

larité, tant que le muscle sera sous la forme de repos, il tracera une ligne horizontale sur le cylindre; lorsqu'une excitation brusque (un choc) agira sur lui, il continuera un certain temps à tracer cette ligne droite, et la longueur tracée alors représentera graphiquement l'*excitation latente* (fig. 46 en 1, A, B); puis le muscle passant à la forme active, son extrémité inférieure tracera une ligne ascendante (fig. 46, en 1, B, C), qui représente le passage d'une

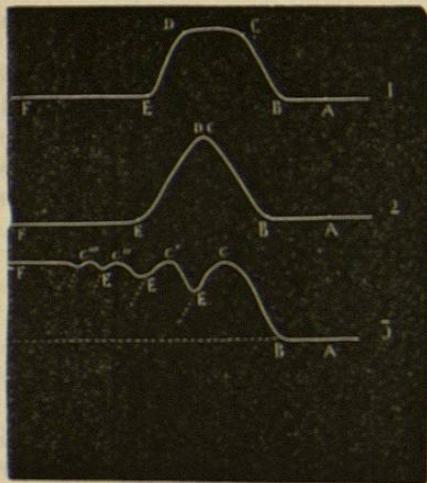


FIG. 46. — Tracés graphiques de la contraction musculaire*.

forme à l'autre; ensuite, au niveau qu'atteint cette ligne, nous pourrions obtenir une nouvelle ligne horizontale (CD), qui représentera le temps pendant lequel la forme active aura existé; puis enfin viendra une ligne descendante qui sera le graphique du retour

* Il faut lire ces tracés de droite à gauche : — 1. Analyse d'un tracé théorique de la contraction musculaire; — A, B, excitation latente; — B, C, ligne d'ascension; — C, D, ligne tracée pendant que dure la forme dite active; — D, E, ligne de descente et retour à la forme de repos (E, F).

2. Forme ordinaire d'une secousse : A, B, Excitation latente; — de B en CD, ascension ou passage de la forme de repos à la forme active; — celle-ci ne se maintient qu'un instant en DC, et aussitôt se produit la ligne de descente D E, ou retour à la forme de repos (EF).

3. Tétanos physiologique : A, B, Excitation latente; — B, C, ascension; — E, C, descente interrompue par une nouvelle ascension; les secousses ainsi produites successivement (c, c', c'', c'''), se succèdent ensuite assez rapidement pour se fusionner, de sorte que le muscle se maintient sous la forme active et trace la ligne F. — Les lignes ponctuées indiquent les descentes, ou retours à la forme de repos, qui se seraient produites, si de nouvelles excitations n'avaient forcé le muscle à tracer une nouvelle ligne d'ascension, avant même d'avoir achevé la ligne de descente de la secousse précédente.

à la forme du repos (D, E). C'est sur ce principe qu'on a construit les divers appareils appelés *myographes* (Helmholtz, Marey), et c'est ainsi qu'on obtient des *graphiques de la contraction musculaire* avec analyse de ces différents temps. Marey a réalisé les dispositions myographiques de manière à pouvoir opérer sur le muscle sans le détacher de l'animal; tel est l'appareil et l'installation représentés figure 47. La grenouille en expérience est fixée sur une planchette de liège au moyen d'épingles. Le cerveau et la moelle épinière de l'animal ont été préalablement détruits, afin de supprimer tout mouvement volontaire ou réflexe. Le tendon du muscle gastro-cnémien a été coupé et lié par un fil à un levier qui peut se mouvoir dans un plan horizontal: ce levier est attiré vers la grenouille dès que le muscle se raccourcit; puis, dès que la contraction cesse, il est ramené dans sa position primitive à l'aide d'un ressort. Enfin ce levier se termine, à son extrémité libre, par une pointe qui trace, sur un cylindre tournant recouvert de noir de fumée, des lignes brisées ou des ondulations correspondant au mouvement de va-et-vient du levier, c'est-à-dire aux alternatives de raccourcissement et de relâchement du muscle.

Par cette étude, à l'aide du myographe de Marey, on voit qu'en général l'*excitation latente* dure $1/60$ de seconde; que le raccourcissement atteint son summum au bout d'environ $1/6$ de seconde, et passe progressivement, au bout d'un temps à peu près égal, à l'état de repos. (Il est bien entendu que cette description est celle de ce qui se passe lorsqu'une excitation brusque, sans durée notable, un choc, par exemple, atteint le muscle. Voyez plus loin l'étude de cette *secousse* musculaire). Au lieu de mesurer le raccourcissement du muscle, on peut mesurer son épaisseur; c'est dans ce but que Marey a construit ses *pincettes myographiques* dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer ici; il nous suffira de dire qu'avec ces instruments on obtient le graphique du *gonflement*, et, par suite, de la contraction musculaire.

Si par ces moyens on étudie la contraction d'un muscle, succédant à une irritation brusque et courte (à un choc, par exemple), on voit sur le graphique la descente succéder immédiatement à l'ascension (fig. 46, en 2; D C), ce qui montre que la forme active n'a existé à son summum que fort peu de temps, puisqu'elle n'est pas représentée par une ligne, mais par un simple point de passage entre l'ascension et la descente. C'est ce qu'on a appelé la *secousse musculaire*. Mais si des excitations courtes et brusques se succèdent rapidement, on voit sur le graphique qu'une nouvelle contraction commence avant que la descente de la précédente soit achevée (fig. 46, en 3; c, c', c'', c'''), c'est-à-dire que le muscle, au

moment où il commençait à revenir vers la forme de repos, a de nouveau été sollicité à prendre la forme active; aussi ces demi-descentes, interrompues par une nouvelle ascension, sont-elles marquées sur le graphique par une série d'ondulations qui se rapprochent d'autant plus du niveau correspondant au summum de la forme active, que les excitations se sont succédé plus rapidement (fig. 46, en 3: ligne en F). Il est facile de concevoir que, si les excitations sont de plus en plus rapprochées, les ondulations pré-

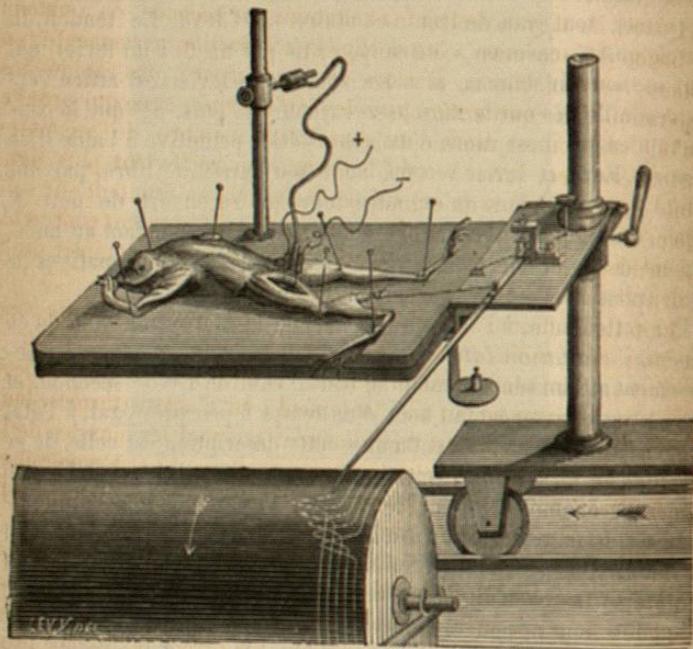


FIG. 47. — Myographe de Marey.

céderont de plus en plus petites, et finiront par se perdre (se fusionner) en une ligne droite, qui se produira tout le temps que ces excitations se succéderont avec la rapidité voulue: c'est que pendant tout ce temps le muscle se sera maintenu sous la forme active.

C'est ce maintien de la forme active, considéré comme le résultat d'une série de secousses ou convulsions fusionnées, qu'on a appelé le *tétanos physiologique* (Ed. Weber). Pour produire ce *tétanos physiologique*, il faut, en général, une trentaine d'excitations par seconde. Cette étude porte à croire que le muscle contracté, tel

qu'on l'observe, en général, sur l'animal vivant, ne se maintient ainsi un certain temps sous la forme active que par une série de secousses fusionnées; et, en effet, si l'on ausculte un muscle dans cet état, on entend un bruit, le *bruit ou ton musculaire*, dont la hauteur correspond à peu près à trente vibrations par seconde, et c'est précisément, on le voit, le nombre des excitations et, par suite, des secousses musculaires nécessaires pour le maintien de la forme active, ou *tétanos physiologique expérimental* (Wollaston, Helmholtz).

Quand, au moyen de trente excitations par seconde, on a obtenu la fusion des secousses, c'est-à-dire la contraction permanente (ou *tétanos physiologique*), si alors on rend encore plus rapides les excitations, *la contraction augmente d'énergie*, et ce qui prouve qu'elle se compose alors d'un plus grand nombre de secousses fusionnées, c'est que le ton ou bruit musculaire devient plus aigu, plus élevé. C'est ce qu'on vérifie facilement en écoutant sur soi-même le bruit du masséter plus ou moins *énergiquement* contracté. Le bruit du masséter, étudié dans le silence le plus complet de la nuit, peut ainsi s'élever d'une quinte (Marey).

La fatigue du muscle facilite la fusion des secousses, mais rend la contraction moins énergique (Marey).

Certains muscles striés présentent cette propriété particulière que leur secousse se fait très lentement; en d'autres termes, leur courbe de contraction est très allongée: tels sont les muscles de la tortue; aussi suffit-il de trois à quatre excitations par seconde pour amener, sur le muscle de tortue, le *tétanos physiologique*, c'est-à-dire la fusion de ces secousses à tracé allongé.

La fibre musculaire du cœur présente aussi une secousse allongée (Marey). Du reste le myocarde forme comme une transition entre les muscles striés et les muscles lisses, dont la secousse est très longue et ressemble, sur un graphique, à un tracé de *tétanos physiologique* (fusion de secousses plus ou moins nombreuses), mais bien ceux d'une secousse unique très lente à se produire. Cette manière de voir est surtout démontrée, grâce à l'étude de la *contraction induite par le muscle cœur*. Lorsqu'une patte galvanoscopique de grenouille (patte séparée de l'animal, et dont le nerf sciatique est mis à nu sur une certaine étendue) est mise en rapport avec une autre patte semblable, de telle sorte que le nerf de la seconde repose sur le muscle de la première, si cette première patte vient à se contracter, la seconde se contracte pareillement; c'est ce que Matteucci a désigné sous le nom de contraction

induite. (La contraction induite est due au changement de l'état électrique du muscle passant de l'état de repos à l'état actif, changement étudié ci-dessus sous le nom de *variation négative* (p. 144). Ce changement de l'état électrique excite le nerf qui repose sur le muscle qui est le siège de ce changement). Dans ce cas, une secousse unique de la patte inductrice n'amène qu'une secousse de la patte induite; le tétanos ou contraction de la première patte induit la contraction ou tétanos dans la seconde. Or, la systole cardiaque, dans des circonstances semblables, induit non pas la contraction ou tétanos, mais une simple secousse dans la patte dont le nerf est placé sur le cœur. Cette systole n'est donc elle-même qu'une secousse (Marey).

Force de la contraction. — Si un poids est attaché à l'extrémité du muscle au moment de la secousse ou pendant le tétanos physiologique, ce poids est soulevé, à moins qu'il ne soit trop considérable; c'est là ce qui constitue le travail du muscle; c'est ainsi qu'on mesure sa force.

La hauteur à laquelle un muscle peut élever un poids dépend de la longueur de ses fibres; elle nous permet de mesurer le travail accompli par un muscle, puisque ce travail est égal au poids multiplié par la hauteur dans l'unité de temps; mais ce qu'on doit entendre par sa *force de contraction* (*force musculaire absolue*) se mesure par le poids nécessaire à la neutralisation du mouvement et ne dépend que de l'étendue de la section transversale des muscles, ou du nombre des fibres qui le composent. En expérimentant sur les muscles de la grenouille, Rosenthal a ainsi trouvé que la force de contraction des muscles adducteurs de la cuisse de cet animal varie (pour l'unité de section transversale, c'est-à-dire pour 1 centimètre carré) entre 2 et 3 kilogrammes. Pour les jumeaux et soléaires de l'homme, elle serait de 5 à 8 kilogrammes pour chaque centimètre carré. L'expérience est très simple à faire sur l'homme. Une personne en expérience se tenant debout, on charge son corps de poids, jusqu'à ce que ceux-ci soient suffisants pour lui rendre impossible l'action de s'élever sur les orteils, en un mot, jusqu'à ce qu'il soit impossible au talon de quitter le sol. Il est évident qu'en cet instant le poids du corps, plus les poids additionnels, représentent la force, le poids nécessaire à la neutralisation du mouvement que tendent à produire les muscles du mollet quand on s'élève sur les orteils, ou mieux sur les extrémités des métatarsiens. La force absolue des muscles du mollet est donc égale à la valeur de ce poids divisée par la longueur de leur bras de levier (V. plus loin *Mécanique de squelette*; levier du deuxième genre); étant donné ensuite la section transverse moyenne de la masse musculaire du

mollet (jumeaux et soléaires), il est facile d'en déduire la force absolue de l'unité de surface de ces muscles.

Le chiffre de 5 à 8 kilogrammes pour les muscles de l'homme nous montre que ces organes constituent, au point de vue mécanique, des machines aussi puissantes que parfaites, et qui, en proportion de leur poids, relativement très faible, développent une force bien plus considérable qu'aucune des machines que nous pouvons construire. Ainsi une patte de grenouille peut soulever un kilogramme.

Il faut ajouter que la force musculaire présente des différences selon : 1° *L'énergie de l'excitant*; c'est ce qu'on observe en ayant égard même seulement à l'excitant *volonté*. Que notre volonté atteigne momentanément au degré le plus intense, sous l'influence d'une passion forte, et elle pourra communiquer aux muscles une augmentation de force considérable; il est évident que cela est dû à ce que le tétanos physiologique résulte de la fusion d'un plus grand nombre de secousses. 2° *L'état du muscle*. Un muscle longtemps en travail se fatigue; d'après ce que nous avons vu plus haut, on peut définir le plus haut degré de *fatigue* la perte passagère de l'excitabilité, par l'effet de la présence des produits de combustion (acide lactique, etc.) que le muscle a formés dans ses contractions précédentes. Et on a démontré, en effet, que certaines matières *fatiguent* les muscles (J. Budge) quand elles sont mises artificiellement en contact avec eux (injectées dans les vaisseaux du muscle); ce sont l'acide lactique et le phosphate acide de potasse. L'arrivée d'un alcalin neutralise ces effets et *rétablit* le muscle; c'est ce que fait normalement le sang (qui est alcalin). — Cet état de fatigue rend la période d'excitation latente plus longue, et les secousses moins hautes. Nous avons alors conscience, sur nous-mêmes, que pour produire le même degré de contraction nous sommes obligés de déployer un effort de volonté plus grand.

Théories de la contraction. — On est allé plus loin dans l'analyse intime du phénomène du passage de la forme de repos à la forme active, et on a cherché les modifications moléculaires de la fibre musculaire pendant ce phénomène.

La théorie qui expliquait la forme active par un plissement en zigzag de la fibre musculaire (Prévost et Dumas, 1823) ne peut plus être admise. Dans ces cas, la fibre musculaire, placée sur une lame de verre y adhérerait par sa gaine, de façon qu'après avoir pris sa forme active elle éprouverait de la difficulté à revenir à la forme de repos, ses adhérences la forçant à se plier en ligne brisée:

c'est alors seulement, par ce retour incomplet, qu'on observait la forme de zigzag.

Aujourd'hui on a reconnu (Weber, Aeby, Marey) que la fibre musculaire est, pendant la production d'une secousse, le siège d'une série d'ondes (*onde musculaire*), dont la présence produirait le raccourcissement du muscle et son gonflement transversal.

Et en effet, en se servant de *pincés myographiques* qui enregistrent le gonflement du muscle lors de sa contraction (V. p. 151), et en plaçant deux pincés de ce genre à une certaine distance l'une de l'autre sur la longueur du muscle, Marey a montré que, lorsqu'on excite l'une des extrémités du muscle, les deux pincés ne signalent pas en même temps le gonflement de celui-ci : celle qui est la plus proche de l'extrémité excitée entre la première en action

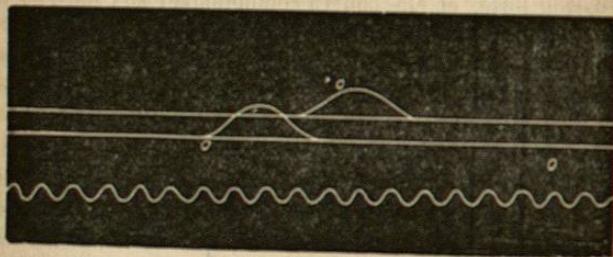


FIG. 48. — Graphique de la propagation de l'onde musculaire.

puis le gonflement est signalé par la seconde pince (fig. 48). Dans cette figure, le gonflement du muscle, c'est-à-dire le soulèvement de la pince terminée par un levier inscripteur, se traduit sur le tracé par une courbe de peu de durée ; on voit que l'une des courbes commence seulement au moment où l'autre finit. Le gonflement du muscle marche donc comme une *onde*, dont Marey a pu évaluer la vitesse à 1 mètre par seconde. Cependant Aeby a constaté que si, au lieu d'irriter le muscle par l'une de ses extrémités, on l'excite dans toute sa longueur en mettant chacune de ses extrémités en rapport avec l'un des fils du courant exciteur, ou bien si l'on excite le nerf moteur du muscle, les deux réactions données par les deux pincés myographiques sont exactement superposées, c'est-à-dire synchrones. Dans ce cas, la fibre musculaire se raccourcit donc dans tous les points à la fois.

Par un ingénieux dispositif expérimental, A. Bloch est arrivé à réaliser sur le muscle droit antérieur de la cuisse de l'homme l'expérience que Aeby et Marey ont faite sur un muscle détaché de l'animal, c'est-à-dire à enregistrer le gonflement musculaire sur

deux points de la longueur du muscle et à calculer ainsi la vitesse avec laquelle se propage l'onde musculaire correspondant à une contraction provoquée par l'excitation directe du muscle en un point de sa continuité. Pour cette vitesse, il trouve deux mètres par seconde, c'est-à-dire une valeur double de celle donnée, par Aeby et Marey, pour l'onde musculaire de la grenouille ; mais il ne faut pas oublier que ces deux derniers auteurs expérimentaient sur des muscles détachés ; de plus leurs résultats sont relatifs à des animaux à sang froid.

On a beaucoup étudié, en clinique, la contraction brusque du triceps crural, qui se produit, chez l'homme, quand on percute vivement le tendon rotulien, et on avait émis l'hypothèse qu'il s'agirait là d'une excitation directe et mécanique du muscle par l'ébranlement du tendon et la traction qu'il produit sur la partie inférieure du muscle. Mais en réalité il s'agit là d'un réflexe nerveux ; c'est le réflexe *patellaire* (*patella*, rotule). En effet A. Bloch a recherché ce qui se passe lorsque l'on percute le tendon rotulien dans les circonstances favorables à la production du phénomène patellaire : dans ce cas les soulèvements sont simultanés sur deux points de la longueur du muscle, c'est-à-dire qu'il n'y a pas progression d'une onde, mais que le muscle entre en contraction dans sa totalité. Ce fait est un argument dans le sens de l'explication du phénomène patellaire par une action réflexe, car s'il s'agissait d'une excitation des fibres inférieures des muscles cruraux, on constaterait, pour les régions éloignées de la rotule, un retard comparable à celui que présentent, dans les expériences par percussion de la cuisse, les points éloignés de l'endroit percuté ¹.

Lorsqu'on examine au microscope la patte d'une araignée, on voit très bien, à travers la carapace chitineuse, la contraction des fibres musculaires se montrer sous forme d'un gonflement local, qui progresse comme une vague, une onde, et cette progression est d'autant plus lente, plus facile à suivre, que, la patte étant détachée de l'animal, les muscles sont près de perdre leurs propriétés. Aussi dans beaucoup de muscles striés, au moment où ils commencent à mourir, quelque chose de semblable se manifeste-t-il à l'œil nu ; c'est ce que nous avons observé sur les muscles d'un décapité plus de trois heures après la mort : si l'on frappe vivement du dos d'un couteau le biceps, par exemple, on voit se former un gonflement le long de la ligne transversale selon laquelle l'instrument

¹ A. Bloch, *Expérience sur la contraction musculaire provoquée par une percussion du muscle chez l'homme* (*Journ. de l'anat. et de la physiol.*, janvier 1885).

a frappé le muscle; mais ce gonflement ne progresse pas le long du muscle; il y persiste dans le point où il est formé. C'est à ce phénomène remarquable que Schiff a donné le nom de *contraction idio-musculaire*.

Il s'agit donc, pour arriver au dernier terme de l'analyse de la contraction, de rechercher ce qui se passe dans les fibrilles (voir fig. 43) qui composent la fibre musculaire striée. Puisque la contraction du muscle consiste en un changement de forme, en un épaissement si bien révélé par l'onde musculaire, on doit s'attendre à trouver dans les fibrilles un changement correspondant.

A cet égard nous rappellerons brièvement, et à titre de simple curiosité historique la théorie de Rouget. Pour cet auteur la fibre musculaire, d'après les études faites sur le pédicule contractile des vorticelles, serait un vrai ressort en spirale qui, activement distendu pendant l'état de repos du muscle, revient passivement sur lui-même au moment de la contraction: Le style des vorticelles, dit Rouget, nous montre le principal organe de la locomotion d'un animal constitué par une fibrille unique. Quand l'animal est tranquille, le style est au maximum d'allongement et le corps aussi éloigné que possible du point d'attache et de refuge. Dans cet état, le filament central du style, la fibrille contractile est complètement étendue; elle n'est jamais droite cependant, mais présente constamment une torsion en spirale très allongée, comme un ruban tordu autour de son axe longitudinal et dont l'aspect rappelle exactement celui d'un ressort spiral de montre fixé et fortement tendu par ses extrémités. Aussitôt qu'un excitant mécanique, électrique, thermique, etc., atteint l'animal, cette spirale allongée, revenant brusquement sur elle-même, se transforme presque instantanément en un ressort en hélice d'une régularité parfaite, à tours très rapprochés, qui ne mesurent plus guère que le cinquième de la longueur du style au repos et dont le diamètre transversal s'est accru proportionnellement. Ainsi le raccourcissement ou l'allongement de l'organe contractile seraient donc dus au rapprochement et à l'écartement des tours d'un ressort en hélice.

Cette théorie, qui ne correspond pas avec la constitution réelle des fibrilles de la fibre musculaire striée, est également en désaccord avec les résultats d'autres recherches expérimentales, notamment avec les études de Ranvier sur le spectre musculaire (voy. p. 134). En effet ce dernier auteur a constaté que le spectre n'est point modifié dans un muscle lorsqu'il passe de l'état de repos à l'état de contraction et qu'il est maintenu tendu; cependant il présente alors tous les caractères du muscle contracté (ci-dessous *diminution d'épaisseur des disques épais*): le nombre des stries transversales dans une longueur donnée de muscle ne change donc point pendant l'activité du muscle (ce qui devrait arriver s'il s'agissait d'un ressort en spirale), car on sait que les spectres de diffraction sont d'autant plus étendus que le nombre de stries qui constituent un réseau est plus considérable dans une longueur donnée.

Par un autre procédé d'investigation (injections intestinales d'un liquide

fixateur pour fixer les fibrilles dans leur état de contraction), Ranvier a pu constater que, dans un muscle tétanisé tendu, les *disques épais* (voy. fig. 43, p. 134) sont diminués, tandis que les espaces clairs et les disques minces ont acquis une plus grande longueur, d'où il conclut que les disques épais sont les parties contractiles de la fibre musculaire, tandis que les disques minces et les espaces clairs jouent le rôle de corps élastiques. Ces résultats sont d'accord avec les données de Marey sur l'importance de l'élasticité pour le travail utile des muscles.

Quoi qu'il en soit des phénomènes intimes de la contraction de la fibre musculaire, et en attendant ce que les observations microscopiques du muscle vivant pourront encore nous révéler à cet égard, ce qui nous paraît certain, c'est qu'il faut, comme nous l'avons déjà dit, ranger le changement de forme du muscle dans une classe générale de phénomènes physiologiques. Nous savons qu'une des propriétés essentielles des cellules, du protoplasma, est de pouvoir changer de forme (V. *Mouvements du protoplasma*, p. 8): les fibres musculaires dérivent des cellules, et leur contenu a conservé à un haut degré cette propriété, comme, du reste, les autres propriétés précédemment étudiées (élasticité, pouvoir électro-moteur, échanges chimiques, etc.). Seulement cette propriété de changer de forme se trouve, dans la fibrille musculaire, d'après les expériences de Ranvier, spécialisée dans une partie de cette fibrille, dans le disque épais; tandis que l'élasticité réside spécialement dans les espaces clairs et les disques minces.

Sensibilité du muscle. — Les muscles sont peu ou pas sensibles; mais ils possèdent une sensibilité particulière, le *sens musculaire*, dont nous parlerons plus loin avec détail (V. chap. des ORGANES DES SENS: *sens du toucher*). Nous dirons seulement ici que cette sensibilité, qui est l'impression du muscle agissant, nous fait apprécier l'intensité et la rapidité de contraction de chaque muscle; c'est ainsi qu'elle nous permet de juger de la lourdeur d'un poids en le soulevant, etc.

Muscles striés pâles et foncés. — Avant de passer à l'étude des muscles lisses, caractérisés par la lenteur de leur contraction, signalons ce fait que tous les muscles striés n'ont pas une contraction également rapide. Ranvier, sur le lapin, Arloing sur les oiseaux et quelques poissons, ont reconnu l'existence de deux variétés de muscles striés, l'une pâle, l'autre foncée. La fibre pâle se fait remarquer par une striation très nette et très serrée et par la rareté des noyaux; la fibre foncée se fait remarquer par une striation transversale un peu grenue, et par l'abondance des noyaux. Physiologiquement, d'autre part, le muscle pâle se distingue du muscle foncé par la rapidité avec laquelle il obéit aux excitations, par la dissociation des secousses qui forment le tétanos et par la brusquerie de

son relâchement. En un mot le muscle foncé est un organe de contraction soutenue, le muscle pâle un organe de contraction vive, mais passagère.

III. — MUSCLES LISSES

A. Composition histologique. — Les muscles lisses sont constitués par des éléments qui tantôt présentent la forme d'une cellule fusiforme (éléments contractiles de la tunique moyenne des artères), tantôt celle d'une fibre qui ne paraît être autre chose que la cellule précédente dont les dimensions longitudinales sont devenues très considérables par rapport aux dimensions transversales (muscles lisses du tube digestif, par exemple). Aussi donne-t-on aux éléments anatomiques du muscle lisse le nom de *fibres-cellules*.

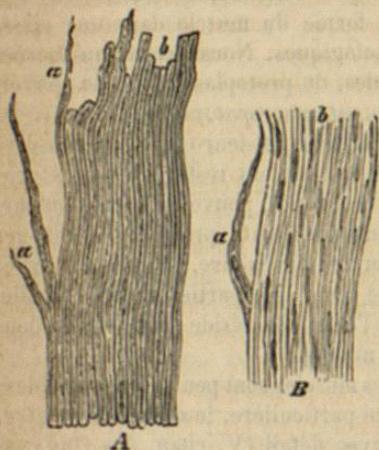


FIG. 49. — Muscles lisses de la vessie*.

Quoique ces fibres paraissent rubanées, il est facile de se convaincre, par l'inspection de leur coupe (sur du muscle lisse durci par l'acide chromique), que leur forme est celle d'un prisme.

On n'a pas démontré l'existence d'une membrane d'enveloppe autour des fibres musculaires lisses; du reste, nous avons vu précédemment que les fibres striées du cœur étaient également dépourvues de myolemme. Cependant la couche superficielle de la substance des fibres lisses est plus ferme que les parties sous-jacentes, lesquelles sont formées dans toute la masse par une substance albuminoïde transparente et presque amorphe, si ce n'est dans la partie la plus large, où cette substance paraît plus ou moins granuleuse. Au centre de cette partie granuleuse, on aperçoit un noyau dont la forme est tout à fait caractéristique des fibres musculaires lisses. Ce noyau, en effet, est allongé en forme de bâtonnet (fig. 49, B); sa largeur

* A, Avant l'action de tout réactif; — B, après l'action de l'acide acétique dilué; — a, a, a, fibres isolées; — b, b, fibres restées accolées les unes aux autres par leurs bords.

est de 2 à 4 millièmes de millimètre, et sa longueur de 15 à 30 millièmes de millimètre, c'est-à-dire qu'il est souvent dix fois plus long que large. Il est orienté de telle sorte que sa longueur correspond au grand axe de la fibre lisse; aussi sa présence est-elle suffisante pour permettre de conclure à celle de la fibre musculaire lisse, ce qui arrive lorsque, par exemple, on examine, sans dissociation préalable, un lambeau de muscle lisse que l'on traite par l'acide acétique dilué; dans ce cas, en effet, le tissu devient transparent (B, fig. 49) et il est difficile de distinguer les bords des fibres musculaires, mais le noyau devient très évident, et sa direction même permet de reconnaître dans quel sens les fibres sont disposées. Par l'action continue de l'acide acétique, ces noyaux prennent facilement une forme ondulée, mais leurs bords restent toujours très nets.

Les fibres musculaires lisses, ou fibres-cellules, paraissent se former par une transformation très simple des cellules embryonnaires. Ces cellules, sans paroi propre, s'allongent en s'effilant à leurs deux extrémités, en même temps que leur protoplasma se transforme en substance musculaire et que leur noyau s'allonge en bâtonnet.

B. Propriétés et fonctions. — La physiologie du muscle lisse, comparée à celle du muscle strié, est dominée par ce fait que, dans le premier, le passage de l'état de repos à l'état actif se fait avec une lenteur relativement très grande; après l'application d'un excitant qui met en jeu la contractilité, il s'écoule un temps considérable avant que le muscle se contracte. En un mot, l'*excitation latente* (V. p. 149) est de longue durée. La contraction, une fois établie, présente aussi une longue durée: l'analyse myographique, surtout par l'étude de la contraction induite, montre que la contraction du muscle lisse est une simple *secousse* (p. 153); il n'y a donc pas à parler de tétanos physiologique pour les muscles lisses. La forme dite *péristaltique* est la forme la plus ordinaire de ces contractions, c'est-à-dire que, ainsi que l'ont fait observer avec soin Onimus et Legros, l'excitation, au lieu de rester localisée à la fibre excitée, se propage directement aux fibres voisines et marche ainsi sous une *forme vermiculaire*, c'est-à-dire en rappelant les gonflements successifs d'un vers qui marche (V. *Physiologie de l'intestin*, pour l'analyse complète du *péristaltisme* produit par des fibres musculaires circulaires et longitudinales). Ce fait peut tenir à la présence des plexus et ganglions intra-musculaires, qui jouent peut-être le rôle de petits centres réflexes propagateurs du mouvement vermiculaire.

Les *propriétés générales* des muscles lisses sont de même ordre que celles des muscles striés; ces muscles sont également élastiques et extensibles: ainsi l'intestin, la vessie et même l'utérus se laissent dilater à un degré extrême; mais l'excès de dilatation en produit facilement la paralysie et en facilite la déchirure.

La physiologie expérimentale n'a actuellement que peu de données relativement aux diverses propriétés des muscles lisses, telles que *pouvoir électro-moteur, nutrition, phénomènes chimiques, sens musculaire, etc.*

La contractilité des muscles lisses présente d'abord à signaler ce fait capital, qu'elle n'est pas mise en jeu par la *volonté*; ce sont des *muscles involontaires*, entrant normalement en jeu par le fait d'innervation réflexe. Aussi ces muscles lisses sont-ils distribués dans des appareils soustraits à l'influence de la volonté (intestin, vaisseaux, etc.), dans les appareils de la vie de nutrition (vie organique, *système musculaire de la vie organique* de Bichat, par opposition aux muscles striés formant le *système nerveux de la vie de relation*). Quant aux excitants, que l'on peut faire agir directement sur le muscle ou par l'intermédiaire des nerfs, ils sont de même ordre que ceux du muscle strié, mais présentent, dans leur mode d'action, quelques particularités que nous signalerons rapidement.

D'après Legros et Onimus, tandis que pour les muscles striés l'*excitation électrique* des nerfs moteurs du muscle produit plus d'effet que celle du muscle lui-même, il se présenterait une différence de sens inverse pour les muscles lisses. D'après ces mêmes physiologistes, lorsqu'on fait agir sur des muscles lisses les deux pôles d'un courant d'induction, en plaçant ces pôles à une certaine distance l'un de l'autre, au lieu de voir le muscle se contracter dans toute son étendue (comme pour le muscle strié), on observe, par exemple sur le tube intestinal, qu'il n'y a contraction que dans les points en contact avec les pôles électriques; cela tient peut-être à ce que la contraction se propage lentement dans la longueur de la fibre lisse, ou bien à ce que l'on agit plutôt sur les plexus et les ganglions nerveux intra-musculaires que sur le muscle lui-même. Un fait plus singulier encore, et auquel doit certainement être attribuée cette dernière interprétation, est celui signalé par Legros et Onimus relativement à l'action des courants continus: par l'application de ces courants sur les organes qui jouissent de mouvements péristaltiques (intestin), on observerait des effets différents selon le sens du courant: lorsque celui-ci suit la direction des contractions péristaltiques normales, il y aurait relâchement; avec le courant de sens contraire, il y aurait contraction.

La chaleur, le froid, c'est-à-dire un changement brusque de température, excite également la contraction des muscles en général; mais si la variation de température est lente et ne s'éloigne pas beaucoup de la chaleur normale, les muscles striés ne manifestent aucune réaction, tandis que les muscles lisses se contractent. C'est

ainsi qu'il faut comprendre les dénominations de *muscles thermosystaltiques* appliquées aux fibres lisses, et de *muscles athermosystaltiques* appliquées aux fibres striées; c'est ainsi que les fibres lisses du dartos, et en général celles de la peau, se contractent par le contact d'un milieu froid, et notamment par l'immersion dans l'eau froide: c'est ainsi que l'on voit les parois intestinales d'un animal sacrifié et ouvert, présenter des mouvements péristaltiques très accentués soit par le contact de l'air froid, soit par celui de l'eau chaude. Il suffit d'eau à 20 degrés sur un animal mort depuis quelques instants et déjà refroidi. La lumière elle-même est un excitant des muscles, mais seulement des muscles lisses (expériences de Brown-Séguard sur des yeux de grenouille et d'anguille; mouvements de l'iris).

Comme excitants directs des fibres musculaires lisses, excitants qui agiraient sur ces fibres à l'exclusion des fibres striées, on a cité divers agents, dont l'action est encore très contestable à ce point de vue, car elle paraît se produire plutôt par l'intermédiaire du système nerveux. Nous citerons l'acide carbonique, d'après Brown-Séguard; le seigle ergoté, d'après Holmes; la quinine, l'atropine, d'après divers expérimentateurs; mais Vulpian a montré combien étaient peu précises nos notions théoriques sur le mode d'action de ces diverses substances.

Nous manquons de données précises sur le *travail musculaire*, sur la *fatigue musculaire* des muscles lisses. Mais leur entrée en *rigidité cadavérique* a lieu comme pour les muscles striés; on l'observe sur les muscles de la peau, sur les petits faisceaux annexés aux follicules pileux et elle se traduit par le phénomène de *chair de poule post mortem*. Sur les suppliciés, Ch. Rolin a observé que l'état de chair de poule se produit, par rigidité des muscles de la peau, de trois à sept heures après la mort.

Les muscles lisses de l'appareil de la vie de relation chez les invertébrés présentent des propriétés bien différentes de celles classiquement connues pour les muscles lisses des vertébrés. D'abord ils sont soumis à l'influence de la volonté; puis ils ne sont pas thermosystaltiques et leur irritabilité est aussi grande que celle des muscles striés. Ainsi les muscles lisses du poulpe réagissent aux mêmes excitants et leur contraction est plus rapide et plus brève que celle des muscles rouges du lapin. De même pour la période latente. On peut donc dire qu'il n'existe pas de différence essentielle entre la physiologie des muscles lisses et celle des muscles striés, les muscles lisses arrivant, dans certaines conditions, à égaler les muscles striés et même à les surpasser quant à leurs propriétés contractiles¹.

¹ H. de Varigny, *Sur quelques points de la physiologie des muscles lisses chez les invertébrés* (Comp. rend. Acad. des sciences, 2 mars 1885).

Les différences classiquement admises entre le mode de fonctionnement des muscles striés et celui des muscles lisses tiendraient en grande partie à leur mode d'innervation; à cet égard Ranvier arrive en définitive à la formule suivante: « On ne doit pas chercher la définition anatomique d'un appareil musculaire de la vie organique dans la structure des éléments musculaires qui le composent, mais dans la disposition des nerfs qui s'y rendent. La disposition plexiforme (avec renflements ganglionnaires) de ces nerfs, avant d'arriver à leur terminaison ultime, caractérise un muscle de la vie organique. Dans les muscles de la vie animale, au contraire, les fibres nerveuses se rendent directement aux éléments musculaires auxquels elles sont destinées. »

IV. CELLULES CONTRACTILES

Les diverses propriétés des *cellules contractiles* se rapprochent tout à fait de celles que nous avons étudiées dans les cellules en général; il en est ainsi en particulier de leur faculté de changer de forme. Cette propriété étant commune à toutes les masses de protoplasma, nous ne pouvons faire ici allusion, après avoir parlé du muscle proprement dit, qu'aux *cellules contractiles* spécialement utilisées par l'économie au point de vue de leur *contractilité* ou *irritabilité*. Or, ces éléments sont presque uniquement développés dans les parois des artères et surtout des petites artères; c'est donc en faisant l'étude des petits vaisseaux (V. *Circulation*) que nous devrons étudier les fonctions de ces formes musculaires embryonnaires.

Parmi les mouvements produits par les cellules, il y a encore les *mouvements des cils vibratiles*; nous en parlerons à propos des épithéliums cylindriques qui présentent ce revêtement ciliaire.

Nous nous arrêterons seulement ici sur les mouvements ou contractions de certaines cellules pigmentées (*chromoblastes*) qu'on rencontre dans la peau de différents animaux, et dont les changements de forme ou de situation, sous l'influence de phénomènes nerveux réflexes, produisent des changements remarquables de couleur (caméléon). Cette question, si intéressante au point de vue de la physiologie générale, a été étudiée particulièrement par G. Pouchet et par P. Bert¹. Il résulte des observations de ce dernier physiologiste que les couleurs et les tons divers que prennent les caméléons sont dus au changement de lieu des corpuscules colorés, qui, suivant qu'ils s'enfoncent sous le derme, qu'ils forment un fond opaque

¹ P. Bert, *Sur le mécanisme et les causes des changements de couleur chez le caméléon* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 22 novembre 1875).

G. Pouchet, *Des changements de coloration sous l'influence des nerfs* (Journ. de l'anat. et de la physiol., janvier et mars 1876).

sous la couche cérulescente, ou qu'ils s'étalent en ramifications superficielles, laissent à la peau sa couleur jaune, ou lui donnent les couleurs verte et noire.

Les chromoblastes, formant, comme éléments anatomiques, une variété parmi les éléments du tissu conjonctif, sont doués de mouvements amiboïdes; l'électricité, le système nerveux, l'approche de la mort influencent ces mouvements. Dans les conditions normales, les changements de couleur produits par l'état d'expansion ou de retrait des diverses sortes de chromoblastes ont en général pour résultat d'harmoniser le ton de l'animal avec celui du fond, mais parfois aussi de produire un véritable changement de livrée, certaines parties du corps devenant plus claires ou plus foncées sur un fond déterminé.

Les mouvements de ces corpuscules sont commandés par deux ordres de nerfs dont les uns les font cheminer de la profondeur à la surface, les autres produisent l'effet inverse. Les nerfs qui font refluer les corpuscules colorés sous le derme ont les plus grandes analogies avec les nerfs vaso-constricteurs; comme eux ils suivent le trajet des nerfs mixtes des membres et du grand sympathique du cou; comme eux ils ne s'entrecroisent point dans la moelle épinière; comme eux ils ont, pour la tête, leur origine au commencement de la région dorsale; comme eux ils possèdent un centre réflexe très important dans la moelle allongée. Les nerfs qui amènent les corpuscules vers la surface sont comparables aux nerfs vaso-dilatateurs; mais, si l'on est forcé d'admettre leur existence, il est difficile de dire quelque chose de bien net sur leur distribution anatomique et leurs rapports avec les centres nerveux; très probablement ils traversent des cellules nerveuses avant de se rendre aux corps colorateurs.

Chaque hémisphère cérébral commande, par l'intermédiaire des centres réflexes, aux nerfs colorateurs des deux côtés du corps; mais il agit principalement sur les nerfs analogues aux vaso-constricteurs de son côté, et sur les nerfs analogues aux vaso-dilatateurs du côté opposé.

L'empoisonnement par le curare ne paraît pas modifier sensiblement la fonction chromatique. La morphine ne donne pas de résultats plus concluants. La strychnine paraît avoir pour action marquée d'activer les changements de coloration. Mais les résultats les plus remarquables sont dus à l'action de la santonine. Cette substance, du moins chez les crustacés, provoque une dilatation considérable des chromoblastes. Ainsi le seul agent toxique qui agisse nettement sur la fonction chromatique est précisément une substance qui a sur les fonctions du nerf optique une action bien connue. Il y a donc un rapport entre les poisons de la rétine et le système anatomique des chromoblastes, de même qu'il y a un rapport entre l'état de perfection de ces éléments transformés en chromatophores chez les céphalopodes, et le volume de l'appareil de la vision chez les mêmes animaux.

RÉSUMÉ. — Il y a deux espèces de muscles: les muscles *striés* et les muscles *lisses*.

Les muscles *striés* sont bien nommés, car ils présentent des *striations transversales*, qui, loin de résulter d'artifices de préparation, existent

même sur le vivant, comme le prouve l'expérience du *spectre musculaire* et la constitution intime des fibrilles (*disques clairs et disques sombres*, voir fig. 43).

Le muscle est *très élastique*; cette élasticité diffère de celle des fibres élastiques en ce qu'elle dépend de la nutrition du muscle.

Quant à la *tonicité* ou *tonus musculaire*, il est un effet de l'innervation; c'est un *acte réflexe* dans lequel les nerfs moteurs, la substance grise de la moëlle et les nerfs sensitifs sont en jeu.

Le muscle en passant à l'*état actif* change de *forme*, mais non de *volume*; il gagne en largeur ce qu'il perd en longueur. Si le muscle contracté sur le vivant est dur et résistant, c'est qu'il ne peut réaliser (vu ses insertions) le raccourcissement complet, la forme globuleuse qui le caractérise à l'état actif.

Dans le muscle à l'état actif, les combustions sont beaucoup plus considérables; la réaction des muscles devient alors acide (acide sarcolactique); sa température s'élève, et le sang veineux qui en sort est pauvre en oxygène et riche en acide carbonique.

La *chaleur* produite par le muscle actif se dégage en partie à l'état de chaleur, et se transforme en partie en travail mécanique (équivalent mécanique de la chaleur).

Les *combustions musculaires* (sources du travail mécanique) se font essentiellement aux dépens des aliments hydrocarburés (expérience de Fick et Wislicenus; études plus récentes de Chauveau: consommation de glycose).

La *rigidité cadavérique* est due à la coagulation de la fibre musculaire (musculine); elle se manifeste d'un quart d'heure à sept heures après la mort, en commençant par les muscles des mâchoires, et dure d'autant plus longtemps qu'elle commence plus tard.

Par une excitation brusque et courte (un choc) et par l'inscription à l'aide des *appareils myographiques* (*myographe* de Marey), on obtient ce qu'on appelle la *secousse musculaire* (excitation latente, raccourcissement et retour à la forme primitive); par des excitations très rapprochées, on obtient la *fusion de ces secousses*, c'est-à-dire le *tétanos physiologique* ou contraction proprement dite. Il faut environ trente excitations par seconde pour produire ce *tétanos physiologique*.

Le mécanisme intime de la contraction paraît être représenté par un gonflement de la fibre, gonflement qui progresse sur toute sa longueur comme une vague (*onde musculaire* de Aeby et de Marey); dans la fibrille on constate alors que le *disque épais* est la seule partie qui change de forme; ce disque diminue d'épaisseur; c'est en lui que s'est spécialisée la propriété contractile du protoplasma; les autres parties (disque mince et espaces clairs) sont seulement élastiques.

La physiologie des *muscles lisses* se résume en ce que leur contraction est *involontaire et lente*; l'*excitation latente* dure longtemps. Il n'y a pas pour eux de *tétanos physiologique*, car leur contraction, quelle que soit sa durée, représente une seule secousse et non une série de secousses fusionnées. Les muscles lisses réagissent aux mêmes *excitants* que les muscles striés; ils sont, de plus, *thermosystaltiques*; ils présentent éga-

lement le phénomène de la *rigidité cadavérique* (ex.: *chair de poule post mortem*). Les muscles lisses de certains invertébrés sont très analogues par leurs propriétés physiologiques aux muscles striés.

V. ANNEXES DU SYSTÈME MUSCULAIRE

(TISSU CONJONCTIF, OS, TENDONS
MÉCANIQUE ANIMALE, LOCOMOTION, ETC.)

Mécanique générale des muscles. — La fibre musculaire, en changeant de forme, joue dans l'économie le rôle essentiel de source de travail et de mouvement. Elle est à cet effet en rapport avec d'autres organes, pour produire un travail mécanique utile. Sous

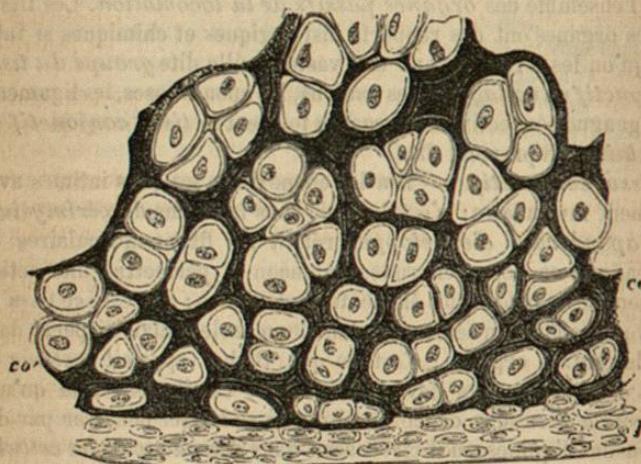


FIG. 50. — Coupe d'un cartilage diaphysaire*.

ce point de vue, elle présente deux dispositions différentes: elle opère par *pression* ou par *traction*.

Dans le premier cas (*pression*), les éléments musculaires sont disposés sous forme d'anses ou d'anneaux, ou même de poches membraneuses, de façon à comprimer dans tous les sens les organes qu'ils circonscrivent. Sur ce type sont construits les sphincters, les canaux musculaires (pharynx, œsophage), le cœur, ainsi que tous les *organes creux contractiles*. La presque totalité des muscles de la *vie organique* (muscles lisses) présente cette disposition. Il sont chargés le plus souvent de faire progresser, dans l'intérieur des

* *c'c'*. Cartilage calcifié; — *c, c'*, les sels calcaires commencent seulement à se déposer; — *p*. péricondre. — Grossiss., 550 diam. (Virchow, *Pathologie cellulaire*).