

SUR LA VITESSE DE TRANSMISSION
DE L'EXCITATION MOTRICE
DANS LES NERFS DU HOMARD

PAR

MM. LÉON FREDERICQ (DE LIÈGE) ET G. VANDEVELDE (DE GAND)

Travail fait au laboratoire de zoologie expérimentale de Roscoff.

Quand on excite un muscle vivant à l'aide d'un choc d'induction, on obtient une secousse musculaire; mais, entre le moment où l'excitant est porté sur le muscle et le moment où ce dernier se contracte, il s'écoule un certain temps (une fraction de seconde) que les physiologistes appellent la période latente de la contraction musculaire. Ce temps perdu est naturellement plus long si, au lieu d'exciter directement le muscle, on s'adresse à son nerf moteur, puisque dans ce dernier cas vient s'ajouter le temps employé par l'excitation pour se propager le long du nerf jusqu'au muscle.

Autrefois on considérait ces phénomènes comme presque instantanés: la notion de la période latente est d'introduction relativement récente en physiologie.

L'illustre Jean Müller affirmait en 1844 qu'on ne parviendrait sans doute jamais à déterminer la rapidité avec laquelle se propage l'excitation nerveuse, tant il croyait cette vitesse considérable¹.

Six ans plus tard, Helmholtz² résolvait le problème réputé insoluble. Il parvenait à l'aide de deux méthodes entièrement différentes à déterminer rigoureusement la vitesse avec laquelle se transmettent les impressions motrices, et cela sur un animal de petite taille (la grenouille); cette vitesse est de 27 mètres par seconde.

Helmholtz étendit lui-même ses expériences à l'homme, et depuis la méthode de Pouillet et la méthode graphique ont été souvent em-

¹ J. MÜLLER, *Handbuch der Physiologie*, I, 4^e édit. Coblenz, 1844, p. 584, 583.

² HELMHOLTZ, *Monatsber. d. Berliner Acad.*, 1850, p. 44 (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1850, p. 71), 276 et 1852, p. 199).

ployées dans un but analogue, tantôt chez la grenouille, tantôt chez l'homme et chez un petit nombre d'autres mammifères.

On a modifié de différentes façons les appareils dont s'était servi Helmholtz, Bernstein¹ a même imaginé une méthode basée sur un principe tout à fait différent; cependant les nombreux expérimentateurs qui se sont adonnés à ce genre de recherche ont en général trouvé, pour les nerfs moteurs de l'homme et de la grenouille, des chiffres du même ordre que celui indiqué par Helmholtz.

Il nous a paru intéressant de rechercher si la vitesse de transmission de l'excitation motrice resterait la même chez un animal appartenant à un tout autre groupe zoologique, chez un articulé de grande taille, le Homard. Nous avons, dans ce but, fait usage de la seconde des deux méthodes employées par Helmholtz, c'est-à-dire de la méthode graphique.

On excite le nerf en un point rapproché du muscle, on inscrit le moment précis 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 pour parcourir la distance qui sépare les deux points excités. Connaissant cette distance, on déduit facilement la vitesse de transmission:

$$V = \frac{E}{T}$$

(E = espace entre les deux points excités; T = temps employé à parcourir cet espace.)

Nos premières expériences ont été faites au mois de mars 1879 au laboratoire de physiologie de l'université de Gand, à l'aide du cylindre enregistreur de Marey.

Les résultats de ces recherches ont été publiés dans les *Bulletins de l'Académie des sciences de Bruxelles*².

Nous n'avions pas emporté à Roscoff le cylindre de Marey. Nous avons dû nous arrêter à une forme d'appareil d'enregistreur que nous pouvions exécuter nous-mêmes.

¹ BERNSTEIN, *Centralbl. f. d. med. Wissensch.*, 1866, p. 593 (*Arch. f. d. Ges. Phys.*, I, S. 173, 1868; *Untersuchungen über den Erregungsvorgang*, etc, Heidelberg, 1871).

² *Physiologie des muscles et des nerfs du Homard (Bulletins de l'Académie des sciences de Bruxelles*, juin 1879, 2^e série, t. XLVII).

Il existe déjà tant d'appareils de ce genre que nous ne songerions pas à en donner la description, n'était sa grande simplicité, son fonctionnement irréprochable et l'extrême facilité avec laquelle on peut le fabriquer.

L'appareil récepteur du tracé auquel nous nous sommes arrêtés rappelle le myographe à ressort de du Bois-Reymond, avec cette différence que nous remplaçons le ressort par une bande élastique et que la plaque sur laquelle nous recueillons les graphiques est horizontale dans notre appareil (voir fig. 1).

Sur une planche longue de 65 centimètres, large de 22 centimètres et solidement fixée à la table d'opération, sont tendus, au moyen de deux chevalets *ch, ch*, deux forts fils de laiton FF et F'F', qui servent à guider la plaque P (une simple planchette de bois longue de 24 centimètres et large de 10 centimètres) dans son mouvement horizontal. La plaque P porte à cet effet latéralement quatre pitons de cuivre, dans les œillets desquels passent les fils de laiton FF, F'F'. Une bande de bretelle élastique E relie le bord droit de la plaque P' à l'extrémité gauche de la planche, en passant sous la plaque P'.

Si, saisissant le bouton *bo* de la plaque P', nous faisons glisser celle-ci vers la droite jusqu'au bout de sa course, et si nous la lâchons brusquement, la tension de la bande élastique chassera la plaque P de droite à gauche avec une vitesse assez considérable, d'abord croissante, puis décroissante.

Nous contrôlons la vitesse de la plaque à l'aide du signal Marcel-Desprez, inscrivant les interruptions d'un courant électrique produites par un diapason de 100 vibrations à la seconde. Les deux fils conducteurs étant légèrement graissés avec une goutte d'huile d'olive, la plaque possède toujours rigoureusement la même vitesse, si on la considère à la même phase de son mouvement.

Sur la plaque P' nous fixons à l'aide de punaises un rectangle de papier bien lisse (papier porcelaine) légèrement enfumé au préalable et destiné à recueillir les graphiques de contraction.

L'appareil est disposé de façon à exciter le nerf à une phase toujours identique du mouvement de la planchette.

A cet effet, le bord gauche A' de la planchette rencontre dans sa course l'aiguille métallique A contre laquelle elle frotte pendant un instant très court. Cette aiguille est reliée à l'un des pôles de la pile à courant constant P. Le bord de la plaque P' porte un petit carré de

laiton relié lui-même à l'autre pôle de la pile par l'intermédiaire d'un fil de laiton, des pitons et des fils FF, F'F'.

La plaque sur laquelle on inscrit les courbes de contraction se trouve ainsi intercalée dans le circuit qu'elle ferme automatiquement à chacune de ses excursions, pendant un instant très court. Comme le fil de la bobine primaire B du chariot de du Bois-Reymond se trouve également dans le circuit de la pile, chaque fois que la plaque A' frotte l'aiguille A, il se développe dans la bobine secondaire B' deux chocs d'induction fort rapprochés¹. Ces chocs d'induction sont utilisés comme excitant du nerf.

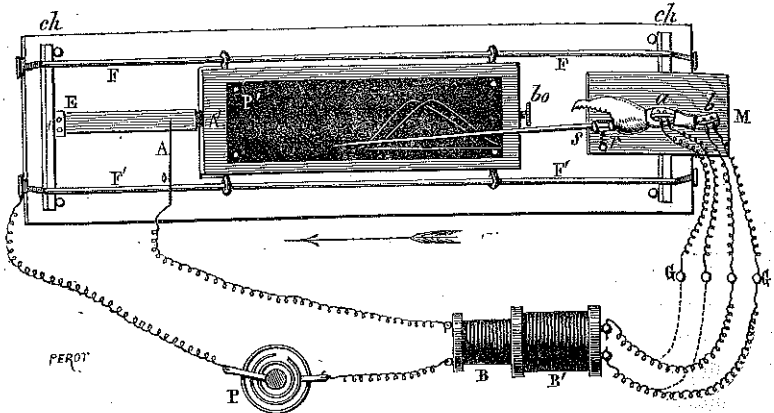


FIG. 1. — Myographe à mouvement horizontal pour l'étude de la transmission de l'excitation motrice dans le nerf de la pince. M, plaque myographique portant la pince du Homard; S, style attaché au doigt mobile; A, paire d'électrodes rapprochés; b, paire d'électrodes éloignés; G et G', deux paires de godets de mercure 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; P', plaque portant le papier enroulé, glissant par traction de la bande élastique E sur les deux fils métalliques FF, F'F'; A', pièce métallique destinée à fermer le circuit de la pile par son contact avec l'aiguille A.

La figure 1 marque aussi de quelle façon ces chocs d'induction sont conduits tantôt à la partie rapprochée du nerf (a), tantôt à sa partie (b) éloignée. Il suffit de plonger l'extrémité des fils qui viennent de la bobine secondaire B' du chariot, dans l'une des deux paires de godets G ou G'.

M représente la plaque myographique sur laquelle est fixée la pince de Homard munie de son style écrivain S, a et b sont les deux points où le nerf a été dénudé.

Voici la façon d'opérer qui nous a paru la plus convenable. Comme le nerf de la pince se distribue à la fois au muscle extenseur et au muscle fléchisseur du doigt mobile, et que nous désirons n'exciter

¹ Il eût certainement mieux valu n'exciter le nerf que par un seul choc d'induction de rupture. Il suffisait de remplacer l'aiguille A par un petit levier basculant au moment du passage de la plaque et produisant la rupture du circuit primitivement fermé.

que le second, nous prenons de préférence un de ces homards auxquels les pêcheurs ont sectionné le muscle extenseur dans l'articulation du ponce (pour rendre les homards inoffensifs en les empêchant d'ouvrir la pince). A l'aide de liens nous fixons solidement la pince sur le myographe M, puis nous tendons le doigt mobile par un mince ruban de caoutchouc faisant ressort *r*, ou par un poids. Nous dénudons ensuite le nerf, en deux endroits différents de son parcours, au niveau du deuxième et du quatrième article; et après avoir, au moyen de ciseaux, séparé la patte au niveau de son premier article, nous appliquons les deux paires d'électrodes en platine sur chacune des deux portions du nerf; après nous être assurés au préalable que le muscle réagit suffisamment à l'excitation du nerf à ces deux endroits, nous mettons l'extrémité du style inscripteur en contact avec l'extrémité gauche du papier enfumé, la plaque P étant maintenue à droite; puis, sans mettre les électrodes de la bobine induite en contact avec les godets, nous lâchons la plaque, sur laquelle le style inscripteur trace alors une ligne horizontale; mettant ensuite les

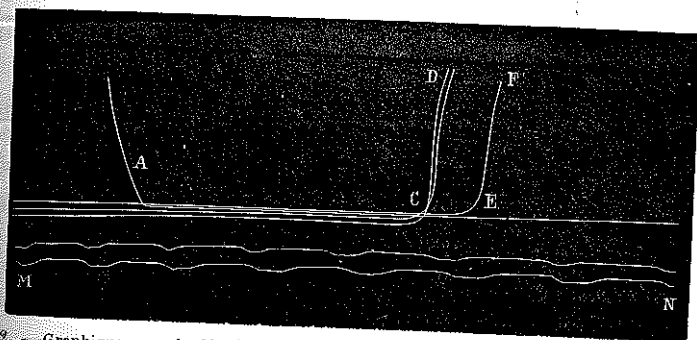


Fig. 2. — Graphiques pour la détermination de la vitesse de transmission de l'excitation motrice. A, moment de l'excitation du nerf; CD, graphique de contraction obtenu par l'excitation du point rapproché du nerf; EF, graphique de contraction obtenu par excitation du point éloigné du nerf; MN, centièmes de seconde.

électrodes de la bobine induite successivement en contact avec l'une ou l'autre paire de godets et faisant manœuvrer la plaque mobile, nous obtenons, comme la figure 2 l'indique, deux tracés, l'un correspondant à l'excitation du segment du nerf le plus rapproché du muscle, l'autre au segment le plus éloigné; et afin de connaître exactement la vitesse de la plaque au niveau des deux courbes, nous inscrivons à l'aide du signal Marcel-Desprez les interruptions du courant électrique produit par un diapason de 100 vibrations à la seconde, en ayant soin de mettre l'extrémité du stylet inscripteur en contact

avec l'extrémité gauche du papier enfumé au moment du début de la course de la plaque. C'est à l'aide de ces graphiques que nous arrivons, en déterminant au préalable la distance des deux points excités du nerf, à connaître la vitesse de l'influx nerveux chez le Homard.

Le nerf a été excité en A. Les graphiques CD représentent les points de départ des courbes inscrites par le muscle lors de l'excitation du point rapproché du nerf; le graphique EF a été obtenu en excitant le nerf à son point éloigné; la distance entre les débuts de ces deux espèces de courbes représente en centièmes de seconde $\frac{6}{14}$; nous avons aussi mesuré la distance des deux points excités du nerf, en mettant les pointes du compas à chaque paire d'électrodes en rapport avec celui des fils qui est tourné du côté du muscle: cette distance = 55 millimètres.

La vitesse cherchée est donc de 12^m,83 par seconde.

Voici les chiffres obtenus à Roscoff dans nos expériences:

Homard ♂; température, 19°,5; longueur du nerf, 6 centimètres; intervalle en centièmes de seconde $\frac{5}{10}$; soit 12 mètres par seconde.

Homard ♂; température, 19 degrés; longueur du nerf 7,1; intervalle en centièmes de seconde $\frac{8}{12}$; soit 10^m,65.

Homard ♂; température, 19°,5; longueur du nerf, 5,5; intervalle en centièmes de seconde $\frac{6}{10}$; soit 12^m,83.

Homard ♂; température, 19°,4; longueur du nerf, 4 centimètres; intervalle en centièmes de seconde $\frac{4}{13}$; soit 13 mètres.

Homard ♂; température, 19°,4; longueur du nerf, 5,9; intervalle en centièmes de seconde $\frac{5}{11}$; soit 2^m,99.

La moyenne entre ces chiffres est de 11 à 12 mètres par seconde; l'excitation nerveuse motrice se propage donc avec beaucoup plus de lenteur chez le homard que chez la grenouille ou chez l'homme.

A Gand, où nous opérions à une température comprise entre 11 et 12 degrés centigrades, nous obtenions des chiffres bien inférieurs.

Homard ♂ de 559 grammes (sans le sang), pince droite.

Longueur du nerf, 59 millimètres.

Expérience A : intervalle en centièmes de seconde, 0,9, soit 6^m,49;
 expérience B : intervalle en centièmes de seconde, 0,8, soit 6^m,80;
 expérience C : intervalle en centièmes de seconde, 1,0, soit 5^m,9;
 expérience D : intervalle en centièmes de seconde, 0,8, soit 6^m,8.

Homard ♂ de 487 grammes (sans le sang), pince gauche.

Longueur du nerf, 56 millimètres.

Expérience E : intervalle, 1,1, ce qui fait 5^m,04 par seconde; expérience F : intervalle, 1,1, ce qui fait 5^m,04, par seconde; expérience G : intervalle, 1,0, ce qui fait 5^m,6, par seconde; expérience H : intervalle, 0,9, ce qui fait 6^m,16, par seconde; la moyenne entre ces huit valeurs est 5^m,95 par seconde, en chiffres ronds : 6 mètres.

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 se détermine d'ailleurs facilement sur le même muscle. Il suffit d'insérer 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 petit trépan, deux rondelles de la coque chitineuse de la pince et nous introduisons les électrodes de platine par ces ouvertures.

Nous obtenons alors à l'aide du myographe une courbe identique à celle de la figure.

Nous trouvons que ce temps ne dépasse pas un centième de seconde. Il reste donc au moins $3 - 1 = 2$ 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 du nerf n'a certainement pas atteint 10 centimètres. Cela nous donnerait, pour nos homards de Roscoff, une vitesse de 5 mètres par seconde.

Les homards sur lesquels nous avons opéré à Gand nous avaient donné comme maximum 3,33. 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.

Les nerfs du Homard séparés du corps paraissent perdre très rapi-

dement leur excitabilité, cela rend ces expériences fort laborieuses; la préparation demandant assez de temps, il nous est arrivé souvent que le muscle ne réagissait plus à l'excitation du nerf au moment où nous allions commencer à recueillir les graphiques. La température paraît exercer une grande influence sur la rapidité avec laquelle les nerfs s'altèrent. A Gand, nous obtenions de meilleurs résultats sur les homards qui avaient fait le voyage d'Ostende à Gand, qu'à Roscoff, où nous avons des sujets d'expérience plus vigoureux et plus frais. Dans le premier cas la température de l'air était de $+ 12$ degrés centigrades environ (mars 1879), tandis qu'à Roscoff, où nous opérions en plein été, la température était de $+ 20$ degrés (août 1879).

Dans un nerf coupé, l'excitabilité diminue 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 du muscle, alors que la même excitation appliquée sur un point plus rapproché du muscle y provoque de violentes secousses.

C'est grâce à l'hospitalité si libérale que nous avons rencontrée à Roscoff et grâce aux ressources variées du laboratoire de zoologie expérimentale que ce travail a pu être exécuté dans des circonstances matérielles exceptionnellement favorables. Nous tenons à témoigner ici toute notre reconnaissance au créateur de la station zoologique de Roscoff, M. le professeur de Lacaze-Duthiers.
