans les masses de substance grise du système céphalo-rachidien, ou dans celles des ganglions de la chaîne sympathique : tels sont les réflexes obscurs et encore difficiles à bien analyser qui président à la sécrétion des divers liquides intestinaux ; ceux qui peuvent nous expliquer en partie les sympathies qui unissent les divers phénomènes des fonctions génitales, surtout chez la femme ; la dilatation des pupilles par la présence de vers intestinaux dans le canal digestif ; en général tous les actes d'innervation des organes de la nutrition, et, d'autre part, de nombreux réflexes pathologiques analogues à ceux que nous avons précédemment cités (la

souffrance de l'estomac amenant la pâleur et le refroidissement de la peau, etc.).

Lois des actes nerveux réflexes. — Lorsqu'une irritation sensitive amène un phénomène réflexe, la production de celui-ci (en général *mouvement*) est soumise, dans son intensité et dans sa distribution anatomique à certaines règles bien précises, que Pflüger a d'abord établies par l'expérimentation sur des grenouilles (lois de Pflüger), et que Chauveau a confirmées par ses recherches sur de grands mammifères. Ainsi une irritation faible, portée sur la peau d'un membre inférieur (par exemple, du côté droit), détermine un mouvement réflexe dans les muscles de ce même membre, c'est-à-dire dans les muscles dont les nerfs moteurs sortent de la moelle du même côté et au même niveau que les fibres sensibles excitées (*loi de l'unilatéralité*) ; si l'excitation devient plus intense, la réaction motrice se manifeste aussi du côté opposé, dans le membre correspondant, c'est-à-dire par les nerfs moteurs symétriques (*loi de la symétrie*) ; et ce membre correspondant (gauche, dans l'exemple choisi) présente toujours des mouvements moins intenses que celui (droit) qui a reçu l'excitation (*loi de l'intensité*). Enfin si l'excitation augmente encore, la réaction motrice s'étendra à des fibres centrifuges d'un niveau différent, mais toujours en s'avancant vers la partie supérieure (ou antérieure de la moelle), c'est-à-dire que l'irradiation s'étend de bas en haut, de la moelle épinière vers la moelle encéphalique (bulbe, protubérance, etc.) (*loi de l'irradiation*). En dernier lieu, si l'excitation, et, par suite, la réaction motrice sont assez énergiques pour se propager de bas en haut jusqu'au bulbe et à la protubérance, la réaction devient générale, se propage en tous sens, même de haut en bas, de sorte que tous les muscles du corps y prennent part, le bulbe formant comme un foyer général d'où s'irradient tous les mouvements réflexes (*loi de la généralisation*).

Les mouvements réflexes, obéissant aux cinq lois que nous venons de citer, présentent encore ceci de remarquable, qu'ils se produisent avec une régularité, une coordination, qui semblent indiquer que ces réactions réflexes sont adaptées à un but. Il semble qu'il y a dans les dispositions histologiques de la moelle un *mécanisme préétabli*, dont les manifestations avaient si fortement impressionné les premiers vivisecteurs, qu'ils n'ont pas hésité (Robert Wyt, Prochaska, Legallois, Pflüger) à doter la moelle de quelques-unes de ces propriétés psychiques, si vagues et si mal définies, que l'on désigne sous les noms de *sensorium commune*, *volonté*, *perception*, *âme*, etc. Ainsi une grenouille à laquelle on a enlevé le