

DEUXIÈME PARTIE

DU SYSTÈME NERVEUX

I. ÉLÉMENTS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE
DU SYSTÈME NERVEUX

1° **Éléments anatomiques.** — La 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 cellules ne présentent pas d'enveloppe; elles ont un noyau sphérique et un nucléole très apparent. Les cellules nerveuses étant destinées à établir des connexions fonctionnelles, à recevoir des impressions et à être l'origine de mouvements (voy. ci-après : actes réflexes) sont munies de prolongements, et, selon qu'elles en possèdent un plus ou moins grand nombre, on distingue les cellules *multipolaires*, *bipolaires* et *unipolaires*. — Le type de la cellule multipolaire est représenté par la cellule nerveuse des cornes antérieures de la moelle (fig. 13, en A), qui présente des prolongements de divers ordres; les uns, dits *prolongements de protoplasma*, se ramifient dichotomiquement et donnent ainsi naissance à un réseau fibrillaire (*réseau nerveux de Gerlach*¹); tandis qu'un autre prolongement, toujours unique pour ces cellules, reste indivis, et va se continuer avec le cylindre-axe d'une fibre nerveuse; on l'a nommé *prolongement cylindre-axe* en raison de ses connexions, ou encore *prolongement de Deiters*², du nom de l'anatomiste qui en

¹ Gerlach, anatomiste allemand, professeur à Erlangen (Bavière).

² Deiters, anatomiste allemand (1834-1863), mort à vingt-neuf ans, alors qu'il était déjà célèbre par ses recherches, restées inachevées, sur l'histologie du système nerveux.

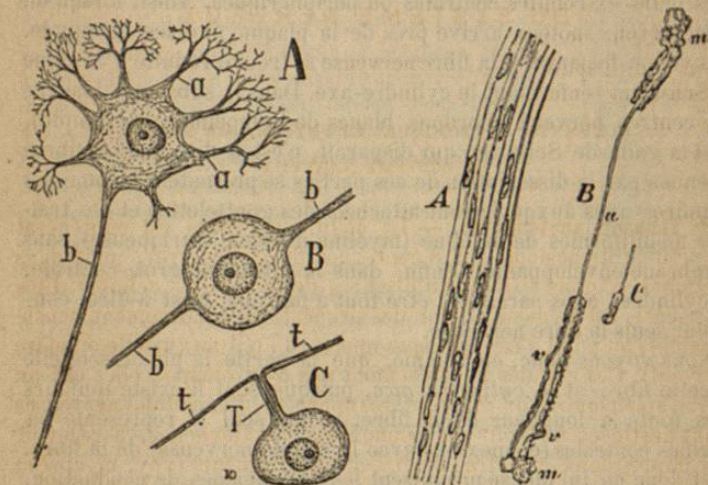


Fig. 13. Cellules nerveuses*.

Fig. 14. Fibres nerveuses grises et blanches**.

comme les deux prolongements du type précédent, c'est-à-dire se continuer chacun avec le cylindre-axe d'une fibre nerveuse (fig. 13 en C); on a donné à cette disposition le nom de fibres ou prolongements en T. — Ajoutons qu'il n'y a pas, qu'on ne conçoit même pas, au point de vue physiologique, l'existence de cellules *nerveuses apolaires*, c'est-à-dire sans prolongements, sans connexions.

* A, Cellule multipolaire avec ses prolongements de protoplasma et le réseau nerveux (a) qui en résulte, et son prolongement cylindre-axe (b); — B, cellule bipolaire, avec ses deux prolongements (b, b); — C, cellule en apparence unipolaire, avec son prolongement en T, c'est-à-dire formé de deux prolongements accolés (T), qui se séparent bientôt et vont dans deux directions opposées (t, t).

** 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; m, fibre avec sa gaine médullaire, devenue variqueuse et sortant en gouttelettes en mm; — C, fibre primitive fine et blanche provenant du cerveau. — Grossis., 300 diam. (Virchow, *Pathologie cellulaire*).

Les *fibres nerveuses* (ou *tubes nerveux*, fig. 14), minces et allongées, se composent d'une *enveloppe mince* (ou, *gaine de Schwann*), renfermant une *substance médullaire* (myéline *m, m*), qui se décompose facilement en gouttelettes graisseuses, 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 constituantes 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 disparaît, 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 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.

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 que seul il représente les origines centrales (connexions avec la cellule nerveuse) de la fibre. C'est donc en lui que 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. 15, et *b* en *b'*) noyé dans une *lame de proto-*

plasma 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 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, démontrent (Ranvier) que le cylindre-axe est un prolongement d'une cellule nerveuse qui 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. Ré-



FIG. 15. — Tubes nerveux d'après les recherches de Ranvier*.

céemment 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 (cylindre-axe) 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. 14, A: fascicule gris, gélatineux), sont les *fibres de Remak*¹, que quelques histologistes avaient considérées comme appartenant au tissu conjonctif; mais l'histoire du développement de la fibre nerveuse,

¹ Remak, anatomiste allemand (1815-1868); a découvert un grand nombre d'éléments anatomiques.

* 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 (gaine de Henle).

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 est 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. 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 névrilémiques 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 des cellules nerveuses ou tubes nerveux vers leurs extrémités périphériques, on les voit quelquefois 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 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'une cellule nerveuse à un élément d'une autre espèce ou simplement à une autre cellule nerveuse.

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 la cellule et *vice versa* ; la fibre séparée de sa cellule subit une dégénérescence complète.

2° **Nutrition du système nerveux.** — Ce tout physiologique (cellule et ses prolongements) vit et se nourrit ; les centres nerveux, composés essentiellement de cellules, 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. 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 nerfs étaient composés 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*. (Voir 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 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^e 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 au niveau des 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. 16).

Ainsi les *fibres* ont pour fonction d'amener l'excitation vers la 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 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 indifféremment 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, lui a paru la mettre à l'abri d'une objection de ce genre.

Il y a cependant, quand on tient bien compte des phénomènes de dégénérescence et de régénération des nerfs sectionnés, il y a encore à faire bien des objections à la curieuse expérience de P. Bert. Nons n'entrions pas ici dans ces détails, nous contentant d'avoir donné par cet exposé une idée suffisante d'une question générale qui a fort préoccupé les physiologistes, mais qui, à bien des égards, paraît encore insoluble.

Le rôle de la cellule nerveuse est de favoriser le passage de l'excitation d'une fibre dans une autre: elle représente un *centre de détente*; mais ce rôle peut être très complexe; ainsi souvent un premier globule réfléchit l'action, par une fibre commissure, sur un ou plusieurs autres globules qui peuvent la diriger diversément à leur tour, directement 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 16; il y a interposition, dans l'arc nerveux simple, de plusieurs centres ou cellules nerveuses reliées entre elles par des fibres commissurales, d'où ricochets de *réflexes centraux* avant d'arriver au phénomène *réflexe final*. Les éléments cellulaires 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 finalement l'excitation initiale 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*. La principale objection qu'on peut faire à cette manière de

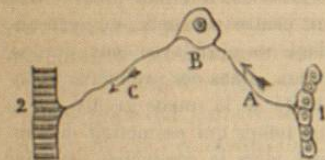


FIG. 16. Schéma d'un réflexe simple.

voir est basée sur la différence qu'il y a entre la vitesse de transmission, infiniment rapide pour l'électricité, relativement très lente par ce qu'on appelle l'influx nerveux. En effet, en appliquant une excitation à un nerf, successivement en deux points différemment éloignés de son organe terminal (muscle pour le nerf moteur, cerveau pour le nerf sensitif), et en appréciant la différence de temps après lequel a lieu la réaction (contraction ou sensation), on a reconnu que la vitesse de conduction du nerf est seulement, en moyenne, de 30 mètres par seconde pour les nerfs moteurs, de 60 mètres pour les sensitifs. Bien plus, cette vitesse, bien différente de celle du fluide électrique, 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°. Cependant les nouvelles recherches de Marey ont

¹ 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. Vandeveldt (*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 12°, et de 10 à 12 mètres par une température de 20°, 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.

* 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 eisdique; B, le centre excito-moteur, et C, la fibre exodique.

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. Il faut de plus ajouter que cet argument, emprunté à ces différences de vitesse, perd de sa valeur si on réfléchit qu'il s'agit, dans la comparaison précédente, de la vitesse de propagation de l'électricité dans des fils métalliques et non dans des conducteurs organiques comme les nerfs. Or Beaunis a constaté que la vitesse de propagation de l'électricité dans les conducteurs organiques (nerfs, fils organiques humides, etc.) est assez lente pour permettre l'assimilation des fluides nerveux et électrique. Et d'autre part d'Arsonval a réalisé des conditions expérimentales dans lesquelles l'électricité peut se propager avec une vitesse aussi faible que celle d'un son (*Soc. de Biologie*, 1886).

Nous dirons donc simplement que, 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 comme l'avalanche¹. Si, en effet, on porte successivement sur deux points d'un nerf moteur 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. De même, pour les nerfs sensitifs, Ch. Richet a constaté que l'excitation périphérique produit plus d'effet que l'excitation portée sur le tronc nerveux plus près des centres.

4° **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. On peut classer ces excitants chimiques en: ceux qui changent la réaction alcaline normale du nerf (acides);

¹ La théorie de l'avalanche (de Pflüger) a été l'objet de nombreuses objections de la part de Rosenthal et de Marey, puis de Vulpian (*Acad. des sc.*, 20 avril 1885). Mais Marey, qui avait d'abord repoussé la théorie de l'avalanche de Pflüger, admet aujourd'hui, d'après ses propres expériences, la réalité de l'accroissement de l'excitation le long du nerf moteur.

ceux qui enlèvent de l'eau au nerf (deshydratants, sels); ceux qui enlèvent des sels (eau).

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 (à la *fermeture* et à l'*ouverture* du courant); pendant toute la durée de son passage, 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 fréquemment 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, etc.).

Parmi les faits relatifs à l'excitation des nerfs par l'électricité, il en est d'une importance capitale; nous les indiquerons rapidement:

1° 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° 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 déjà en activité pour une cause quelconque, 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 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 du repos.

C'est ainsi que certains nerfs viennent agir sur d'autres appareils nerveux pour les faire rentrer dans le repos. Ainsi s'explique l'action en apparence si paradoxale du pneumogastrique sur le cœur: quand on excite le pneumogastrique (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. Or, 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 nerf laryngé supérieur et qu'on excite son bout central, on peut arrêter la respiration, c'est-à-dire l'activité des centres respiratoires du bulbe (où aboutissent les fibres centripètes du pneumogastrique).

Brown-Séguard a montré que le champ des phénomènes *inhibitoires* 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., 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 atteintes 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 cellules nerveuses 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* (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 (jusqu'à 40 degrés, car au-dessus de 40 degrés le nerf périt, comme du reste tous les éléments anatomiques) ; 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 les Indiens de l'Amérique méridionale empoisonnent leurs flèches, est un extrait de diverses plantes du genre *Strychnos*. Cette

substance est devenue, entre les mains de Cl. Bernard, un si précieux moyen d'analyse physiologique que nous devons ici rapporter au moins les faits les plus essentiels relativement à son emploi dans 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

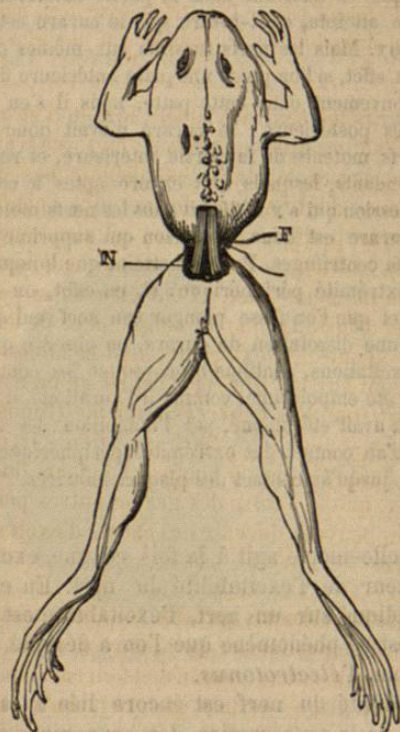


Fig. 17. — Grenouille préparée pour l'étude de l'action des poisons sur les nerfs *

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 pos-

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

térieur (fig. 17), en ne laissant subsister comme trait d'union entre ces deux moitiés que la masse des nerfs lombaires (N, fig. 17), 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 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 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'*electrotonus*.

Mais l'excitabilité du nerf est encore liée à sa nutrition, et celle-ci dépend de la conservation des connexions du nerf avec ce qu'on appelle son centre trophique. Nous verrons plus loin (*nerfs rachidiens*) que le centre trophique des nerfs sensitifs est dans le ganglion de leurs racines, que le centre trophique des nerfs moteurs est dans la substance grise de la moelle épinière. Toute section d'un nerf amène, dans la partie qui n'est plus en connexion avec le centre trophique, une perte d'excitabilité qui est complète dès le troisième jour après la section, et qui est en rapport avec des phénomènes particuliers de dégénérescence (destruction du cylindre axe) qui se passent dans le nerf.

Un repos absolu diminue aussi l'excitabilité du nerf, 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. Cet état de *fatigue* se produit plus lentement pour le nerf que pour le muscle, et le processus de réparation (rétablissement de l'irritabilité), se fait aussi plus lentement dans le nerf que dans le muscle.

II. DISPOSITIONS GÉNÉRALES DES CENTRES (MASSES GRISSES) ET DES CONDUCTEURS (NERFS ET CORDONS 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.

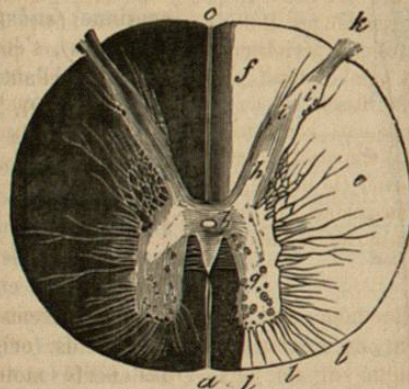


FIG. 18. — Section transversale de la moelle épinière de l'homme*.

L'étude histologique de l'axe gris de la moelle et les expériences physiologiques de Legallois⁴ nous font, au contraire, considérer aujourd'hui la moelle comme le principal centre nerveux de l'organisme. C'est sur la moelle qu'ont porté les principales expériences, et on a étendu par analogie aux autres parties nerveuses centrales les caractères que l'observation y a fait découvrir.

⁴ Legallois, physiologiste français, 1770-1814.

* Région cervicale (gross., 10 diam.); f, cordons postérieurs; *hi*, substance gélatineuse de la corne postérieure; k, racine postérieure; h, racines antérieures; a, sillon médian antérieur; c, sillon médian postérieur; b, canal central de la moelle; p, cornes antérieures; h, cornes postérieures; e, cordon antéro-latéral.

Centres nerveux, substances grises, commissures nerveuses.
— Dans l'état actuel de nos connaissances, nous avons trois objets principaux dans les masses nerveuses centrales : le *cerveau*, la *moelle*, et de petits centres nerveux nommés *ganglions* (*système du grand sympathique*) disséminés dans les cavités viscérales, et n'ayant que des connexions indirectes avec le cerveau.

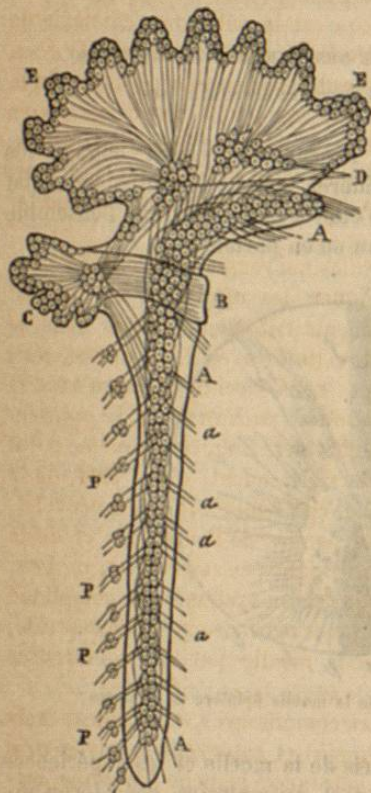


FIG. 19. Schéma du système nerveux central*.

Dans la *masse encéphalique* proprement dite (cerveau et cervelet), les cellules nerveuses sont disposés en couches étendues ou forment des flots disséminés : ces masses sont placées au-dessus de l'extrémité céphalique de la moelle et y forment des espèces de lames transversales.

* A, A, A, Moelle épinière avec ses commissures; B, région de la protubérance; C, cervelet; D, couches optiques et corps striés; E, E, substance grise (corticale) des circonvolutions cérébrales; a, a, a, racines antérieures; P, P, P, racines postérieures.

Au point de vue anatomique, les parties centrales sont caractérisées par la présence des cellules nerveuses; au point de vue physiologique, elles sont caractérisées par l'acte réflexe.

Les cellules nerveuses de la *moelle* forment dans cet organe une masse centrale continue (*substance grise, axe gris*), s'étendant d'une extrémité à l'autre de l'organe (fig. 18 et 19). Mais si l'anatomie place la limite supérieure de la moelle au niveau de l'articulation occipito-atloïdienne, pour le physiologiste la moelle s'étend dans l'intérieur du crâne; elle va jusqu'au niveau de l'aqueduc de Sylvius (origines réelles des nerfs moteur oculaire commun et pathétique) et même jusqu'au niveau du troisième ventricule (*substance grise des parois de ce ventricule*) (fig. 19, A, A).

Dans la *masse encéphalique* proprement dite (cerveau et cervelet), les cellules nerveuses sont disposés en couches étendues ou forment des flots disséminés : ces masses sont placées au-dessus de l'extrémité céphalique de la moelle et y forment des espèces de lames transversales.

Ainsi, dans le point où la moelle se courbe pour arriver à la base de l'encéphale, nous trouvons dans son voisinage un certain nombre d'amas non continus d'archipels de substance grise (cellules nerveuses) constituant dans la cavité crânienne des étages séparés et placés concentriquement les uns au-dessus des autres (fig. 19). Ces étages ont reçu divers noms : le plus superficiel d'entre eux occupe la surface des hémisphères du cerveau et se présente sous la forme d'une lame grise ondulée; c'est la *substance corticale* de l'encéphale (*substance grise des circonvolutions cérébrales*, fig. 19, E, E); entre celle-ci et le prolongement encéphalique de la moelle (A) se trouvent deux flots importants (D), les *corps striés* en avant, et les *couches optiques* en arrière. Enfin, à la partie postérieure de la masse encéphalique, le *cervelet* reproduit en petit la disposition précédente (fig. 19, C, *circonvolutions grises et corps rhomboïdal* du cervelet).

Nous savons de plus que les cellules nerveuses émettent des prolongements qui les font communiquer les unes avec les autres : ainsi un groupe de ces prolongements fait communiquer dans le cerveau la couche superficielle des cellules avec la moyenne, puis avec la série des couches et groupes sous-jacents, et jusqu'avec la substance grise de la moelle (*couronne radiante* ou *rayonnée, pédoncules cérébraux*). Dans le cervelet, il en est de même : des faisceaux de prolongements nerveux s'étendent, d'une part, de la surface ou *couche corticale* au *corps rhomboïdal* du cervelet, puis de ce dernier vers les autres parties de l'encéphale et de la moelle (*pédoncules du cervelet*, distingués en *supérieur, moyen, inférieur*). En un mot, l'encéphale est un système très compliqué de gros et petits continents de substance nerveuse grise ou centrale, communiquant entre eux et avec la moelle par de nombreuses commissures.

La moelle présente également des commissures semblables; mais ici elles sont en général longitudinales et entourent le noyau gris de la moelle d'une enveloppe de substance blanche (*cordons antéro-latéral et postérieur*) et font communiquer les cellules de la moelle entre elles et avec la masse encéphalique.

De plus, comme les masses nerveuses médullaires et encéphaliques présentent une disposition symétrique, on constate des *commissures transversales* entre les masses d'un côté et celles du côté opposé. Ces commissures sont surtout faciles à constater entre les hémisphères cérébraux (*corps calleux, etc.*).

III. PHYSIOLOGIE SPÉCIALE DU SYSTÈME NERVEUX
FONCTIONS DES NERFS PÉRIPHÉRIQUES

La physiologie des nerfs qui se détachent de l'encéphale et de la moelle constitue une étude des plus vastes et des plus intéressantes : les dissections minutieuses, les expériences chez les animaux, les observations pathologiques recueillies chez l'homme doivent être tour à tour invoquées pour déterminer la fonction de chaque filet nerveux. Nous ne pouvons ici qu'indiquer rapidement les principaux résultats qui, pour les nerfs crâniens, ne peuvent être compris que grâce à une connaissance exacte de la topographie si compliquée de cette partie du système nerveux ; aussi la physiologie des nerfs de l'encéphale doit-elle être plutôt une annexe de leur anatomie descriptive qu'un chapitre de physiologie proprement dite.

1° **Nerfs crâniens.** — Les douze nerfs qui se détachent de la partie encéphalique des centres nerveux (base du cerveau, protubérance bulbe) président soit à la sensibilité générale, soit à la sensibilité spéciale, soit au mouvement des parties auxquelles ils se distribuent. Ils peuvent présider à l'une de ces fonctions d'une manière exclusive ou bien se composer de diverses fibres (nerfs mixtes), dont les unes sont sensibles, les autres motrices. Quelques-uns enfin portent vers les parties (centres nerveux ganglionnaires du sympathique, ganglions viscéraux) une influence dite *modératrice*. (V. *Influence du pneumo-gastrique sur le cœur*, et ci-dessus, p. 35, l'étude des *actions d'inhibition*.)

Nous étudierons ici les nerfs crâniens au point de vue de leur mode particulier de conduction (sensitive ou motrice, ou modératrice).

Nerf olfactif. — Ce nerf est insensible aux excitations mécaniques qui, dans d'autres conducteurs nerveux, amèneraient la sensation de douleur. Il préside uniquement à la *sensibilité spéciale* qui donne la sensation spéciale des *odeurs* (V. *Organes des sens olfaction*). Cependant, Cl. Bernard a réuni un certain nombre d'observations (et surtout le cas si explicite de Marie Lemens) où l'absence complète des nerfs olfactifs, constatée à l'autopsie, ne s'était point révélée pendant la vie par l'absence de l'odorat. Nous pensons que ces cas doivent s'expliquer par le fait d'une atrophie considérable des nerfs olfactifs, lesquels étaient réduits à quelques fibres qui ont échappé à l'examen anatomique, mais qui étaient

suffisantes pour l'exercice de l'olfaction si rudimentaire que possède l'homme dans nos conditions actuelles de civilisation ¹. En étudiant l'olfaction (V. *Organes des sens*), nous indiquerons ce qu'ont de particulier les fonctions des nerfs olfactifs, et nous verrons comment Magendie avait confondu parfois leur *sensibilité spéciale* avec la *sensibilité générale* que le trijumeau vient donner à la muqueuse olfactive.

Nerf optique. — C'est le nerf de *sensibilité spéciale* qui porte à l'encéphale les impressions lumineuses que reçoit la rétine (V. *Organes des sens*) ; aussi toute excitation (section, compression, etc.) portée sur le nerf optique produit-elle, non une sensation de douleur, mais uniquement une impression lumineuse.

Les deux nerfs optiques s'entre-croisent au niveau du *chiasma optique* ; cet entre-croisement paraît être complet chez les oiseaux, chez les poissons, et en général chez les animaux dont les yeux sont placés latéralement et qui par suite ne paraissent pas jouir de la vision binoculaire (vision d'un

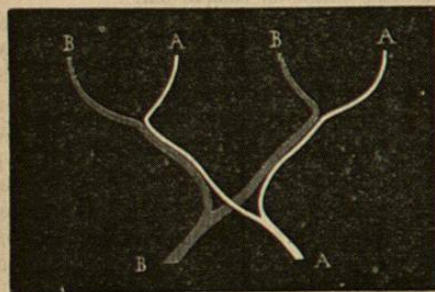


Fig. 20. — Chiasma des nerfs optiques.

même objet simultanément avec les deux yeux), mais chez l'homme et quelques mammifères (chats, singes) dont les deux yeux sont dirigés en avant et qui ont par suite la vision binoculaire, il n'y a que les parties internes des bandelettes optiques qui s'entre-croisent, comme le font déjà pressentir les simples recherches par dissection, et comme l'ont montré les

¹ Voy. sur cette question Mathias Duval, *Sur un cas d'absence des nerfs olfactifs* (Comp. rend. de la Soc. de biologie, 24 novembre 1883). — *Du degré d'atrophie des nerfs olfactifs compatible avec la persistance de l'olfaction chez l'homme* (Bulet. de la Soc. d'anthropologie, 1884, p. 829). Le professeur Testut a publié (*Traité d'anat.*, II, p. 677) un cas semblable à ceux relatés dans les notes ci-indiquées et arrive à la même interprétation que celle que nous avons proposée.