mouvement volontaire est impossible, puis s'affaiblit de plus en plus et disparaît.

Quelques expériences de M. Cl. Bernard semblent démontrer que les nerfs, dans les parties privées de sang, perdent leurs propriétés excito-motrices du centre à la périphérie et leurs propriétés sensitives de la périphérie vers le centre, c'est-à-dire suivant la direction physiologique des courants nerveux.

L'extinction temporaire du mouvement volontaire et de la sensibilité par la suppression de l'irrigation sanguine dans les parties (ou, comme on le dit, par ischémie) peut être facilement obtenue à l'aide du procédé d'Esmarch, c'est-à-dire par l'application d'une bande élastique dont on entoure un membre, de son extrémité vers sa racine, de manière à suspendre momentanément la circulation [1]. Tout d'abord les nerfs commandent encore aux muscles, puis le mouvement volontaire devient de plus en plus difficile; la volonté devient enfin tout à fait impuissante, et la sensibilité ne tarde pas à s'éteindre. Au bout de vingt à vingt-cinq minutes le membre est paralysé du mouvement volontaire et insensible. Ajoutons que la suppression de la bande est suivie du retour gradué du mouvement et de la sensibilité [2].

Lorsqu'on pratique chez l'homme, dans un but chirurgical, la ligature de la principale artère d'un membre, les mêmes phénomènes se produisent, avec une intensité généralement moindre, parce que les voies collatérales entretiennent une circulation provisoire. On voit les fonctions nerveuses, d'abord affaiblies, se rétablir au fur et à mesure que la circulation collatérale nouvelle en se développant remplace les voies anciennes de la circulation. Ajoutons qu'en supprimant brusquement le sang qui affluait à un membre, la ligature y amène un refroidissement auquel le chirurgien doit remédier.

Quand on étudie attentivement les phénomènes relatifs à la disparition de la sensibilité comme conséquence de l'anémie expérimentale, on remarque que l'abord du sang (aussi bien sur les ramifications nerveuses terminales des nerfs que sur les centres) détermine une excitabilité passagère des parties, à laquelle succède une diminution de la sensibilité, rapide d'abord et de plus en plus lente. Les chirurgiens ont souvent signalé un état d'excitabilité passagère et très douloureuse immédiatement après la ligature des grosses artères d'un membre.

Si la suppression du liquide nourricier qui se rend aux parties sensibles entraîne la perte du mouvement et de la sensibilité, si une simple attitude forcée entraîne, par compression vasculaire, cet engourdissement momentané que chacun connaît et qui n'est que le premier degré de l'impotence et de l'insensibilité ; si la suppression du sang qui se porte vers l'axe cérébro-rachidien entraîne les mêmes effets, il en résulte manifestement que le courant des impressions sensitives et celui des incitations motrices sont corrélatifs d'un travail nutritif ou bio-chimique, à la fois périphérique et central, qui est la condition organique de leur manifestation.

L'action nerveuse, au moins dans ses grandes expressions, présente le caractère de l'intermittence, à peu près d'ailleurs comme l'action musculaire. Un nerf excité, le centre nerveux excité, réagissent, mais pendant un certain temps : des excitations trop répétées finissent par rester sans réponse. Il faut, en effet, un certain laps de temps pour que les actes nutritifs rendent au système épuisé son activité première.

[1] Ce procédé a été utilisé par la chirurgie. En anémiant ainsi les parties on peut pratiquer des opérations, sans épanchement de sang.

[2] C'est aussi en supprimant l'abord du sang ou tout au moins en le diminuant considérablement (par action sur le système vasculaire périphérique), que l'application de la glace et que l'évaporation rapide de l'éther projeté sur une partie sensible peuvent amener l'engourdissement et l'insensibilité.

La substance nerveuse qui compose le corps de la cellule et le cylindre-axe des tubes nerveux, de même que la substance musculaire, semble accumuler par suite des actes nutritifs une force en puissance, ce que dans l'ancienne médecine on appelait une force *potentielle*, capable de se dépenser sous l'influence des excitants.

Ce que l'expérimentation démontre tous les jours sur les animaux, certains états pathologiques le révèlent chez l'homme. Sollicités par des excitations profondes et peu connues, les accès convulsifs de certaines névroses ne sont que des décharges périodiques suivies d'une période de prostration, ou de reconstitution nutritive.

M. Waller a constaté depuis longtemps qu'un nerf mixte coupé en travers s'altère rapidement, du côté du bout périphérique (bout qui tient aux organes). Cette altération débute rapidement; on peut manifestement en constater les effets au bout d'une semaine. Pour les éléments moteurs, elle progresse du point de section du nerf vers la périphérie ; pour les éléments sensitifs, de la périphérie vers le centre, c'est-à-dire dans le sens physiologique de la conduction nerveuse.

Au lieu de diviser un nerf mixte, on peut faire porter la section sur les racines des nerfs rachidiens. M. Waller, qui a étudié les altérations qui succèdent à la section des racines nerveuses, a opéré sur le chat. Chez cet animal la seconde paire rachidienne fait exception à la règle commune ; le ganglion de la racine postérieure de cette paire *est extrarachidien* (l'union des deux racines se fait en dehors du canal rachidien), en sorte que l'expérience est relativement facile, car on peut expérimenter sur les racines sans qu'il soit nécessaire d'ouvrir le canal rachidien.

Si on coupe les deux racines comme le représente la figure 297 (A), c'est-à-dire la racine antérieure *a* par son milieu, et la racine postérieure P, *entre le ganglion et la moelle*, on peut constater au bout de quelque temps : 1° que le bout périphérique de la racine antérieure s'altère et que son bout central reste inaltéré; 2° que le bout périphérique de la racine postérieure, celui qui tient au ganglion, reste inaltéré, tandis que son bout central s'altère.

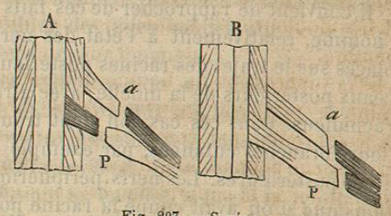

Fig. 297. — Schéma.

Si on coupe les racines comme le représente la figure 297 (B), on constate pour la racine antérieure *a* les mêmes effets que dans la première expérience, la coupe étant la même ; mais, pour la racine postérieure P qui a été coupée *entre le ganglion, et la périphérie*, on voit le bout périphérique correspondant aux organes s'altérer, tandis que le bout central qui tient au ganglion reste inaltéré.

D'où M. Waller conclut que la moelle exerce une action conservatrice sur la racine antérieure, et que le ganglion placé sur la racine postérieure exerce une action du même genre sur la racine postérieure ; qu'en d'autres termes la

moelle ou, d'une manière plus précise, les cellules de la substance grise de la moelle sont le centre trophique des fibres motrices, et que les cellules nerveuses des ganglions placées sur les racines postérieures sont les centres trophiques des fibres sensitives. L'ignorance dans laquelle nous sommes relativement à la nutrition des nerfs n'est guère éclairée par cette explication, et dans l'état actuel de nos connaissances on ne voit pas trop ce que peut être la nutrition d'un élément nerveux par un autre.

Le fait observé par M. Waller n'en est pas moins d'une grande importance, quelle qu'en puisse être plus tard l'interprétation. Il donne d'ailleurs la clef des altérations que subissent les nerfs lorsqu'ils sont divisés sur un point quelconque de leur trajet. On sait que si les nerfs rachidiens sont mixtes dans toutes leurs branches, il n'en est pas de même à la face. A côté des nerfs mixtes qui y existent aussi, il y a des nerfs *sensitifs* et des nerfs *moteurs*. Or, la division des nerfs sensitifs entraîne, au point du vue de la dégénérescence nerveuse, les mêmes conséquences que la division des racines rachidiennes postérieures, lorsque ces racines sont divisées entre le ganglion et la périphérie (fig. 297 B), c'est-à-dire que le bout périphérique du nerf s'altère tandis que le bout central qui tient encore au ganglion (les nerfs sensitifs crâniens présentent des ganglions à leur origine) reste inaltéré. Quand on divise un nerf moteur, on constate des effets semblables à ceux qui suivent la section des racines antérieures : le bout périphérique du nerf s'altère, le bout central qui tient à la moelle reste inaltéré. Enfin dans la division des nerfs *mixtes*, ainsi que nous l'exposions plus haut, on conçoit comment le bout périphérique seul dégénère à la fois dans ses éléments sensitifs et dans ses éléments moteurs.

Cette relation en quelque sorte nécessaire d'un nerf, qu'il soit moteur, sensitif ou mixte, avec son centre trophique, permet de retrouver son véritable trajet, quelles que soient les anastomoses dans la distribution de ses branches et de ses rameaux, à l'aide de sections nerveuses convenablement pratiquées. L'examen microscopique permet de reconnaître les fibres nerveuses altérées, et aussi le sens dans lequel ces altérations se produisent; ce procédé de recherches a éclairé certains points obscurs de la physiologie des nerfs crâniens.

Il convient de rapprocher de ces faits d'expérience les observations faites sur l'homme, relativement à l'état des nerfs et des ganglions spinaux (ganglions placés sur le trajet des racines postérieures), dans les cas de sclérose[1] des faisceaux postérieurs de la moelle, avec atrophie des racines postérieures des nerfs rachidiens. Dans ces cas, on peut trouver les nerfs sensitifs tout à fait sains (leurs branches cutanées, par exemple) malgré l'atrophie considérable des racines postérieures. Les nerfs périphériques se trouvent dans les mêmes conditions que si on avait coupé la racine postérieure entre le ganglion et la moelle (voyez fig. 297 A). D'autres faits démontrent aussi que la sclérose des faisceaux postérieurs de la moelle précède l'atrophie des racines postérieures. Dans la maladie dont nous parlons, les phénomènes de la sensibilité périphérique sont profondément troublés; les nerfs cependant ne sont pas atteints; le mal a ses origines dans le centre médullaire.

[1] On désigne sous le nom de *sclérose* un travail de prolifération de la substance conjonctive qui unit les fibres nerveuses dans les faisceaux de la moelle, prolifération accompagnée d'augmentation de consistance, et qui a pour conséquence la compression et en quelque sorte l'étouffement des éléments nerveux.

§ 347.

Des phénomènes intimes de l'action nerveuse. — Des propriétés électriques qu'on peut constater dans les nerfs. — Lorsqu'on examine la substance cérébrale, la substance de la moelle épinière, ou le tissu des nerfs au moment où un animal éprouve et manifeste une vive douleur, ou au moment où il exécute des mouvements, l'œil ne peut absolument saisir aucun changement ni dans les centres nerveux, ni dans les nerfs. Le transport des impressions du dehors au dedans, et le transport des incitations motrices du dedans au dehors, démontré par l'expérience, ne sont accompagnés d'aucun phénomène visible à l'œil.

Diverses hypothèses ont été invoquées successivement pour expliquer le transport des impressions et de l'incitation motrice dans les nerfs. Autrefois on supposait que les nerfs étaient parcourus par des courants de liquides, et on les avait assimilés à des espèces de vaisseaux particuliers. On a fait circuler aussi, dans l'intérieur des nerfs, une sorte de fluide impondérable qui, sous le nom d'*esprits animaux*, a joué un grand rôle dans les ouvrages physiologiques ou philosophiques du dix-septième et du dix-huitième siècle. Ces suppositions n'ont pas besoin d'être réfutées. Nous ferons remarquer seulement que, si l'anatomie de structure a démontré que les tubes nerveux contiennent une substance demi-solide, *myéline* ou *moelle nerveuse*, cela ne confirme en rien la doctrine d'une prétendue circulation de liquide dans les nerfs. Il y a au centre de cette moelle un axe solide qui ne se meut point, et la myéline, substance d'ailleurs secondaire au point de vue de l'action nerveuse, est d'une consistance telle, qu'elle ne peut se prêter à des mouvements analogues à ceux du sang dans ses vaisseaux. D'ailleurs le système nerveux manque d'organe d'impulsion.

L'idée la plus conforme aux lois générales de la transmission des forces consiste à regarder les nerfs en action comme des conducteurs parcourus par des mouvements moléculaires dirigés tantôt de la périphérie au centre, tantôt du centre à la périphérie, mouvements moléculaires ayant une certaine analogie avec les mouvements vibratoires insensibles des tiges solides qui transmettent les ondes sonores, dans le sens de leur longueur.

Fig. 298.

C'est ici le lieu de rappeler que les cylindres-axes que contiennent les tubes nerveux doivent être dans leur état d'intégrité pour que les phénomènes de l'action nerveuse puissent se produire; il faut de plus qu'il y ait *continuité* des tubes nerveux. La *contiguité* ne suffit pas aux phénomènes de transmission. Si, en effet, le nerf AB (Voy. fig. 298) est divisé dans sa continuité par une section S, l'excitation portée sur le bout B, qui correspond aux organes, ne se transmet plus en A vers les centres nerveux, sous forme d'impression sensitive, et réciproquement, l'excitation qui porte sur le point A ne réveille plus la contraction des organes du côté de B. On a beau maintenir en contact les deux bouts de la section au point S, le nerf a perdu ses fonctions conductrices centripètes et centrifuges. Le nerf perd également ses propriétés conductrices, lorsqu'au lieu de le diviser en travers, on applique simplement sur lui une ligature. La ligature, comme la section, interrompt également, en effet, la *continuité du contenu* des tubes

nerveux. Ces deux expériences suffisent pour démontrer que l'assimilation des nerfs avec les conducteurs métalliques de nos appareils d'électricité dynamique n'est pas fondée ; car dans ces appareils le contact par *rapprochement* des deux extrémités du conducteur suffit pour rétablir la continuité du courant.

D'autres expériences démontrent encore, de la manière la plus claire, que si les phénomènes de l'action nerveuse ne manquent pas d'analogie avec les phénomènes électriques, ce n'est pas en comparant les nerfs aux conducteurs métalliques de nos appareils électro-dynamiques qu'on peut arriver à établir un parallèle utile.

Quoique les nerfs soient très sensibles à l'*excitation* électrique, ainsi que nous l'avons dit plusieurs fois déjà, et que cette excitation soit la plus propre à réveiller la sensibilité dans les filets sensitifs et l'incitation motrice dans les filets moteurs, cela ne veut pas dire que les nerfs soient de bons conducteurs de l'électricité. Cela tient à d'autres conditions, sur lesquelles nous reviendrons dans un instant.

Les nerfs sont d'assez mauvais conducteurs de l'électricité, l'expérience la plus simple le démontre aisément. Supposons que le courant d'une pile très faible passe par un fil métallique et qu'un galvanomètre soit compris dans le circuit, l'aiguille du galvanomètre sera déviée d'une certaine quantité, proportionnée à la section du fil et à l'intensité du courant de la pile. Interposons maintenant dans le courant un segment de nerf : immédiatement le courant cesse de passer, et l'aiguille du galvanomètre revient au zéro du cadran indicateur.

Les nerfs ne conduisent pas mieux l'électricité que de l'eau légèrement salée ; or, l'eau salée, ainsi qu'on le sait, conduit 16 millions de fois moins bien que les métaux, à égalité de section. Les nerfs ne conduisent pas mieux l'électricité que les autres parties animales, et il y a des parties animales qui conduisent mieux le courant que les nerfs eux-mêmes : les muscles sont de ce nombre. M. Matteucci estime, en effet, que les muscles conduisent l'électricité quatre fois mieux que les nerfs [1]. Les nerfs conduisent l'électricité, à peu près comme les tendons, et sensiblement de même qu'un fil de coton, ou de toute autre matière, imbibé d'eau salée. Lorsqu'autrefois on voulait assimiler les courants nerveux aux courants de l'électricité dynamique, on disait que les nerfs étaient de bons conducteurs de l'électricité ; on commençait par affirmer un fait inexact.

Les nerfs, bien que mauvais conducteurs du courant électrique, n'en présentent pas moins, lorsqu'on les interroge d'une certaine manière, des traces d'électricité. Ils ont cela de commun avec les muscles et avec d'autres organes (Voy. § 225). Ainsi, quand on réunit à l'aide d'un conducteur métallique la *surface naturelle* d'un nerf avec sa *surface de section*, on obtient un faible courant qui chemine, *dans le conducteur interposé*, de la surface naturelle du nerf vers la surface de section ; c'est aussi la direction du courant des muscles. De même que pour les muscles, quand on touche deux points *symétriques* de la surface de section, ou deux points *symétriques* de la surface naturelle, le circuit métallique interposé n'est traversé par aucun courant ; il est traversé, au contraire, par un courant très faible, quand ces points sont *insymétriques* (Voy. § 225).

[1] D'après M. Eckhard, les muscles conduiraient seulement une fois et demie mieux que les nerfs.

Les propriétés électriques des nerfs sont plus difficiles à mettre en évidence que les propriétés électriques des muscles, et les courants qu'on obtient ainsi sont faibles, ce qui s'accorde avec ce que nous savons sur les actions chimiques qui interviennent dans la nutrition des parties, celles-ci étant beaucoup moins actives dans les nerfs que dans les muscles. Il s'ensuit que, pour constater dans les nerfs les propriétés dont nous parlons, on a dû recourir à des instruments d'une sensibilité extrême. Le galvanomètre multiplicateur dont s'est servi M. du Bois-Reymond est composé d'un fil de cuivre de $0^{mm},1$ de section, faisant de 10,000 à 15,000 tours. De plus, pour que les indications fournies par ce multiplicateur, *extrêmement sensible*, ne fussent pas trompeuses, il fallait que l'aiguille du multiplicateur ne *bougeât* pas, quand les deux extrémités du fil étaient plongées dans un liquide *indifférent ;* en d'autres termes, il fallait faire usage d'*électrodes* [1] impolarisables. Pour remplir cette condition, M. du Bois-Reymond fait communiquer les deux extrémités du fil du galvanomètre avec deux lames de

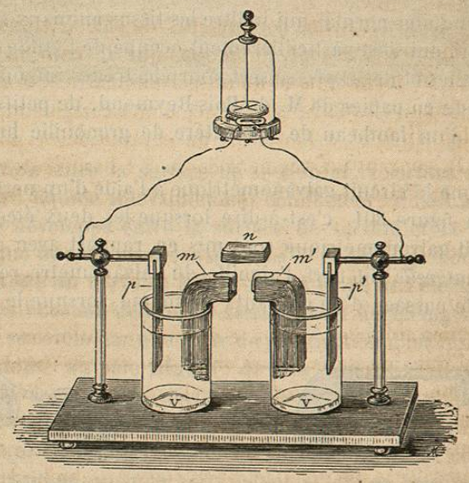

Fig. 299.

platine (Voy. fig. 299 *p*, *p'*) maintenues *à poste fixe*, par deux supports isolants, dans deux verres V, V' remplis d'une dissolution concentrée de chlorure de sodium [2]. Dans les deux verres V' et V plongent deux petites masses de papier à filtre (Voy. fig. 299, *m*, *m'*, et fig. 300) complètement imbibées de la même dissolution de chlorure de sodium. Avant de procéder à l'expérience, on met en rapport les deux petits paquets *m*, *m'*, en appliquant sur eux un autre paquet *n* (également formé de papier imbibé) ; c'est-à-dire qu'on ferme ainsi le circuit humide de la figure 299. Si l'aiguille du galvanomètre *ne bouge pas*, c'est qu'il n'y a pas trace de courant dans l'appareil, et tout est convenablement disposé pour l'expérience. On enlève le paquet *n*, et c'est à son lieu et

[1] On désigne sous le nom d'*électrodes* les pôles par où débouchent, pour ainsi dire, les courants.

[2] Les lames de platine *p*, *p'* sont enduites de vernis dans les portions qui ne sont pas immergées, et aussi au point qui correspond au contact de l'air avec le niveau du liquide.

place qu'on dispose le nerf ou toute autre partie animale sur laquelle on veut expérimenter. De cette manière, on évite les contacts métalliques. Comme la solution saline qui infiltre les masses de papier *m*, *m'* pourrait agir par imbi-

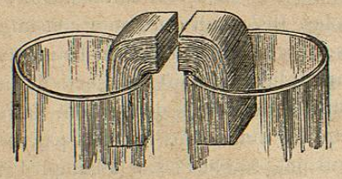

Fig. 300.

Fig. 301.

bition sur le nerf ou sur les parties animales d'épreuve, et les altérer, on place sur chaque paquet *m*, *m'* un fragment de vessie (Voy. fig. 301, *c c'*) préalablement imbibé d'une dissolution d'albumine ou de sérum du sang (analogue, par conséquent, au liquide normal qui infiltre les tissus animaux).

M. Engelmann, qui s'est particulièrement occupé de l'étude des actions électriques des muscles et des nerfs, se sert pour électrodes impolarisables, au lieu des petites masses en papier de M. du Bois-Reymond, de petits cylindres d'argile recouverts d'un lambeau de mésentère de grenouille humecté avec du sérum sanguin.

Lorsqu'on ferme le circuit galvanométrique à l'aide d'un nerf disposé comme le représente la figure 301, c'est-à-dire lorsque les deux électrodes humides *m*, *m'* du circuit galvanométrique sont mis en rapport avec deux points pris sur la *surface naturelle* du nerf, l'aiguille du galvanomètre reste immobile et n'accuse point le passage d'un courant ; de même, lorsque le nerf est disposé

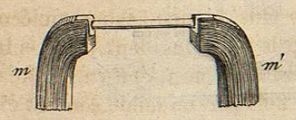

Fig. 302.

Fig. 303.

de manière à ce que les *deux surfaces de section* soient mises en rapport avec les électrodes, ainsi que l'indique la figure 302, on ne constate aucun courant. Lorsque, au contraire, le circuit galvanométrique est fermé à l'aide du nerf disposé comme le représente la figure 303, c'est-à-dire lorsque l'un des pôles (*m*) touche la *surface de section* du nerf, et l'autre pôle (*m'*) la *surface naturelle* du nerf, l'aiguille du galvanomètre accuse le passage d'un courant dont la direction est celle que nous avons indiquée.

Lorsqu'on ne cherche pas à déterminer la *direction* et l'*intensité* du courant dont il est question, et qu'on veut simplement le constater, on peut se servir aussi d'une *patte galvanoscopique*. On désigne sous ce nom une patte de grenouille séparée de l'animal et à laquelle on conserve adhérent le nerf sciatique sur la plus grande longueur possible (Voy. fig. 304). Cette patte est isolée sur un plateau de verre ; on applique l'extrémité du nerf (*surface de section*) sur la masse de papier imbibé *m'*, tandis qu'une portion de la *surface naturelle* du nerf repose

sur une autre masse *m*. Les deux masses de papier reposant dans une auge commune remplie d'une dissolution de chlorure de sodium, le circuit humide se trouve fermé. Au lieu d'un arc métallique, c'est un circuit liquide qui établit

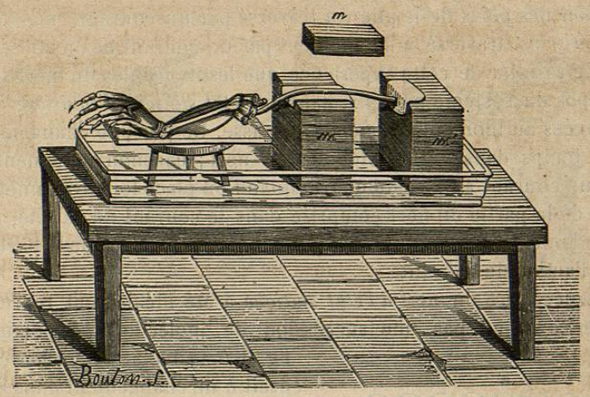

Fig. 304.

la communication entre la surface de section et la surface naturelle du nerf. Bien que cet arc liquide soit faiblement conducteur, il l'est assez pour que le courant qui se développe entre la surface de section et la surface naturelle du nerf provoque une légère secousse dans la patte de grenouille.

Lorsqu'on excite un nerf mis à découvert à l'aide de l'électricité dynamique, l'application du courant détermine dans ce nerf un changement moléculaire particulier qui se révèle par une sorte de polarisation d'où résulte une augmentation d'excitabilité au pôle négatif ; de plus, la modification moléculaire déterminée sur le segment du nerf compris entre les deux pôles entraîne une modification corrélative dans toute l'étendue du nerf, et il en résulte un changement d'état qui se manifeste dans le nerf par un faible courant électrique. C'est à ce pouvoir en quelque sorte latent et qui se manifeste quand on dérange l'état d'équilibre du nerf, que M. du Bois-Reymond a donné le nom de *electro-tonus* ou de force *électrotonique*.

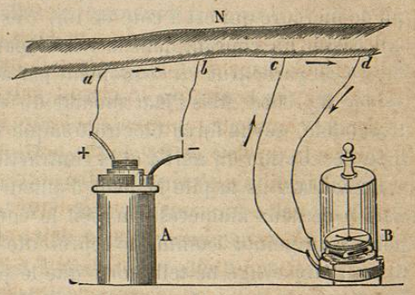

Fig. 305.

Voici comment on peut constater ce phénomène. Soit N un fil de coton imbibée d'eau salée (Voy. fig. 305), avec lequel le galvanomètre B se trouve en rapport par ses deux extrémités *c* et *d*. Faites passer un courant dans le fil N, en appliquant les deux pôles d'une pile en *a* et *b* ; il est évident que le galvanomètre ne bougera pas. Le courant de la pile passera tout entier dans le segment du fil humide interposé entre les pôles de la pile, de *a* en *b*. Maintenant, supposons que N, au lieu d'être un fil humide, représente un nerf vivant, et que l'expérience soit