

# PHYSIOLOGIE DES MUSCLES

ET

## DES NERFS DU HOMARD,

PAR

MM. L. FREDERICQ et G. VANDEVELDE.

---

### INTRODUCTION.

---

On n'arrivera à pénétrer plus avant dans le secret de la physiologie des nerfs et des muscles qu'en combinant les résultats obtenus par les méthodes d'investigation chimique, physique et histologique. Or, pour les muscles striés, les résultats fournis par la chimie et la physique ont été obtenus par l'étude exclusive des muscles de vertébrés. Au contraire, les recherches sur la structure et sur les changements que le microscope révèle pendant la contraction n'ont été jusqu'ici faites avec quelque succès que pour les muscles d'articulés. Les muscles striés des articulés diffèrent cependant sous certains rapports (1) de ceux des vertébrés : l'on ne peut donc utiliser directement pour la physiologie de nos muscles et de ceux de la grenouille les données si intéressantes qu'a fournies, dans ces dernières années, l'étude microscopique de la contraction, notamment le phénomène de l'inversion du strié. Cette lacune si regrettable peut

---

(1) Les éléments ou segments musculaires sont deux ou trois fois plus grands chez les articulés que dans les muscles striés des vertébrés. Voir : *Léon Fredericq. Note sur la contraction des muscles striés de l'hydrophile*, BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE BRUXELLES, 1876.

être comblée de deux façons : 1° par une étude plus approfondie de l'histologie des muscles striés des vertébrés. Cette étude présente de grandes difficultés en raison des faibles dimensions des éléments musculaires; 2° en appliquant aux muscles des articulés les méthodes à l'aide desquelles tant de belles découvertes ont été réalisées dans la physiologie des muscles de grenouille.

Dans le présent travail, nous étudions quelques-unes des propriétés des muscles et des nerfs d'un articulé de grande taille, le homard. Toutes nos expériences ont été faites pour ainsi dire en même temps sur le homard et sur la grenouille. Les résultats obtenus sur cette dernière ont toujours servi à contrôler la rigueur de nos méthodes de recherche.

Les animaux sur lesquels nous avons opéré n'avaient en général séjourné qu'un petit nombre d'heures hors de l'eau. L'un de nous allait les choisir à Ostende et les rapportait immédiatement à Gand au laboratoire de physiologie de l'Université. Le voyage dure environ deux heures et demie (en y comprenant le trajet entre le parc aux homards et la station du chemin de fer à Ostende — et le trajet entre la station de Gand et le laboratoire de physiologie). Nous avons également utilisé quelques homards provenant du marché de Gand.

Enfin nous avons répété ces expériences au laboratoire de zoologie expérimentale de Roscoff.

Nous exposerons nos recherches dans l'ordre suivant :

1<sup>re</sup> PARTIE. — *Muscles.*

- § I. Excitants de la contractilité.
- § II. Phénomènes mécaniques de la contraction. Secousse. Tétanos.  
Onde de contraction. Changement de volume.
- § III. Phénomènes thermiques de la contraction.
- § IV. Phénomènes chimiques de la contraction.
- § V. Phénomènes électriques de la contraction.

2<sup>de</sup> PARTIE. — *Nerfs.*

- § VI. Excitants des nerfs.
- § VII. Courant nerveux.
- § VIII. Vitesse de propagation de l'excitation nerveuse motrice.

## PREMIÈRE PARTIE.

### Muscles.

#### § 1<sup>er</sup>. — EXCITANTS DE LA CONTRACTILITÉ.

Les muscles du homard sont, en général, susceptibles de passer de l'état de relâchement à celui de contraction sous l'influence des mêmes agents ou excitants que les muscles de grenouille. Ce sont :

1° L'action du nerf moteur stimulé par la volonté de l'animal ou par l'intervention de l'expérimentateur. Nous l'étudierons à propos de la physiologie des nerfs. Le curare empêche cette action.

2° L'électricité sous forme de chocs d'induction, de rupture ou de fermeture du courant constant et peut-être aussi le passage du courant constant.

3° La chaleur, (l'approche brusque d'un corps métallique chauffé au rouge), a une action bien moins marquée.

4° Les violences mécaniques : section, piqûre, choc, froissement entre les mors d'une pince, etc.

5° Le contact avec certaines substances (excitants chimiques) : solution saturée de chlorure de sodium, acide chlorhydrique, potasse caustique provoquent un violent tétanos. Nous avons eu soin d'expérimenter l'action de ces substances sur des

muscles fixés dans le myographe. Les contractions produites ainsi constituent un tétanos parfait.

L'exposition à l'air d'un muscle donne souvent lieu à des contractions et doit peut-être se ranger dans cette catégorie d'excitants chimiques.

Nous ne sommes pas parvenus à provoquer des contractions par les vapeurs d'ammoniaque ni par le contact avec l'ammoniaque liquide.

## § II. — PHÉNOMÈNES MÉCANIQUES DE LA CONTRACTION.

Le muscle qui se contracte tend à rapprocher ses points d'attache en même temps qu'il augmente en diamètre : il se raccourcit et s'épaissit. Il faut tenir compte également du travail produit, des changements dans l'élasticité, le volume, etc.

*Raccourcissement.* — On observe ici les deux formes classiques de contraction, la secousse et le tétanos. Nous les avons étudiées au moyen de la méthode graphique.

Un muscle long (1) est tendu horizontalement sur la plaque de liège de notre myographe : il est fixé à l'aide d'une pince ou simplement d'une forte épingle par l'une de ses attaches, l'autre est reliée par un petit crochet au levier enregistreur de Marey (longueur 12 centimètres), mobile dans un plan horizontal autour d'un axe vertical. Muscle et levier sont maintenus à un certain degré de tension par un petit ressort à boudin horizontal situé sensiblement dans le prolongement de l'axe du muscle ou par un fil auquel est suspendu un poids (5 à 10 grammes) et qui glisse sur une petite poulie de renvoi.

---

(1) Le muscle le plus propre à cette étude est celui que Milne Edwards a figuré planche 13, figure 1, sous le nom de *premier muscle extenseur de l'abdomen* dans son *Histoire naturelle des crustacés*, vol. I<sup>er</sup>, p. 153. Paris, 1857. Suites à Buffon. On le détache sur l'animal vivant en ayant soin de laisser adhérente à chacune de ses deux extrémités une petite portion de carapace.

L'appareil récepteur est le cylindre enregistreur de Marey placé horizontalement (axe rapide faisant un tour en une seconde et demie). Le style de notre levier inscripteur écrit sur un papier très-lisse (papier porcelaine à l'acétate de plomb) légèrement enfumé. La vitesse de rotation du cylindre est contrôlée par un chronographe inscrivant cent ou deux cent cinquante vibrations doubles par seconde (signal Marcel Desprèz et diapasons interrupteurs du courant électrique).

Nous excitons le muscle par l'électricité. Deux électrodes en platine fixés au myographe sont en contact avec les deux extrémités du muscle : ils sont reliés à la bobine induite du chariot de du Bois-Reymond alimenté par une pile composée de trois éléments (zinc, charbon, acide sulfurique dilué) disposés en tension. Une clef est intercalée dans le circuit.

*Secousse musculaire.* — Une disposition spéciale (voir plus loin la figure pour la mesure de la vitesse de propagation de l'influx nerveux) nous permet de fermer et d'interrompre le courant à un instant précis correspondant toujours à la même phase de rotation du cylindre enregistreur. Nous avons fixé au bord du cylindre une petite tige métallique polie (aiguille d'acier). Un support massif placé dans le voisinage porte une seconde aiguille d'acier également horizontale formant avec la première un angle droit. L'un des fils de la pile est relié au cylindre et, par conséquent, à la première aiguille, l'autre à la seconde aiguille. A chaque tour du cylindre, les deux aiguilles se touchent et le courant passe. Nous pouvons, en déplaçant plus ou moins la seconde aiguille, faire varier la durée du contact depuis quelques centièmes de seconde jusqu'à un millième de seconde. Nous pouvons donc exciter le muscle de deux façons : par un courant constant de très-courte durée (un millième de seconde ou davantage) ou par deux chocs d'induction très-rapprochés. La secousse produite de cette façon donne un graphique tout à fait semblable à celui que l'on obtient par une seule secousse d'induction; elle offre l'avantage de permettre l'étude de la période d'énergie latente.

La figure 1 représente deux graphiques superposés de secousse musculaire obtenus de la façon suivante :



Fig. 1. Graphiques de secousse musculaire. Centièmes de seconde.  
Myographe à poids. Vitesse maximum du cylindre.  
AB période d'énergie latente; BC période d'énergie croissante;  
CD période d'énergie décroissante.

Le muscle étant fixé dans le myographe, comme il a été dit, nous déterminons au préalable la position qu'occupe la pointe écrivante du myographe au moment du début de l'excitation. A cet effet, nous faisons lentement tourner le cylindre enregistreur à la main, de façon à amener les deux aiguilles d'acier en contact. A ce moment, le circuit se ferme, une secousse d'induction traverse le muscle qui se raccourcit et la plume écrivante trace le trait AZ qui s'élève de l'abscisse horizontale et nous servira de point de repère. Nous interrompons la communication entre les électrodes excitateurs du muscle et la bobine et nous abandonnons le cylindre à son mouvement de rotation. Quand il a fait quelques tours et que nous jugeons sa vitesse normale et uniforme, nous ouvrons la clef de façon à permettre à l'excitation électrique d'agir sur le muscle qui se contracte lors de chaque contact passager des deux aiguilles d'acier, c'est-à-dire à chaque tour du cylindre. Nous avons arrêté le cylindre au bout de deux tours, nous avons obtenu deux graphiques superposés.

Le chronographe inscrit à côté de nos courbes une série de zigzags dont chacun (de *a* en *a'*) représente un centième de seconde. Les graphiques de la figure 1 ont été choisis parmi les plus courts que nous ayons obtenus; ils rappellent par la forme et la durée ceux que fournit un muscle gastrocnémien de grenouille placé dans les mêmes conditions : de A en B, stade d'énergie latente dont la durée est comprise entre un cinquantième et un centième de seconde; de B en D, énergie croissante, représentée

par une portion de courbe concave, puis convexe; de D en C, énergie décroissante, courbe convexe, puis concave allant rejoindre l'abscisse (1).

La durée de l'énergie latente est d'un peu moins d'un et demi centième de seconde chez un muscle qui a toute sa vigueur. La fatigue a pour effet de l'allonger: elle peut aller alors à deux, même à trois centièmes de seconde.

La durée totale de la secousse varie dans des limites beaucoup plus larges: la fatigue a pour effet de diminuer l'énergie de la contraction, c'est-à-dire la hauteur EG et d'allonger considérablement sa durée (une demi-seconde et même davantage), c'est-à-dire la longueur BD. Cette augmentation porte surtout sur la période d'énergie décroissante dont la durée dépasse alors de beaucoup la période d'énergie croissante.

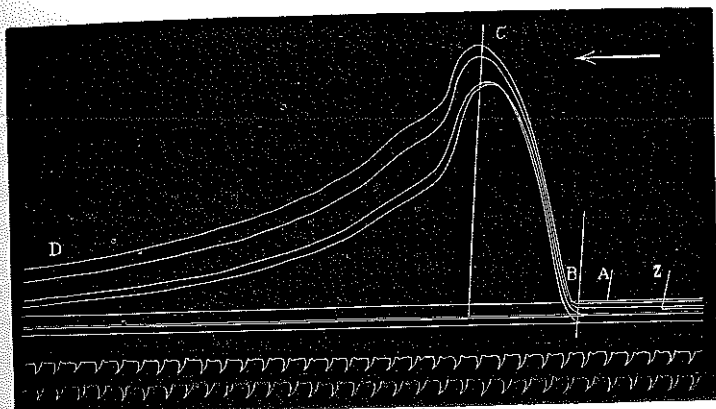


Fig. 2. Graphiques de secousses musculaires. Muscle fléchisseur du doigt mobile de la pince. Centièmes de seconde.  
Myographe à ressort. Z moment de l'excitation du nerf. AB période d'énergie latente.  
BC énergie croissante. CD énergie décroissante.

(1) Helmholtz décrit de la façon suivante la courbe inscrite par le muscle gastrocnémien de grenouille :

« Das (erste) Stück der Curve fällt mit der Abscissenlinie zusammen, sie steigt dann anfangs concav nach oben, später convex bis zu ihrem Gipfel, wird dann zunächst convex bleiben, später concav wieder sinken und sich endlich asymptotisch der Abscissenlinie anschliessen. » Archiv f. Anat. und Physiologie. 1850.

Ces expériences de secousses musculaires ont été répétées sur le muscle fléchisseur du doigt mobile de la pince. Le doigt muni d'un style écrivant servait lui-même de levier enregistreur ; il était maintenu tendu par un ressort à boudin, la pince étant solidement fixée à l'aide de liens sur la plaque du myographe. Le muscle était excité, soit directement par des électrodes de platine passant à travers deux petits trous de la coque chitineuse de la pince, soit par l'intermédiaire du nerf. Les secousses obtenues ainsi sont remarquables par la longue durée de la période d'énergie décroissante comparée à la brièveté de la période d'énergie croissante. La période d'énergie latente est la même que pour les muscles longs extraits du corps, c'est-à-dire un et demi centième de seconde, davantage si le muscle est fatigué.

Les graphiques, figure 2, ont été obtenus en excitant le muscle fléchisseur de la pince par l'intermédiaire du nerf. L'intervalle ZB qui sépare le moment de la contraction du moment de l'excitation électrique représente donc ici la somme de deux temps : AB période d'énergie latente (cette longueur AB a été obtenue dans d'autres expériences. Le trait A est ajouté à la main dans la fig. 2) et AZ temps nécessaire à l'excitation pour se propager le long du nerf jusqu'au muscle.

*Tétanos musculaire.* — Nous n'intercalons plus le cylindre dans le circuit électrique. Les fils de la pile se rendent directement (avec clef intercalée) à la bobine inductrice du chariot de du Bois-Reymond. Nous les disposons de façon à ne pas employer l'interrupteur (marteau de Wagner). Les fils de la bobine induite

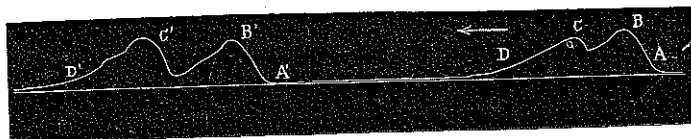


Fig. 3. Secousses fusionnées. Myographe à ressort. Vitesse moyenne du cylindre enregistreur (un tour en  $7\frac{1}{2}$  secondes.) AB première secousse. BC deuxième secousse. Le graphique du temps offre des traits trop fins et trop serrés pour pouvoir être reproduits ici. Chaque centimètre de longueur du tracé représente 17 à 18 centièmes de seconde.



sont reliés aux excitateurs. Pour le reste, le muscle est disposé dans le myographe comme pour l'étude des secousses. Si nous excitons le muscle par deux chocs d'induction successifs (en fermant et ouvrant à court intervalle le circuit primaire) espacés de façon que le second choc vienne atteindre le muscle avant qu'il ait terminé sa première secousse, les deux secousses se fusionneront et nous obtiendrons les graphiques de la figure 3.

Si nous soumettons le muscle à une série de chocs convenablement espacés, dix en une seconde, par exemple, le style inscrira ces dix secousses, mais combinées de façon à donner une ligne ondulée. Augmentons le nombre des secousses; employons à cet effet, non la fermeture et l'ouverture à l'aide de la clef, mais le trembleur de Wagner du chariot de du Bois-Reymond, les secousses se fusionneront plus intimement, la plume tracera une ligne où l'on ne discernera plus les secousses isolées, le muscle sera en tétanos parfait. Le minimum de chocs d'induction que notre appareil nous donnait était voisin de vingt par seconde (dix ruptures + dix fermetures du courant), comme nous nous en sommes assurés en les inscrivant à l'aide du signal Marcel Desprèz. Le nombre minimum de chocs d'induction nécessaire pour provoquer un tétanos complet est donc inférieur à vingt et supérieur à dix par seconde.

La figure 4 représente un graphique de tétanos (myographe à ressort). On a inscrit également les chocs d'induction.

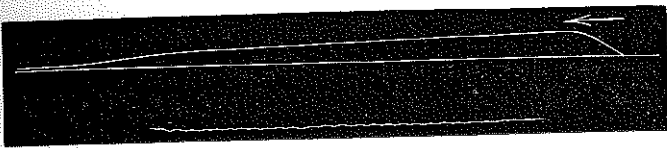


Fig. 4. Graphique de tétanos. Vitesse moyenne du cylindre. Le tracé inférieur correspond aux chocs d'induction. Chaque centimètre de longueur du tracé représente 17 à 18 centièmes de seconde.

*Onde musculaire.* — Sur les muscles d'articulés examinés vivants au microscope, la contraction affecte ordinairement la forme d'une onde parcourant la fibre suivant sa longueur. La

vitesse de cette onde dans certaines conditions doit être fort minime, puisqu'il est possible de l'étudier à de forts grossissements.

Nous avons étudié par la méthode graphique la vitesse de propagation de l'onde musculaire sur le premier muscle extenseur de la queue (curarisé ou non curarisé) par la méthode classique des doubles leviers reposant sur deux endroits différents du muscle (Aeby, Marey). L'appareil enregistreur dont nous nous servons n'offre un mouvement bien uniforme que lorsqu'il est disposé horizontalement. Nous avons dû, par conséquent, placer nos leviers horizontalement, le muscle étant tendu verticalement. Deux petits ressorts à boudin maintenaient les leviers appliqués sur le corps charnu du muscle. On excite le muscle à l'une de ses extrémités par une seule secousse d'induction : l'onde de contraction qui, de ce point, parcourt le muscle, soulève successivement les deux leviers, ceux-ci écrivent leurs courbes sur deux abscisses parallèles.

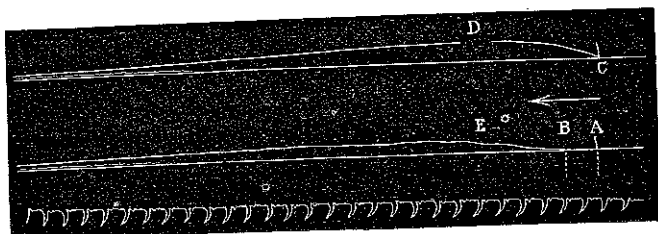


Fig. 6. Graphique de la propagation de l'onde musculaire par la méthode des doubles leviers. Distance des points d'appui des deux leviers = 18 millimètres.

DC Graphique du style rapproché des électrodes

BE Graphique du style éloigné des électrodes.

Les traits verticaux C et A indiquent les positions respectives des deux styles, le cylindre étant au repos. Centièmes de seconde.

Nous trouvons de cette façon des vitesses voisines d'un mètre par seconde. Les muscles de grenouille placés dans les mêmes conditions nous avaient fourni des valeurs analogues.

*Changement de volume.* — On peut se demander si le volume

du muscle varie pendant la contraction ou si l'augmentation d'épaisseur compense exactement la diminution de longueur.

Nous avons, à l'exemple d'Erman, placé dans un vase rempli d'eau et terminé à sa partie supérieure par un tube capillaire vertical un abdomen entier de homard. Nous provoquions des contractions dans l'abdomen par l'intermédiaire de deux électrodes plongés dans l'épaisseur des muscles. L'expérience nous a montré que pendant la contraction, le niveau du liquide dans le tube n'éprouvait pas de variation notable, ce qui prouve que le volume d'un muscle de homard qui se contracte est très-peu différent de ce qu'il est à l'état de repos. Notre appareil était d'ailleurs assez peu sensible.

Nous n'avons pu jusqu'ici faire d'expériences sur l'énergie développée pendant la contraction par les muscles d'articulés. Nous comptons expérimenter sur les muscles de la pince dès que nous en aurons l'occasion.

## § II. — PHÉNOMÈNES THERMIQUES DE LA CONTRACTION.

Nous étions fort mal outillés pour étudier la chaleur qui se développe pendant la contraction. Nous nous sommes contentés d'introduire la boule d'un petit thermomètre à mercure (marquant les doubles dixièmes de degré) dans l'intérieur du muscle fléchisseur du doigt de la pince. Nous n'avons pu constater d'élévation de température en tétanisant le muscle par l'intermédiaire du nerf. Au contraire, en excitant le muscle par application directe des électrodes, nous avons noté une augmentation de plusieurs dixièmes de degré. Peut-être l'échauffement était-il (au moins en partie) dû au passage du courant électrique.

## § IV. — PHÉNOMÈNES CHIMIQUES DE LA CONTRACTION.

Le tissu musculaire vivant du homard est franchement alcalin, il bleuit le tournesol rouge et brunit le curcuma. La contraction a pour effet de neutraliser l'alcali et même de produire une

réaction acide. Un muscle tétanisé pendant quelques instants rougit le tournesol bleu.

Nous n'avons pas fait d'expériences sur les quantités de glycogène contenues dans les muscles pendant les périodes de repos et de contraction.

#### § V. — PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES DE LA CONTRACTION.

Une première question à résoudre était évidemment celle-ci : les muscles du homard non contractés sont-ils le siège de phénomènes électriques de quelque importance? Nous décrirons donc d'abord les résultats fournis par l'étude de la distribution des tensions électriques dans le muscle de homard au repos et les moyens dont nous disposions pour cette recherche.

L'organisation du local dans lequel nous avons travaillé ne nous a pas permis de faire usage de la boussole à miroir (boussole des tangentes). Nous ne donnerons donc aucune mesure absolue de la force des courants électriques que nous avons observés. Toutes nos recherches ont été faites avec un multiplicateur de Ruhmkorff. Le système astatique des aiguilles se trouve en équilibre dans la direction du méridien magnétique, mais en est dévié sous l'influence d'un courant électrique très-faible.

La figure suivante (fig. 6) indiquera mieux qu'une longue explication la disposition fondamentale des appareils qui ont servi à nos expériences.

Les tissus animaux supportés par une plaque de verre (pic de du Bois-Reymond) sont en contact avec les électrodes imperforables (Thonstiesel de du Bois-Reymond) EE'. L'argile plastique de ces électrodes était imbibée d'une solution de NaCl à 1 p.  $\%$ . Les fils qui partent des électrodes EE' vont au multiplicateur M placé sur un support massif. Ces fils sont maintenus en place par des pitons de cuivre vissés dans ce support. Sur leur trajet est intercalée une clef C1 destinée à fermer et à ouvrir le circuit et un rhéocorde improvisé RR' permettant de chasser

dans le circuit du galvanomètre une portion variable du courant de la pile Grenet P.

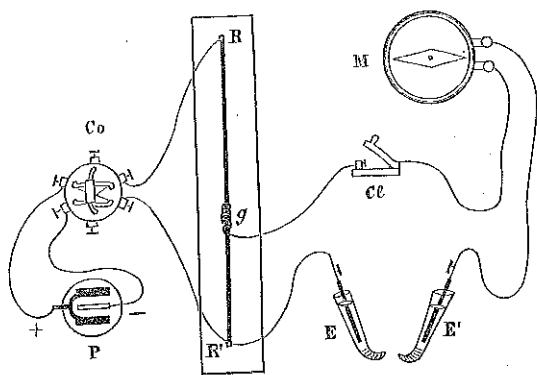


Fig. 6. Appareil pour l'étude du courant musculaire.  
 E, E' Electrodes impolarisables, M multiplicateur, Cl clef.  
 RR' Rhéocorde, Co commutateur de Pohl, P pile Grenet.

Ce rhéocorde se compose d'un long fil de laiton RR' tendu sur une planchette entre les deux bornes RR'. Les fils qui relient ces bornes à la pile P passent par le commutateur Co (Pohlsche Wippe), ce qui permet de renverser le courant de la pile. Le fil de laiton du rhéocorde est relié au circuit du galvanomètre de la façon suivante : le fil qui vient de l'un des électrodes impolarisables E aboutit à l'une des extrémités R' du rhéocorde où il est vissé à demeure. L'autre fil venant de l'électrode E' après avoir traversé le multiplicateur et la clef Cl, aboutit à une petite spirale de laiton G qui glisse à frottement sur le fil du rhéocorde et qui peut occuper toutes les positions intermédiaires entre R et R'.

Il est clair que lorsque la pile fonctionne, la plus grande partie du courant passe directement par le fil du rhéocorde, mais qu'une petite portion du courant dérive dans le circuit du galvanomètre et des électrodes. Cette portion varie nécessairement suivant la position que l'on donne à G sur le fil RR'. Elle est à son maximum quand G occupe la position R, elle est à son minimum (= 0) quand G touche à R'. Le commutateur Co sert

maximum, tandis que les deux zones limites, les deux portions de substance claire, isotrope présentent une tension négative.

L'examen microscopique de muscles se contractant ou fixés à l'état de contraction, a montré que le raccourcissement du segment musculaire s'opère aux dépens de la substance claire isotrope (—) qui est absorbée par la substance obscure anisotrope (+). Il arrive même un moment où la substance claire (—) disparaît complètement (inversion).

Pendant la contraction une portion de la substance claire, isotrope où la tension est négative, se trouve donc absorbée par la zone obscure (anisotrope) où la tension est positive. La conséquence logique de ce fait c'est que la différence des tensions négatives et positives offertes par les portions isotropes et anisotropes du muscle doit diminuer pendant la contraction. Ainsi s'explique d'une façon naturelle la variation négative du courant propre du muscle pendant la contraction.

---

## SECONDE PARTIE.

### Nerfs.

#### § VI. — EXCITANTS DES NERFS.

Toutes nos expériences ont été faites sur le nerf de la pince et sur le muscle fléchisseur du pouce auquel il se rend. Nous avons obtenu des résultats identiques à ceux que nous ont fournis le nerf sciatique et le gastrocnémien de grenouille placés dans les mêmes conditions.

Ainsi le courant constant ne constitue un excitant du nerf qu'au moment de sa rupture ou de sa fermeture à condition qu'il soit d'intensité moyenne. Avec un courant fort on obtient des contractions seulement à la rupture ou seulement à la fermeture suivant la direction du courant (ascendant ou descendant). Nous n'avons pas assez de sujets d'expérience à notre disposition pour vérifier tous les cas de la loi des secousses de Pflüger.

Le nerf est très-sensible aux secousses d'induction. Les violences mécaniques constituent également un excitant puissant. Nous n'avons pas expérimenté l'action des excitants chimiques.

Le curare empêche l'excitation du nerf de se transmettre au muscle. L'excitabilité propre du muscle paraît accrue dans ce cas.

Les nerfs du homard séparés de l'animal perdent très-rapidement leur excitabilité. Cela rend ces expériences assez laborieuses, la préparation du nerf demandant du temps et des soins. Dans un nerf coupé, l'excitabilité disparaît progressivement, tranche par tranche, en allant de la surface de section à l'extrémité périphérique. Ainsi, sur une pince séparée du corps de l'animal, il arrive un moment où l'excitation électrique du nerf près de la surface de section ne produit plus de contraction musculaire, alors que la même excitation appliquée sur un point plus rapproché du muscle y provoque de violentes secousses.

§ VII. — COURANT NERVEUX.

Pour faire nos expériences sur le courant électrique des nerfs du homard nous avons employé l'appareil décrit pour le courant musculaire. Si l'on place le nerf supporté par une plaque de verre, en contact avec les électrodes impolarisables, de façon que la section transversale corresponde à l'un des électrodes et la surface longitudinale à l'autre électrode, la déviation de l'aiguille du galvanomètre indique l'existence d'un courant qui va de la surface à la coupe transversale. La plus forte déviation que nous obtenions correspond à l'union du milieu de la surface longitudinale avec la surface transversale. La déviation est, au contraire, très-faible quand on réunit deux points inégalement distants du milieu de la surface longitudinale. Si les points sont également distants ou si l'on réunit les centres de deux surfaces opposées, la déviation peut être nulle.

*Variation négative.* Nous plaçons en contact avec les deux électrodes impolarisables un point de la surface longitudinale et une surface transversale. Nous excitons le nerf aussi loin que possible du circuit galvanométrique par une série de chocs d'induction (chariot de du Bois-Reymond). L'aiguille revient alors sur ses pas.

Les nerfs du homard présentent donc la même distribution des tensions électriques et la même variation négative que les nerfs de grenouille. Nos expériences sur l'électrotonus ne sont pas assez complètes pour être publiées.

Il serait du plus haut intérêt de vérifier si chez les nerfs de homard la vitesse de propagation de l'oscillation négative est la même que la vitesse de propagation de l'influx nerveux dont nous allons nous occuper.



§ VIII.— VITESSE DE PROPAGATION DE L'INFLUX NERVEUX MOTEUR  
DANS LE NERF QUI SE REND AU MUSCLE FLÉCHISSEUR DU DOIGT  
MOBILE.

Nous avons eu recours pour cette détermination à la seconde des deux méthodes (la méthode graphique) employées par Helmholtz dans ses recherches sur la propagation de l'influx nerveux moteur chez la grenouille.

On excite le nerf en un point rapproché du muscle, on inscrit le moment de l'excitation et le moment de la contraction, on connaît ainsi le temps qui s'écoule entre ces deux phénomènes : on répète la même expérience pour un point du nerf plus éloigné du muscle. La différence de temps observée dans les deux expériences, c'est-à-dire le retard de la seconde contraction sur la première, donne le temps employé par l'excitation motrice à parcourir la distance qui sépare les deux points excités. On connaît cette distance, on en déduit la vitesse de la transmission.

Nous dénudons sur un homard vivant le nerf qui se rend à la pince en deux endroits de son parcours, au niveau du deuxième et du quatrième article de la patte. Un levier inscripteur de Marey est attaché au doigt mobile et la patte tout entière fixée solidement à l'aide de liens sur la plaque horizontale du myographe, puis d'un coup de ciseaux nous tranchons la patte au niveau de son premier article.

Le doigt mobile est ensuite tendu à l'aide d'un ressort à boudin horizontal qui l'écarte de la pince. Une paire d'électrodes en platine est appliquée sur chacune des deux portions de nerf. Les quatre fils qui en partent sont reliés aux fils de la bobine induite du chariot de du Bois-Reymond par un système de clefs qui permet de chasser à volonté le choc d'induction dans l'une ou l'autre des paires d'électrodes et d'exciter le nerf dans son point rapproché ou dans son point éloigné. Le choc d'induction ou plutôt les deux chocs d'induction très-rapprochés sont obtenus à

l'aide du mécanisme qui nous a servi à étudier les phases de la

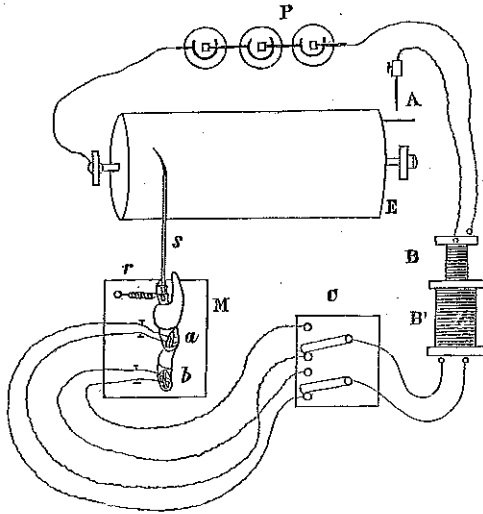


Fig. 7. *Appareil pour l'étude de la transmission de l'excitation motrice dans le nerf de la pince. M myographe portant la pince de homard, s style attaché au doigt mobile, r ressort qui tend le doigt mobile, a paire d'électrodes rapprochés, b paire d'électrodes éloignés, C clef double permettant de chasser la secousse fournie par la bobine induite B' dans les fils allant à a ou dans ceux allant à b, P pile, E cylindre enregistreur, B, B' les deux bobines du chariot de du Bois-Reymond, A aiguilles d'acier fermant le circuit à chaque tour du cylindre.*

secousse musculaire, c'est-à-dire que dans le circuit primaire de la pile (celui qui va à la bobine inductrice du chariot à glissière) se trouve intercalé le cylindre enregistreur qui ferme pendant un temps très-court le courant de la pile et cela à une phase toujours identique de sa révolution (1).

---

(1) Cette disposition de l'appareil est loin d'être parfaite. Nous nous y sommes arrêtés parce que c'était la seule que nous fussions capables d'exécuter nous-mêmes. Le laboratoire de physiologie de Gand ne possède pas d'instrument permettant d'ouvrir et de fermer un courant électrique à un moment déterminé de la rotation du cylindre enregistreur.

Le schéma ci-contre fera aisément comprendre la disposition de l'expérience (fig. 7).

Voici comment nous opérons. Après nous être assurés au préalable que le muscle réagit suffisamment à l'excitation du nerf et que la pointe du style écrit convenablement sur le papier enfumé du cylindre enregistreur, nous disposons d'abord les deux clefs de manière que la secousse d'induction ne puisse agir sur le nerf et nous laissons le cylindre tourner jusqu'à ce qu'il ait atteint sa vitesse normale. La pointe du style écrivant trace sur le papier une ligne horizontale, une abscisse dont les tours se recouvrent exactement. Le cylindre tournant toujours, nous fermons les clefs de façon à exciter le point le plus éloigné (*b*) du nerf au moment où les deux pointes d'aiguilles qui ferment le circuit frotteront l'une sur l'autre. Le muscle se contracte, le style donne un graphique de la contraction. Nous arrêtons immédiatement la rotation du cylindre jusqu'à ce que la pointe du style soit exactement revenue sur la ligne de l'abscisse. Au besoin nous l'y ramenons à la main.

Nous interceptons de nouveau l'arrivée du choc d'induction à l'aide de la clef et nous laissons tourner le cylindre. Dès qu'il a acquis sa vitesse, nous fermons la clef, mais cette fois de façon à exciter le point (*a*) le plus rapproché du nerf; ceci nous donne un second graphique situé un peu en avant du premier. La distance du début des deux courbes comparée à la longueur du nerf nous permet de déterminer la vitesse avec laquelle l'excitation s'est propagée. Enfin nous marquons sur le cylindre le moment où le nerf est excité. A cet effet, la clef étant fermée de manière à permettre l'excitation, nous amenons lentement le contact entre les deux pointes d'aiguilles. A ce moment, il se produit une contraction qui cette fois s'inscrit comme une ligne simple s'élevant de l'abscisse, puisque le cylindre est au repos. Nous nous sommes assurés au préalable que notre cylindre a une vitesse de rotation très-uniforme en inscrivant à l'aide du signal Marcel Desprèz les interruptions d'un courant électrique produites par un diapason de 100 vibrations à la seconde. Nous

nous sommes assurés également que le contact entre les deux pointes d'acier a toujours lieu au même instant de la rotation du cylindre. A cet effet nous avons inscrit sans interruption des séries de 2, 4, 6, etc., secousses musculaires d'un gastrocnémien de grenouille. Les lignes ascendantes représentant les débuts de la période d'énergie croissante se superposent exactement dans ce cas et apparaissent comme un trait simple.

Les premières expériences ont été faites par nous au laboratoire de l'Université de Gand (en février 1879); en voici le détail :

PREMIÈRE SÉRIE. — Homard ♀ de 559 gr. (sans le sang). Pince droite. Température du laboratoire + 11° C. Longueur du nerf 59 millimètres. La distance séparant les deux courbes de contraction dans une série de graphiques correspondait respectivement à 0,9; 0,8; 1,0 et 0,8 centième de seconde, ce qui donne des vitesses respectives de 6<sup>m</sup>49; 6<sup>m</sup>80; 5<sup>m</sup>9 et 6<sup>m</sup>80 par seconde.

SECONDE SÉRIE. — Homard ♂ de 487 gr. (sans le sang). Pince gauche; même température. Longueur du nerf 56 millimètres. L'intervalle entre les deux courbes correspond à 1,1; 1,1; 1,0 et 0,9 centièmes de seconde, soit 5<sup>m</sup>04; 5<sup>m</sup>04; 5<sup>m</sup>6 et 6<sup>m</sup>16 par seconde.

La moyenne entre ces huit valeurs est de 6 mètres par seconde en chiffres ronds (5<sup>m</sup>95).

Malheureusement les courbes obtenues dans ces expériences ne se correspondaient pas exactement, n'étaient pas tout à fait *congruentes*, et la valeur des conclusions s'en ressentait.

Nous avons été plus heureux dans une série d'expériences analogues exécutées depuis au laboratoire de zoologie expérimentale de Roscoff (Bretagne) en août 1879 à l'aide d'un myographe enregistreur analogue au *Federmyographion* de du Bois-Reymond et cette fois nous avons obtenu des graphiques parfaitement congruents.

La figure 8 en montre un exemple :

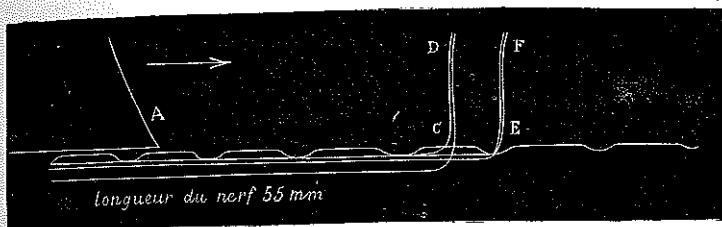


Fig. 8. Graphiques pour la détermination de la vitesse de transmission de l'excitation motrice.

A moment de l'excitation du nerf. CD graphique de contraction obtenu par l'excitation du point rapproché du nerf. EF graphique de contraction par excitation du point éloigné du nerf. Centièmes de seconde.

Nous avons trouvé les chiffres suivants dans les différentes expériences :

Homard n° 1 . . . . .	3 <sup>m</sup> 85 par seconde (courbes non congruentes).
Homard n° 2 . . . . .	8 <sup>m</sup> 25 (moyenne de plusieurs expériences).
Homard n° 3 . . . . .	11 à 12 mètres.
Homard n° 4 . . . . .	10 <sup>m</sup> 65 en moyenne.
Homard n° 5 . . . . .	13 mètres.

La température a varié de + 18° à + 20° pendant le cours de ces expériences.

Ces chiffres sont notablement plus élevés que ceux obtenus dans les expériences d'hiver. La température exerce ici la même influence que pour les nerfs de grenouille.

L'excitation nerveuse motrice se propage donc avec infiniment plus de lenteur chez le homard que chez la grenouille ou chez l'homme.

L'étude des graphiques obtenus ainsi et dont la figure 8 représente un exemple, nous fournit encore une autre donnée intéressante.

La distance AC qui sépare le début de la courbe CD (contraction du muscle par excitation du point rapproché du nerf) du point A (moment de l'excitation du nerf) correspond environ à 3 centièmes de seconde. Cette durée représente la somme de deux temps : 1° le temps qu'il a fallu à l'excitation produite au

point (*a*) pour cheminer le long du nerf jusqu'à sa terminaison dans le muscle et 2° le temps de l'excitation latente du muscle. Ce dernier temps nous est connu et peut se déterminer sur le même muscle. Il suffit d'inscrire un graphique de secousse musculaire en plaçant directement les électrodes excitateurs sur le muscle fléchisseur du doigt mobile. A cet effet nous enlevons à l'aide d'un très-petit trépan deux rondelles de la coque chitineuse de la pince et nous introduisons les électrodes de platine par ces ouvertures.

Nous trouvons que ce temps est de 1.5 centième de seconde, qu'il ne dépasse pas 2 centièmes de seconde. Il reste donc 1 à 2 centièmes de seconde pour représenter le temps nécessaire à l'excitation motrice pour se rendre du point (*a*) le long du nerf jusque dans l'intérieur du muscle. La longueur de cette portion de nerf ne peut être déterminée exactement; mais est certainement inférieure à 5 centimètres dans les expériences qui nous occupent. Nous sommes donc conduits à admettre que la propagation de l'influx nerveux moteur dans son passage du nerf au muscle éprouve dans les dernières ramifications nerveuses un retard considérable.

---

#### CONCLUSION.

1° Il paraît y avoir identité complète de propriétés entre les muscles du homard et ceux de la grenouille ;

2° Les nerfs moteurs du homard présentent au point de vue physiologique de grands points de ressemblance avec ceux de la grenouille. La différence la plus caractéristique consiste dans la lenteur avec laquelle l'excitation motrice chemine le long des nerfs moteurs chez le homard (6 à 12 m. par seconde chez le homard ; 27 m. chez la grenouille). La propagation de l'excitation motrice éprouve chez le homard un ralentissement considérable dans les terminaisons musculaires du nerf moteur.

---