

XV/XXIV 20
21 25



ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

246



EXPOSÉS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE
en rapport avec la Cytologie

Publiés sous la direction de

J. DUESBERG

Recteur de l'Université de Liège.

IV

LES IONOGRAMMES
DE LA
CONTRACTION MUSCULAIRE

(Technique d'enregistrement et résultats)

PAR

M. DUBUISSON

Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de Liège.



PARIS

HERMANN & C^{ie}, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

1935





ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE MM.



René AUDUBERT

Directeur de Laboratoire à l'École
des Hautes Études

ÉLECTROCHIMIE THÉORIQUE

J.-P. BECQUEREL

Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle

OPTIQUE ET MAGNÉTISME AUX TRÈS BASSES TEMPÉRATURES

G. BERTRAND

Membre de l'Institut
Professeur à l'Institut Pasteur

CHIMIE BIOLOGIQUE

L. BLARINGHEM

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne

BIOLOGIE VÉGÉTALE

Georges BOHN

Professeur à la Faculté des Sciences

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

J. BORDET

Prix Nobel
Directeur de l'Institut Pasteur de Bruxelles

MICROBIOLOGIE

J. BOSLER

Directeur de l'Observatoire de Marseille

ASTROPHYSIQUE

Léon BRILLOUIN

Professeur au Collège de France

THÉORIE DES QUANTA

Louis de BROGLIE

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
Prix Nobel de Physique

I. PHYSIQUE THÉORIQUE II. PHILOSOPHIE DES SCIENCES

Maurice de BROGLIE
de l'Académie Française
et de l'Académie des Sciences

PHYSIQUE ATOMIQUE EXPÉRIMENTALE

D. CABRERA

Directeur de l'Institut de Physique et Chimie
de Madrid

EXPOSÉS SUR LA THÉORIE DE LA MATIÈRE

E. CARTAN

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne

GÉOMÉTRIE

M. CAULLERY

Membre de l'Institut
Professeur à la Faculté des Sciences

BIOLOGIE GÉNÉRALE

L. CAYEUX

Membre de l'Institut
Professeur au Collège de France

GÉOLOGIE

(Roches sédimentaires)

A. COTTON

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne

MAGNÉTO-OPTIQUE

M^{me} Pierre CURIE

Professeur à la Sorbonne
Prix Nobel de Physique
Prix Nobel de Chimie

RADIOACTIVITÉ ET PHYSIQUE NUCLÉAIRE

Véra DANTCHAKOFF

Ancien professeur à l'Université Columbia
(New-York)
Organisateur de l'Institut
de Morphogenèse Expérimentale
(Moscou Ostankino)

LA CELLULE GERMINALE DANS L'ONTOGENÈSE ET L'ÉVOLUTION

E. DARMOIS

Professeur à la Sorbonne

CHIMIE-PHYSIQUE

K. K. DARROW

Bell Telephone Laboratories

CONDUCTIBILITÉ DANS LES GAZ

Arnaud DENJOY

Professeur à la Sorbonne

THÉORIE DES FONCTIONS DE VARIABLE RÉELLE

J. DUESBERG

Recteur de l'Université de Liège

BIOLOGIE GÉNÉRALE EN RAPPORT AVEC LA CYTOLOGIE

F. ENRIQUES

De l'Académie Dei Lincei
Professeur à l'Université de Rome

PHILOSOPHIE ET HISTOIRE DE LA PENSÉE SCIENTIFIQUE

CATALOGUE SPÉCIAL SUR DEMANDE

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

246

EXPOSÉS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE

en rapport avec la Cytologie

Publiés sous la direction de

J. DUESBERG

Recteur de l'Université de Liège.

IV

LES IONOGRAMMES

DE LA

CONTRACTION MUSCULAIRE

(Technique d'enregistrement et résultats)

PAR

M. DUBUISSON

Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de Liège.



PARIS

HERMANN ET C^{ie}, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

1935

Parus dans la même série.

100. **Polarisation et dépolarisation cellulaires** par, M. DUBUISSON. 12 fr.
136. **Hormones et Vitamines** par, M. Z. M. BACQ . . . 8 fr.
180. **La sensibilité réflexogène des vaisseaux excitants chimiques** par, MM. C. HEYMANS et J.-J. BOUCKAERT. 9 fr.
-



LES IONOGRAMMES ⁽¹⁾

DE LA

CONTRACTION MUSCULAIRE

Technique d'enregistrement et résultats

par **M. DUBUISSON**

Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de Liège.

INTRODUCTION

L'ÉTUDE des tissus contractiles a déjà suscité la mise en œuvre de bon nombre de procédés d'investigation physiologique (enregistrement des myogrammes, des thermogrammes, du courant de démarcation, mesure de la chronaxie, etc...). L'obscurité qui recouvre encore le mécanisme physiologique de la contraction musculaire montre combien ces procédés sont insuffisants. Leur application est d'ailleurs souvent limitée : pour mesurer une chronaxie il faut un certain temps : rechercher la rhéobase, la doubler, mesurer la chronaxie et vérifier à nouveau la rhéobase. Cela occupe au moins une minute et on ne peut, par conséquent, établir de relation directe entre la chronaxie et un phénomène transitoire rapide ⁽²⁾. Pour mesurer les variations qui surviennent dans le courant de démar-

(1) Je propose ce terme pour définir les tracés qui représentent des modifications survenant dans l'impédance des tissus au cours de leur activité.

(2) Sauf au prix d'une technique compliquée et seulement dans certains cas (DUBUISSON, 3).

cation, il est possible, par contre, d'effectuer des mesures rapides, mais la fidélité des tracés est douteuse en raison de la fugacité du courant de démarcation ⁽¹⁾ et surtout à cause des shunts tissulaires qui en altèrent les variations dans le temps. Heureusement, l'imperfection d'une technique est souvent compensée par les avantages d'une autre grâce aux liens communs qui unissent les diverses propriétés du muscle ; c'est ainsi, par exemple, qu'à des modifications survenant dans l'excitabilité d'un tissu correspondent des variations de polarisation de sens déterminé ; que les diverses caractéristiques d'un courant d'action dépendent des constantes de temps du tissu, etc....

Des progrès récents apportés dans la physiologie du muscle il paraît bien ressortir que bon nombre de caractéristiques de ce tissu dépendent en première ligne de sa polarisation. Mais les causes réelles de cette polarisation et de ses variations sont encore très peu connues. Aucune des théories jusqu'ici proposées (la théorie des potentiels diphasiques, des potentiels de diffusion, des potentiels de Donnan-Nernst, des potentiels d'oxydo-réduction, des dipôles ⁽²⁾) ne paraît, à elle seule, pouvoir expliquer ces phénomènes de polarisation cellulaire. La plus en faveur semble être la théorie des potentiels de diffusion. Des membranes sélectivement perméables à certains ions empêcheraient d'autres ions de passer ; il se créerait ainsi, de part et d'autre de ces membranes, une double couche de Helmholtz, électriquement polarisée. Toute modification de la perméabilité sélective de ces membranes produirait des changements dans la répartition des couches et par conséquent des modifications dans la polarisation. De telles membranes existent incontestablement dans les cellules. Celles-ci possèdent non seulement une « membrane physiologique » périphérique dont la conception est déjà ancienne, mais encore d'autres pellicules, douées de propriétés analogues, et limitant les diverses phases que comportent le protoplasme et ses enclaves. On classera tout ce qui, dans la cellule, possède une polarité, sous le nom d'*interphases polarisées*.

Il s'attache par conséquent un intérêt considérable à l'étude des propriétés physico-chimiques de ces interphases. Or, une des carac-

⁽¹⁾ Au point mortifié sur lequel repose l'électrode dont le potentiel est pris comme point 0 s'établissent des processus de cicatrisation, très rapides dans les muscles, et qui ne permettent pas la mesure de la polarisation du tissu en valeur absolue.

⁽²⁾ Ces théories ont été résumées dans DUBUISSON, 6.

téristiques de ces pellicules est d'offrir au passage du courant électrique une résistance élevée de nature à la fois ohmique et inductive (capacité de polarisation). La mesure de l'impédance des tissus et de ses variations peut donc constituer un domaine important de l'investigation physiologique.

PHILIPPSON (23) est le premier en date qui se soit attaché à l'étude d'une méthode permettant de mesurer l'impédance des membranes physiologiques et la conductibilité électrique des espaces ionisés des tissus. Pour PHILIPPSON, on peut ramener l'impédance d'un tissu à un schéma électrique dans lequel R représente la résistance ohmique des substances conductrices des tissus (sucs protoplasmiques, substances intercellulaires) ; r , la résistance ohmique des membranes physiologiques (diélectriques) ; C , la capacité du tissu dont les membranes physiologiques constituent le diélectrique imparfait tandis que les armatures conductrices sont représentées par les milieux conducteurs du protoplasme et le suc intercellulaire. ⁽¹⁾ Nous verrons plus loin jusqu'à quel point cette schématisation se trouve justifiée.

Si la méthode de PHILIPPSON, telle qu'elle a été utilisée par lui-même, par ses collaborateurs ou ses successeurs, a donné des résultats intéressants pour la détermination des constantes R , r et C dans quelques tissus soumis à diverses conditions, on n'avait pas encore, jusqu'au moment où nous nous sommes occupés de la question, mis au point une méthode qui permit la mesure des variations de ces trois constantes tissulaires *lorsque celles-ci se modifient très rapidement* comme c'est le cas dans les phénomènes physiologiques transitoires (contraction musculaire).

Le grand intérêt qui s'attache à la question des impédances tissulaires et l'absence d'une technique précise permettant la détermination de leurs variations, lorsque celles-ci s'effectuent en un temps très court, m'ont déterminé à orienter des recherches dans ce sens et ont conduit déjà à un certain nombre de résultats sur le muscle (DUBUISSON, 4, 5, 6, 8 et 9).

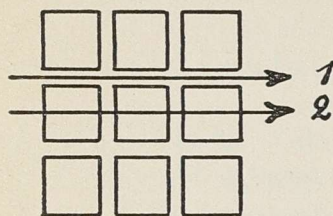
Depuis la publication de mon premier mémoire, j'ai pu apporter à la technique d'enregistrement un certain nombre de perfectionnements au fur et à mesure que mes recherches m'ont révélé les réelles difficultés du problème. En outre, les divers résultats obtenus

⁽¹⁾ Voir schéma au bas de la page 7.

m'ont montré que les variations d'impédance du muscle au cours de la contraction peuvent être, selon les conditions, complexes. Le moment me paraît donc venu d'exposer en détail la technique d'enregistrement, d'examiner la signification exacte des mesures, de passer en revue les causes d'erreur, de rassembler les résultats qu'elle a déjà donnés et d'établir une terminologie adaptée à cette nouvelle méthode d'investigation de la contraction musculaire.

PRINCIPES DE LA MÉTHODE

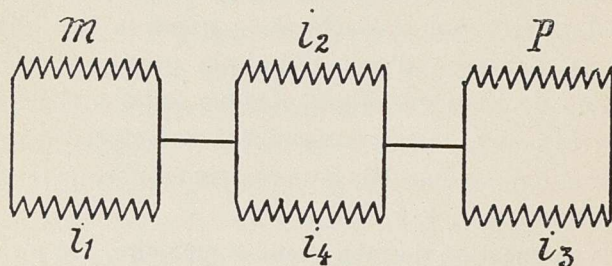
Si un cylindre de tissu idéal est fixé entre deux électrodes, le courant qui le traverse peut emprunter essentiellement deux voies différentes :



1. Traverser les espaces intercellulaires (flèche 1).

2. Traverser les cellules et les espaces intercellulaires (flèche 2).

Si, dans la voie 1 : I représente la résistance des espaces intercellulaires ; et dans la voie 2 : i , la résistance des espaces intercellulaires, m , la résistance des membranes polarisées et p , la résistance du protoplasme, on peut représenter schématiquement la résistance totale du système par trois résistances en série : i_2 , p et m , shuntées par la résistance I que l'on peut décomposer en i_1 , i_3 , i_4 .

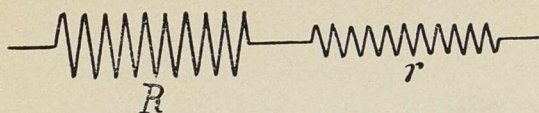


La résistance totale de ce système est :

$$\frac{i_2 i_4}{i_2 + i_4} + \frac{p i_3}{p + i_3} + \frac{m i_1}{m + i_1}$$

posons $\frac{i_2 i_4}{i_2 + i_4} + \frac{p i_3}{p + i_3} = R$ et $\frac{m i_1}{m + i_1} = r$. Nous trouvons déjà

ainsi deux des constantes de PHILIPPSON : R , la résistance des milieux conducteurs du tissu (substances intercellulaires, protoplasme) et r , la résistance des membranes physiologiques shuntées par les milieux conducteurs.



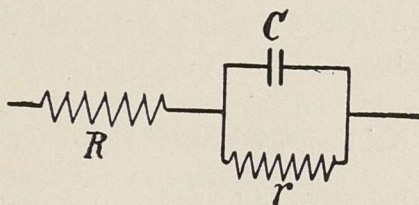
Mais outre ces résistances purement ohmiques, on peut démontrer l'existence d'une capacitance dans les tissus :

a) Si on introduit un tissu vivant dans l'une des branches d'un pont de Wheatstone, il n'est pas possible d'obtenir le silence au téléphone si on ne dispose que de résistances ohmiques dans la branche opposée.

b) Lorsqu'un tissu vivant est soumis à l'action d'un courant continu, l'intensité du courant qui traverse ce tissu croît jusqu'à un maximum ; à l'ouverture du circuit, cette intensité est progressivement décroissante. L'étude attentive de cette décroissance révèle qu'elle n'est pas identique à la décharge pseudo-logarithmique d'un condensateur à diélectrique parfait et indique plutôt l'existence, dans le tissu, d'une capacité de polarisation, analogue à celle des électrodes métalliques (condensateur à fuite).

c) La conductibilité électrique d'un tissu est plus grande en haute fréquence qu'en basse fréquence et la différence constatée est trop grande pour qu'on puisse l'attribuer aux électrodes.

On admet aujourd'hui que ce sont les interphases polarisées des cellules qui constituent le diélectrique de la capacité tissulaire. Dans ces conditions, le schéma représenté page 00 doit être complété par un condensateur qui shunte la résistance membranaire r . Le schéma devient alors :



Je ne pense pas qu'il faille essayer de rapporter R , r et C à des régions rigoureusement déterminées des cellules. Ces lettres tra-

duisent seulement trois constantes essentielles, *chacune d'elles comprenant un grand nombre de caractéristiques cellulaires* : par R il faut entendre la plupart des résistances ohmiques du tissu qui ne sont pas ou sont peu shuntées par des capacités ; r représente les résistances ohmiques qui jouent le rôle de diélectriques et les résistances qui les shuntent ; enfin dans C il faut voir les capacités de polarisation des zones polarisées essentiellement constituées sans doute d'interphases. Si incomplet soit-il, surtout lorsqu'on l'applique à des tissus hétérogènes et compliqués comme le muscle, le schéma de PHILIPPSON est le seul qui soit suffisamment simple pour que ses éléments puissent se prêter à des mesures. Tel quel, il permettra de procéder à des mensurations de la conductibilité électrique des sucres tissulaires et de la perméabilité des interphases. S'il est certain qu'en raison de l'hétérogénéité des tissus, la valeur absolue de ces constantes n'aura pas grande signification dans la comparaison de tissus différents, leurs variations survenant dans un même groupe de cellules n'en indiqueront pas moins que la conductibilité a changé ou que la perméabilité des interphases s'est modifiée. Les seuls résultats auxquels nous a conduit cette notion dans le cas du muscle, considéré au moment de la contraction, me paraissent justifier l'importance que l'on peut attacher à ces trois constantes cellulaires.

Partant du schéma fig. 5, on voit que si ZI représente l'impédance formée par la capacité C et la résistance r :

$$\frac{1}{Z_1} = \frac{1}{Z'} + \frac{1}{Z''} \quad \text{où} \quad Z' = \frac{-j}{C\omega} \quad \text{et} \quad Z'' = r$$

$$\text{d'où} \quad Z_1 = \frac{\frac{-jr}{C\omega}}{r + \frac{-j}{C\omega}} = \frac{\frac{r}{C\omega} \cdot -\frac{\pi}{2}}{r^2 + \frac{1}{C^2\omega^2} \cdot -\varphi}$$

avec $\text{tg } \varphi = \frac{1}{C\omega r}$. L'impédance Z_1 est donc équivalente à une résistance ohmique Z_0 :

$$Z_0 = \frac{r}{C\omega} \cdot \frac{C}{1 + C^2\omega^2 r^2} \cos\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) = \frac{r}{1 + C^2\omega^2 r^2}$$

et une résistance inductive Z_i :

$$Z_i = \frac{r}{C\omega} \cdot \frac{C}{1 + C^2\omega^2 r^2} \sin\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) = \frac{C\omega r}{1 + C^2\omega^2 r^2}$$

En appliquant la formule générale donnant l'impédance totale d'un système quelconque d'impédances :

$$Z = \sqrt{R^2 + \left(L\omega + \frac{1}{C\omega}\right)^2}$$

pour les deux résistances ohmiques (R et Z_0) et la résistance inductive Z_i , on a

$$Z = \sqrt{(R + Z_0)^2 + Z_i^2} = \sqrt{R^2 + \frac{2rR + r^2}{1 + C^2\omega^2r^2}}$$

dans laquelle $\omega = 2\pi\nu$, ν étant la fréquence du courant.

Si $\nu = \infty$ (courant de haute fréquence : $\nu = \pm 5.000.000$ cycles seconde), $\omega = \infty$ et $Z = R$.

Si $\nu = 0$ (courant continu, pratiquement courant de basse fréquence : $\nu = \pm 300$ cycles), $\omega = 0$ et $Z = r + R$.

Ainsi donc, si on détermine l'impédance d'un tissu en haute fréquence on mesure R ; en basse fréquence, on mesure $r + R$. Les mesures effectuées en basse fréquence pourront par conséquent nous renseigner surtout sur la conductibilité électrique des *interphases du tissu*, c'est-à-dire sur le transit d'ions au travers de ces membranes.

TECHNIQUE DE LA DÉTERMINATION DE R , r ET C ET DE LEURS VARIATIONS ⁽¹⁾

Le tissu (muscle) est introduit dans le bras BD d'un pont de Wheatstone dont le point T est mis à la terre. La branche AB, opposée au muscle, comprend les deux résistances ohmiques variables R et r et la capacité variable C qui sont destinées à faire équilibre aux impédances R , r et C du muscle (fig. 1).

Le pont est alimenté soit par un courant de basse fréquence (B. F.) de 300 cycles seconde, soit par un courant de haute fréquence (H. F.) de 1.200.000 cycles seconde, fournis par des oscillateurs à lampes, à couplage électromagnétique : B. F. et H. F. (Fig. 1).

⁽¹⁾ Les détails techniques des appareils ont été donnés dans un travail antérieur (DUBUISSON, 5) ; je n'indiquerai ici que la manière de procéder.

Le courant qui traverse la self S du pont est amplifié par un poste à trois triodes dont les deux premières sont amplificatrices, la dernière détectrice. On réalise la liaison entre les différents étages par des résistances et des capacités, choisies de telle sorte que le pouvoir

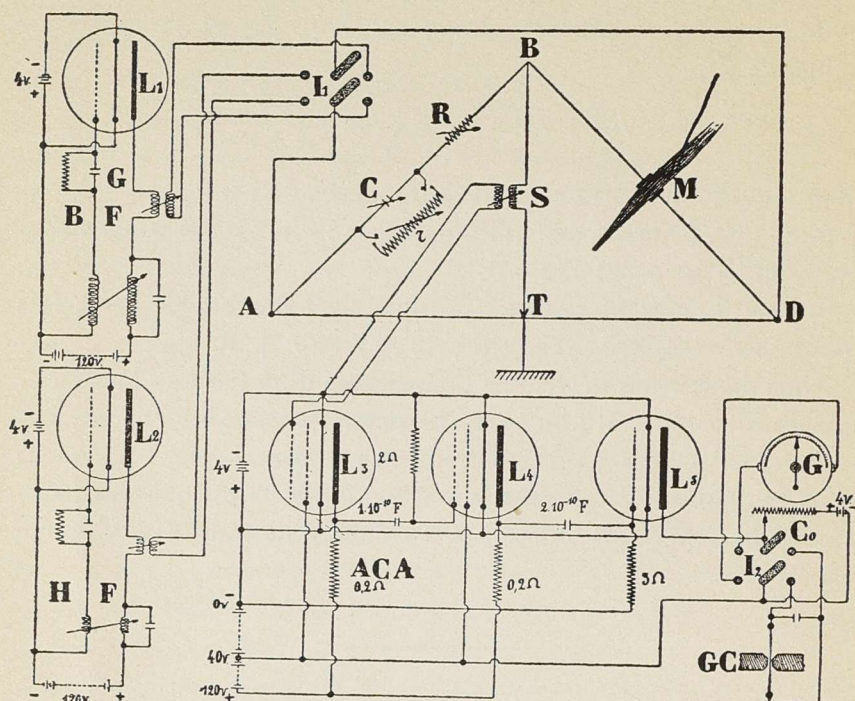


FIG. 1. — Disposition des divers circuits destinés à l'enregistrement des Ionogrammes de la contraction musculaire. Le pont de Wheatstone A.B.D.T., qui comprend le muscle M et les résistances et capacités variables R , r et C , est alimenté, soit par un courant de basse fréquence ($\nu = 300$), soit par un courant de haute fréquence ($\nu = 12 \cdot 10^5$), provenant des oscillateurs B.F. ou H.F. Les lampes L^1 et L^2 sont des Philips B. 405.

Le courant circulant entre les points B et T du pont est amplifié par un amplificateur R.C.A., dont les deux premières lampes L^3 et L^4 (Philips A. 442) sont amplificatrices; la troisième L^5 détectrice (Philips A. 410). Le courant anodique de la dernière lampe est compensé par le circuit d'opposition C_0 . Pour d'autres détails, voir DUBUISSON, 4 et 5.

amplificateur soit le même pour les deux fréquences d'ondes utilisées et que la détection obéisse au 10^{-3} seconde. Le courant de plaque de la dernière lampe peut être plus ou moins compensé par le circuit C_0 monté en opposition, ce qui permet d'appliquer aux galvanomètres G ou $G.C.$ un courant compatible avec la sensibilité de ces instruments. Ceux-ci sont constitués, soit d'un galvanomètre G pour les réglages approximatifs (sensibilité 10^{-6} A.), soit du galvanomètre à corde d'Einthoven $G.C.$ qui permet l'enregistrement photographique des variations d'impédance du muscle.

Détermination de R et de $\frac{1}{C\omega}$, haute fréquence. Les mesures en H.F., qui doivent surtout nous renseigner sur la valeur de R, seront effectuées en alimentant le pont avec le courant de l'oscillateur H.F. La résistance r du bras AB du pont est supprimée. La fréquence de l'oscillateur n'étant pas infinie, la capacité du tissu et des électrodes appliquées sur le muscle n'est pas négligeable et il faut régler non seulement R mais aussi C pour obtenir l'équilibre entre les deux bras du pont. Tant que cet équilibre n'est pas atteint la self est parcourue par un courant qui se transmet à la grille de l'amplificateur et qui, amplifié par les deux premières lampes et redressé par la troisième, *diminue* le courant de plaque de cette dernière. Lorsque les valeurs du C et de R sont convenables, le courant anodique de la dernière lampe, apprécié au galvanomètre G, est *maximum*. A ce moment, par la manœuvre de la résistance variable du circuit d'opposition C_0 , le galvanomètre G est amené au O et remplacé par la corde du galvanomètre d'Einthoven qu'on dégarnit progressivement de ses shunts. La grande sensibilité du galvanomètre à corde permet de rendre plus précis le réglage précédent et d'ajuster rigoureusement R et C.

Détermination de r et de $\frac{1}{C\omega}$, basse fréquence. Les mesures en B.F. doivent nous renseigner à la fois sur les valeurs de r et de C pour $\nu = 300$. Le condensateur C du bras AB du pont est shunté par la résistance r et le pont alimenté par le courant de l'oscillateur B.F. On règle cette résistance et la capacité C, alternativement l'une et l'autre, jusqu'au moment où le courant anodique de la dernière lampe de l'oscillateur est maximum.

Déterminations des variations de r , R et C au cours de la contraction musculaire. Variations de r et de C, basse fréquence. Les valeurs r , R et C ayant été réglées par des mesures en H. F. puis en B.F., si nous soumettons le muscle à une excitation, nous voyons que la corde est traversée par un courant ; celui-ci correspond à une diminution du courant anodique de la triode, c'est-à-dire à une différence de potentiel entre les points B et T du pont qui s'est donc déréglé sous l'influence de l'excitation. Mais le sens de ce déséquilibre nous échappe encore : en effet, toute augmentation ou diminution, soit de r , soit de C musculaires, se traduit toujours par une différence de potentiel en S. Pour connaître le sens de ce déséqui-

libre et déterminer lequel des deux facteurs, r ou C est en cause (ou la part qui revient à chacun d'eux), il faut procéder à quatre mesures successives :

1. Lorsque le pont est équilibré, le muscle étant au repos, on note les valeurs de r et de C . On *augmente* ensuite r jusqu'à ce que la diminution du courant anodique qui résulte du déséquilibre du pont soit une fonction linéaire des augmentations de r . A ce moment, on excite le muscle : la déviation que subit la corde du galvanomètre résulte en réalité de deux variations tissulaires possibles : celle de r et celle de C . Mais *tandis qu'une diminution ou une augmentation de C diminuent toutes deux le courant anodique, un accroissement de la résistance ohmique augmente le courant anodique, tandis qu'une diminution de cette résistance diminue ce courant.*

La variation constatée Δi (a) est ainsi liée à la variation de résistance dr et de capacitance $d\frac{1}{C\omega}$.

$$\Delta i (a) = dr + \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300}$$

2. Pour distinguer les importances relatives de dr et de $d\frac{1}{C\omega}$, on procède de la même façon que précédemment, mais au lieu de déséquilibrer le pont en augmentant r , on produit un déséquilibre quantitativement équivalent *en diminuant* r . La déviation de la corde du galvanomètre au moment de la contraction est aussi donnée par la relation :

$$\Delta i (b) = dr + d\frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300}$$

Mais comme dr (a) est certainement de sens opposé à dr (b), (tandis que $d\frac{1}{C\omega}$ (a) est de même sens que $d\frac{1}{C\omega}$ (b), si on choisit comme valeurs positives celles qui diminuent le courant anodique, c'est-à-dire celles qui augmentent le courant à la sortie S du pont, les deux variations dr (a) et dr (b) sont affectés de signes opposés et Δi (a) est sûrement différent de Δi (b). Des deux déviations, Δi (a) et Δi (b), la plus importante est celle où les variations de r tendent à modifier l'intensité de courant dans le même sens que les variations de C ce qui se produit dans le cas (a), lorsque la résistance diminue et, dans le cas (b), lorsqu'elle augmente.

Si, par exemple, Δi (a) est plus important que Δi (b), c'est que r a diminué au cours du phénomène étudié. Dans ce cas, dr (a) produit une diminution du courant anodique et doit donc être affecté du

signe +, et dr (b) produit une augmentation de ce courant et doit donc être affecté du signe —.

L'importance de la diminution de r sera exprimée par l'équation

$$\Delta i(a) - \Delta i(b) = \left[dr + \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} \right] - \left[-dr + \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} \right]$$

et

$$\Delta i(a) - \Delta i(b) = 2 dr.$$

3. Pour la détermination des variations de C , on déséquilibre cette fois le pont *en augmentant* C dans le bras AB, la résistance r restant équilibrée. Dans ce cas, tandis qu'une diminution ou une augmentation de r diminuent toutes deux le courant anodique, une diminution de la capacitance du tissu diminue le courant anodique, tandis qu'un accroissement de cette capacitance augmente ce courant.

Les variations constatées $\Delta i(c)$ sont ainsi liées à la fois à la variation de résistance dr et de capacitance $d \frac{1}{C\omega}$

$$\Delta i(c) = dr + d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300}$$

Pour distinguer les importances relatives de dr et de $d \frac{1}{C\omega}$, on procède comme précédemment, mais au lieu de déséquilibrer le pont *en augmentant* C , on produit un déséquilibre quantitativement équivalent *en diminuant* C . La déviation de la corde du galvanomètre au moment de la contraction est aussi donnée par la relation :

$$\Delta i(d) = dr + d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300}$$

Pour les mêmes raisons que celles déjà envisagées, $\Delta i(c)$ est différent de $\Delta i(d)$.

Si, par exemple, $\Delta i(d)$ est plus important que $\Delta i(c)$, c'est que la capacitance a diminué au cours du phénomène étudié, c'est-à-dire que la capacité a augmenté. Alors, $\Delta i(d) < \Delta i(c)$ et

$$\Delta i(d) - \Delta i(c) = \left[dr + d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} \right] - \left[+dr - d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} \right]$$

et

$$\Delta i(d) - \Delta i(c) = 2d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300}$$

Ainsi donc, ces quatre mesures vont nous permettre de connaître à tous moments le sens et l'importance des changements survenant dans la résistance r , laquelle représente surtout la résistance des interphases polarisées, et dans la capacité C laquelle correspond à la capacité de polarisation du tissu et à la capacité des électrodes.

Variations de R et de C, haute fréquence. Pour connaître les variations qui surviennent dans la conductibilité électrique des espaces conducteurs du tissu (R), on procèdera de manière analogue. La résistance r du bras AB du pont est supprimée ; le pont sera alimenté par le courant de l'oscillateur H.F. On déséquilibre le pont d'abord en augmentant R, puis en la diminuant. Les deux variations.

$$\Delta i(a) \text{ et } \Delta i(b) = dR + d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 12 \cdot 10^5}$$

Si, par exemple, R diminue dans le tissu, $\Delta i(a) > \Delta i(b)$, $dR(a)$ est +, $dR(b)$ est — et

$$\Delta i(a) - \Delta i(b) = \left[dR + d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 12 \cdot 10^5} \right] - \left[-dR + d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 12 \cdot 10^5} \right]$$

et
$$\Delta i(a) - \Delta i(b) = 2 dR.$$

Remarques au sujet de la détermination de C. Les déterminations exactes de la capacitance tissulaire et de ses variations ne peuvent être utiles que si la capacité totale du système électrodes-muscle est constituée uniquement de la capacité tissulaire. Dans les conditions de nos expériences (électrodes rapprochées et possédant, par conséquent, une capacité non négligeable), la détermination de la capacité du tissu et ses variations sont faussées par le fait que, outre la capacité tissulaire, nous mesurons aussi simultanément la capacité des électrodes. L'introduction d'un facteur de correction me paraît difficile en raison du fait que la capacité due aux électrodes dépend non seulement de la distance qui les sépare mais aussi de la constante diélectrique du milieu (muscle) qui, comme nous le verrons plus loin, varie au cours de la contraction. La détermination de $\frac{1}{C\omega}$ et de $d \frac{1}{C\omega}$, par le procédé décrit ci-dessus, fournira donc des valeurs d'autant plus rapprochées que la capacité due aux électrodes sera plus réduite. Celle-ci ne pourra cependant jamais être nulle et les valeurs de la capacité et de ses variations resteront toujours approximatives.

Étant donné que la valeur de C dépend de la fréquence du courant de mesure, puisque le diélectrique de la capacité tissulaire n'est pas parfait, si l'on veut préciser la valeur de la capacité et de ses variations pour une fréquence 1, il faut procéder à la détermination de C pour deux fréquences données. Les recherches de PHILIPPSON, con-

firmées par SAPEGNO (24), ayant montré que, dans de larges limites, la capacité satisfait à l'équation :

$$\log C_v = \log C_{v'} + a \log \frac{v'}{v}$$

a , le coefficient angulaire de la droite peut être calculé ou obtenu graphiquement. De l'équation qui précède, on tire en effet :

$$C_v \cdot v^a = C_{v'} \cdot v'^a = \text{constante.}$$

Cette constante est égale à la valeur de la capacité à la fréquence d'une période par seconde obtenue en extrapolant, jusqu'à cette fréquence, la droite de l'équation.

Mais les recherches de PHILIPPSON (23), de MAC CLENDON (21), de HEMINGWAY et COLLINS (19), et les nôtres ayant établi que la résistance membranaire varie en fonction de la capacitance $\frac{1}{C_\omega}$, la détermination de cette résistance membranaire et de ses variations suffit en général pour déterminer ce qui se passe au niveau des interphases polarisées du tissu.

Au sujet de la terminologie qu'il est convenable d'utiliser pour la définition des divers enregistrements montrant les variations d'impédance qui surviennent dans les tissus au cours de leur activité. Qu'il s'agisse de mesurer des variations dans l'ionisation des milieux conducteurs d'un tissu ou les modifications qui se produisent dans le transit d'ions au travers des interphases polarisées de ce tissu, notre technique revient toujours, somme toute, à envisager des phénomènes relatifs aux ions tissulaires. C'est pourquoi je propose d'appeler « *Ionogrammes* » (en abrégé I.G.) les tracés qui représentent les modifications survenant, au cours de l'activité d'un tissu, dans les constantes r , R et C .

Mais il y a plusieurs types d'Ionogrammes de la contraction musculaire, puisque pour déterminer avec exactitude les deux constantes qui nous intéressent spécialement r et R , il faut effectuer quatre mesures. On déséquilibre en effet le pont d'abord en augmentant la résistance R , puis en la diminuant et on procède aux mêmes opérations pour r . La détermination éventuelle de C pour $v = 1$, nécessite également quatre mesures, deux en H.F. et deux en B.F.

Il me paraît utile d'adopter la nomenclature suivante pour distinguer ces divers Ionogrammes.

Chaque onde figurée sur l'Ionogramme (I.M.G.) porte un indicatif qui renseigne :

1° la valeur des trois termes R , r et C considérés au moment du repos du muscle ($R = \text{ohms}$; $r = \text{ohms}$; $C = \text{farads}$) ;

2° le sens suivant lequel la *corde* dévie lorsque le déséquilibre du pont s'accroît (c'est-à-dire lorsque la différence de potentiel aux bornes BT du pont augmente ou lorsque le courant anodique de la troisième lampe de l'amplificateur diminue) et qui sera choisi comme sens positif dans les calculs éventuels ($\downarrow$ ou $\uparrow$) ;

3° la manière dont le pont a été déséquilibré avant l'enregistrement : en augmentant R ($R + R'$), en diminuant R ($R - R'$), en augmentant r ($r + r'$), en diminuant r ($r - r'$), en augmentant C ($C + C'$) ou en diminuant C ($C - C'$) ;

4° si la déviation de la corde constitue une somme ou une différence de deux impédances tissulaires $\left(d \frac{1}{C\omega} + dR ; d \frac{1}{C\omega} - dR ; dR + d \frac{1}{C\omega} ; dR - d \frac{1}{C\omega} ; d \frac{1}{C\omega} + dr ; d \frac{1}{C\omega} - dr ; dr + d \frac{1}{C\omega} ; dr - d \frac{1}{C\omega} \right)$.

On pourra avoir ainsi les divers indicatifs suivants :

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } r + r' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ ohms}) = d \frac{1}{C\omega} + dr \left\{ v < 500. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } r - r' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ ohms}) = d \frac{1}{C\omega} - dr \left\{ v < 500. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } R + R' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ ohms}) = d \frac{1}{C\omega} + dR \left\{ v > 10^6. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } R - R' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ ohms}) = d \frac{1}{C\omega} - dR \left\{ v > 10^6. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } C + C' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ far. }) = dR + d \frac{1}{C\omega} \left\{ v > 10^6. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } C - C' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ far. }) = dR - d \frac{1}{C\omega} \left\{ v > 10^6. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } C + C' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ far. }) = dr + d \frac{1}{C\omega} \left\{ v > 500. \right.$$

$$\text{I.M.G. ; } R = \text{ ; } r = \text{ ; } C = \text{ ; } \downarrow \text{ ou } \uparrow \text{ ; dés. } C - C' \text{ ;} \\ \Delta i(\text{ mms} = \text{ far. }) = dr - d \frac{1}{C\omega} \left\{ v > 500. \right.$$

En comptant comme positives les variations qui s'effectuent dans le sens des flèches, en mesurant les déviations de la corde et en appliquant la formule incluse dans les indicatifs comme il est indiqué p. 16, on pourra déterminer les modifications qui surviennent dans les constantes que l'on estime intéressantes : R , r ou C .

On trouvera dans les figures 2, 4, 5, quelques tracés correspondant à un certain nombre de ces indicatifs d'Ionomyogrammes.

Préparation du muscle et des électrodes. Toutes les recherches que nous avons entreprises jusqu'ici ont été effectuées soit sur le gastrocnémien, soit sur le couturier de la grenouille (*Rana temporaria* et *R. esculenta*). L'animal, décérébré et à moelle détruite, est solidement attaché à un support de liège. Les électrodes sont appliquées transversalement sur le muscle mis à nu. Par de fortes épingles, on fixe au support les diverses articulations qui pourraient se mouvoir au cours de la contraction. On réalise ainsi des conditions à peu près isométriques.

Ces précautions ne sont pas cependant suffisantes pour empêcher le muscle de bouger pendant la contraction, surtout dans le cas du gastrocnémien qui possède des fibres obliques. Aussi est-il nécessaire d'apporter tous ses soins à la confection et à la fixation des électrodes. Celles-ci sont en argent, circulaires, solidement emmanchées dans deux bras d'ébonite que l'on peut rapprocher ou éloigner à volonté et fixer définitivement de manière absolument inamovible lorsque leur distance a été convenablement choisie. Les parties des électrodes qui ne sont pas destinées à entrer en contact avec les tissus, les bords et les pourtours des surfaces qui seront appliquées sur le muscle, sont enduits de gomme laque de telle sorte que la région conductrice de ces électrodes soit seulement constituée d'une surface circulaire occupant le centre des disques. La zone conductrice nue de ces électrodes est ainsi réduite à environ 2 mms² par électrode. Leur capacité propre est donc très faible. Lorsqu'elles sont appliquées transversalement par rapport au muscle et compriment légèrement le tissu, les contractions musculaires maximales réussissent seulement à troubler les contacts aux bords des électrodes, c'est-à-dire là où celles-ci ne sont pas conductrices en raison du vernis isolant qui les recouvre en cet endroit. La seule précaution à prendre est de renouveler fréquemment la couche de gomme laque qui peut s'abîmer au cours des manipulations répétées.

Il convient aussi, au début de chaque expérience, de bien contrôler l'efficacité de la couche isolante en imprimant au muscle des chocs tels qu'il en résulte de légères déformations du tissu et en vérifiant que ces faibles changements de contact aux bords des électrodes ne modifient pas la résistance du système.

LES IONOGRAMMES

DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE ⁽¹⁾

Ionogrammes, H.F. ($v = 12.10^5$). Qu'il s'agisse du couturier ou du gastrocnémien, excités directement ou indirectement, la contraction musculaire ne paraît pas s'accompagner de modifications

(¹) Au moment où cette étude a été entreprise (1931), nos connaissances relatives aux modifications de perméabilité survenant dans le muscle au cours de la contraction pouvaient se résumer comme suit :

MAC CLENDON (21) le premier, utilisa des électrodes platinées, fortement appliquées sur le gastrocnémien de la Grenouille, de façon que le tissu, débordant tout autour des électrodes, ne puisse pas se déplacer au cours de la contraction et produire ainsi des modifications de résistance au contact des électrodes. Ce système introduit dans l'une des branches d'un pont de Kohlrausch, le muscle est téтанisé et la résistance trouvée, comparée à celle du muscle au repos. MAC CLENDON observa pendant l'excitation une diminution de la résistance ohmique indiquant une augmentation de la perméabilité cellulaire. Les variations étaient de 6 à 28 % et d'autant plus considérables que le muscle était plus fatigué.

EMBDEN (12) établit que le muscle élimine de l'acide phosphorique pendant la contraction.

DE CARO (2) signala que des muscles immergés dans du liquide de Ringer et excités directement par courant faradique (pendant 5 à 6 secondes) montrent une augmentation de la résistance ohmique d'environ 6 à 7 % entre 15°C. et 39°C. ; à 43°C., la résistance du muscle reste invariable pendant la stimulation. Lorsque la faradisation est prolongée (15 minutes), la résistance croît d'abord pendant les 15 premières minutes et diminue ensuite graduellement jusqu'à atteindre une valeur bien inférieure à celle qui correspond au muscle au repos.

Pour ERNST et SCHEFFER (15), le gastrocnémien de la Grenouille perd 30 à 40 % de potassium à la suite de l'excitation directe, mais ces auteurs ne pensent pas que ces phénomènes puissent être expliqués par une augmentation de perméabilité.

ERNST et CSUCS (14) trouvèrent que, sous l'influence de l'excitation électrique directe du muscle, des K^+ et P^- sortent tandis que des Na^+ et Cl^- entrent dans le tissu. Si l'excitation du muscle est indirecte, il ne se passe rien de semblable.

MOND et NETTER (22) ne confirmèrent pas les résultats de ERNST et CSUCS. L'analyse chimique systématique de sérums ayant servi à irriguer des muscles soumis, pendant des temps variables, à une excitation téтанique, ne leur permit de constater ni la sortie de K^+ ni la rentrée de Cl^- que l'on était en droit d'attendre d'un muscle en contraction si la perméabilité de l'organe est augmentée.

ACHELIS (1) étudiant les muscles abdominaux de la Grenouille arrive à des constatations opposées à celles de MAC CLENDON a faites au cours de la téтанisation : la résistance ohmique peut croître et la capacité diminuer.

D'après HARTREE (17) la contraction du muscle ne modifie pas sa résistance mesurée au moyen d'un courant d'environ 100.000 cycles-seconde.

de la conductibilité des espaces conducteurs du tissu (R). Il y a bien un léger mouvement de translation de la corde, à chaque contraction, mais si on abaisse progressivement la fréquence du courant qui alimente le pont, on s'aperçoit que les contractions deviennent de plus en plus amples, *tout en gardant le même aspect et les mêmes caractéristiques chronologiques*. C'est pourquoi j'ai cru pouvoir conclure (DUBUISSON, 4) que cette faible modification observée en H.F. paraît devoir être attribuée non pas à une variation de la résistance R du tissu, mais bien à l'augmentation de la perméabilité des membranes, qui est tout à fait évidente dans les mesures effectuées en B.F., et dont la résistance ne semble pas négligeable à la fréquence de 12.10^5 cycles-seconde. En effet, dans l'équation :

$$Z = \sqrt{R^2 + \frac{2Rr + r^2}{1 = C^2\omega^2r^2}}$$

l'impédance Z ne devient égale à R que pour autant que $\nu = \infty$. Il est vraisemblable — et nous comptons le vérifier sous peu — que la variation constatée au cours de la contraction du muscle sera tout à fait négligeable si on utilise un courant de mesure d'au moins 5.10^5 cycles-seconde (1).

Ionogrammes, B.F. ($\nu = 300$). Excitation INDIRECTE du gastrocnémien. Des électrodes en argent fraîchement chloruré sont posées sur le nerf sciatique. L'excitation s'effectue par des chocs d'induction (chocs d'ouverture de bobine de Dubois Raymond, alimentée avec 4 volts au primaire).

Lorsque l'excitation est *subliminaire*, il ne se produit consécutivement à l'excitation *aucune* modification dans l'impédance du tissu.

Lorsque l'excitation est *liminaire*, on enregistre *deux* variations successives, toutes deux caractérisées *par une diminution de la résistance r et par une augmentation de la capacité C*.

Lorsque l'excitation est *sub-maximale*, les I. G. montrent les deux mêmes ondes, mais celles-ci sont notablement plus amples.

Lorsque l'excitation est *maximale*, on retrouve encore les deux mêmes variations, plus amples encore et d'une amplitude maximale pour un muscle déterminé.

(1) Pour HARTREE (17) la contraction du muscle ne modifie pas sa résistance si le courant de mesure est de l'ordre de 100.000 cycles-seconde. A cette fréquence, nous avons trouvé une diminution de résistance de l'ordre de 1 à 2 %.

J'ai appelé ces deux variations successives qui caractérisent les I.G. de la contraction musculaire pris en B.F., les ondes *a* et *b*. (Fig. 2, 3, 4).

L'amplitude et les caractéristiques chronologiques de ces deux ondes sont les suivantes, dans la contraction maximale : (DUBUISSON, 5).

ONDE A. — Le début de l'onde situé à 0.003 seconde au moins, à 0.0055 seconde au plus du stimulus ⁽¹⁾.

La période de perméabilité croissante (phase ascendante de l'onde, dure 0.003 seconde.

La phase décroissante dure au moins 0.007 seconde. Ce dernier chiffre est très approximatif, parce que la deuxième onde, l'onde *b*, surprend l'onde *a* avant que celle-ci ne soit achevée : on ne peut donc estimer la durée de la phase décroissante de la première onde qu'avec une certaine marge d'approximation.

ONDE B. — Le début de l'onde se situe à 0.016 seconde de l'excitation.

La période de croissance de l'onde dure 0,040 seconde.

La période de décroissance de l'onde dure au moins 1 seconde.

En fait, cette décroissance est asymptotique et par conséquent difficile à déterminer exactement. En prolongeant vers la ligne de repos la portion de la phase décroissante qui accuse la plus forte inclinaison sur cette ligne de base, on peut assigner à cette période une durée arbitraire : l'intervalle compris entre le stimulus et le croisement de ces lignes est de + 0.060 seconde.

L'onde a est donc beaucoup plus courte que l'onde b.

Les caractéristiques d'amplitude des ondes *a* et *b* sont telles que le quotient des amplitudes $\frac{a}{b}$ peut prendre, d'une expérience à l'autre, toutes sortes de valeurs intermédiaires entre $\frac{1}{10}$ et $\frac{1}{53}$ avec une moyenne de $\frac{1}{31}$. L'onde *a* est donc toujours notablement *plus petite* ⁽¹⁾ que l'onde *b*, mais les amplitudes de ces deux ondes ont une certaine *indépendance*.

⁽¹⁾ La période propre de la corde du galvanomètre est trop grande pour permettre de déterminer *exactement* les caractéristiques chronologiques et d'amplitude de l'onde *a*. De nouvelles recherches entreprises au moyen de l'oscillographe cathodique sont actuellement en cours.

En moyenne, les variations représentées par l'onde *a* correspondent à une diminution de la résistance *r* de 0.2 % et à une augmentation équivalente de la capacité membranaire. La diminution de *r*, en ce qui concerne l'onde *b*, est, en moyenne, de 8 %.

Excitation DIRECTE du gastrocnémien et du couturier. Lorsque l'excitation est liminaire, sus-liminaire ou maximale, les I.G. ne diffèrent pas de façon appréciable de ceux qu'on enregistre à la suite d'une stimulation indirecte. Mais il en est tout autrement lorsque l'excitation est sub-liminaire. Dans ce cas, en effet, si on n'enregistre aucune variation dans l'impédance du muscle quand on stimule le nerf, l'excitation directe des fibres musculaires fait apparaître une onde qui est l'onde *a*. (fig. 8). Si l'excitation est franchement sous-liminaire, les tracés n'accusent aucune variation de résistance ; mais au fur et à mesure que l'intensité du choc s'accroît, il apparaît une onde, de même sens que l'onde *a* des enregistrements ordinaires et de caractéristiques chronologiques identiques. L'amplitude de cette onde augmente au fur et à mesure que l'on s'approche du seuil de la contraction. Lorsque celui-ci est atteint, l'onde *b* apparaît. A partir de ce moment, les ondes *a* et *b* s'accroissent simultanément jusqu'à leur valeur maximale.

Suivant le type d'excitation (direct ou indirect), les I.G. pris dans les conditions d'excitation sub-liminaire sont donc nettement *différents*.

Relations qui existent entre les ondes qui caractérisent l'I.G. de la contraction musculaire et les ondes R et T de l'électro-myogramme. Dans un travail antérieur (DUBUISSON, 4), j'ai décrit une technique grâce à laquelle il est possible d'enregistrer simultanément les variations du courant de démarcation, dans des conditions électrométriques, et l'I.M.G. par l'emploi d'un galvanomètre à corde d'Einthoven, muni de deux cordes conductrices indépendantes, dont l'une est associée au pont de Wheatstone pour la mesure des variations d'impédance ; l'autre à un amplificateur à courant continu, construit de façon à supprimer les perturbations d'origine mécanique, thermique, lumineuse et électrique. Lorsque la contraction est maximale, on voit que l'onde *a* de l'I.G. est synchrone avec l'onde R de l'E.G. et que l'onde *b* de l'I.G. est synchrone avec l'onde T de l'E.G. Lorsque l'excitation est sub-liminaire, l'I.G.

comprend une onde *a* et l'E.G. une onde R. Les quatre variations *a*, *b*, R, et T ne représentent donc que les conséquences de deux phénomènes, l'un responsable de *a* et de R ; l'autre, de *b* et de T. L'indépendance qui existe entre les deux ondes qui constituent chacun de ces tracés montre que ces deux phénomènes ont vraisemblablement une dualité d'origine.

Relations qui existent entre les deux ondes de l'I.G. de la contraction musculaire et le développement de tension qui accompagne celle-ci. L'emploi d'une méthode d'enregistrement optique du mécanogramme, permettant d'obtenir sur le même tracé les modifications de la tension musculaire et l'I.G., m'a permis de montrer (DUBUISSON, 8) que, dans les conditions de contraction isotoniques comme dans les conditions isométriques, le développement de l'onde *b* et celui de la tension musculaire sont parfaitement synchrones : la période croissante de cette onde correspond au développement de la tension, la période décroissante au relâchement musculaire, de telle sorte que le sommet de l'onde R coïncide avec le sommet du mécanogramme (fig. 6 et 7).

J'ai également observé que dans les conditions « isométriques courtes » le mécanogramme aussi bien que l'onde *b* sont plus aplatis que lorsque les conditions sont « isométriques longues ». L'onde *b* de l'I.G. est donc en étroite relation avec la contraction musculaire : elle traduit les phénomènes ioniques qui sont strictement et exclusivement ceux qui se produisent aux cours des processus énergétiques de la contraction.

On discute depuis longtemps pour savoir si la perturbation électrique qui accompagne toute contraction musculaire précède ou accompagne la contraction mécanique de l'organe. On a soutenu tour à tour les deux hypothèses avec de nombreuses preuves expérimentales. Aucune recherche cependant ne peut être définitive, parce que, dans ce genre de travail, on a généralement enregistré le courant d'action d'une région bien limitée du tissu tandis qu'on recueillait le mécanogramme de l'ensemble du muscle. On conçoit que, dans ces conditions, suivant la région dont on étudie le courant d'action, il sera possible de prouver l'existence de décalages plus ou moins importants entre les deux phénomènes. Je pense que l'étude des I. G. pris dans des conditions d'excitation sub-liminaire et montrant seulement l'onde *a* (qui correspond à l'onde R de l'E.G.)

et, d'autre part, la constatation que l'onde *b* est intimement liée au développement de la tension musculaire, sont des arguments en faveur de la théorie selon laquelle la première manifestation électrique de la contraction (onde R) précède réellement le développement de la tension musculaire. La disjonction que j'ai réussie à obtenir entre les ondes R et T ou *a* et *b* dans des conditions physiologiques normales me paraît plus décisive que les tracés simultanés des variations électriques et mécaniques.

DES DIVERSES CAUSES D'ERREUR QUI PEUVENT TROUBLER LES TRACÉS IONOGRAPHIQUES ET EN RENDRE L'INTERPRÉTATION DIFFICILE

Trois facteurs peuvent troubler les tracés Ionographiques : le premier est relatif aux électrodes destinées à la mesure des variations d'impédance ; le second dépend de certaines conditions inhérentes à la préparation du muscle ; le troisième concerne les artefacts dus au courant stimulant.

Causes d'erreur dues aux électrodes. J'ai déjà, au début de cet exposé, attiré l'attention sur le fait que les électrodes doivent être placées de telle manière que les légères déformations que subit inévitablement le muscle au cours de la contraction ne puissent influencer les contacts du tissu avec les plaques conductrices. Cette influence néfaste est d'autant moins à craindre que la surface totale des électrodes est plus grande par rapport à leur surface conductrice et qu'elles sont appliquées de manière plus étroite sur le muscle. Il y a cependant un maximum de compression tolérable, au-dessus duquel on risque de blesser un certain nombre de fibres musculaires : dans ce cas, même lorsque l'excitation est maximale, les I.G. ne comportent que de très légères variations d'impédance qui sont d'ailleurs indéchiffrables, en raison de leur complexité autant que de leur irrégularité.

Causes d'erreur dues au tissu.

1^o *Contractions spontanées des muscles de Grenouilles dont la moelle a été récemment détruite.* La destruction de la moelle, indispensable pour supprimer les réflexes souvent gênants des Grenouilles simplement décérébrées, produit, comme on sait, une contracture musculaire qui ne disparaît qu'au bout d'un certain temps. Souvent, après cette contracture, les muscles sont animés de fibrillations. Il faut, dans tous les cas, avant de placer les électrodes, attendre que ces divers mouvements aient cessé. Lorsque la moelle a été bien détruite, ces phénomènes disparaissent complètement dix minutes après l'intervention.

2^o *Influence de la circulation sanguine.* Dans toutes mes expériences, la circulation générale, et en particulier celle du membre étudié, a été soigneusement respectée. Si l'artère fémorale est blessée ou comprimée, la stase veineuse qui s'ensuit a pour résultat de fatiguer le muscle trop rapidement et, ce qui est plus grave dans nos expériences, de provoquer des inégalités dans l'amplitude des réponses, par suite vraisemblablement du non fonctionnement d'un certain nombre de fibres musculaires. Dans tous les cas, et bien que je n'aie pas encore entrepris une étude systématique de cette question, il m'est apparu que la stase veineuse ralentit les ondes *a* et *b*.

3^o *Importance de l'intégrité du nerf sciatique dans l'excitation indirecte.* Il importe que le dégagement du nerf sciatique et le placement des électrodes soient effectués avec le plus grand soin. Je me suis aperçu, en effet, dans de nombreux cas, qu'à la suite de tiraillements du nerf, la contraction du gastrocnémien consécutive à l'excitation du sciatique donne un I.G. tout à fait anormal en ce sens que les variations d'impédance sont extrêmement *faibles et irrégulières*. Il suffit souvent alors de déplacer quelque peu les électrodes destinées à la mesure de l'impédance du tissu, soit vers le tendon tarsien, soit vers le genou, pour enregistrer des I.G. normaux. Ceci s'explique probablement par le fait que si certaines fibres nerveuses du nerf sciatique sont blessées au cours de la préparation du nerf, la contraction musculaire qui résulte de la stimulation nerveuse n'intéresse pas simultanément toutes les fibres musculaires ou n'en intéresse qu'une partie : si les électrodes du muscle sont posées sur une zone qui prend normalement part à la contraction, on obtient un

I.G. normal ; dans le cas contraire, les enregistrements sont tout à fait capricieux.

4^o *Irrégularité des I.G. dans les cas d'excitation directe du muscle.* Les nombreux I.G. du couturier et du gastrocnémien excités directement que j'ai pris jusqu'ici m'ont montré que la régularité du tracé dépend largement de la position des électrodes excitantes : comme je le fais remarquer plus haut en ce qui concerne les I.G. consécutifs à l'excitation indirecte du muscle, les tracés ne peuvent être réguliers et normaux que si *la totalité* des fibres musculaires comprises entre les électrodes destinées aux mesures d'indépendance entre en action de manière homogène. Or, dans le cas d'excitations directes, cette condition n'est pas toujours aisée à réaliser, surtout lorsqu'on opère sur le gastrocnémien car chez lui l'orientation oblique des faisceaux musculaires rend l'excitation totale et homogène beaucoup plus difficile que celle du couturier dont les fibres sont parallèles. Lorsque, pour une position déterminée des deux paires d'électrodes appliquées sur le muscle, les I.G., par leur irrégularité et la faible amplitude de leurs tracés, indiquent que les fibres musculaires intéressées par les électrodes destinées à la mesure de l'impédance ne participent pas, de façon homogène, à la contraction, il faut ou bien déplacer ces électrodes de façon à les amener au contact d'une zone active, ou bien changer la position des électrodes stimulantes de manière à obtenir une excitation normale des fibres musculaires en expérience.

Causes d'erreur dues au courant stimulant. Quelle que soit la position des électrodes placées sur le nerf sciatique ou directement sur le muscle, on recueille toujours, au niveau des électrodes destinées à la mesure d'impédance, au moment du stimulus, un courant provenant de la dérivation, le long du nerf ou du muscle, du courant d'excitation. Ce courant étant toujours très bref, provoque une brusque excursion de la corde ; celle-ci doit être très soigneusement amortie pour éviter que des oscillations accessoires ne viennent s'ajouter à l'onde provenant du stimulus. Ces oscillations accessoires sont d'autant plus gênantes qu'elles s'effectuent au moment du développement de l'onde α , qu'elles se confondent souvent avec celle-ci et rendent ainsi les I.G. illisibles. Même lorsque la tension de la corde est choisie de telle façon qu'on obtienne un amortissement convenable avec cependant une période propre aussi courte que

possible, l'onde électrique due au stimulus peut encore être très gênante si elle atteint une trop grande amplitude parce que, en raison de l'inertie de la corde, il arrive souvent que l'onde *a* se produise avant que le conducteur ne soit revenu à sa position de repos. Pour éviter ce dernier inconvénient, d'autant plus grand que l'étincelle de rupture du primaire de la bobine d'excitation est plus longue, nous avons cherché à réduire le plus possible ce courant de rupture en utilisant un interrupteur au Mercure fonctionnant dans une atmosphère d'azote et en shuntant le primaire de la bobine de Dubois-Raymond par une résistance dont on règle la valeur jusqu'à obtenir une étincelle de rupture très brève.

CONCLUSIONS

La technique que je décris dans ce travail m'a permis d'étudier les Ionogrammes de la contraction musculaire, dans les conditions d'excitation directe ou indirecte ; sub-liminaire, liminaire et maximale ainsi que les relations chronologiques qui existent entre les différentes caractéristiques de ces I.G., le développement de la tension musculaire et les variations du courant de démarcation. Mes expériences ont été faites sur le couturier et le gastrocnémien de la Grenouille. Les résultats me permettent déjà de formuler les conclusions suivantes :

1° Lorsque la contraction est maximale, elle est caractérisée par *deux augmentations successives de la perméabilité du muscle*.

La première, l'onde *a*, possède les caractéristiques suivantes :
 début à 0.003 à 0.0055 seconde de l'excitation ;
 période de perméabilité croissante : 0.003 seconde ;
 période de perméabilité décroissante : au moins 0.007 seconde.

Cette onde *a* correspond à une diminution de 0.2 % de la résistance totale *r* du cylindre de tissu en expérience.

La seconde, l'onde *b*, survient avant la fin de l'onde *a*. Ses caractéristiques sont :

début à 0.016 seconde de l'excitation ;
 période de perméabilité croissante : 0.040 seconde ;

PLANCHE I

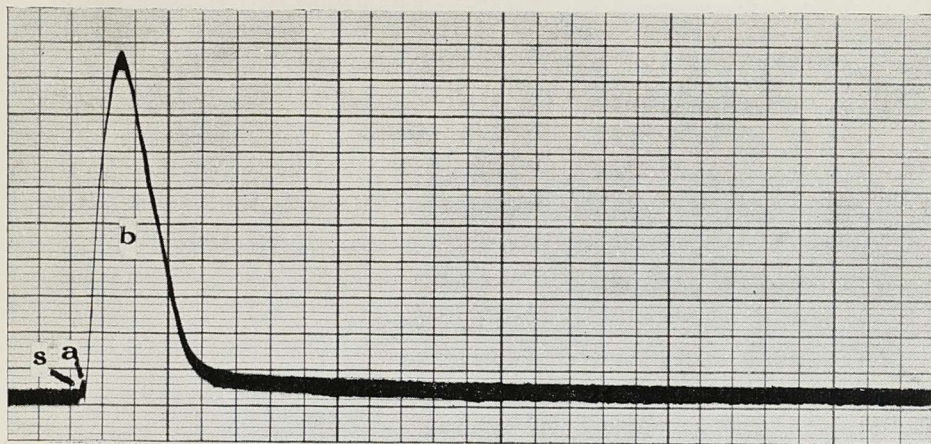


FIG. 2. — Gastrocnémien de Grenouille, excitation indirecte maximale. *s*, stimulus ; *a*, première onde ; *b*, deuxième onde. Temps en 0.040 seconde. Indicatif pour les deux ondes :

I.M.G. ; $R = 98$; $r = 754$; $C = 4,65 \cdot 10^{-9}$; $\uparrow$; dés. $r + r'$;

$$\Delta i (\text{Imm} = 1,2 \text{ ohms}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr.$$

(ce qui signifie : lorsque le muscle est au repos, les trois constantes R , r et C ont respectivement comme valeurs : 98 ohms, 754 ohms et $4,65 \cdot 10^{-9}$ farads. Le pont est déséquilibré en augmentant la résistance r ($r + r'$) du bras AB du pont. Chacune des ondes de l'Ionomyogramme (I.M.G.) représente la somme des variations de C et de r

$$\left(\Delta i = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr \right)$$

et telle que si r était seule à se modifier, tout déplacement de la corde dans le sens indiqué par la flèche (sens +) correspondrait à une diminution de 1,2 ohms par mm.).

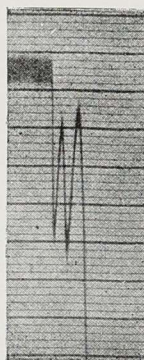


FIG. 3. — Gastrocnémien de Grenouille, excitation indirecte maximale. Première déviation, stimulus ; deuxième déviation, onde *a* suivie de l'onde *b* dont seul le début a été enregistré. Temps : Imm = 0.004 seconde. Indicatif :

I.M.G. ; $R = 112$; $r = 772$; $C = 3,34 \cdot 10^{-9}$; $\downarrow$; dés. $r + r'$;

$$\Delta i (1 \text{ mm} = 0,8 \text{ ohm}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr$$

(pour l'interprétation de l'indicatif, voir la légende de la fig. 2.).

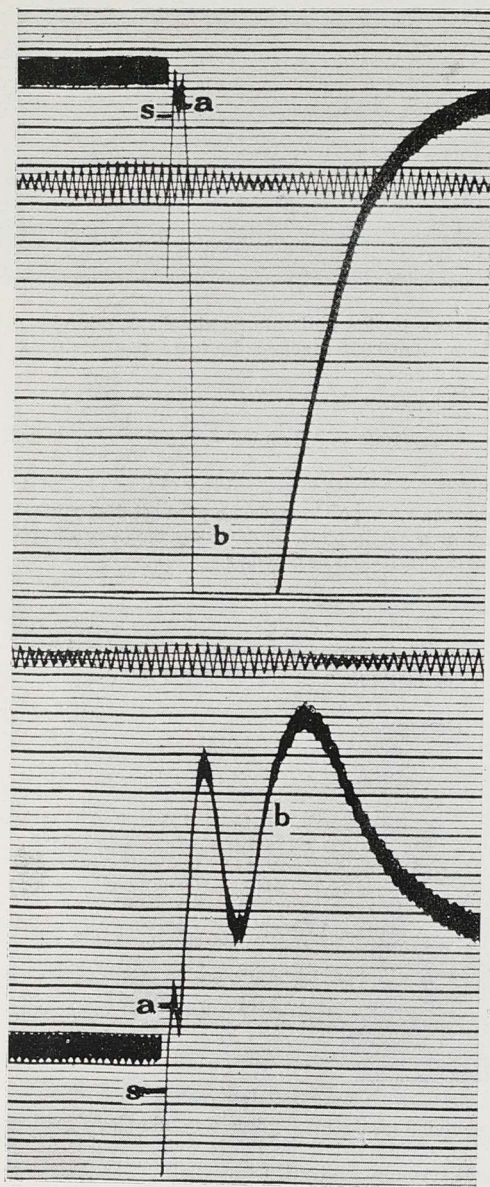
PLANCHE II

FIG. 4. — Gastrocnémien de Grenouille, excitation indirecte maximale. Temps en 0,007 seconde. *s*, stimulus; *a*, onde *a*; *b*, onde *b*.

Au dessus, Indicatif :

I.M.G.; $R = 198$; $r = 1650$; $C = 1,18 \cdot 10^{-9}$; ↓; dés. $r + r'$;

$$\Delta i (\text{Imm}, 0,8 \text{ ohm}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr$$



(ce qui signifie : lorsque le muscle est au repos, les trois constantes R , r et C ont respectivement comme valeurs : 198 ohms ; 1650 ohms et $1,18 \cdot 10^{-9}$ farads. Le pont est déséquilibré en augmentant la résistance r ($r + r'$) du bras AB du pont. Chacune des ondes de l'Ionomyogramme (I.M.G.) représente la somme des variations de C et de r et telle que si r était seule à se modifier, tout déplacement de la corde dans le sens indiqué par la flèche correspondrait à une diminution de 0,8 ohm par mm.).

Au dessous, indicatif :

I.M.G.; $R = 198$; $r = 1650$;

$C = 1,18 \cdot 10^{-9}$; ↓; dés. $r + r'$;

$\Delta i (\text{Imm} = 0,8 \text{ ohm})$

$$= d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} - dr$$

(ce qui signifie : les ondes de l'Ionomyogramme représentant, chacune d'elles, la différence entre les variations de C et de r et telle que si r était seule à se modifier, tout déplacement de la corde dans le sens indiqué par la flèche correspondrait à une augmentation de 0,8 ohm par mm.).

Alors que l'onde *a* du tracé inférieur devrait être plus petite que l'onde correspondante du tracé supérieur, puisque dans celui-ci elle représente une somme tandis que dans l'autre elle représente une différence, les deux figures ci-contre montrent le contraire. Cela provient d'un mauvais amortissement de la corde dont la déviation due au stimulus tend à diminuer l'onde *a* dans le tracé supérieur et à l'augmenter dans le tracé inférieur.

L'onde *b* du tracé inférieur présente une inflexion qui provient du fait que lorsque le pont est déséquilibré en diminuant r , toute diminution de la résistance ohmique membranaire se traduit par une excursion de la corde vers le haut,

tandis que l'augmentation de la capacité tissulaire se traduit par une excursion en sens inverse. L'allure de ce tracé indique par conséquent qu'à un moment donné, le courant qui résulte de l'augmentation de la capacité est plus important que celui qui est la conséquence de la diminution de la résistance ohmique.

PLANCHE III

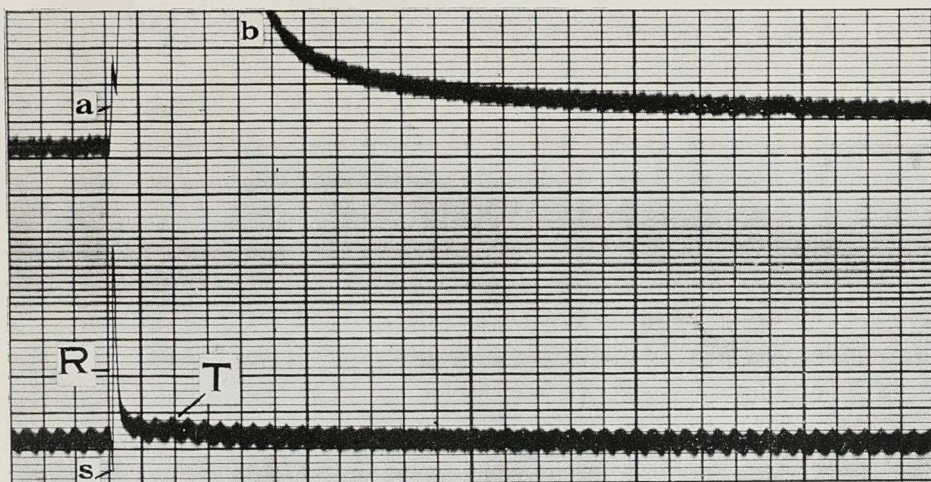


FIG. 5. — Gastrocnémien de Grenouille, excitation indirecte maximale. Enregistrement simultané de l'Ionogramme et de l'Électromyogramme. Temps en 0.040 seconde. Sensibilité des deux cordes : 8 mms pour 10^{-9} Amp.

Tracé supérieur : Ionogramme. Le stimulus n'est pas marqué. *a*, onde *a* ; *b*, onde *b*. Indicatif :

I.M.G. ; $R = 96$; $r = 470$; $C = 4,82 \cdot 10^{-9}$; dés. $r + r'$; ↓ ;

$$\Delta i (\text{Imm} = 0,3 \text{ ohm}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr$$

(pour la signification de l'indicatif, voir légendes fig. 2 et 4).

Tracé inférieur, électrogramme. *s*, stimulus ; *R*, onde *R* ; *T*, onde *T*. Enregistrement monophasique.

On voit le synchronisme des ondes *R* et *a* ; des ondes *b* et *T*.

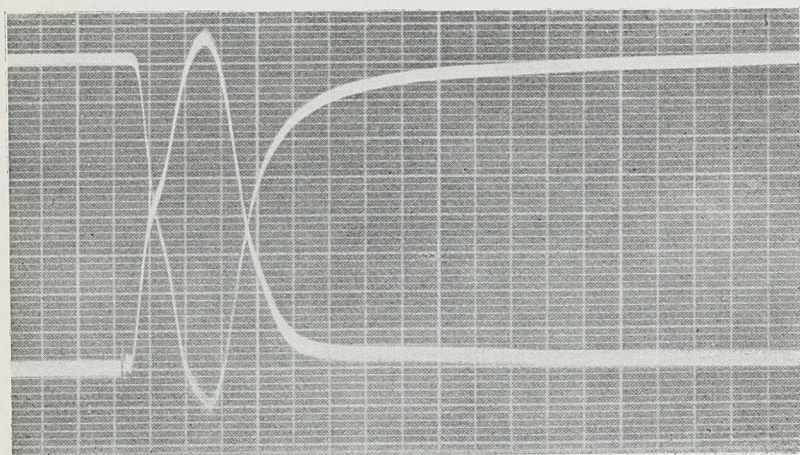


FIG. 6. — Gastrocnémien de Grenouille, excitation indirecte maximale. Enregistrement simultané de l'Ionogramme et du mécanogramme.

Au-dessus, mécanogramme : raccourcissement du muscle vers le bas. Contraction isométrique.

Au-dessous, Ionogramme. On voit deux petites ondes (stimulus et onde *a*) et la grande onde *b*, synchronisée avec le développement de la tension musculaire. Temps en 0.040 seconde. Indicatif :

I.M.G. ; $R = 144$; $r = 830$; $C = 1,67 \cdot 10^{-9}$; dés. $r + r'$; ↑ ;

$$\Delta i (\text{Imm} = 0,1 \text{ ohm}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr$$

(pour la signification de l'indicatif, voir légendes des fig. 2 et 4).

PLANCHE IV

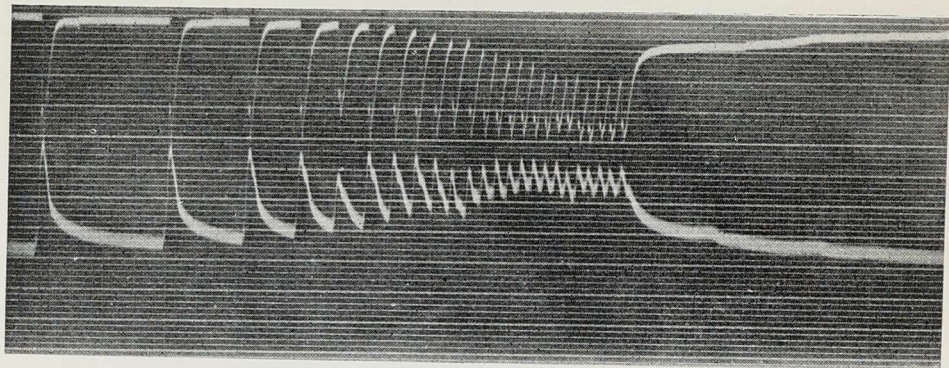


FIG. 7. — Gastrocnémien de Grenouille. Tétanos incomplet par excitation indirecte. Enregistrement simultané du développement de la tension musculaire et de l'ionogramme. Au-dessus, mécanogramme : raccourcissement du muscle vers le bas. Contraction isométrique.

Au-dessous, Ionomyogramme. L'enregistrement étant effectué à petite vitesse (1 cm = 0,8 sec.) on ne peut voir que les ondes *b*. Indicatif :

I.M.G. ; R = 95 ; $r = 635$; $C = 3,77 \cdot 10^{-9}$; dés. $r + r'$; $\uparrow$;

$$\Delta i (\text{Imm} = 0.04 \text{ ohm}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr$$

On voit que l'ionogramme est synchrone et symétrique avec le développement de la tension musculaire.

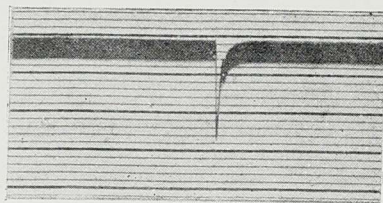


FIG. 8. — Couturier de Grenouille, excitation directe juste sous-liminaire. Temps : Imm = 0.004 seconde. On voit deux ondes, la première, due à la dérivation du courant stimulant le long du muscle, et une seconde, petite, survenant dans la descente de la première : c'est l'onde *a*. Il n'y a pas d'onde *b*. Indicatif :

I.M.G. ; R = 80 ; $r = 434$; $C = 6,10 \cdot 10^{-9}$; dés. $r + r'$; $\uparrow$;

$$\Delta i (\text{Imm} = 0.7 \text{ ohm}) = d \frac{1}{C \cdot 2\pi \cdot 300} + dr.$$

période de perméabilité décroissante (décroissance asymptotique, difficile à déterminer) : au moins une seconde.

Cette onde *b* correspond à une diminution de 8 % environ de la résistance totale *r* du cylindre de tissu en expérience.

L'onde a est donc et plus courte et moins ample que l'onde b.

2° Ces deux ondes possèdent une certaine indépendance, car leurs rapports d'amplitude ne sont pas constants. De plus, — et ceci me paraît la preuve la plus convaincante — *l'onde a peut exister seule dans les muscles tout à fait normaux, lorsque l'on provoque une excitation SUB-LIMINAIRE DIRECTE du muscle.*

3° Ces recherches qui démontrent et précisent l'existence de deux augmentations successives de la perméabilité musculaire au cours de la contraction, tirent une partie de leur valeur du fait qu'elles fournissent une base ferme à la théorie d'EMBDEN et de ses élèves (10 à 13, 16, 20 et 27). D'après ces auteurs, l'excitation détermine deux augmentations de perméabilité dans le muscle : une première consécutive à l'excitation et une seconde correspondant à l'explosion des substances énergétiques. Pour EMBDEN, les interphases en cause seraient constituées par le sarcoplasme. La fatigue musculaire serait due moins à une perte de substances énergétiques qu'à cette augmentation de perméabilité qui résulte de la formation d'acides lactique et phosphorique et qui est vraisemblablement accompagnée de phénomènes d'imbibition.

Pour SCHEMINSKY et son école (V. GULACSY, KANN, STIASNY), qui ont étudié les phénomènes de la fatigue musculaire à la lumière des théories d'EMBDEN, la première augmentation de perméabilité, qui résulte indistinctement de l'excitation électrique, mécanique, lumineuse, pourrait être également la conséquence de phénomènes d'imbibition. Dans le cas d'excitations électriques, cette augmentation de perméabilité serait *locale* en ce sens qu'elle se situerait à la cathode. L'eau qui imbibes les interphases à la cathode proviendrait de la région anodique qui serait ainsi caractérisée par une « désimbibition » des interphases par perte d'eau. V. GULACSY admet, comme EMBDEN, que la deuxième augmentation de perméabilité résulte de la formation d'acide lactique et d'autres substances produites simultanément et croit que ces deux augmentations de perméabilité siègent à des interphases différentes du muscle, conclusions auxquelles j'étais arrivé moi-même.

Si (DUBUISSON, 5), en s'appuyant sur les recherches de THORNER, on admet que tout ce qui fatigue les tissus vivants' produit une augmentation de perméabilité, il nous faut considérer dans le muscle deux fatigues : celle du premier type : fatigue polaire (v. GULACSY), fatigue relative (SCHEMINSKY), onde *a* (DUBUISSON) et qui existe seule lorsque l'excitation est directe et sub-liminaire (DUBUISSON) ; celle du deuxième type, qu'avec EMBDEN, SCHEMINSKY et leurs écoles j'associe aux processus chimiques de la contraction (DUBUISSON, 4 et p. 00), qui n'est pas polaire (v. GULACSY) et que SCHEMINSKY appelle « fatigue absolue ».

La fatigue du premier type (onde *a*) explique comment la diminution des contractions sous l'effet d'excitations polaires répétées est supprimée par renversement du courant (« *Wendungseffect* ») ; la fatigue du deuxième type (onde *b*) explique comment la diminution de l'énergie des contractions est plus rapide lorsque le muscle est plongé dans l'air que lorsqu'il baigne dans du Ringer.

La région cathodique d'un muscle excité se fatiguerait donc pour deux raisons : l'une dépendant de la stimulation, l'autre, des processus chimiques de la contraction, alors que son excitabilité se trouverait plutôt augmentée par la diminution de perméabilité due à l'excitation (KANN). A ce sujet, j'ai montré récemment (DUBUISSON et VANDERVAEL, 9 bis) par la technique des I.G., qu'au cours de l'électrotonus, la perméabilité est accrue à la cathode et diminuée à l'anode.

4° Les enregistrements simultanés des deux variations de la perméabilité musculaire et des deux différences de potentiel caractéristiques de la contraction, montrent que l'onde *a* qui répond à une faible augmentation de la perméabilité totale du tissu, est synchrone avec l'onde R, qui correspond à une chute notable du potentiel de démarcation ; que l'onde *b*, qui traduit une forte augmentation de perméabilité totale du tissu, est synchrone avec l'onde T, qui correspond à une électronégativité peu importante.

Les quatre variations : *a*, *b*, R et T ne représentent que les conséquences de deux phénomènes qui ont une dualité d'origine : la première (onde *a* ou R) existant seule dans le cas d'excitation sub-liminaire.

5° Du point de vue topographique, je ne crois pas que l'onde *a* (ou R) corresponde à des phénomènes localisés aux interphases

polarisées qui sont le siège de l'onde *b* (ou T), car, contrairement à ce que l'on serait autorisé à attendre dans ce cas, c'est à la *faible* augmentation de perméabilité indiquée par l'onde *a* que correspond une *forte* électronégativité, indiquée par l'onde R ; tandis qu'à la *forte* augmentation de perméabilité représentée par l'onde *b* correspond une *légère et très irrégulière* diminution de potentiel (onde T). Il y a d'autant plus de raisons de croire que les ondes *a* et *b* sont originaires d'*interphases différentes* du muscle que le nombre d'interphases polarisées qui peut exister dans ce tissu est relativement considérable : (sarcoplasme, fibrilles contractiles ; sarcoplasme-inophragmes ; — les inophragmes étant considérées comme phase continue avec le sarcolemme —). Et ces phases elles-mêmes, qui occupent dans le tissu une place prépondérante, sont très hétérogènes : il y a sûrement plusieurs interphases dans le sarcoplasme (microplasmies micellaires, — Q Korner de HOLMGREN ; — noyaux) et dans les fibrilles contractiles (disques isotropes, disques anisotropes). Il est évident que l'étude des I.G. d'autres tissus tels que le muscle lisse ou le tissu glandulaire permettra de limiter le problème à un nombre limité d'interphases.

6° La relation étroite qui existe en outre entre le développement de la tension musculaire et l'onde *b* d'une part, entre cette onde et la phase initiale de la thermogénèse du muscle (recherches de HILL et HARTREE ⁽¹⁾) d'autre part, paraissent bien indiquer que l'onde *b* de l'I.G. de la contraction musculaire (et par conséquent l'onde T de l'E.G.) correspondent à des phénomènes chimiques (explosions du phosphagène, etc.), qui libèrent l'énergie nécessaire au travail du muscle.

L'onde *a* est, pour l'instant, plus mystérieuse : elle correspond sans doute à la dépolarisation des interphases normalement responsables du potentiel de démarcation et qui déclenche, lorsqu'elle atteint une certaine valeur, les phénomènes chimiques grâce auxquels l'onde *b*, l'onde T et la tension musculaire peuvent se développer. L'existence d'un seuil de dépolarisation en dessous duquel les phénomènes mécaniques du muscle ne peuvent pas se produire est peut-être ⁽²⁾ démontré par le fait que, dans les condi-

⁽¹⁾ Voir à ce sujet l'article récent de HARTREE (17).

⁽²⁾ Cet accroissement est peut-être aussi le résultat du nombre croissant de fibres musculaires excitées.

tions d'excitation sub-liminaire directe du muscle, l'onde a s'accroît au fur et à mesure qu'augmente l'intensité du stimulus ?

7° L'existence de l'onde a dans les conditions sub-liminaires d'excitation directe, son absence au contraire pour des excitations sub-liminaires indirectes, me paraît pouvoir s'expliquer si on admet que lorsque le seuil d'excitation est atteint pour le nerf sciatique, il l'est aussi pour le gastrocnémien. Les partisans de la théorie de l'isochronisme du nerf et du muscle proposée par L. LAPICQUE acceptent d'ailleurs ce point de vue. S'il en est ainsi, toute excitation qui est sub-liminaire pour le muscle l'est aussi pour le nerf et rien ne peut se produire au niveau du muscle tant que les influx nerveux ne sont pas déclenchés. Si mes observations au sujet des I.G. pris dans les conditions d'excitation sub-liminaire ne constituent pas une démonstration de la théorie de l'isochronisme du nerf muscle, elles peuvent être expliquées par elle : elles montrent en tous cas que lorsque le seuil est atteint pour le nerf il l'est aussi pour le muscle du moins dans les conditions normales qui sont celles de mes expériences.

8° La démonstration que j'ai faite de l'existence de l'onde a seule, lorsque l'excitation est directe et sub-liminaire, permet de comprendre les observations de WEISS (21, 22) d'après lesquelles il est possible de fatiguer un muscle et de provoquer la sortie d'importantes quantités d'acide phosphorique à la suite d'excitations subliminaires directes. J'ai d'ailleurs montré récemment que lorsqu'un muscle est fatigué par une série de contractions maximales provoquées par des excitations électriques de polarité déterminée, on peut diminuer la fatigue polaire due à ces excitations par des excitations électriques subliminaires directes de polarité opposée. (DUBUISSON, 9).

RÉSUMÉ

1° Le principe et la technique de la méthode d'enregistrement des variations survenant dans la résistance ohmique (R), des interfases polarisées (r) et de la capacité de polarisation (C) du muscle au cours de la contraction, est exposé. Il est proposé le terme « Iono-

gramme » pour désigner les tracés qui représentent des modifications survenant dans l'impédance des tissus au cours de leur activité et établir une nomenclature qui permette, pour chaque type d'Ionogramme, d'être désigné par un indicatif grâce auquel on peut connaître immédiatement les conditions dans lesquelles les tracés ont été recueillis.

2° La résistance des espaces ionisés du muscle (résistance R) ne paraît pas changer au cours de la contraction. Au contraire, la résistance des interphases polarisées (résistance r) se modifie. Les Ionogrammes révèlent l'existence de *deux diminutions successives* de cette résistance : la première (onde a de l'I.G.), très proche du stimulus (0.003 seconde), très courte (0.010 seconde) et très peu ample (la diminution de résistance r correspond à 0.2 %), suivie aussitôt d'une seconde (onde b de l'I.G.), distante de 0.016 seconde de l'excitation, longue (± 1 seconde) et ample (la diminution de résistance r correspond à 8 %). Ces caractéristiques sont celles des tracés des I.G. résultant de l'excitation *directe ou indirecte* maximale du gastrocnémien de la Grenouille.

3° Lorsque ces muscles sont excités *directement*, et que l'intensité du stimulus est *sub-liminaire*, l'onde a se produit *seule*. Son amplitude *croît au fur et à mesure qu'augmente l'intensité du stimulus* ; à un certain moment, le seuil de la contraction est atteint et l'onde b apparaît.

4° L'onde a de l'I.G. est *synchrone* avec l'onde R de l'E.G. L'onde b de l'I.G. est synchrone avec l'onde T de l'E.G. Dans le cas d'excitation sub-liminaire directe, on obtient exclusivement l'onde a (ou R).

5° Le développement de l'onde b et celui de la tension musculaire sont *synchrones*.

6° Les différentes causes d'erreurs qui peuvent troubler les tracés Ionographiques sont examinées.

7° Il est fait un rapprochement entre les ondes a et b et les résultats des travaux des écoles d'EMBDEN et de SCHEMINSKY sur la perméabilité et la fatigue musculaires.

8° Différents recoupements semblent conduire à la conclusion que les ondes a et b des I.G. de la contraction musculaire traduisent les augmentations de perméabilité survenant *au niveau d'inter-*

phases polarisées différentes du tissu. L'onde a traduirait la dépolarisation des interphases normalement responsables de la polarisation électrique du muscle, dépolarisation qui déclencherait l'explosion de phosphagène, etc. ; la mise en liberté des acides phosphorique et lactique se traduirait ioniquement par l'augmentation de perméabilité représentée dans les tracés par l'onde b et électro-chimiquement par l'onde T de l'Electromyogramme.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) ACHELIS, J. D. (1932). — Ueber die Polarisationskapazität des Skelettmuskels bei indirekter Reizung. *Pflüger's Archiv*, t. CCXXX, p. 412.
- (2) DE CARO, L. (1925). — Sulle variazioni della Resistenza elettrica dei muscoli. *C. R. della R. Acc. de Lincei*, p. 515.
- (3) DUBUISSON, M. (1932). — Recherches sur les variations de la vitesse d'excitabilité du cœur battant spontanément. *Arch. Intern. de Physiol.*, t. XXXV, p. 85.
- (4) DUBUISSON, M. (1933). — Recherches sur les modifications qui surviennent dans la conductibilité électrique du muscle au cours de la contraction. *Arch. Intern. de Physiol.*, t. XXXVII, p. 35.
- (5) DUBUISSON, M. (1934). — Étude des relations qui existent entre la perméabilité et le courant de démarcation du muscle au cours de la contraction. *Arch. Intern. de Physiol.*, t. XXXVIII, p. 85.
- (6) DUBUISSON, M. (1934). — Polarisation et dépolarisation cellulaires. *Actualités Scientifiques et Industrielles*, Paris, Hermann.
- (7) DUBUISSON, M. (1934). — Recherches sur l'Ionogramme et l'Électrogramme consécutifs à des excitations sous-limaires directes et indirectes du muscle. *Arch. Intern. de Physiol.*, t. XXXVIII, p. 460.
- (8) DUBUISSON, M. (1934). — Sur les relations qui existent entre les deux ondes de l'Ionogramme et le développement de la tension musculaire au cours de la contraction. *Arch. Intern. de Physiol.*, t. XXXVIII, p. 468.
- (9) DUBUISSON, M. (1934). — La fatigue polaire se manifeste aussi dans les conditions d'excitation sous-liminaire directe. *Arch. Intern. de Physiol.*, t. XXXVIII, p. 472.
- (9 bis) DUBUISSON, M. et VANDERVAEL, F. — Recherches sur la perméabilité du muscle au cours de l'électrotonus. *Arch. Intern. Physiol.*, t. XL, p. 173.
- (10) EMBDEN, G. (1920). — Beiträge zur Lehre von der Muskelkontraktion der Ermüdung und der Narkose. *Tagung d. deutsch. Physiol. Ges., Hambourg*, t. II, p. 159.
- (11) EMBDEN, G. (1924). — Ueber die Bedeutung von Ionen für den Chemismus der Muskelkontraktion und des Ablauf fermentativen Reaktionen. *Tagung d. Deutsch. Physiol. Ges. Tübingen*, t. XXXII, p. 488.
- (12) EMBDEN, G. (1924). — Untersuchungen über den Verlauf des Phosphorsäure und Milchsäurebildung bei der Muskeltätigkeit. *Klin. Wochenschr.*, t. II, p. 1393.
- (13) EMBDEN, G. und ADLER, E. (1922). — Ueber die physiologische Bedeutung des Wechsels des Permeabilitätszustandes von Muskelfasergrenzschichten. *Hoppe-Seyler's Zeitschr.*, t. CXVIII, p. 1.
- (14) ERNST, E. und CSUCS, L. (1930). — Untersuchungen über Muskelkontraktion. IX. Permeabilität und Tätigkeit. *Pflüger's Archiv*, t. CCXXIII, p. 663.
- (15) ERNST, E. und SCHEFFER, L. (1928). — Untersuchungen über Muskelkontraktion. VII. Die rolle des Kaliums in der Kontraktion. *Pflüger's Archiv*, t. CCXX, p. 665.
- (16) GULACSY, V. (1929). — Permeabilität und Ermüdung. I. Die Wiederherstellung der Erregbarkeit des ermüdeten Muskels durch die Wendung des Reizstromes. *Pflüger's Archiv*, t. CCXXIII, p. 407.

- (17) HARTREE, W. (1933). — The electrical resistance of stimulated muscle. *Journ. of Physiol.*, t. LXXIX, p. 487.
- (18) HELLER, R. (1930). — Permeabilität und Ermüdung. III. Die Bedeutung der Stromflusszeit für den Verlauf der Ermüdungskurve und den Wendungseffect. *Pflüger's Archiv.*, t. CCXXV, p. 194.
- (19) HEMINGWAY, A. und COLLINS, D. A. (1931-1932). — High and low frequency electrical resistance changes in dying voluntary muscle of Rabbits. *Am. Journ. of Physiol.*, t. XCII, p. 388.
- (20) KANN, S. (1930). — Permeabilität und Ermüdung. V. Ermüdbarkeit und Wendungseffect bei Reizung mit induktionsströmen. *Pflüger's Archiv.* t. CCXXV, p. 265.
- (21) MAC CLENDON, I. F. (1912). — The encreased permeability of striated muscle to ions during contraction. *Am. Journ. of Physiol.*, t. XXIX, p. 302.
- (22) MOND, R. und NETTER, H. (1930). — Aendert sich die Ionenpermeabilität des Muskels während seiner Tätigkeit. *Arch. Ges. Physiol.*, t. CCXXIV, p. 702.
- (23) PHILIPPSON, M. (1921). — Les lois de la résistance électrique des tissus vivants. *Bull. Ac. Roy. Sc. de Belg.*, t. VII, p. 387.
- (24) SAPEGNO, E. (1930). — Ueber die Impedanz und Kapazität des Querkes-treiftens Muskels in Längs- und Querrichtung. *Pflüger's Archiv.*, t. CCXXIV, p. 187.
- (25) SCHEMINSKY, FERD. (1929). — Permeabilität und Ermüdung. *Klin. Wochenschr.*, t. VIII, p. 1264.
- (26) SCHEMINSKY, F. und FERD. (1930). — Permeabilität und Ermüdung. II. Ist der Wendungseffect durch die Reizung neuer Fasern oder durch Grenz-flächenänderungen schon erregter Fasern bedingt? *Pflüger's Archiv.*, t. CCXXV, p. 145.
- (27) STIASNY, G. (1930). — Permeabilität und Ermüdung. V. Der Wendungs-effect bei tetanischer Reizung. *Pflüger's Archiv.*, t. CCXXV, p. 230.
- (28) WEISS, H. (1922). — Ueber den Einfluss der nicht erregenden Dauerdurchs-trömung auf den Permeabilitätszustand von Froschmuskeln. *Pflüger's Archiv.*, t. CXCIV, p. 152.
- (29) WEISS, H. (1922). — Ueber des Einfluss unterschwelliger elektrischer Reizung auf den Permeabilitätszustand von Froschmuskeln. *Pflüger's Archiv.* t. CXCVI, p. 393.

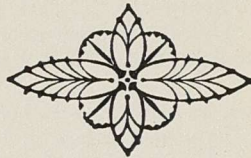


TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	3
Principes de la méthode	6
Technique de la détermination de R, <i>r</i> et C et de leurs variations .	9
Les ionogrammes de la contraction musculaire	18
Des diverses causes d'erreur qui peuvent troubler les tracés iono- graphiques et en rendre l'interprétation difficile	23
CONCLUSIONS.	26
RÉSUMÉ	30
BIBLIOGRAPHIE	33



ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE MM.



R. FABRE

Professeur de Toxicologie
à la Faculté de Pharmacie de Paris

TOXICOLOGIE ET HYGIÈNE INDUSTRIELLE

Ch. FABRY

Membre de l'Institut
Professeur à la Faculté des Sciences

OPTIQUE

E. FAURE-FREMIET

Professeur au Collège de France

BIOLOGIE

(Embryologie et Histogenèse)

Ch. FRAIPONT

Professeur à la Faculté des Sciences de Liège

PALÉONTOLOGIE ET LES GRANDS PROBLÈMES DE LA BIOLOGIE GÉNÉRALE

Maurice FRECHET

Professeur à la Sorbonne

ANALYSE GÉNÉRALE

M. L. GAY

Professeur de Chimie-Physique
à la Faculté des Sciences de Montpellier

THERMODYNAMIQUE ET CHIMIE

J. HADAMARD

Membre de l'Institut

ANALYSE MATHÉMATIQUE ET SES APPLICATIONS

Victor HENRI

Professeur à l'Université de Liège

PHYSIQUE MOLÉCULAIRE

A. F. JOFFE

Directeur de l'Institut Physico-Technique
de Leningrad

PHYSIQUE DES CORPS SOLIDES

A. JOUNIAUX

Professeur à l'Institut de Chimie de Lille

CHIMIE ANALYTIQUE (Chimie-Physique, minérale et industrielle).

P. LANGEVIN

Membre de l'Institut
Professeur au Collège de France

I. — RELATIVITÉ II. — PHYSIQUE GÉNÉRALE

Louis LAPICQUE

Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DU SYSTÈME NERVEUX

A. MAGNAN

Professeur au Collège de France

MORPHOLOGIE DYNAMIQUE ET MÉCANIQUE DU MOUVEMENT

Ch. MARIE

Directeur de Laboratoire
à l'École des Hautes-Études

ÉLECTROCHIMIE APPLIQUÉE

Ch. MAURAIN

Membre de l'Institut
Doyen de la Faculté des Sciences
Directeur de l'Institut de Physique du Globe

PHYSIQUE DU GLOBE

André MAYER

Membre de l'Académie de Médecine
Professeur au Collège de France

PHYSIOLOGIE

Henri MINEUR

Astronome à l'Observatoire de Paris
Maître de Recherches

ASTRONOMIE STELLAIRE

Chr. MUSCELEANU

Professeur à la Faculté des Sciences
de Bucarest

PHYSIQUE GÉNÉRALE ET QUANTA

M. NICLOUX

Professeur à la Faculté de Médecine
de Strasbourg

CHIMIE ANALYTIQUE (Chimie organique et biologique)

P. PASCAL

Correspondant de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
et à l'École Centrale des Arts et Manufactures

CHIMIE GÉNÉRALE et MINÉRALE

Ch. PEREZ

Professeur à la Sorbonne

BIOLOGIE ZOOLOGIQUE

J. PERRIN

Membre de l'Institut
Prix Nobel de Physique
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

ATOI

Ulg - U.D. Zoologie

CATALOGUE SPÉCIAL SUR DEMANDE



099600517

LIBER



ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE MM.



Marcel PRENANT

Professeur à la Sorbonne

I. — BIOLOGIE ÉCOLOGIQUE

II. — LEÇONS DE ZOOLOGIE

A. REY

Professeur à la Sorbonne

HISTOIRE DES SCIENCES

Y. ROCARD

Maître de Recherches

THÉORIES MÉCANIQUES (Hydrodynamique-Acoustique)

R. SOUÈGES

Chef de Travaux à la Faculté de Pharmacie

EMBRYOLOGIE ET MORPHOLOGIE VÉGÉTALES

TAKAGI

Professeur à l'Université Impériale de Tokyo

MATHÉMATIQUES GÉNÉRALES

TAMIYA (HIROSHI)

Membre du Tokugawa Biologischen
Institut-Tokyo

BIOLOGIE (Physiologie cellulaire)

A. TCHITCHIBABINE

Membre de l'Académie des Sciences
de l'U. R. S. S.

CHIMIE ORGANIQUE (Série hétérocyclique)

Georges TEISSIER

Sous-directeur de la Station
Biologique de Roscoff

BIOMÉTRIE ET STATISTIQUE BIOLOGIQUE

G. URBAIN

Membre de l'Institut
Professeur à la Faculté des Sciences
de Paris

THÉORIES CHIMIQUES

Pierre URBAIN

Maître de Conférences à l'Institut
d'Hydrologie et de Climatologie
de Paris

GÉOCHIMIE

Y. VERLAINE

Professeur à l'Université
de Liège

PSYCHOLOGIE ANIMALE

P. WEISS

Membre de l'Institut
Directeur de l'Institut de Physique
de l'Université de Strasbourg

MAGNÉTISME

R. WURMSER

Directeur du Laboratoire
de Biophysique
de l'École des Hautes-Études

BIOPHYSIQUE

Actualités Scientifiques et Industrielles

Série 1935 (suite) :

- | | |
|--|--------|
| 242. GEORGES BOHN. Les invertébrés, arthropodes, mollusques et échinodermes..... | 18 fr. |
| 243. VITO VOLTERRA et UMBERTO D'ANCONA. Les associations biologiques au point de vue mathématique..... | 20 fr. |
| 244. RENÉ WURMSER. L'électroactivité dans la chimie des cellules..... | 18 fr. |
| 245. MANUEL VALADARES. Transmutation des éléments par des particules accélérées artificiellement..... | 10 fr. |
| 246. M. DUBUISSON. Les ionogrammes de la contraction musculaire..... | 12 fr. |
| 247. G. GUEBEN. Structure nucléaire..... | 10 fr. |
| 248. B. ROSSI. Rayons cosmiques..... | 12 fr. |
| 249. RENÉ FABRE. Toxicologie des gaz (Deuxième partie)..... | 15 fr. |
| 250. RENÉ FABRE. Alcools-Anesthésiques solvants..... | 15 fr. |
| 251. J. PAVILLARD. Eléments de Sociologie végétale (Phytosociologie)..... | 18 fr. |
| 252. WILHELM BLASCHKE. Integralgeometrie..... | 7 fr. |
| 253. J. SIVADJIAN. Les fièvres et les médicaments antithermiques..... | 15 fr. |
| 254. N.-K. KOLTZOFF. Physiologie du développement et Génétique..... | 12 fr. |
| 255. RENAUD PAULIAN. Le polymorphisme des mâles de coléoptères..... | 10 fr. |

LISTE COMPLÈTE A LA FIN DU VOLUME

PARIS-LILLER. — IMP. A. TAFFIN-LEFORT.