

augmente avec l'intensité de l'excitant qui a provoqué la contraction. On constate également que, pour des excitations identiques (excitations maximales par exemple), la quantité de chaleur ou d'énergie mise en liberté varie dans des limites fort larges, suivant les conditions mécaniques de la contraction. Lorsque le muscle éprouve une résistance considérable à se contracter (*contractions isotoniques* du muscle soulevant un poids considérable, ou *contractions isométriques*, c'est-à-dire contraction où le raccourcissement est empêché), il produit plus de chaleur que lorsqu'il se contracte librement. *Le même excitant provoque dans le même muscle une somme de travail chimique différente, selon les circonstances extérieures.* Ce résultat est certainement surprenant à première vue; mais on comprend qu'un tel état des choses fasse du muscle une machine très-parfaite, puisque d'elle-même, et sans augmentation de l'excitant, elle gradue son effort d'après le travail extérieur à exécuter.

FICK a d'ailleurs montré que cette influence de la tension du muscle sur le développement d'énergie continuait à s'exercer alors que la contraction est déjà commencée. Ainsi la production de chaleur croît, non seulement avec l'accroissement de la tension initiale, mais aussi lorsque la tension varie, lorsqu'elle augmente pendant la durée de la contraction.

Lorsqu'on enlève la charge au muscle au moment où il est arrivé au maximum du raccourcissement, l'échauffement est moindre que lorsque le muscle reste chargé pendant toute la durée du relâchement. La différence ne provient pas ici d'une différence dans la production de chaleur, mais uniquement de ce que lorsque le muscle reste chargé, la chute du poids lors du relâchement se transforme en chaleur. La différence d'échauffement correspond exactement au travail extérieur exécuté ou non par le muscle, et peut servir à calculer la valeur de l'équivalent mécanique de la chaleur (une grande calorie = 425 kilogrammètres) (FICK).

On a constaté également que, lorsque le muscle exécute des contractions isolées mais successives, il produit plus de chaleur que lorsqu'il entre en tétanos, l'intensité de l'excitant restant la même (FICK); que la chaleur est plus considérable quand le travail se fait au moyen de contractions musculaires grandes, mais moins nombreuses, au lieu de contractions petites mais plus nombreuses; que la chaleur produite pendant le tétanos augmente avec le nombre des excitations (DANILEWSKY), que la production de chaleur diminue à mesure que le muscle se fatigue, alors que le travail reste le même. Enfin d'après STEINER, le muscle continuerait à produire de la chaleur pendant le relâchement.

Le muscle est-il un moteur thermique ? — Le muscle ne crée évidemment pas l'énergie mécanique qui devient manifeste au moment de la contraction. Cette énergie mécanique provient de la transformation de l'énergie chimique de tension, mise en liberté par les oxydations dont la substance musculaire est le siège. Faut-il admettre que l'énergie chimique se transforme d'abord en chaleur et qu'une partie de cette chaleur est ultérieurement convertie en travail mécanique, comme c'est le cas pour une machine à feu ? On s'accorde généralement pour répondre négativement à cette question. En effet, pour que la chaleur se transforme en travail mécanique, il faut qu'elle puisse passer d'un corps à température élevée à un corps à basse température (théorie mécanique de la chaleur) : et rien n'indique que l'élément musculaire présente en ses différentes parties des différences de température suffisantes pour expliquer la somme

considérable de travail mécanique qu'il est capable de manifester. Le muscle ne paraît donc pas être un moteur thermique : peut-être est-ce un moteur électrique, l'électricité provenant des réactions chimiques étant ultérieurement transformée, en partie en énergie mécanique, en partie en énergie calorifique.

Coefficient d'utilisation de l'énergie chimique dans le moteur vivant. — Dans les meilleurs moteurs thermiques, $\frac{1}{12}$ seulement de l'énergie chimique correspondant à la combustion du charbon, est utilisée comme travail extérieur ; les $\frac{11}{12}$ restent sous forme de chaleur, et constituent un véritable déchet. Le coefficient d'utilisation de l'énergie calorifique de la houille brûlée dans un moteur thermique est donc $\frac{1}{12}$ dans les conditions les plus favorables.

Un grand nombre d'expériences ont été faites à ce point de vue sur l'homme et les animaux, pour déterminer quel est chez eux le coefficient d'utilisation de l'énergie provenant de la combustion musculaire. On a constaté que les muscles de l'homme peuvent transformer un quart de l'énergie chimique en travail, et les trois autres quarts en chaleur (ou en électricité, qui elle-même se transforme d'ailleurs immédiatement en chaleur).

ZUNTZ, LEHMANN et HAGEMANN (1) ont trouvé dans leurs expériences sur le cheval, un coefficient encore plus favorable : $\frac{1}{3}$ de l'énergie chimique transformée en travail extérieur, et $\frac{2}{3}$ en chaleur.

Le moteur vivant est donc sous ce rapport très supérieur au moteur à feu, mais très inférieur aux moteurs électriques : en effet, dans un moteur électrique alimenté par une pile, les $\frac{9}{10}$ de l'énergie de combustion du zinc consommé par la pile peuvent être recueillis sous forme de travail mécanique extérieur.

Mais il ne faut pas oublier que chez les animaux à sang chaud, la chaleur produite dans les muscles ne peut être considérée comme un déchet : elle est toute aussi utile à l'organisme que le travail mécanique. Si, se plaçant au point de vue mécanique, on veut considérer comme perdus les $\frac{2}{3}$ de l'énergie qui ne se transforme pas en travail, on aurait tout autant de raison, en se plaçant au point de vue de la calorification, de dire qu'un tiers de l'énergie de combustion se perd sous forme de travail, que les $\frac{2}{3}$ seulement sont utilisés comme chaleur.

V. PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE (2).

Courant propre du muscle ou courant de démarcation. — Si l'on extrait avec grand soin un muscle de grenouille à fibres parallèles (muscle couturier par exemple), et si l'on retranche de part et d'autre l'extrémité tendineuse du muscle, par des sections nettes pratiquées au rasoir, on obtient un prisme ou cylindre régulier de substance musculaire. En reliant deux par deux au moyen d'électrodes appropriées (électrodes impolarisables), les différents

(1) ZUNTZ, LEHMANN et HAGEMANN, *Unters. ü. d. Stoffwechs d. Pferdes*. 1889.

(2) DU BOIS-REYMOND, *Unters. ü. thier. Elektr.* 1848 et *Gesamm. Abhandl.* 1875-77, III, p. 16, 1870, HERMANN, *Unters. z. Physiol. d. Muskeln u. Nerven* 1868, *Pflüger's Archiv*, IV, p. 152, 1871, X, p. 49, XV, p. 237, 1877, XVI, p. 193, 1877.

points de la surface du muscle avec une boussole de WIEDEMANN ou un électromètre capillaire (voir plus loin), on constate que la surface longitudinale naturelle est électrisée positivement, et que la surface transversale est électrisée négativement. Le maximum de tension positive s'observe à la partie moyenne de la surface longitudinale (équateur du muscle) : de là, la tension positive décroît régulièrement vers les deux extrémités du muscle. Deux points situés symétriquement par rapport à l'équateur, auront donc la même tension positive, et pourront être reliés à l'électromètre sans produire aucune déviation. Le maximum de tension négative se trouve pareillement aux centres des deux sections terminales, et la tension négative décroît à mesure qu'on s'éloigne de ces points. On observera donc le courant le plus fort dans le circuit de l'électromètre, en reliant le centre de la coupe transversale avec un point de l'équateur. La force électromotrice qui donne naissance à ce courant est d'environ un vingtième de volt ou de Daniell (pour le procédé de mesure de cette forme, voir plus loin).

Cependant, le courant dérivé dans le circuit de l'électromètre est peu intense, ce qui provient de la résistance intérieure considérable que la substance du muscle oppose au passage du courant électrique (1). Nous savons en effet, d'après la loi d'OHM, que l'intensité I du courant qui circule dans un circuit, est proportionnelle à la force électromotrice E , et en raison inverse de la somme des résistances R intercalées dans le circuit : $I = \frac{E}{R}$.

Le muscle présente donc une portion moyenne à tension positive et deux extrémités ou pôles à tension négative. Si on le sectionne en 2, 3, 4, n parties, chaque partie présentera également une portion moyenne positive et deux pôles négatifs; c'est ce qui a conduit DU BOIS-REYMOND à admettre que l'élément musculaire primitif, ou molécule péripolaire, est formé d'une zone équatoriale positive et de deux zones polaires négatives.

Si les sections terminales sont toutes deux parallèles entre elles, mais obliques par rapport à l'axe longitudinal du muscle, la distribution des tensions sera légèrement modifiée : le point le plus positif de la surface longitudinale se rapprochera de l'angle obtus. Par contre, le point le plus négatif de la coupe, au lieu de se trouver au centre, se rapprochera de l'angle aigu. Les courants seront plus forts que dans le cas d'un prisme ou d'un cylindre régulier (courants dits d'inclinaison).

La force électro-motrice qui donne naissance au courant propre du muscle est liée à la vie du muscle : elle disparaît en même temps que l'irritabilité musculaire. DU BOIS-REYMOND croyait que la force qui donne naissance au courant propre préexistait dans le muscle intact, encore contenu dans le corps, et résultait de la constitution du muscle (juxtaposition de molécules péripolaires). Pour HERMANN, au contraire, la surface du muscle intact est absolument indifférente au point de vue électrique; mais tout endroit lésé ou irrité acquiert une tension négative, à la surface de contact entre la substance morte et la substance

(1) Le muscle est très mauvais conducteur de l'électricité : si l'on prend comme unité la résistance spécifique du mercure, celle du muscle sera 2,330,000 dans le sens longitudinal, et 15,134,000 dans le sens transversal.

vivante : les tensions négatives que l'on observe aux extrémités artificielles du muscle isolé proviendraient de la lésion produite par la section. HERMANN a remplacé la dénomination de *courant propre* par celle de *courant de démarcation*.

Variation négative ou Courant d'action. — Si, après avoir observé la déviation produite dans la boussole ou l'électromètre par le courant propre du muscle, on provoque la contraction de ce dernier, on observe une diminution passagère de la déviation de l'électromètre. Pour DU BOIS-REYMOND, la contraction entraîne une diminution de l'intensité du courant propre : aussi donne-t-il au phénomène le nom de *variation* ou *oscillation négative*. Pour HERMANN, tout endroit excité du muscle acquiert momentanément une tension négative par rapport aux endroits non excités, et cette tension négative se propage à la façon d'une onde, en même temps que l'excitation elle-même. HERMANN préfère la dénomination de *courant d'action*.

On a imaginé des procédés fort compliqués (rhéotome de BERNSTEIN), pour étudier les phases de la variation négative, et les comparer à celles du tracé myographique. Il semblait résulter de ces études que la variation négative débute presque sans temps perdu, et atteint très rapidement son maximum. On avait même affirmé que la variation négative parcourait toutes ses phases en moins d'un centième de seconde, c'est-à-dire avant le début du raccourcissement mécanique du muscle. BURDON-SANDERSON a réussi récemment à obtenir, sur une même plaque photographique, le tracé de la variation négative (photographie des oscillations de la colonne mercurielle de l'électromètre de LIPPMANN) et celui du raccourcissement du muscle. Il assigne aux deux phénomènes la même période latente : 0''0028. Il a constaté que la durée de la variation négative est beaucoup plus longue qu'on ne l'avait admis, et qu'elle égale presque celle de la contraction mécanique, mais que cette variation présente une phase ascendante beaucoup plus brève que la phase décroissante ; elle atteint donc son maximum bien avant le sommet de la courbe myographique.

Dans le tétanos musculaire, chaque excitation est marquée par une variation négative. La fusion de ces variations est (au moins dans le tétanos provoqué artificiellement) moins complète que la fusion des secousses mécaniques : il n'y a pas de tétanos électrique complet.

Au moyen de l'électromètre de LIPPMANN, on peut facilement observer les oscillations électriques qui accompagnent la contraction naturelle (pulsation) du muscle ventriculaire du cœur de la grenouille, ou celles qui se montrent dans les muscles du squelette pendant les accès de tétanos strychnique.

Contraction secondaire. — Le courant d'action qui se développe dans un muscle qui se contracte, est assez intense pour exciter le nerf sciatique d'une patte de grenouille, et provoquer, dans les muscles de cette patte, une contraction dite *contraction secondaire*, ou *contraction induite*. On prend, par exemple, deux pattes de grenouille écorchées A et B, amputées au dessus du genou, et munies chacune de leur nerf sciatique (pattes galvanoscopiques). On

place le nerf de B sur le muscle du mollet de A, puis on excite le nerf de A par des chocs d'induction espacés, ou par des courants tétanisants (voir fig. 151).

A chaque secousse de A, B donne également une secousse; pareillement, le tétanos de A provoque un tétanos dans B. C'est ce que l'on exprime assez improprement en disant que la secousse musculaire induit une secousse, que le tétanos induit un tétanos. En ce qui concerne le tétanos, cela n'est exact que pour le tétanos provoqué artificiellement; le tétanos musculaire correspondant aux mouvements physiologiques volontaires, n'induit en général qu'une secousse de début dans la patte galvanoscopique. Il en est de même de la pulsation cardiaque: si l'on place le nerf sciatique d'une patte galvanoscopique sur le cœur vivant du lapin, la patte donne une secousse à chaque pulsation: la secousse précède la pulsation, parce que dans le muscle cardiaque, la variation électrique précède la contraction mécanique.

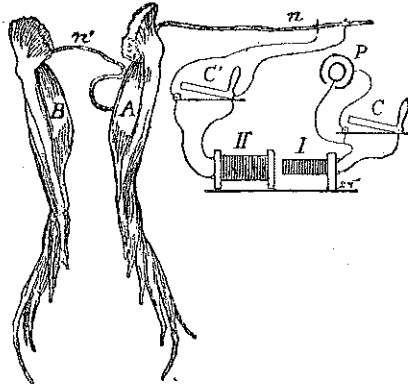


Fig. 151. — Schéma de l'expérience de la contraction secondaire.

VI. PHÉNOMÈNES CHIMIQUES ET CONDITIONS DE LA VIE DES MUSCLES (1).

Tableau de la composition chimique des muscles striés.

EAU, 75 %.

SELS, 1 à 1 1/2 %, K₂O 0.45; Na₂O 0.08; CaO 0.008; MgO 0.04; F₂O₃ 0.005; P₂O₅ 0.46; Cl 0.067; SO₃ 0.01 (BUNGE) (Prédominance du phosphate de potassium).

GAZ, CO₂, Az. 0

SUBSTANCES ALBUMINOÏDES, 21 %.	Dissoutes dans le plasma musculaire.	Myosinogène coag. + 47°	} se transforment en myosine après la mort du muscle (rigidité cadavérique).
		Paramyosinogène » + 56°	
		Globuline « + 63°	
		Albumine » + 73°	
		Albumose non coagulée par la chaleur, paraît identique avec le ferment de la myosine.	S. albuminoïdes du sérum musculaire.
	Insolubles.	Elastine du sarcolemme. Résidu insoluble des fibrilles musculaires.	

FERMENTS. Traces de pepsine, de diastase, etc., ferment de la myosine (?)

PIGMENTS. Petite quantité d'hémochromogène et d'hématine (myohématine de MAC MUNN), Myochrome voisin de l'hémoglobine dans les muscles rouges (MÖRNER).

AUTRES SUBSTANCES ORGANIQUES, 2.3 à 3 %	Azotées.	Créatine 0.20 à 0.3 %, Créatinine, Xanthine 0.026 %, Hypoxanthine 0.025 %, Carnine, Guanine, Acide urique (traces), Urée, Taurine, Acide inosique 0.01 %.
		Non azotées.
		Graisses, Glycogène, Inosite, Glycose, Alcool (traces), Cholestérine, Acide sarcolactique ou éthylidénolactique et acide éthyléno-lactique 0.1 à 1 %.

(1) O. NASSE, *Chemie und Stoffwechsel der Muskeln*, dans le *Handbuch de Hermann*. 1879.

L'EXTRAIT DE VIANDE DE LIEBIG contient les sels et les substances solubles non coagulées par la chaleur, provenant de la chair musculaire. L'extrait de LIEBIG nous montre au microscope de grands cristaux tabulaires de créatine.

La créatine $C_4H_7Az_3O_2$ peut être considérée comme de la guanidine $AzH = C \begin{matrix} < AzH_2 \\ < AzH_2 \end{matrix}$ substituée par la sarcosine ou méthylglycocolle $\begin{matrix} CH_3 - AzH - CH_3 \\ | \\ CO_2H. \end{matrix}$ La créatine aurait donc pour formule rationnelle : $AzH = C \begin{matrix} < AzH_2 \\ < Az < \begin{matrix} CH_3 \\ CH_2 - CO_2H. \end{matrix} \end{matrix}$

Pour la préparer en quantité notable, on traite l'extrait de LIEBIG dilué d'eau (ou simplement le bouillon), par la baryte (ou par l'acétate de plomb), de manière à précipiter une partie des sels et des matières étrangères. On élimine l'excès de baryte par un courant de CO_2 (l'excès de Pb est pareillement précipité par un courant de H_2S), on évapore à un petit volume, on filtre, et on abandonne le liquide à lui-même dans un endroit frais : il ne tarde pas à laisser déposer une abondante cristallisation de créatine. On peut la purifier par recristallisation.

La créatine perd facilement une molécule d'eau (par ébullition avec les acides dilués), et se transforme en créatinine, $C_4H_7Az_3O$, base énergique qui se rencontre dans l'urine.

Plasma musculaire (1). — Pour préparer le plasma des muscles de la grenouille, KÜHNE opère de la façon suivante : il injecte par l'aorte une grande quantité de solution physiologique, pour entraîner le sang à l'extérieur ; puis il extrait les muscles, les divise et les lave avec la même solution refroidie à 0° , afin de les débarrasser de la lymphe. Les muscles sont ensuite congelés et pulvérisés à froid. La *neige musculaire* ainsi obtenue, soumise à la presse un peu en dessous de 0° , laisse écouler un liquide sirupeux, le *plasma musculaire*. Le plasma des muscles des animaux à sang chaud peut être préparé par le même procédé.

Abandonné à la température ordinaire, le plasma musculaire ne tarde pas à se coaguler spontanément. Le coagulum est formé de *myosine* : il se rétracte peu à peu en exprimant à l'extérieur un liquide, appelé *sérum musculaire*. La coagulation de la myosine paraît être analogue à celle de la fibrine : ce serait également un phénomène de fermentation, une transformation d'une substance albuminoïde dissoute (myosinogène) en substance solide (myosine), se produisant sous l'influence d'un ferment (l'albumose du plasma musculaire?).

Comme pour la coagulation du sang, la formation de la myosine aux dépens du myosinogène est suspendue par l'action du froid, des solutions salines concentrées, etc. Les deux phénomènes présentent quelques différences. Ainsi, la fibrine se dissout difficilement dans les solutions salines ; en outre la fibrine ainsi redissoute n'a pas recouvré les propriétés du fibrinogène, et ne peut se transformer en fibrine. La myosine, au contraire, est une vraie globuline, et est très soluble dans les solutions salines (NaCl à 5 ou 10 %, NH_4Cl , etc.). En outre, la myosine redissoute paraît identique au myosinogène, et peut être retransformée en myosine précipitée.

On prépare facilement de grandes quantités de myosine, en employant des muscles qui ont subi la rigidité cadavérique (viande de boucherie). On les hache,

(1) KÜHNE, *Unters. ii. Protopl. u. Contract.*, 1864.

puis on les épuise par l'eau, qui dissout les albumines et les matières colorantes, les sels, les substances organiques solubles, etc. Le résidu est traité par une solution de chlorure de sodium à 10 % : la solution de myosine ainsi obtenue est précipitée par saturation au moyen de chlorure de sodium ; la myosine se sépare en flocons ; on peut la redissoudre dans une solution modérément diluée de NaCl. Sa solution se coagule par la chaleur à $+ 56^{\circ}$.

Rigidité cadavérique. — Peu de temps après la mort, les muscles perdent leur irritabilité, et sont envahis par la *rigidité cadavérique* ; leur élasticité et leur extensibilité diminuent ; ils deviennent raides, durs, opaques, et se raccourcissent avec une certaine force, de manière à rapprocher leurs attaches osseuses (changement d'attitude des cadavres après la mort). En même temps, ils dégagent une certaine quantité de chaleur, et produisent de l'acide lactique et de l'acide carbonique (leur réaction devient acide). Les phénomènes mécaniques, thermiques et chimiques de la rigidité cadavérique présentent donc une certaine analogie avec ceux de la contraction musculaire tétanique.

L'augmentation de consistance qui a fait donner son nom au phénomène, paraît due à la formation de la myosine : on peut en effet extraire cette substance en grande quantité des muscles qui ont subi la rigidité cadavérique.

La rigidité envahit d'abord les muscles de la mastication, puis ceux de la face, du cou, du tronc et en dernier lieu les muscles des membres. Elle débute plus rapidement en été qu'en hiver ; et se montre également plus tôt sur les muscles qui ont exécuté des contractions énergiques peu de temps avant la mort. On la produit instantanément, en chauffant les muscles de grenouille à 42° à 43° , ou ceux des mammifères à 45° à 50° .

On peut observer la rigidité cadavérique chez l'animal vivant sur les muscles *in situ*, à la suite de la ligature de l'artère afférente, ou en injectant par l'artère, de l'eau distillée, des solutions acides, etc. Un commencement de rigidité peut se dissiper par une injection de sang artériel (lever la ligature de l'artère).

Au bout de quelques heures, d'un jour, parfois de plusieurs jours, les muscles redevennent souples et alcalins : la myosine paraît se redissoudre (par un commencement de putréfaction ?). La viande de boucherie que nous consommons se trouve au stade de souplesse qui succède à la rigidité.

Ajoutons que les médecins légistes utilisent les moments d'apparition et de résolution de la rigidité cadavérique, pour déterminer l'époque probable de la mort.

Nature du combustible musculaire. — Les muscles produisent une grande quantité de chaleur pendant leur contraction ; ils consomment beaucoup plus d'oxygène et produisent beaucoup plus de CO_2 (voir au chapitre de la respiration et de la chaleur animale) : ils brûlent donc une grande quantité de combustible. On a cru pendant longtemps, avec LIEBIG, que ce combustible était exclusivement albuminoïde. FICK et WISLICENUS, dans une expérience célèbre (ascension du Faulhorn en 1866), ont prouvé que l'énergie calorifique provenant de la combustion de l'albumine détruite dans le corps, pendant un exercice musculaire énergétique, est inférieure à l'énergie mécanique extérieure, développée

par les muscles. Depuis, on a montré que l'exercice musculaire augmente considérablement les échanges gazeux de la respiration, mais n'a guère d'influence sur l'excrétion de l'azote par les urines. On a constaté également que le quotient respiratoire tend dans ce cas à se rapprocher de l'unité. Le muscle semble donc brûler surtout des substances hydrocarbonées : glycogène ou glycose. On voit d'ailleurs le glycogène s'accumuler dans les muscles pendant les périodes de repos, diminuer au contraire après des contractions répétées. La section des nerfs moteurs augmente la provision de glycogène, la ligature des artères afférentes la diminue. C'est aux dépens de la glycose du sang que le muscle constitue ses dépôts de glycogène. Quand le muscle se contracte, il brûle en partie la glycose empruntée directement et immédiatement au sang, en partie la glycose ou le glycogène incorporés antérieurement à sa propre substance (CHAUVEAU). Ajoutons que la réaction du muscle reposé est alcaline, qu'elle tend à devenir acide par la contraction, et qu'après une tétanisation prolongée pendant longtemps, elle est franchement acide (DU BOIS-REYMOND). La réaction acide est due en partie à de l'acide lactique, en partie au phosphate acide de potassium.

Nature chimique de la fatigue musculaire. — Un muscle qui a travaillé trop longtemps, finit par ne plus répondre qu'imparfaitement, ou plus du tout, à de nouvelles excitations : *le muscle est fatigué*. Les courbes de secousse musculaire diminuent de hauteur et s'allongent (surtout dans la période d'énergie décroissante, voir fig. 144). La propagation de l'onde musculaire se ralentit. La fatigue survient plus vite dans tous les cas où la consommation de combustible se trouve augmentée dans le muscle, elle se montre plus vite dans le tétanos que dans le cas de secousses isolées, plus vite pour des contractions isométriques que pour des contractions isotoniques, etc. Elle paraît en effet dépendre en partie de l'épuisement de la provision de combustible (glycogène, glycose) accumulée pendant le repos du muscle, et en partie aussi, de l'accumulation des produits de la combustion (CO_2 , acide lactique). On produit la fatigue d'emblée sur un muscle qui n'a pas travaillé, en injectant par les artères l'extrait aqueux de muscles fatigués. D'autre part, on fait disparaître la fatigue en injectant par les vaisseaux du sang artériel, ou même une simple solution de chlorure de sodium.

A l'intérieur de l'organisme, les muscles se fatiguent moins vite, que lorsqu'ils sont détachés, parce que les substances fatiguantes sont balayées par le courant sanguin.

Mosso a construit un appareil spécial, l'*Pergographe*, destiné à enregistrer la contraction volontaire du muscle fléchisseur du doigt médium, et qui permet d'étudier, chez l'homme, les phénomènes de fatigue qui se montrent après des contractions répétées du muscle.

Fatigue subjective. Nerfs sensibles des muscles. — La sensation subjective de fatigue que nous éprouvons après des efforts musculaires prolongés, paraît en partie d'origine périphérique, et due à l'action que la fatigue musculaire locale (de cause chimique) exerce sur les terminaisons des nerfs sensibles des muscles, en partie d'origine centrale. Les nerfs sensibles des muscles

nous renseignent également sur le degré d'énergie des contractions exécutées. Exceptionnellement, ils peuvent être le point de départ de sensations douloureuses (crampes musculaires, inflammation des muscles) (1). Leur excitation peut provoquer des mouvements réflexes assez énergiques, comme on le constate sur la grenouille, en excitant chimiquement la surface du muscle couturier, ou le bout central du nerf du muscle. SACHS a montré que le nerf du muscle couturier de la grenouille contient en général un petit nombre (deux) de fibres centripètes ; ces fibres ne dégèrent pas après la section des racines antérieures (centrifuges), tandis que toutes les autres fibres (centrifuges) du nerf moteur sont altérées anatomiquement quelques jours après l'opération.

CHAUVEAU a constaté que les fibres nerveuses motrices et sensibles du muscle sterno-maxillaire (sterno-mastoïdien) du cheval sont entièrement séparées les unes des autres à une certaine distance du muscle. Les fibres motrices constituent un petit tronc nerveux qui provient de la branche externe du spinal, tandis que les fibres sensibles émanent du rameau inférieur du deuxième nerf cervical. Ces fibres motrices et sensibles se réunissent pour former le nerf mixte du muscle. L'excitation faible du tronc nerveux sensible provoque, par voie réflexe, une contraction limitée au sterno-maxillaire : si l'excitation est plus forte, l'innervation se réfléchit dans les centres à d'autres voies motrices, et amène la contraction de plusieurs autres muscles. L'innervation des muscles de l'œsophage du cheval présente également un exemple de séparation anatomique des fibres motrices (venant des nerfs pharyngien et laryngé externe) et sensibles (se rendant au tronc du pneumogastrique et du récurrent).

Les tendons reçoivent également des filets nerveux sensibles, terminés par les corpuscules de GOLGI. — Ces fibres servent, en tout ou en partie, à produire le *sens musculaire* (voyez plus loin) et les *réflexes tendineux* étudiés récemment par les cliniciens, et consistant en ceci : on frappe un coup sec sur un tendon, par exemple celui du muscle triceps fémoral, et le muscle se contracte, par acte réflexe.

Influences agissant sur la nutrition des muscles. — La contraction musculaire volontaire est accompagnée d'une dilatation des artérioles nourricières du muscle. Il en est souvent de même de la contraction provoquée par l'excitation électrique des nerfs moteurs : ces derniers semblent contenir à la fois des fibres vaso-constrictrices et des fibres vaso-dilatatrices. La dilatation vasculaire a été constatée directement au microscope, sur des muscles de grenouille non traversés par le sang (GASKELL). LUDWIG, SCZELKOW, CHAUVEAU et KAUFMANN ont d'ailleurs montré que le débit des veines musculaires augmente notablement pendant que les muscles se contractent.

La lymphe elle aussi, circule plus rapidement dans le muscle actif ; si chez un mammifère on provoque des contractions musculaires rythmiques, dans un membre dont on excite les nerfs, les réseaux lymphatiques des fascias musculaires se gorgent de lymphe, et celle-ci s'écoule en plus grande quantité des vaisseaux lymphatiques qui émergent du membre (LUDWIG) : nouvelle preuve

(1) Normalement, les muscles sont peu sensibles : leur section n'est pas douloureuse.

d'une accélération dans la circulation des sucs nourriciers des muscles actifs.

Si l'on supprime la circulation dans un muscle de mammifère par ligature de l'artère afférente, on constate que les plaques terminales sont les premières atteintes (au bout de quelques minutes, ou d'une demi heure par exemple). Le muscle ne se contracte plus quand on excite le nerf moteur, alors que l'excitabilité directe est encore conservée. Celle-ci disparaît au bout de quelques heures, alors que les troncs nerveux sont encore parfaitement excitables. Chez les animaux à sang froid, les muscles, même extraits du corps, conservent pendant beaucoup plus longtemps (au moins un ou deux jours) leur excitabilité.

Un muscle dont le nerf est sectionné sur le vivant devient moins excitable, et s'atrophie presque tout à fait après 6 mois environ. Si congénitalement, une partie du système nerveux manque, les muscles dont les nerfs en procèdent manquent également.

Le simple manque d'exercice musculaire, le défaut prolongé de contractions atrophie les muscles. Cela s'observe régulièrement si à la suite d'une luxation persistante, d'une ankylose (soudure des surfaces articulaires amenant l'immobilité d'une articulation), ou de l'application prolongée d'un bandage, certains muscles sont mis dans une inactivité prolongée. — Inversement, l'exercice seul suffit pour hypertrophier les muscles, témoins l'hypertrophie du cœur dans les cas d'obstacles à la circulation, les gros muscles du mollet des danseurs, les biceps volumineux des forgerons et des boulangers, et les effets hygiéniques et thérapeutiques de la gymnastique (l'inverse a lieu chez les tailleurs « aux maigres mollets »).

La circulation sanguine et lymphatique, et partant la nutrition intime, ne se fait bien dans le muscle que s'il se contracte de temps en temps : c'est là une explication suffisante de l'influence qu'exerce sur le muscle un défaut d'exercice. Cela s'entend surtout de la circulation lymphatique interstitielle, de laquelle dépend en première ligne la nutrition des fibres musculaires, et dont l'agent moteur principal est la contraction musculaire.

VII. APPENDICE.

Mouvements du protoplasme. Cils vibratiles. Mouvement Brownien. — Les mouvements du protoplasme s'étudient au microscope sur les leucocytes, les amibes, etc. Les propriétés principales du protoplasme ont été signalées p. 7. Pour la composition chim. des leucocytes, voir p. 34; pour la phagocytose, p. 63; pour l'influence de la température, p. 190; pour la respiration de l'oxygène des cellules vibratiles, p. 166; pour le rôle des leucocytes dans la coagulation du sang, p. 37; dans l'absorption de la graisse, p. 260.

On s'adressera de préférence à l'épithélium qui revêt la muqueuse du pharynx et de l'œsophage de la grenouille, afin d'étudier les mouvements des cils vibratiles. En raclant la voûte palatine avec le manche d'un scalpel, et en étalant le produit du raclage sur un porte-objet, on a une excellente préparation microscopique, qui montre des groupes de cellules à cils vibratiles en mouvement. Si on fend le pharynx et l'œsophage, de manière à mettre à nu la muqueuse, et si on la maintient étalée au moyen d'épingles, on pourra déposer à sa surface des objets légers, des fragments de liège, de papier, et les voir progresser dans la direction de l'estomac, sous l'influence des mouvements des cils vibratils. Un œsophage de grenouille, isolé complètement,

fendu suivant la longueur, et déposé sur sa face interne, progressera lentement par le mouvement des cils: on a ainsi la *limace artificielle* de MATHIAS DUVAL.

Si l'on examine à un fort grossissement des particules solides suspendues dans un liquide (par ex. les granulations calcaires cristallines, formant des amas blanchâtres sur les côtés de la colonne vertébrale de la grenouille), on les verra animées d'un mouvement oscillatoire plus ou moins rapide, connu sous le nom de *mouvement Brownien*. Ce mouvement s'explique par des causes purement physiques, et s'observe sur les granules minéraux, tout comme sur ceux d'origine organique.

CHAPITRE X.

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DES NERFS,

C'est grâce au système nerveux, que les différentes parties du corps sont reliées fonctionnellement, et peuvent réagir pour ainsi dire instantanément les unes sur les autres. Les nerfs transmettent vers les centres les excitations émanées du monde extérieur, et qui ont impressionné la surface sensible de l'organisme; ils sont également chargés de transporter, des centres vers la périphérie, les impulsions motrices et autres qui provoquent dans les organes périphériques les réactions motrices, glandulaires, etc. Enfin c'est également par des fibres nerveuses, que les différentes parties des centres nerveux communiquent entre elles.

On a fort justement comparé le système nerveux au réseau télégraphique qui relie entre elles les différentes localités d'un pays. Dans cette comparaison, les nerfs sont les fils conducteurs du télégraphe; les organes terminaux auxquels aboutissent les conducteurs nerveux, tant du côté de la périphérie que du côté des centres, représentent les bureaux télégraphiques d'expédition ou de réception des dépêches.

Comme les fils télégraphiques, les nerfs sont des conducteurs indifférents qui pourraient servir à transmettre les dépêches (c'est-à-dire l'excitation) dans les deux sens de leur trajet. Mais en fait, dans l'organisme, chaque nerf est utilisé de manière à conduire l'excitation dans un sens déterminé, toujours le même. D'où la distinction des nerfs en *nerfs centripètes* ou *sensibles*, transmettant les excitations de la périphérie vers le centre, et en *nerfs centrifuges* (nerfs moteurs, glandulaires, arrestateurs, trophiques) affectés au transport des excitations du centre à la périphérie.

Nous étudierons successivement l'excitabilité et la conductibilité des nerfs, les phénomènes électriques dont ils sont le siège, et enfin les conditions de leur fonctionnement. Pour la bibliographie, voir p. 308, à la physiologie générale des muscles.

I. EXCITABILITÉ DES NERFS.

Excitants des nerfs. — Les nerfs jouissent au plus haut degré de l'*excitabilité*. Un ébranlement moléculaire relativement faible de leur substance suffit pour mettre en jeu cette excitabilité. L'excitation se transmet ensuite de proche en proche, jusqu'à l'extrémité du nerf, en vertu de la propriété du nerf appelée *conductibilité*.

Tout ce que nous avons dit des excitants des muscles s'applique aux excitants des nerfs. Comme pour les muscles, on peut diviser les excitants artificiels des nerfs en excitants *mécaniques*, *chimiques*, *thermiques* et *électriques*.

Comme pour les muscles, le passage du courant constant agit comme excitant surtout au moment de la fermeture, ou au moment de la rupture du courant (1) ; ici aussi, l'excitation de fermeture naît au pôle négatif, celle de rupture au pôle positif. Ici aussi, le passage du courant constant est accompagné de modifications dans l'excitabilité, qui est augmentée au pôle négatif, diminuée au pôle positif. Enfin, certains faits sembleraient démontrer que pour le nerf aussi, il faut une certaine durée du courant (0,0015 sec.), pour qu'il y ait excitation. Le muscle exige à cet effet une durée plus considérable au courant constant ; à cette circonstance est due son insensibilité relative aux courants d'induction, qui sont extrêmement brefs, comme on sait. — La substance nerveuse paraît aussi moins excitable, pendant une très petite fraction de seconde, après chaque excitation : l'excitation serait suivie d'une période réfractaire très-courte. Les différences qui ont été signalées p. 317 au sujet de l'action de l'ammoniaque, de l'acide phénique etc. sur les nerfs et sur les muscles, ne sont peut être qu'apparentes ; il est possible que le nerf moteur soit excité par l'ammoniaque, mais que l'excitation ne possède pas les qualités voulues (le rythme par ex.) pour être transmise

(1) Cela s'applique surtout aux nerfs moteurs : les nerfs sensibles sont excités pendant toute la durée du passage du courant constant. L'excitation continue dépend sans doute en partie des actions chimiques d'électrolyse dues au passage d'un courant électrique suffisamment intense. Cela semble être le cas pour un courant passant à travers la langue : il naît au pôle positif une sensation acide continue et au pôle négatif une sensation alcaline.

On a signalé, même pour les nerfs moteurs, des cas où le passage du courant constant agit comme excitant. On observe le fait pour le nerf sciatique de la grenouille, lorsqu'il provient d'un animal conservé pendant quelque temps à une température inférieure à + 10° (VON FREY), ou d'une façon générale pour les nerfs des animaux à sang chaud soumis à des courants électriques d'intensité moyenne. — Lorsque le courant constant a traversé le nerf pendant un temps suffisamment long, on observe fréquemment à la rupture du courant, une contraction permanente (le *Tétanos d'ouverture* de RITTER), au lieu d'une simple secousse.

Ajoutons que le courant électrique n'agit pas comme excitant sur les nerfs, lorsqu'il les traverse dans une direction transversale (perpendiculaire à celle des fibres).

Les nerfs sécréteurs et vaso-moteurs paraissent ne pas être excités par une seule fermeture ou une seule ouverture d'un courant constant : il faut des interruptions tétanisantes pour obtenir un effet appréciable. La cause de ce fait ne réside probablement pas dans les fibres nerveuses, mais dans les appareils terminaux auxquels celles-ci aboutissent.

à la plaque terminale, qui est l'intermédiaire obligé entre le nerf moteur et le muscle (voir plus loin excitants des nerfs centripètes et centrifuges).

Excitants des nerfs centripètes et des nerfs centrifuges. — A première vue, il semble aussi que les nerfs centripètes ne se comportent pas de la même façon que les nerfs centrifuges vis à vis des excitants extérieurs. Voici quelques exemples de ces différences :

La congélation du sciatique de la grenouille provoque dans la patte correspondante, des contractions énergiques : excitation des nerfs moteurs (*centrifuges*) par la congélation. Par contre, les pneumogastriques (*centripètes*) peuvent être, chez le lapin, congelés, sans que l'on observe la moindre excitation réflexe des centres respiratoires. Le sciatique de la patte galvanoscopique peut être désorganisé par l'ammoniaque et tué, sans que les muscles correspondants aient montré la moindre contraction ; il suffit au contraire de laisser tomber une goutte d'ammoniaque sur le bout central coupé du pneumogastrique du lapin, pour provoquer par voie réflexe des mouvements respiratoires énergiques. De même, l'échauffement brusque à + 40° du nerf sciatique du lapin provoque des mouvements réflexes de l'animal (excitation des nerfs centripètes), mais n'amène pas de contractions localisées à la patte correspondante (absence d'excitation des fibres centrifuges). Par contre, le contact du sciatique avec une solution saturée de NaCl semble ne pas exciter les fibres sensibles ou réflexes (immobilité de l'animal), mais provoque un tétanos de la patte correspondante.

Cependant, comme il y a conformité de structure, de composition chimique et de fonctionnement entre les nerfs centrifuges et centripètes, on admet en général que leurs fibres se comportent comme des conducteurs indifférents, et que le processus de l'excitation est au fond de même nature pour tous, qu'il peut seulement différer *quantitativement*, c'est-à-dire en intensité. La seule différence d'action de l'excitant, que l'on pourrait considérer comme *qualitative*, correspondrait à la façon dont se développent les variations d'intensité de l'excitation aux différents instants du temps (*rythme de l'excitation*).

Comme le fait remarquer GAD, il est fort possible que le rythme de l'excitation qui est provoquée par la congélation d'un nerf ne soit pas le même que celui qui correspond à sa désorganisation par l'ammoniaque, et que les appareils nerveux centraux (cellules nerveuses sensibles) répondent à un autre rythme d'excitation que les appareils périphériques (plaques terminales motrices). Les faits précédemment signalés s'expliqueraient ainsi sans qu'il soit nécessaire de recourir à l'hypothèse d'une différence fonctionnelle entre les nerfs centripètes et les nerfs centrifuges.

Le nerf est-il également excitable dans tout son parcours ? —

Le nerf est certainement excitable dans toute son étendue ; mais l'est-il également ? Si on excite un nerf musculaire séparé du système nerveux, une fois près du muscle, une autre fois loin du muscle, le même excitant donne une plus forte secousse dans le dernier cas. Ce résultat a fait naître la conception d'un accroissement du courant nerveux qui progresserait, à la manière d'une avalanche (PRLÜGER). — Le fait indiqué est susceptible de plusieurs interprétations, et ne prouve donc rien : nous verrons que près de la section, l'excitabilité du nerf augmente notablement, par le fait de certaines altérations cadavériques. — Il paraît cependant que déjà sur le vivant, l'excitabilité diffère le long du nerf, qu'elle est plus forte près du système nerveux central (v. FLEISCHL).

Énergie spécifique des nerfs. — L'effet appréciable de l'excitation d'un nerf déterminé est toujours le même, que le nerf soit excité à sa terminaison ou dans n'importe quelle partie de son parcours, que l'excitant soit l'électricité,

une influence mécanique, etc. Cette loi de l'effet toujours le même est connue aussi sous le nom de *l'énergie spécifique des appareils nerveux* (J. MÜLLER). Le phénomène fonctionnel intime est le même pour tous les nerfs ; le résultat obtenu est le fait de l'organe récepteur, de l'organe de réaction, auquel aboutit le nerf. En lui-même, le nerf n'a donc pas d'énergie spécifique ; on ne peut employer ce terme qu'en parlant d'un *système nerveux* composé d'un nerf et d'un autre élément anatomique dans lequel il se termine. L'excitation d'un nerf moteur donne toujours lieu à une contraction musculaire, celle d'un nerf sécrétoire à une sécrétion, celle d'un nerf sensible à une excitation des centres nerveux, qui peut faire naître une sensation, etc.

Nous allons voir que l'excitation provoquée au milieu d'un nerf se propage dans les deux directions. Nous concevons que s'il s'agit d'un nerf centripète, cela ne donne lieu périphériquement ni à une contraction musculaire ni à une sécrétion, puisque le nerf n'affecte aucun rapport de continuité ni avec des fibres musculaires ni avec des cellules sécrétrices. Mais nous comprenons plus difficilement que l'excitation appliquée au milieu d'un nerf moteur (à une racine antérieure d'un nerf spinal), donne lieu uniquement à une contraction musculaire, et non pas à un effet dans les centres nerveux, à une sensation par exemple, puisque le nerf moteur, comme nous le verrons, affecte un rapport de contiguïté avec tous les centres nerveux. Il faut donc qu'à l'origine centrale des nerfs centrifuges, il y ait une disposition, inconnue encore, qui empêche l'excitation de se communiquer aux centres, une espèce de soupape ou d'écluse (sit venia verbo) permettant à l'excitation de se propager en sens centrifuge, et l'arrêtant dans la direction centripète.

Excitants adéquats des nerfs. — Chaque nerf est donc excitable dans tout son parcours par une foule d'excitants. Mais normalement, chez l'animal vivant, le nerf centripète est toujours excité par sa terminaison périphérique, et le nerf centrifuge par son origine centrale, par une cellule nerveuse. De plus, la terminaison périphérique de chaque nerf centripète est excitée presque exclusivement par une influence extérieure bien déterminée, à l'exclusion de toutes les autres. On exprime ce fait en disant que chaque appareil nerveux centripète a un *excitant spécifique, adéquat*. Les terminaisons périphériques sont conformées de manière à être plus sensibles à l'influence d'excitants bien déterminés, et à y être beaucoup plus sensibles que le nerf lui-même. Il en résulte que normalement chaque nerf centripète est excité exclusivement par un excitant bien déterminé, par son excitant adéquat (adéquat à la constitution de sa terminaison périphérique). L'excitant adéquat du nerf optique est la lumière (certaines vibrations de l'éther) ; celui du nerf acoustique est le son (certaines vibrations de la matière pondérable) ; ceux des nerfs centripètes de l'intestin et des conduits excréteurs des glandes sont des actions mécaniques ou chimiques, exercées par les aliments et les sécrétions. — Les nerfs centrifuges ont aussi leurs excitants spécifiques, consistant dans l'excitation des cellules nerveuses centrales qui en sont l'origine.

Cette particularité qu'offre chaque nerf de n'être excité normalement qu'à une de ses extrémités et par un seul excitant, est de la plus grande importance ; car si le nerf était excité normalement par une foule d'influences et dans toute sa longueur, notamment par les liquides interstitiels, le fonctionnement du système nerveux serait désordonné, et ne pourrait que nuire à l'individu.

Rapport entre l'intensité de l'excitant et celle de l'excitation. —

En dedans de certaines limites, l'intensité de la secousse musculaire augmente avec l'intensité de l'excitant, par exemple avec celle d'un courant induit appliqué au nerf. Passé une certaine limite, on peut augmenter l'intensité du courant sans que la secousse augmente (*excitation maximale*).

S'il s'agit d'excitations tétanisantes, le rapport est plus compliqué, l'effet étant fonction variable de la fréquence et de l'intensité des excitations. D'après les recherches récentes de WEDENSKY, en augmentant graduellement la fréquence des courants induits maximaux, appliqués au nerf, on voit d'abord la courbe du tétanos monter, atteindre son maximum possible à une fréquence déterminée ; *optimum de fréquence* (100 irritations par seconde. pour la préparation fraîche de grenouille; de moins en moins à mesure que la tétanisation se prolonge), et puis tomber de nouveau, pour se rétablir un peu vers 500 irritations par seconde.

Pour des courants moins fréquents que l'*optimum*, la contraction tétanique augmente à mesure que l'intensité approche de son maximum. Les courants plus fréquents que l'*optimum* présentent un rapport tout à fait différent : ils ne provoquent la contraction la plus énergique que si leur intensité est modérée : *optimum d'intensité*. Leur renforcement ultérieur produit au contraire un relâchement plus ou moins complet du muscle : *pessimum d'intensité*. Il ne s'agit pas ici d'un phénomène de fatigue, vu que l'affaiblissement des courants excitants ramène à l'instant des contractions fortes.

L'irritation au *pessimum* du nerf exerce une action d'inhibition sur le muscle : si l'on excite le muscle directement par des courants modérés et peu fréquents appliqués à ses deux extrémités, les contractions ainsi provoquées disparaissent, dès que le nerf est en même temps soumis à l'irritation *pessimum*.

L'excitation nerveuse de fermeture naît au pôle négatif, celle de rupture naît au pôle positif. — Cette loi de l'excitation nerveuse par l'électricité ressort des faits suivants. a) Si on excite le nerf moteur à l'aide d'un

courant constant amené à deux électrodes très espacées, de manière à intercaler une grande étendue nerveuse, les temps latents pour la secousse de fermeture et pour celle de rupture ne sont pas les mêmes. Supposons le courant constant remontant dans le nerf à partir du muscle, l'électrode négative étant plus éloignée du muscle; alors le temps latent de la secousse de fermeture est plus long que celui de la secousse de rupture, précisément du temps que met l'influx nerveux pour traverser la portion nerveuse comprise entre les deux électrodes. L'inverse a lieu si le courant électrique est descendant dans le nerf (VON BEZOLD).

La même loi a été signalée pour les muscles striés (p. 313). Mais elle n'est pas applicable à toute substance vivante.

Certaines observations semblent démontrer que le tétanos de fermeture et celui de rupture (v. pl. h.) naissent, le premier au pôle négatif, le second au pôle positif.

Électrotonus. L'excitabilité nerveuse (et la conductibilité) sont augmentées au pôle négatif, diminuées ou supprimées au pôle positif, pendant le passage du courant constant. — Bien qu'il ne se produise pas de contraction pendant que le nerf moteur est traversé par un courant électrique constant, il y a cependant une *modification de l'excitabilité aux deux pôles*. Au voisinage du pôle négatif, à la cathode, l'excitabilité est *augmentée*; elle est *diminuée* au pôle positif, à l'anode.

Pour constater ce phénomène, on disposera l'expérience comme l'indique le schéma de la figure 152. On prépare un nerf sciatique de grenouille relié au

muscle gastro-cnémien (ou simplement une patte galvanoscopique). On fait passer le courant polarisant fourni par 3 à 6 petits éléments de Grove G, réunis en tension, par l'extrémité supérieure du nerf. Un commutateur C et une clef en court circuit *c* sont intercalés dans le circuit. La partie inférieure du nerf est soumise, à des chocs d'induction excitateurs fournis par la bobine secondaire II du chariot de DU BOIS-REYMOND. La bobine primaire est alimentée par une pile P; *c'* et *c''* sont des clefs à frottement.

On commence par déterminer le degré d'excitabilité du nerf, avant de faire passer le courant polarisant. A cet effet on rapproche peu à peu la bobine secondaire II de la bobine primaire du chariot (après l'avoir éloignée d'abord au maximum), en soumettant le nerf aux chocs d'induction. On note la distance des

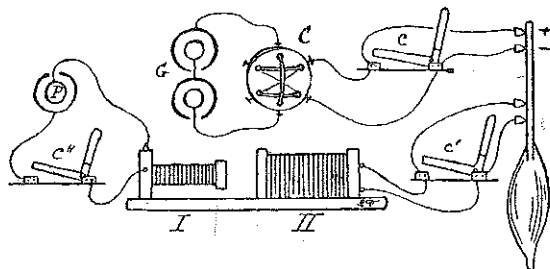


Fig. 152. — Schéma de l'expérience servant à démontrer l'influence que le passage du courant constant exerce sur l'excitabilité nerveuse (d'après STIRLING *Pract. Physiology*).

deux bobines pour laquelle les chocs d'induction ont acquis une intensité juste suffisante pour provoquer de légères contractions dans la patte (*seuil de l'excitation*). Cette distance peut, jusqu'à un certain point, servir de mesure à l'excitabilité du nerf.

On fait passer le courant polarisant, en lui donnant une direction *descendante*, c'est-à-dire que l'électrode négative se trouve la plus rapprochée de la patte (comme le montre la figure 152). Sous l'influence du voisinage du pôle négatif ou *Catode*, les parties voisines du nerf, et notamment celles qui se trouvent placées sur les électrodes excitatrices venant du chariot de DU BOIS-REYMOND, présentent une augmentation d'excitabilité (*Catélectrotonus*). Aussi les chocs d'induction, qui tantôt suffisaient à peine à produire une légère contraction, provoquent à présent un tétanos énergique.

On renverse ensuite la direction du courant, on le rend *ascendant*, de manière à amener le pôle positif ou *Anode* dans le voisinage des électrodes excitatrices; l'excitabilité diminue et toute contraction disparaît (*Anélectrotonus*). Pour obtenir une contraction dans ces conditions, on est obligé de rapprocher fortement les deux bobines du chariot.

Si le courant polarisant est très fort, il pourra supprimer complètement dans le voisinage du pôle positif, l'excitabilité et la conductibilité du nerf.

Les modifications électrotoniques de l'excitabilité s'étendent à une certaine distance dans la portion *extra-polaire* du nerf (en dehors des deux électrodes *e* et *e'* du courant polarisant) et dans la portion *intra-polaire*. Entre les deux pôles du courant polarisant, il y a un point neutre, où l'électrotonus fait défaut.

L'électrotonus a été constaté également sur le nerf vague en tant que nerf modérateur (centrifuge) du cœur (DONDERS), et sur des nerfs sensibles. Les observations faites sur ces derniers sont cependant plus ou moins contradictoires.

Une modification de l'excitabilité en sens inverse s'observe immédiatement après la rupture du courant polarisant : l'excitabilité et la conductibilité sont diminuées temporairement au pôle négatif, augmentées au pôle positif.

Nous verrons plus loin que les manifestations électriques provoquées par le passage du courant polarisant à travers le nerf se renversent dans les mêmes circonstances.

Loi des secousses (PFLÜGER). — Nous avons vu que le courant constant agit comme excitant du nerf, au moment de sa fermeture et au moment de sa rupture. Si l'on essaie de démontrer cette loi au moyen de la patte galvanoscopique munie de son nerf sciatique, on constate qu'elle ne se vérifie que pour des courants d'intensité moyenne ; ces courants provoquent une secousse dans la patte, tant à l'ouverture, qu'à la fermeture du courant, que celui-ci soit ascendant, ou descendant.

Mais si le courant est extrêmement faible, on n'observera de secousse qu'à la fermeture du courant. S'il est très fort, on observera une secousse seulement à la rupture ou seulement à la fermeture, et cela suivant que le courant est ascendant ou descendant. Ces différents cas de la loi ou règle des secousses sont indiqués dans le tableau suivant :

COURANT.	ASCENDANT.		DESCENDANT.	
	FERMETURE.	RUPTURE.	FERMETURE.	RUPTURE.
Très fort	Non.	Contraction.	Contraction.	Non.
Moyen	Contraction.	Contraction.	Contraction.	Contraction.
Faible	Contraction.	Non.	Contraction.	Non.

Ils s'expliquent fort bien, si on se rappelle que l'excitation nerveuse de fermeture naît au pôle négatif, et celle de rupture, au pôle positif ; et qu'en outre, pendant la durée du passage du courant constant, l'excitabilité et la conductibilité sont augmentées au pôle négatif, diminuées ou supprimées au pôle positif, et qu'immédiatement après la rupture du courant, excitabilité et conductibilité sont diminuées ou supprimées au niveau du pôle négatif. Il faut admettre également que l'apparition du catélectrotonus au pôle négatif a une action excitante plus grande que la disparition de l'anélectrotonus au pôle positif.

Prenons comme exemple le cas d'un courant ascendant, très fort : le muscle se contracte à la rupture du courant, mais non à la fermeture. En effet, à la rupture, rien ne s'oppose à ce que l'excitation née au pôle +, descende vers le muscle, et provoque sa contraction. À la fermeture du courant au contraire, l'excitation née au pôle — et descendant vers le muscle, ne peut pas franchir la région du pôle +, où l'excitabilité et la conductibilité sont supprimées : le muscle ne se contracte pas.

Si l'on renverse le courant de manière à lui donner une direction descendante, la contraction se montre à la fermeture, mais non à la rupture. À la rupture, l'excitation née au pôle + ne parvient pas à franchir le pôle négatif, parce qu'ici la disparition du catélectrotonus est suivie d'une diminution maximale, c'est-à-dire d'une suppression de l'excitabilité et de la conductibilité.

Avec un courant très faible, la contraction ne se produit chaque fois qu'à la fermeture du courant (excitation au pôle négatif). Le muscle reste au repos à la rupture du courant ; en effet, à la rupture du courant, l'excitation qui devrait se produire au pôle positif, est trop faible pour vaincre l'inertie ou l'excitabilité diminuée du nerf.

On vérifie les différents cas de la loi des secousses, en amenant au nerf d'une patte galvanoscopique le courant d'une batterie d'éléments de Grove, affaibli plus ou moins par son passage à travers le rhéocorde ou le rhéonome.

L'ensemble des faits précédents se présente à l'esprit sous une forme assez satisfaisante, si on considère que l'excitation naît précisément à l'endroit et au moment même où l'excitabilité et la conductibilité augmentent. Ainsi, au moment de la fermeture, l'excitation, l'excitabilité et la conductibilité augmentent au pôle négatif. Au moment de la rupture, l'excitabilité et la conductibilité, préalablement diminuées, augmentent brusquement au pôle positif, qui en même temps est excité. PFLÜGER a fait un pas de plus, en formulant que *la naissance du catélectrotonus et la disparition de l'anélectrotonus sont causes d'excitation*, et non pas les phénomènes inverses. On conçoit que l'augmentation de l'excitabilité puisse s'accompagner d'une excitation. — Du reste, si nous connaissions exactement les processus nerveux intimes, nous verrions probablement que l'augmentation de l'excitabilité est synonyme d'excitation faible, et que la conductibilité n'est autre chose que la propagation de l'excitation. Excitation, excitabilité, conductibilité — sont probablement des faces diverses du même phénomène intime. Cette conception se vérifiera encore plus loin, quand nous verrons que l'excitation et l'augmentation de l'excitabilité sont, tant au pôle négatif qu'au pôle positif, toujours accompagnées des mêmes processus électriques, du développement d'une tension négative.

L'abolition de la conductibilité au pôle positif, pendant que le courant passe, permet de paralyser temporairement les extrémités musculaires du nerf : si le nerf est traversé par un fort courant constant ascendant, un courant induit, appliqué au-dessus des deux électrodes, excitera bien localement le nerf, mais l'influx nerveux, arrêté au pôle positif n'arrivera pas jusqu'au muscle. Nous ferons de ce principe une application importante à propos de la fatigue des nerfs.

II. CONDUCTIBILITÉ DES NERFS.

La conductibilité nerveuse exige l'intégrité anatomique et la continuité du nerf. — L'excitation provoquée en un point du nerf moteur se transmet de proche en proche jusqu'au muscle, dont il provoque la contraction. Cette conduction de l'excitation suppose l'intégrité anatomique du nerf, ou tout au moins celle du cylindre d'axe des fibres nerveuses.

La simple compression du nerf *in situ* (comme c'est le cas lorsqu'un membre s'engourdit ou s'endort), l'action locale du chloroforme, de l'alcool, etc. sont capables de diminuer ou de supprimer la conductibilité nerveuse, pour un temps plus ou moins long, sans cependant altérer le nerf d'une façon durable. Si la lésion du nerf est plus profonde, la conductibilité sera abolie d'une façon permanente. Si, par exemple, le nerf est coupé en travers ou écrasé en un point de son parcours, l'excitation ne pourra franchir l'endroit lésé, et le muscle ne se contractera pas, quoiqu'on excite son nerf.

L'endroit lésé du nerf laisse passer l'électricité, mais arrête la propagation de l'excitation : c'est ce qui se démontre d'une façon élégante, au moyen du pistolet électrique.

Pistolet électrique de du Bois-Reymond. — Le pistolet électrique se compose d'un tube assez épais, en verre, à l'intérieur duquel on place, sur

une lame de verre, une patte galvanoscopique qu'on assujettit lâchement par deux liens en caoutchouc. Le nerf sciatique repose, en trois points de son parcours, sur trois lames métalliques *Cu*, *Zn*, *Cu'*; *Zn* est en zinc, *Cu* et *Cu'* sont en laiton. Les trois lames *Cu*, *Zn*, *Cu'*, isolées convenablement, passent à travers le bouchon du tube de verre, et font saillie à l'extérieur. En appuyant sur *Cu* on établit le contact entre *Cu* et *Zn*; le faible courant électrique qui se produit à ce moment, suffit à exciter le nerf, et la patte se contracte. De même, en appuyant sur *Cu'*, on amène le contact entre *Cu'* et *Zn*, et le muscle se contracte également.

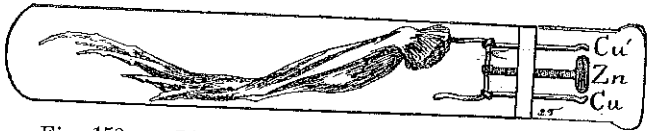


Fig. 153. — Pistolet électrique de DU BOIS-REYMOND.

Faites une ligature sur le nerf entre *Cu'* et *Zn*, de manière à supprimer la conductibilité nerveuse en cet endroit, la conductibilité électrique étant conservée. Établissez le contact entre *Cu* et *Zn*: il ne se produit pas de contraction. Établissez au contraire le contact entre *Cu'* et *Zn*: la patte se contracte.

Chaque fibre nerveuse est isolée au point de la conductibilité.—

L'excitation d'une fibre ne se transmet jamais à une fibre voisine, si ce n'est par l'intermédiaire des centres (d'une cellule nerveuse), c'est-à-dire seulement par continuité de substance. Pour le prouver, on sectionne un nerf moteur, par exemple le nerf sciatique, près de son origine. On excite mécaniquement une de ces subdivisions périphériques, et seuls les muscles dans lesquels se rend cette subdivision, se contractent.

La conductibilité nerveuse s'exerce indifféremment dans les deux sens. — Dans les conditions physiologiques, chez l'animal intact, l'excitation nerveuse se propage dans une seule direction, parce que le nerf est toujours excité à une seule de ses extrémités. Plusieurs faits démontrent que cette excitation peut se propager dans les deux directions.

a) Le plus probant de ces faits consiste dans les manifestations électriques qui accompagnent l'état fonctionnel du nerf: la partie nerveuse excitée développe une tension électrique négative, comme nous le verrons plus loin. Or, en excitant un nerf en son milieu, cette tension négative se propage dans les deux extrémités nerveuses. Ce fait peut être constaté non seulement sur ces nerfs mixtes, formés à la fois de fibres centripètes et centrifuges, mais aussi sur des tronçons de racines antérieures des nerfs spinaux, qui ne contiennent que des fibres centrifuges (DU BOIS REYMOND).

b) L'organe électrique du MALAPTERURUS ELECTRICUS est innervé par une seule fibre nerveuse de dimensions gigantesques, fortement subdivisée à la périphérie. Après avoir coupé cette fibre près des centres nerveux, on isole une des subdivisions périphériques, destinée à un fragment de l'organe électrique, on

la coupe, et on en excite mécaniquement le bout central : il se produit une décharge de tout l'organe. Une excitation s'est propagée en sens centripète dans le rameau coupé, jusqu'à l'endroit d'une bifurcation de la fibre venant des centres, puis s'est déversée en sens centrifuge à travers les autres subdivisions. Cette expérience de BABUCHIN (1877), qui résoud d'une manière péremptoire la question de principe, a été répétée depuis avec le même succès par le Dr MONTEY.

c) Le muscle contourier de la grenouille étant divisé en deux chefs à son extrémité inférieure, si on excite l'un, on voit quelques fibres de l'autre se contracter. On explique ce résultat en admettant qu'un peu plus loin, dans la masse musculaire, une fibre nerveuse se subdivise, chaque subdivision se rendant dans un autre chef musculaire (KÜHNÉ, 1859).

L'expérience souvent citée de PHILIPPEAUX et VULPIAN ne démontre rien à ce point de vue, d'après VULPIAN lui-même. Il s'agissait de sectionner un nerf purement moteur et un nerf purement sensible, le nerf lingual et le nerf hypoglosse, et de réunir (de manière à obtenir la soudure organique) le bout périphérique de l'hypoglosse avec le bout central du lingual. Si après quelques semaines on excite ce nerf nouveau, on obtient (chez le chien) des signes de douleur et des mouvements dans la langue. — Il s'est trouvé que les deux nerfs sont mixtes, au moins dans leur trajet extra-crânien ; dès lors l'expérience ne prouve pas ce qu'on en attendait primitivement. Après réunion des deux bouts, on est dans le même cas que pour le nerf sciatique p. ex., dont l'excitation donne lieu à des mouvements et à des sensations. D'ailleurs, la soudure qui se produit entre le bout périphérique d'un nerf coupé et le bout central du même nerf, ou d'un autre nerf, n'est qu'apparente. En réalité le bout périphérique se reforme en entier à nouveau, par bourgeonnement du bout central ; le bout périphérique n'intervient pas directement dans cette néoformation.

PAUL BERT transplanta la queue d'un rat sur le dos de l'animal, en l'implantant par la pointe. Après que la soudure organique fut obtenue (la queue étant séparée de sa base), l'excitation de la queue provoquait des signes de douleur. Cette expérience peut être interprétée de différentes façons et ne prouve nullement que l'excitation ait été transmise dans un nerf en sens inverse de la direction habituelle.

Vitesse de propagation de l'influx nerveux (1). — Cette vitesse a été déterminée en 1850 par HELMHOLTZ, pour les nerfs moteurs de la grenouille : elle a été trouvée de 27 mètres par seconde en moyenne. Elle est donc assez faible, et très inférieure à la vitesse de propagation du son dans l'air, sans parler de la vitesse de la lumière ou de l'électricité. On peut répéter l'expérience de HELMHOLTZ au moyen du dispositif représenté fig. 154. Le muscle du mollet M d'une grande grenouille est disposé dans le myographe, de manière à inscrire la courbe de sa contraction. Deux paires d'électrodes (1 et 2) servent à exciter le nerf sciatique, tantôt près (2), tantôt loin (1) du muscle. On prend successivement sur la même plaque deux séries de graphiques, les uns en excitant le nerf au point 1, les autres en excitant au point 2.

Dans toutes ces expériences, le choc d'induction qui excite le nerf, est obtenu par l'ouverture automatique de la clef C ; la branche saillante de cette clef est accrochée au passage par la plaque P du myographe. Comme l'excitation du nerf se produit, dans chacune de ces expériences, rigoureusement au même instant du mouvement de translation de la plaque P, les différents graphiques devraient

(1) HELMHOLTZ, *Arch. f. Anat. u. Phys.* 1850, p. 276 ; 1852, p. 199.

se recouvrir exactement, si le temps perdu était le même pour tous; or les graphiques du groupe 1 sont en arrière des graphiques du groupe 2; le retard qu'ils présentent sur les premiers (1 à 2 millièmes de seconde), correspond

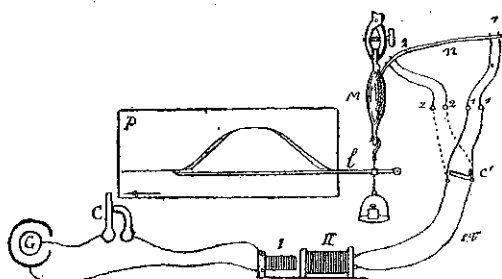


Fig. 154. — Schéma de l'expérience servant à déterminer la vitesse de propagation de l'excitation dans le nerf moteur. M, le muscle actionnant le levier *l*; *n*, le nerf, avec ses deux paires d'électrodes 1, 2; I et II, les deux bobines du chariot de du Bois-Reymond; G, la pile; C, la clef du myographe; P, la plaque destinée à recevoir les tracés.

au temps de la transmission de l'excitation, le long du bout du nerf compris entre 1 et 2.

Sur une très grande grenouille, la distance entre 1 et 2 peut dépasser 5 centimètres. Si le retard est de deux millièmes de seconde ($\frac{2}{1000}$), cela donne une vitesse de transmission de 25 mètres à la seconde (voir fig. 155).

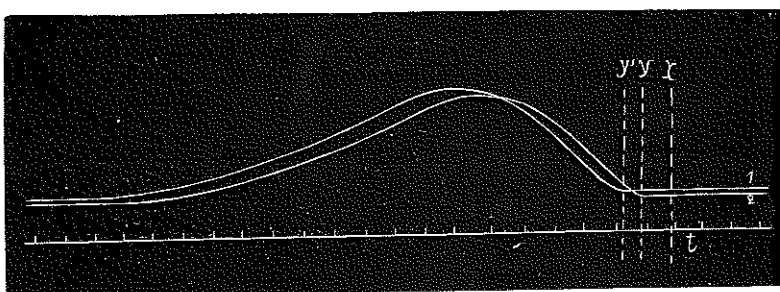


Fig. 155. — Détermination de la vitesse de propagation de l'influx nerveux. Expérience faite sur le nerf sciatique de grenouille, en rapport avec le muscle gastrocnémien. Deux secousses de ce muscle, produites l'une par excitation (secousse d'induction) du nerf dans le bassin, l'autre par excitation du nerf près du muscle. La première retarde sur la seconde d'un cinq-centième de seconde environ, de *y* en *y'*; *x*, moment de l'excitation. (A lire de droite à gauche).

Il est facile de voir que nous obtenons ainsi la vitesse de propagation, quels que soient du reste les actes, connus ou inconnus, qui ont lieu dans le temps latent, puisque ces actes se retrouvent dans les deux excitations, et que les deux cas ne diffèrent que par la longueur du nerf à parcourir. Les différents actes à considérer sont : a) le temps latent de l'excitation nerveuse, s'il y en avait; nous verrons qu'en réalité il n'y en a pas; b) le chemin que l'influx nerveux doit parcourir depuis l'endroit excité jusqu'aux plaques terminales dans le muscle; il diffère dans notre exemple de la longueur de 50^{mm}; c) le passage de l'excitation à travers les plaques terminales; cela demande un temps appréciable (BERNSTEIN, 1883), mais le même dans les deux cas;

d) le temps perdu de la contraction musculaire, le même dans les deux cas. — Toutes choses sont donc égales dans les deux cas, excepté le trajet nerveux à parcourir par l'influx nerveux. — On suppose aussi que la vitesse de propagation du courant nerveux n'est ni uniformément accélérée (comme la vitesse dans la chute des corps), ni uniformément diminuée (comme lorsqu'un corps ayant reçu une seule impulsion se meut dans un milieu résistant), mais qu'elle est constante. Il paraît aussi que cette vitesse est indépendante de l'intensité de l'excitation. Quelques doutes persistent cependant relativement à ces deux derniers points.

HELMHOLTZ et BAXT ont également déterminé la vitesse de propagation de l'influx nerveux chez l'homme, en faisant inscrire sur un cylindre la courbe de l'épaississement des muscles de l'éminence thénar; ils excitaient le nerf médian tantôt dans l'aisselle, tantôt au poignet. Cette vitesse est de 30-36 mètres à la seconde. Dans le nerf de la patte du homard, elle n'est que de 6 à 12 mètres à la seconde (FREDERICQ et VAN DE VELDE); et dans des nerfs innervant des fibres musculaires lisses (nerf vague et œsophage), elle ne dépasserait pas 8 mètres à la seconde (CHAUVEAU 1878).

La vitesse de l'influx nerveux est donc plus grande chez les animaux à sang chaud; on a constaté que cette différence tient surtout à une différence de température. En refroidissant le bras de l'homme, on abaisse la vitesse; dans un bras chauffé, elle peut monter à 90 mètres. En chauffant avec précaution le nerf sciatique de la grenouille, on réussit à l'y faire monter jusqu'à 45 mètres. Chez les mammifères hibernants, elle pourrait tomber à 1 mètre (VALENTIN).

On a aussi essayé de déterminer la vitesse de propagation de l'influx nerveux dans les nerfs sensibles de l'homme, mais sans y être parvenu rigoureusement.

Supposons qu'on excite un nerf sensible, et qu'à l'aide de la main, le sujet marque chaque fois sur le myographe le moment où il sent l'excitation. Le nerf sensible pourra être excité en deux endroits, dont l'un plus rapproché des centres nerveux. La différence entre les temps latents de la réaction — temps de réaction — paraît à première vue devoir nous donner la vitesse de propagation dans le nerf sensible. Le temps de la réaction comprend en effet: la transmission de l'influx nerveux à travers le nerf sensible, de longueur inégale jusqu'aux centres, puis le processus dans les centres nerveux, et enfin le temps que met l'influx nerveux pour se propager du centre jusqu'à la périphérie, dans le nerf centrifuge. On croyait d'abord que le premier élément varie seul dans ces expériences. Mais en réalité, le temps perdu dans les centres nerveux varie entre des limites trop grandes, selon l'endroit d'application de l'excitant, le degré d'attention, de fatigue du sujet, et une foule d'autres circonstances.

Excitabilité et conductibilité. — Les deux fonctions fondamentales du nerf, l'excitabilité et la conductibilité, paraissent intimement liées l'une à l'autre; il suffit en effet d'admettre que le changement moléculaire ou vibratoire qui constitue le processus de l'excitation, une fois né à un endroit du nerf, provoque dans la substance contiguë le même changement, et que ce changement se propage ainsi de proche en proche, pour avoir une explication plausible de la conductibilité du nerf, qui au fond ne serait que la transmission du processus de l'excitation.

L'expérience suivante a été invoquée contre cette identification: on passe le

nerf d'une patte galvanoscopique à travers un tube de verre faisant fonction de chambre à gaz (voir fig. 156); on ferme le tube à ses deux extrémités, au moyen d'un bouchon d'argile imprégné de solution physiologique, en ayant soin de ne pas comprimer le nerf; une paire d'électrodes A permet d'exciter le nerf à l'intérieur de la chambre à gaz, une seconde paire B sert à l'exciter au dehors de celle-ci dans sa portion supérieure; on fait passer un courant d'acide carbonique à travers le tube et l'on constate alors que l'excitation du nerf au point A n'est suivie d'aucun effet, ou ne donne que des contractions faibles dans la patte,

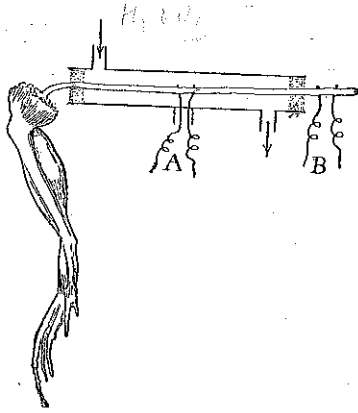


Fig. 156.—Expérience de GRÜNHAGEN sur la séparation de la conductibilité et de l'excitabilité nerveuses.

tandis que l'excitation du point B a conservé toute son efficacité: l'excitation née en B se transmet donc à travers la portion A, dont la *conductibilité* paraît intacte, tandis que l'*excitabilité* y semble affaiblie ou même absente.

Inversement, si l'on fait passer à travers la chambre à gaz des vapeurs d'alcool, la *conductibilité* semble disparaître avant l'*excitabilité*. L'*excitabilité* peut même être exaltée au début de l'expérience: ce dernier effet est particulièrement évident si l'on dispose les électrodes A de manière à ce que le courant excitant parcoure le nerf dans une direction presque transversale et non suivant la longueur.

On ne doit probablement pas conclure de ces expériences que la *conductibilité* peut exister indépendamment de l'*excitabilité*, mais sans doute que l'impressionnabilité de la substance nerveuse n'est pas la même dans le sens longitudinal que dans le sens transversal, et que les différents agents extérieurs peuvent modifier différemment, et parfois en sens inverse, l'impressionnabilité dans l'un ou l'autre sens.

III. PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES

Courant propre du nerf. — Un nerf extrait du corps et limité à ses deux extrémités par des surfaces de sections nettes, présente la même disposition des tensions électriques que le muscle: tension positive sur la surface longitudinale, ayant son maximum au niveau de l'équateur, allant en décroissant de l'équateur vers la surface transversale; tension négative sur la coupe. Le maximum d'intensité du courant est donc obtenu, en reliant un point de l'équateur au centre de la surface transversale.

Pour constater l'existence du *courant propre*, on le dérivera au moyen d'électrodes impolarisables, dans le circuit de la boussole de WIEDEMANN, ou dans celui de l'électromètre capillaire de LIPPMANN. Les mêmes appareils peuvent servir à mesurer la valeur de la force électro-motrice qui donne naissance à ce courant.

On a trouvé que la force électro-motrice des muscles de la grenouille était

d'environ $\frac{1}{20}$ de Volt (0,05 Volt), et que celle des nerfs était un peu moins importante.

Courant axial. — Sur un nerf mixte comme le sciatique de grenouille, dans lequel les fibres centripètes sont mélangées aux fibres centrifuges, on peut relier les deux surfaces de section terminales l'une à l'autre, sans obtenir de courant appréciable. Mais sur un nerf composé exclusivement de fibres centrifuges (comme le nerf électrique de la torpille), on constate que la surface de section centrale est positive par rapport à la surface de section périphérique ; sur un nerf purement centripète (racines spinales postérieures de la grenouille), c'est la surface de section périphérique qui est positive.

On obtient donc un courant, le *courant axial* de du Bois-Reymond, en reliant les deux surfaces de section. C'est la seule différence que l'on ait pu jusqu'à présent signaler entre les fibres nerveuses centripètes et centrifuges.

Électromètre capillaire. — L'électromètre capillaire de LIPPMANN se compose essentiellement d'un tube de verre vertical, ouvert à ses deux extrémités et effilé inférieurement en pointe capillaire. Le tube renferme une colonne de mercure, qui y reste suspendue, et ne s'écoule pas par le canal capillaire cylindro-conique de l'extrémité inférieure, à cause de l'étroitesse de ce canal.

Le principe de l'appareil est le suivant : si un courant électrique traverse la colonne de mercure du capillaire, la surface libre du mercure se déplace dans le sens du courant, et s'arrête dans une nouvelle position d'équilibre. Le déplacement est jusqu'à un certain point proportionnel à l'intensité du courant.

L'appareil peut également servir à mesurer l'intensité de la force électro-motrice qui a fourni le courant : il faut disposer les choses de manière que le courant soit ascendant, c'est-à-dire, fasse remonter le mercure dans le capillaire. On exerce alors sur le mercure une pression de haut en bas, suffisante pour contrebalancer l'action du courant électrique, et pour faire redescendre le mercure à son niveau primitif : la pression exercée sert de mesure à la force électro-motrice. Avant de se servir de l'instrument, on doit le calibrer, au moyen d'une force électro-motrice d'intensité connue : on peut employer à cet effet un élément de Daniell normal, dont la force électro-motrice vaut un peu plus d'un Volt (1,1 Volt). Si, par exemple, une pression de 10 centimètres de mercure fait équilibre à 1 Daniell (ou à 1 Volt), chaque centimètre de pression représentera 0,1 Volt, chaque millimètre 0,01 Volt.

La figure 157 représente schématiquement la disposition de l'appareil. Le tube effilé terminé en capillaire est relié par un fil de platine, avec le pôle négatif de la source d'électricité dont il s'agit de déterminer la force (la coupe transversale du muscle M par exemple). Le tube capillaire plonge dans un réservoir de verre contenant un liquide conducteur de l'électricité, de l'acide sulfurique dilué, par exemple. A la partie inférieure du réservoir, se trouve une petite nappe de mercure, reliée par un fil de platine avec l'électrode positive (ici la surface longitudinale du muscle). Une clef en court circuit est intercalée entre l'électromètre et la source d'électricité : cette clef est fermée dans l'intervalle des expériences.

On n'a pas représenté sur le schéma de la fig. 157 le petit réservoir de mercure servant à exercer, à l'intérieur du tube de l'électromètre, la contrepression compensatrice, ni le manomètre qui sert à mesurer cette pression. On a également laissé de côté le microscope au moyen duquel on observe les déplacements du ménisque mercuriel à l'intérieur du capillaire. Ce microscope doit être muni d'un oculaire quadrillé : on prend comme zéro, le trait auquel le ménisque est tangent quand l'appareil est fermé sur lui-même et n'est traversé par aucun courant.

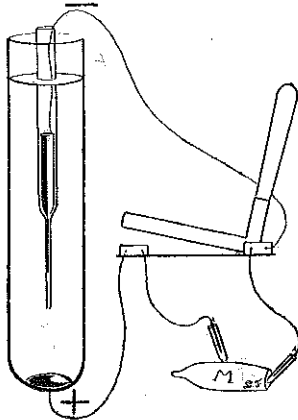


Fig. 157. — Schéma de l'électromètre capillaire de Lippmann.

L'électromètre capillaire est un appareil fort simple, qu'on peut construire soi-même, de manière à l'adapter à la platine d'un microscope ordinaire. Il est très sensible, et présente en outre l'avantage inappréciable d'être tout à fait exempt d'inertie. Le déplacement de la petite masse de mercure est si peu étendu, que les mouvements du ménisque se font pour ainsi dire sans temps perdu, et sans oscillations propres : l'instrument est donc *apériodique*. Aussi se

prête-il admirablement à l'étude de courants électriques présentant des changements rapides d'intensité.

On peut enregistrer photographiquement les excursions du ménisque mercuriel et obtenir sur une plaque photographique un tracé durable des variations électriques des muscles, des nerfs, etc. (voir méthode graphique, p. 78 et p. 120).

Boussole de Wiedemann. — Dans cet appareil, l'intensité du courant électrique que l'on fait circuler dans la bobine (bobine à fil métallique fin) fixée dans le voisinage de l'aimant, est mesurée par la longueur de la tangente de l'angle de déviation de l'aimant. L'aimant de la boussole est lié à un petit miroir qui suit tous ses mouvements ; une lunette munie de son échelle graduée, permet de lire directement par réflexion dans le miroir, la valeur de la tangente de l'angle de déviation, ou plus exactement la valeur de la tangente d'un angle double (voir la description de l'appareil à la p. 191 et les fig. 106 et 107 qui représentent l'appareil).

La boussole de Wiedemann permet donc de mesurer directement l'intensité d'un courant électrique. S'il s'agit de déterminer l'intensité d'une force électro-motrice, celle d'un muscle ou d'un nerf par exemple, on aura recours à la méthode de compensation, et l'on disposera l'expérience comme l'indique le schéma de la fig. 158).

m est le muscle dont il s'agit de déterminer la force électromotrice. On l'intercale au moyen d'électrodes impolarisables dans le circuit électrique $mBrM$ de la boussole. P est la source d'électricité qui sert d'unité ou d'étalon, c'est-à-dire un élément de Daniell (1,1 Volt). Dans le circuit du Daniell se trouve intercalé un commutateur ou gyrotrope g et un fil métallique homogène (fil de platine) NM faisant office de *rhéocorde* ou de *compensateur*. Le circuit de la boussole est rattaché d'une part à l'extrémité fixe M du fil du compensateur, de l'autre à un contact mobile r , qui peut glisser le long du fil NM .

Si l'on place r en contact avec l'extrémité M du fil du compensateur, les deux circuits $PgFMrN$ et $MmBr$ ne se touchent qu'au point M , et peuvent être considérés comme indépendants l'un de l'autre ; le courant de la pile P ne dérive pas dans le circuit du muscle et de la boussole. Mais si on déplace r vers la gauche, de manière

à lui faire parcourir successivement le fil MN, une fraction du courant de la pile P dérivera dans le circuit de la boussole et du muscle, fraction qui croîtra avec la distance Mr.

Au moyen du gyrotrope, on donne au courant de la pile P, une direction opposée à celle du courant propre du muscle *m*, le courant de la pile agit alors sur l'aimant de la boussole B, en sens inverse de celui du muscle. Il est facile de chercher par tâtonnement la position de *r* sur le fil MN, pour laquelle le courant propre du muscle se trouve exactement compensé par la fraction du courant de la pile P qui dérive dans le circuit de la boussole. L'aimant de la boussole qui était primitivement dévié sous l'influence du courant propre du muscle retourne au zéro, c'est-à-dire à la position de repos.

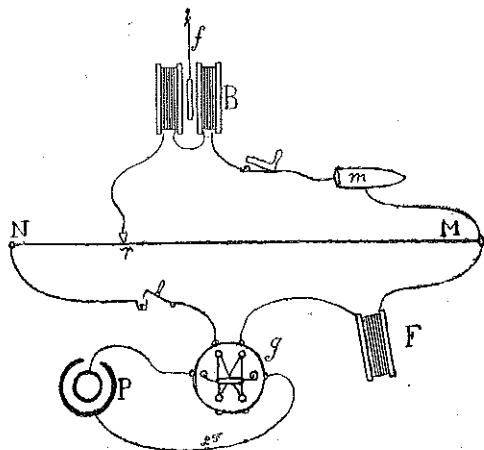


Fig. 158. — Schéma de la mesure de la force électromotrice du muscle *m*, en fonction de la force e. m. de l'élément de Daniell P.

B, boussole de Wiedemann; *f* fil suspendant l'aimant placé entre les deux bobines à fil fin de la boussole; MN, fil du rhéocorde faisant office de compensateur; *r*, contact mobile; *g*, gyrotrope; F, bobine à gros fil (utilisée seulement pour la graduation de l'appareil).

On démontre, en se basant sur les lois qui règlent la distribution de l'électricité dans les circuits ramifiés, qu'au moment où cet état d'équilibre est atteint, il y a proportionnalité entre la longueur Mr, et la force électromotrice de *m*.

On gradue l'appareil à l'avance; il n'y a plus alors, pour faire une mesure de force électromotrice, qu'à donner à *r* la position qui ramène la boussole au zéro, et à lire le nombre de divisions du fil MN comprises entre M et *r*. Chaque division correspond à une fraction connue de Daniell ou de Volt (voir pour la graduation et la démonstration dont il vient d'être question, les *Manipulations de physiologie* de l'auteur, à la p. 47 et suivantes).

La boussole de Wiedemann est apériodique, c'est-à-dire que l'aimant de la boussole, dévié sous l'influence d'un courant électrique, prend sa nouvelle position d'emblée, sans oscillations. Malheureusement c'est un appareil à mouvements lents: dans l'exemplaire dont nous nous sommes servis, l'aimant met environ sept secondes pour exécuter son mouvement de déplacement; il n'est donc pas capable de suivre des variations rapides dans l'intensité d'un courant électrique.

Électrodes impolarisables. — On ne peut songer à dériver le courant propre du nerf, en appliquant simplement à sa surface les extrémités des fils métalliques qui forment le circuit de la boussole ou de l'électromètre. Il se produirait au contact des

tissus et du métal, des phénomènes d'électrolyse qui polariseraient les électrodes, c'est-à-dire que l'électrolyse devient la source d'une force électro-motrice, qui donne naissance à un courant généralement dirigé en sens inverse du courant électrique primitif. Pour éviter cette *polarisation externe* qui se produit au contact des tissus vivants et des électrodes métalliques, les physiologistes ont imaginé différents modèles d'électrodes impolarisables (REGNAULD, DU BOIS-REYMOND, VON FLEISCHL, D'ARSONVAL).

Dans les électrodes de DU BOIS-REYMOND, le fil électrique aboutit à une petite lame de zinc amalgamé, plongeant dans une solution saturée de sulfate de zinc. Le sulfate de zinc est contenu dans un tube, dont l'orifice inférieur est fermé par un bouchon d'argile; la partie supérieure de cette argile est imprégnée de solution de sulfate de zinc; la partie inférieure de solution physiologique (NaCl, 7 p. 1000); c'est cette dernière partie qui se met au contact des tissus vivants. VON FLEISCHL a modifié ces électrodes en leur donnant la forme d'un pinceau: la houppe de poils du pinceau est imprégnée de la solution physiologique, le tuyau creux est rempli de la solution de sulfate de zinc, dans laquelle plonge un fil de zinc amalgamé.

DU BOIS-REYMOND a imaginé une autre forme d'électrodes impolarisables, dans laquelle on trouve la même succession de solides et de liquides: baquets en zinc contenant la solution saturée de sulfate de zinc, coussinets en papier à filtre imbibés de solution de sulfate de zinc et plongeant dans la même solution, coussins découpés dans une plaque d'argile (imprégnée de solution physiologique) et reposant sur les coussinets de papier. Les tissus vivants viennent au contact de l'argile.

Une forme plus maniable d'électrodes a été réalisée par D'ARSONVAL. Chaque électrode est formée d'un fil d'argent recouvert de chlorure d'argent, et plongeant dans la solution physiologique. La solution elle-même est contenue dans un petit tube de verre ouvert inférieurement et fermé supérieurement. Ces électrodes ne sont pas entièrement impolarisables.

Variation négative ou courant d'action du nerf. — Le nerf présente, comme le muscle, le phénomène de la variation négative. Prenons un nerf sciatique *n* (fig. 159); appliquons à une de ses extrémités une paire d'électrodes impolarisables (1), de manière à dériver le courant propre du nerf dans

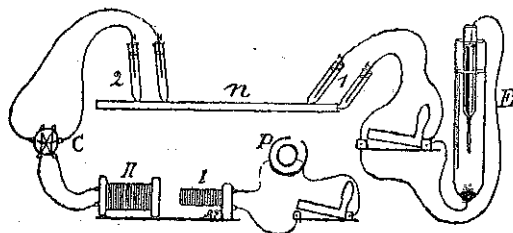


Fig. 159. — Disposition des appareils pour l'étude de la variation négative.

n, nerf sciatique; 1, électrodes impolarisables dérivant le courant propre dans le circuit de l'électromètre E; 2, électrodes excitatrices reliées à la bobine secondaire II du chariot de DU BOIS-REYMOND; I, bobine primaire; P, pile; C commutateur.

le circuit de l'électromètre capillaire E. Notons la déviation du ménisque mercuriel. Au moyen d'une seconde paire d'électrodes (2) reliées à la bobine secondaire II du chariot de DU BOIS-REYMOND, nous soumettons l'autre extrémité du nerf à des excitations tétanisantes. Immédiatement, nous observons une diminution du courant propre, c'est-à-dire que le ménisque mercuriel se meut dans la direction du zéro.

et s'arrête entre le niveau correspondant au courant propre et le zéro.

Mêmes discussions que pour le muscle, au sujet du courant propre du nerf et de sa variation négative.

Pour HERMANN, le courant propre ne préexiste pas: toute portion de nerf lésée ou excitée devient négative. La variation négative doit être interprétée

ainsi : toute portion excitée du nerf devient momentanément le siège d'une tension négative ; cette tension se transporte le long du nerf à la façon d'une onde. Son passage au niveau des électrodes 1 (fig. 159) simule une diminution du courant propre (suivie d'une augmentation — *variation diphasique*).

BERNSTEIN⁽¹⁾ a constaté, au moyen d'un procédé expérimental fort ingénieux, mais compliqué (emploi d'un *Rhéotome* spécial, fermant périodiquement le circuit des électrodes 1 pendant un instant très court, chaque fois à un intervalle de temps déterminé, compté à partir du moment de chaque excitation produite par les électrodes 2), que la variation négative naît instantanément à l'endroit excité, qu'elle se propage le long du nerf avec la même vitesse que l'excitation elle-même (27 m. à la seconde), et qu'elle a une durée fort courte à chaque point : 0'',0007. Sa longueur serait donc de près de 2 centimètres,

L'intensité de la variation négative est proportionnelle, jusqu'à un certain point, à l'intensité de l'excitation : la variation négative constitue même pour les nerfs moteurs une meilleure indication de l'intensité de l'excitation, que la hauteur de la contraction provoquée dans le muscle innervé par le nerf : en effet, les excitations maximales pour le muscle peuvent ne pas encore l'être pour le nerf. Lorsqu'on a atteint une certaine intensité de l'excitant, on a beau augmenter cette dernière, on ne renforce plus l'énergie de la contraction musculaire, tandis que l'on renforce encore la valeur de la variation négative du nerf.

WEDENSKY emploie le téléphone pour rendre sensibles à l'oreille les courants d'action du nerf sciatique de la grenouille. Le téléphone relié directement avec le nerf que l'on tétanise à son extrémité au moyen du chariot de DU BOIS-REYMOND, fait entendre le son qui correspond au nombre des courants induits excitateurs. Ce son gagne sensiblement en intensité aussitôt qu'on renforce un peu des irritations faibles ; les irritations étant devenues maximales, leur augmentation ultérieure ne produit plus de renforcement du son téléphonique. Le son téléphonique disparaît immédiatement, si on tue le nerf par l'ammoniaque.

Le même dispositif expérimental peut servir à constater l'existence de l'électrotonus physiologique, c'est-à-dire de l'augmentation d'excitabilité au voisinage du pôle négatif, de sa diminution au niveau du pôle positif. En effet, le son téléphonique produit par des irritations modérées du nerf, présente un renforcement ou un affaiblissement de son intensité, quand on provoque à l'aide du courant constant les modifications catélectrotoniques (pôle négatif) au anélectrotoniques (pôle positif), dans le voisinage de l'endroit irrité par les courants induits.

Électrotonus physique. — Nous avons vu que le courant constant, dont le passage n'est pas une cause d'excitation, produit cependant des modifications remarquables des propriétés physiologiques du nerf : l'excitabilité et la conductibilité sont diminuées au niveau du pôle positif, exaltées au niveau du pôle

(1) BERNSTEIN, *Monatsber. d. Berl. Acad.* 1867, *Unters. ü. d. Erregungsvorg. i. Nerven- und Muskelsysteme*, 1871.

négatif. On donne à ce phénomène le nom d'*électrotonus physiologique*, et l'on réserve celui d'*électrotonus physique* aux changements électriques qui se manifestent dans le nerf sous l'influence du passage du courant constant.

Lorsqu'on fait passer un courant constant suffisamment intense (*courant polarisant*) à travers une portion de nerf *aa'* (portion *intrapolaire*), on constate dans les portions de nerf *bb'*, *cc'*, non soumises directement à l'action du courant (*portions extrapolaires*), une distribution de tensions électriques telle, que l'on peut, au moyen d'électrodes impolarisables, dériver des portions extrapolaires du nerf un courant électrique assez intense, qui a même direction que le courant polarisant (voir fig. 160).

Soit par exemple *n* un nerf traversé dans une portion moyenne *aa'*, par le courant fourni par une batterie de six petits éléments de GROVE P, avec commutateur C intercalé dans le circuit ; *a* est l'électrode négative, *a'* l'électrode positive : le courant circule donc dans la direction des flèches. Si aux deux extré-

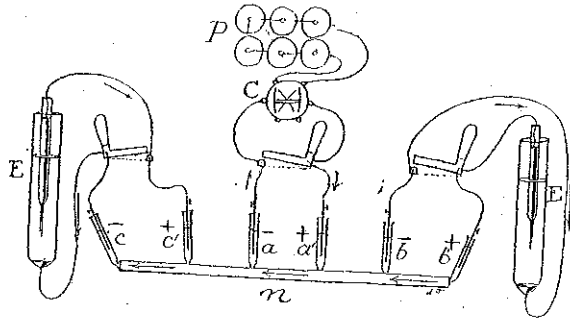


Fig. 160. — Disposition des appareils pour l'étude de l'électrotonus physique. *n*, nerf sciatique : *aa'* électrodes impolarisables amenant au nerf le courant de la pile de Grove P ; commutateur, permettant de renverser la direction du courant polarisant ; *b*, *b'* et *c*, *c'*, électrodes servant à dériver les courants électrotoniques dans le circuit des électromètres capillaires E, E.

mités du nerf (*portions extrapolaires bb'*, *cc'*), nous relions un point de la surface longitudinale *b* avec la coupe du nerf *b'*, par un circuit électrique dans lequel nous intercalons une clef et un électromètre capillaire (ou une boussole), nous constaterons l'existence de courants électrotoniques intenses ayant même direction que le courant polarisant, comme le marquent les flèches.

Dans le circuit *bb'* (portion extrapolaire située près du pôle positif du courant polarisant), le courant d'électrotonus a même direction que le courant propre du nerf : il y a donc renforcement du courant propre (*an'électrotonus*).

Dans le circuit *cc'* (portion extrapolaire située du côté du pôle négatif), le courant électrotonique a une direction inverse de celle du courant propre ; il y a affaiblissement et même renversement du courant propre (*cat'électrotonus*), si le courant polarisant est suffisamment intense.

Les courants électrotoniques sont particulièrement intenses dans le voisinage immédiat des électrodes qui amènent le courant polarisant. Ils s'établissent rapidement au moment de la fermeture du courant polarisant ; ils se renversent

momentanément avant de disparaître, à la rupture du courant polarisant. L'existence de l'électrotonus physique paraît liée à la constitution purement physique, et non aux propriétés physiologiques du nerf. On a pu reproduire le phénomène au moyen de paquets de fils conducteurs inorganiques entourés d'enveloppes isolantes.

IV. CONDITIONS DU FONCTIONNEMENT DU TISSU NERVEUX

Composition chimique. — La proportion d'eau et de matériaux solides varie dans des limites assez larges pour les différentes parties du système nerveux. La substance grise en contient 87 à 92 % chez le fœtus, et 81 à 86 % chez l'adulte ; la substance blanche, 70 % ; et les nerfs périphériques seulement, 60 à 70 %.

Les principaux constituants du tissu nerveux sont, outre l'eau :

- A. *Substances protéiques* (surtout abondantes dans la substance grise) : *globulines* se coagulant respectivement à + 46°, 56° et 75° (HALLIBURTON), *neurokératine* analogue à la kératine du tissu corné (voir p. 28), *substance collagène* du tissu conjonctif (voir p. 28), *nucléine* ou *nucléoalbumines* (voir p. 27).
- B. *Substances organiques phosphorées* : *protagone* de LIEBREICH C₁₆₀ H₅₀₈ Az₈ PO₃₃ (voir p. 15), *lécithine* ou éther composé de l'acide distéarylglycérophosphorique et de la choline (v. p. 15).
- C. *Cérébrines*, glucosides azotés fournissant de la galactose par l'ébullition avec les acides (v. p. 17).
- D. *Cholestérine* (v. p. 238).
- E. *Créatine*, *xanthine*, *hypoxanthine*, *inosite*, *acide lactique*, *leucine*, *acide urique*, *urée*.
- F. *Sels minéraux* : *chlorures*, *phosphates*, *sulfates* et *carbonates* de K, Na, Mg, Ca, Fe.

Composition centésimale du résidu solide du tissu nerveux.

	MATIÈRES PROTÉIQUES.	LÉCITHINE	CHOLESTÉRINE ET GRAISSE.	CÉRÉBRINE.	NEUROKÉRATINE.	AUTRES MATIÈRES ORGANIQUES.	SELS.
Substance grise du cerveau de bœuf (PETROWSKY)	55.37	17.24	18.68	0.53	6.71		1 45
Substance blanche id.	24.72	9.90	51.91	9.55	3.34		0 57
Moelle épinière (MOLESCHOTT)	23.8	7.51					1.1
Nerf sciatique de l'homme (J. CHEVALIER)	36.8	32.57	12 22	11.80	3 07	4.0	

Dans les fibres nerveuses, le cylindre d'axe paraît être de nature albumineuse ; la gaine de SCHWANN est analogue au sarcolemme et se rapproche du tissu élastique. La gaine de myéline est riche en lécithine et en cérébrine ; les gouttelettes et filaments de myéline semblent formés de lécithine (GAD et HEYMANS). C'est à la lécithine que la myéline doit sa biréfringence positive.

La réaction de la substance nerveuse vivante est probablement alcaline : la réaction devient acide (acide lactique?) dans les centres nerveux, après la mort, ou par la fatigue, ou à la suite de la suppression de l'irrigation sanguine.

Influence de la circulation. Anémie expérimentale. — Nous constatons que les nerfs sont dans une remarquable indépendance vis-à-vis de la circulation. Il n'est pas rare qu'en expérimentant sur un petit nerf de mammifère (nerf déresseur du cœur, par exemple), on le tienne pendant une demi-journée sur les électrodes, isolé des tissus environnants et par conséquent soustrait à la circulation ; le nerf continue à fonctionner normalement, pourvu qu'on le préserve de la dessiccation, et pourvu que sa terminaison périphérique (pour un nerf centrifuge) ou centrale (pour un nerf centripète) n'ait pas cessé de participer à la circulation. La myéline nerveuse peut avoir pris depuis des heures l'aspect bosselé, s'être donc plus ou moins désorganisée, et néanmoins le nerf continue à fonctionner ! On est tenté généralement de considérer la fonction nerveuse comme étant d'une nature particulièrement délicate : on voit qu'il n'en est rien. Peut-être même que les fibres nerveuses sont les éléments anatomiques dont l'intégrité fonctionnelle résiste le mieux aux causes nuisibles.

On n'a d'ailleurs jusqu'à présent découvert aucune différence dans la composition chimique d'un nerf fatigué et d'un nerf intact. Les procédés d'investigation les plus délicats n'ont pu y déceler la moindre élévation de température au moment du fonctionnement (confirmé récemment par DE BOECK) : le seul phénomène physico-chimique qui nous révèle l'état d'activité du nerf, c'est la variation négative ou courant d'action du nerf. Nous allons voir d'ailleurs que les nerfs paraissent infatigables.

Il en est tout autrement des centres nerveux et des terminaisons périphériques des nerfs. La substance grise est très riche en vaisseaux ; son fonctionnement paraît lié à des échanges nutritifs fort actifs : le sang qui revient des centres nerveux est noir, et l'on sait que l'activité psychique a pour effet d'augmenter l'absorption d'oxygène et l'exhalation de CO₂ par les poumons.

Il suffit chez les mammifères que la circulation dans la substance grise des centres soit interrompue pendant quelques secondes, pour que la fonction soit compromise ou abolie. La paralysie des centres est dans ce cas précédée d'une période fugitive de vive excitation.

La ligature ou la simple compression des carotides et des vertébrales provoque presque immédiatement chez le lapin des convulsions respiratoires (expérience de KUSSMAUL et TENNER v. p. 176). On peut faire une expérience analogue sur la moelle lombaire du chien ou du lapin (expérience de STÉNON-SWAMMERDAM). J'introduis par la carotide, chez un grand chien, un tube terminé par une ampoule élastique, que j'arrête dans l'aorte descendante. Je

gonfle l'ampoule, de manière à produire l'obstruction de l'aorte et l'anémie de la moelle. Au bout de 15 à 20 secondes, il se produit une vive excitation motrice dans l'arrière train, se traduisant par un accès de convulsions tétaniques; à l'excitation succède bientôt la paralysie, qui est complète en moins d'une minute (ou bout de 30 à 40 secondes) après la suppression de la circulation. La portion sensible de la moelle résiste plus longtemps à l'anémie: elle montre une phase d'excitation douloureuse, qui survient une minute et demie à deux minutes après l'occlusion. Au bout de trois minutes l'anesthésie se montre, et à partir de ce moment, les fonctions sensibles et motrices de la moelle sont suspendues complètement.

Les organes périphériques, nerfs et muscles, conservent leur irritabilité beaucoup plus longtemps. L'excitation électrique du sciatique provoque des mouvements dans les muscles de la patte correspondante, pendant plus d'une demi-heure après l'occlusion de l'aorte. Au bout de trois quarts d'heure, les plaques terminales sont atteintes à leur tour: les muscles ne se contractent plus par l'intermédiaire du sciatique, mais leur excitabilité directe persiste encore pendant longtemps. Enfin, lorsque les muscles à leur tour ont perdu leur excitabilité, les nerfs vivent encore et manifestent par la variation négative que leur excitabilité et leur conductibilité existent toujours.

Les organes résistent donc à l'anémie dans l'ordre suivant:

- 1° portion motrice de la moelle (substance grise des cornes antérieures?);
- 2° portion sensible (ganglions spinaux? cornes postérieures?);
- 3° plaques terminales des nerfs moteurs; 4° muscles; 5° nerfs.

Si l'occlusion de l'aorte n'a duré que quelques minutes, la paralysie et l'anesthésie de l'arrière-train ne sont pas définitives; dans ce cas, la restitution de la sensibilité se montre bien avant que les premiers signes de motilité aient reparu. (Voir *Arch. Biologie*, X, p. 131, 1889).

Survie du nerf après sa section. — A. *Nerf moteur extrait du corps avec son muscle.* Dans ces circonstances, la circulation étant interrompue dans le muscle aussi bien que dans le nerf, si on préserve la préparation de la dessiccation et si on la maintient à la température du corps, l'excitation du nerf donne une contraction musculaire, chez l'animal à sang chaud, pendant un quart d'heure et même une heure; chez la grenouille, encore pendant un à deux jours. Quand l'excitabilité indirecte vient de disparaître, l'excitabilité directe du muscle persiste encore quelque temps: preuve que la perte de l'excitabilité indirecte ne dépend pas du muscle; à ce moment le nerf fonctionne encore, d'après ce que nous venons de dire. Les manifestations électriques, caractéristiques de l'état fonctionnel du nerf, n'ont pas même disparu quand le muscle a perdu son excitabilité directe. Ce qui cesse donc d'abord de fonctionner, c'est la plaque terminale; puis le muscle, et en dernier lieu seulement le nerf.

Avant que l'excitabilité indirecte ne disparaisse, elle augmente sensiblement, d'abord contre le bout central, sectionné, du nerf; puis aussi vers la périphérie. On ignore la raison de cette augmentation passagère de l'excitabilité nerveuse; elle est probablement liée aux altérations du nerf, consécutives au traumatisme.

B. *Nerf simplement séparé des centres, sectionné, mais restant dans le corps.* Anatomiquement, voici ce qu'on observe : le premier effet de la section nerveuse est la *dégénérescence traumatique* (ENGELMANN) ; chez la grenouille, elle ne demande pour se produire que 1 à 2 jours. Il s'agit d'une désorganisation de la moelle et du cylindre axile, qui dans les deux bouts du nerf ne va que jusqu'au premier étranglement de RANVIER (la cellule constituante de la fibre qui est blessée meurt). — *Après plusieurs jours, le nerf séparé des centres nerveux, dégénère dans toute l'étendue du bout périphérique* (dégénérescence WALLERIENNE). D'abord, la myéline présente l'aspect grumeleux bien connu, puis la myéline et le cylindre axile subissent la dégénérescence grasseuse. L'enveloppe de SCHWANN persiste seule, et paraît disparaître aussi dans certaines circonstances. — Ces altérations se produisent plus rapidement chez les animaux à sang chaud (elles commencent après 2-3 jours) que chez ceux à sang froid (chez la grenouille, en hiver, après des semaines seulement) (1).

Les bouts centraux des nerfs mixtes coupés ne dégèrent pas (réserve faite pour la dégénérescence traumatique) (2).

Si la section a eu lieu sur une racine postérieure, en deça des ganglions intervertébraux, le bout central dégénère, et le bout périphérique ne dégénère pas. Les fibres des nerfs rachidiens, sectionnées, ne dégèrent donc pas, aussi longtemps qu'elles sont en rapport avec une cellule nerveuse. Les bouts centraux des nerfs moteurs ne dégèrent jamais ; ils sont en rapport avec les cellules des cornes antérieures de la moelle. On suppose donc que les cellules nerveuses exercent une *influence trophique* sur les fibres nerveuses ; dès qu'une fibre n'a plus de rapport avec une cellule nerveuse, elle dégénère. On ignore absolument de quelle nature est cette influence trophique.

Détail intéressant : les fibres sont encore excitables quand déjà la moelle nerveuse a subi les premières altérations. C'est donc bien le cylindre axile qui est l'élément excitable dans la fibre à moelle. Du reste, ceci ressort aussi du fait qu'il y a normalement des fibres nerveuses sans moelle, et même sans moelle et sans enveloppe de Schwann.

Dès que la dégénérescence s'attaque au cylindre axile, la fibre cesse de fonctionner ; de même que pour le nerf extrait du corps, l'excitabilité augmente d'abord, avant de disparaître.

Régénération des nerfs après section et dégénérescence. — Le nerf périphérique qui a subi la dégénérescence après section, peut ultérieurement se régénérer et fonctionner de nouveau. On a cru longtemps qu'il y avait simple cicatrice au niveau de la section, le bout périphérique se soudant au bout central. On sait aujourd'hui qu'il y a une rénovation complète du bout périphérique.

(1) WALLER, *Müller's Archiv.*, 1852 ; ENGELMANN, *Pflüger's Archiv.*, XIII, 1876 ; VAN LAIR, *Arch. de Physiologie*, 1888 et 86 ; RANVIER, *Histol. sys. nerveux*, 1878 ; S. MAYER, *Arch. f. Psych.*, 1876 ; *Prager Zeitschr.*, 1881.

(2) Cependant les bouts centraux de nerfs coupés finissent par s'atrophier, comme on l'a constaté sur les moignons de membres amputés. On peut même observer des altérations des centres nerveux à la suite d'ablation d'organes périphériques (VAN LAIR).

Les fibres du bout central bourgeonnent au niveau de la section, pénètrent dans le bout périphérique, et s'allongent peu à peu en suivant les restes dégénérés du nerf coupé. Ces restes leur servent de guide et leur permettent de retrouver et d'atteindre à la périphérie les organes terminaux auxquels ils doivent fournir l'innervation. On a vu ainsi la sensibilité et la motilité reparaitre, après section et même excision d'un bout de nerf de 5 centimètres de long. Ces faits sont importants au point de vue des sections nerveuses qu'on pratique pour guérir les névralgies.

C'est sans doute par un mécanisme analogue que la sensibilité reparait dans les greffons, c'est-à-dire dans les lambeaux de peau ou d'organes séparés du corps et transplantés en d'autres endroits préalablement dénudés de la peau.

Les nerfs sont infatigables. — Après des excitations répétées d'un nerf moteur, son muscle ne réagit plus, bien que l'excitabilité directe de ce dernier soit conservée. Après un repos suffisant, l'excitabilité indirecte du muscle reparait. BERNSTEIN a démontré qu'il ne s'agit pas là d'une fatigue du nerf, mais d'une altération fonctionnelle de la plaque terminale. On prépare les deux nerfs sciatiques d'une grenouille, on les coupe pour les isoler des centres (réflexes et sensibles), puis on tétanise les deux bouts périphériques avec le même courant induit, tout contre l'endroit sectionné. Mais en même temps, on abolit la conductibilité dans l'extrémité périphérique de l'un d'eux, en y établissant un fort anelectrotonus, à l'aide d'un courant électrique constant ascendant. Le muscle (gastro-cnémien) du nerf non anelectrotonisé entre en tétanos, l'autre reste au repos (l'excitation naît bien, mais elle ne peut pas franchir la portion anelectrotonisée du nerf). L'extrémité périphérique et les plaques terminales du second nerf restent donc au repos. Quand la première préparation est fatiguée au point de ne plus réagir, on rompt le circuit du courant polarisant : immédiatement le muscle de la seconde préparation entre en tétanos, alors que le premier reste au repos. — WEDENSKY (1884), ayant perfectionné la même méthode, a constaté que le nerf excité pendant plusieurs heures de suite ne présente aucun épuisement. Ce fait a été ensuite vérifié par BOWDITCH (1885) au moyen d'une autre méthode et confirmé par d'autres auteurs (MASCHECK, SZANA). A en juger d'après les manifestations électriques caractéristiques à l'état fonctionnel, la survie de deux nerfs extraits du corps, dont l'un est excité et dont l'autre se trouve en repos, présente la même durée, tous les deux meurent parallèlement, ce qui semble indiquer une infatigabilité absolue du nerf (WEDENSKY et TOUR).

APPENDICE.

POISSONS ÉLECTRIQUES.

Un petit nombre de poissons (*Gymnote* des fleuves de l'Amérique méridionale, *Malaptérure* du Nil, *Torpilles* des mers d'Europe) possèdent des organes dits *électriques*, qui leur permettent de lancer à travers l'eau des décharges électriques, suffisamment intenses pour foudroyer les êtres qui se trouvent à

leur portée. Ces poissons présentent vis-à-vis de leur propre décharge une immunité remarquable.

Les organes électriques peuvent être considérés comme des muscles transformés, chez lesquels le dégagement d'énergie calorifique ou mécanique est devenu insignifiant, tandis que le dégagement d'électricité (courant d'action) a pris une énorme importance. Comme la contraction musculaire, la décharge électrique peut être provoquée par la volonté de l'animal ou par action réflexe, ou encore par excitation artificielle du nerf de l'organe électrique ou par excitation directe de l'organe lui-même. La décharge volontaire ou réflexe est comparable au tétanos volontaire ou réflexe des muscles : elle n'est pas simple, mais se compose d'une série de flux électriques plus ou moins fusionnés (tétanos électrique). Le flux électrique provoqué par une excitation artificielle simple du nerf ou de l'organe, est comparable à la secousse musculaire, et présente, comme cette dernière, à considérer une période latente, une période d'énergie croissante et une période d'énergie décroissante. La section du nerf paralyse l'organe.

CHAPITRE XI.

PHYSIOLOGIE SPÉCIALE DES MUSCLES.

1^{re} SECTION. — MÉCANIQUE DU SQUELETTE ET LOCOMOTION.

Nous avons vu (page 331) que le muscle fournit du travail en raison de son poids. Si P représente le poids de l'objet soulevé, et H la hauteur à laquelle il est soulevé, alors le travail est représenté par le produit $P \times H$. Dans l'économie animale, les deux termes du produit $P \times H$ varient beaucoup pour des muscles du même poids, grâce à la présence de machines consistant uniquement en des leviers, en des pièces solides et résistantes, mais tout à fait *passives*; ce sont les os, auxquels s'attachent les organes *actifs*, les muscles. « Le muscle fournit du travail en raison de son poids, les pièces solides du squelette régissent la forme définitive du travail » (Marey).

La physiologie spéciale des muscles consiste en majeure partie à rechercher la forme du travail accompli par les divers muscles, à étudier pour chacun d'eux la valeur de l'expression $P \times H$.

La composition chimique des tendons est celle du tissu conjonctif fibrillaire, qui les constitue en entier. Ils se composent donc de substance collagène; bouillis, ils se résolvent presque en entier en gélatine. Ils renferment aussi des traces d'albumine; la substance interfibrillaire renferme un peu de mucine.

Composition chimique des os. Elle est en somme la même pour tous les animaux supérieurs. Si nous faisons abstraction de la moelle, qui chez les animaux adultes se compose avant tout de tissu graisseux et de tissu hémotogène (chez l'adulte aussi bien que chez le jeune sujet), il nous reste la substance solide de l'os proprement dit. Les corpuscules osseux, les cellules osseuses, résistent à presque tous les réactifs, à peu près comme la substance élastique. La trame intercellulaire de l'os, la substance osseuse proprement dite, se compose d'une substance fondamentale *organique collagène* (bouillie après extraction des sels, elle donne de la gélatine), dite aussi « osséine », dans laquelle sont déposés les *composés inorganiques* qui donnent à l'os sa solidité. Sur 100 parties d'os débarrassé de la moelle, il y en a environ 22 d'eau et 78 de sub-

stances solides. La partie solide renferme 65 % de corps inorganiques et 35 % de corps organiques (surtout de l'osséine). Les substances inorganiques sont en majeure partie du phosphate de chaux (probablement $(PO_4)_2Ca_3$: 84 %). Il y a 1 % de phosphate de magnésie; du carbonate de chaux 5-6 %; puis un peu de $Cl_2 Ca$ et de $Fl_2 Ca$ (1-2 %). La composition chimique de la partie minérale des os représente assez bien celle de l'apatite (HOPPE-SEYLER).

Le phosphate de chaux prédomine donc de loin. — L'âge ne paraît pas avoir d'influence bien saillante sur la composition centésimale des principes inorganiques. — Les substances organiques sont naturellement plus abondantes chez le très-jeune sujet. La fragilité relative des os du vieillard ne tient pas à un changement chimique survenu, mais à un agrandissement des lacunes osseuses, à une raréfaction des trabécules osseuses. — Le sexe n'exerce pas non plus d'influence sensible sur la composition chimique des os.

Articulations. — Les parties osseuses articulaires sont recouvertes d'une couche cartilagineuse, à surface parfaitement lisse et lubrifiée par la synovie, de manière à faciliter le glissement des pièces osseuses l'une sur l'autre. La compressibilité et l'élasticité si parfaite du cartilage amortissent les chocs, qui seraient souvent très-violents s'il n'y avait en présence que les pièces osseuses rigides et à peu près incompressibles. — Les capsules synoviales, sécrétant la synovie (liquide muqueux, renfermant de la mucine), sont renforcées en différents endroits par des ligaments fibreux dont le but est double : 1^o ils affermissent les pièces osseuses l'une sur l'autre, et 2^o constituent des mécanismes d'arrêt pour l'excursion des mouvements. D'autres mécanismes d'arrêt très-répandus nous sont donnés dans les saillies osseuses (ex. l'apophyse coronoïde et l'olecrâne du cubitus) et dans les muscles. — Les ligaments et les capsules synoviales ne sont pas seuls à maintenir les os en contact; la capsule synoviale est même de peu d'importance à ce point de vue. Mais les muscles entourant les articulations constituent pour certaines d'entre elles un lien puissant de coaptation (ex. le muscle deltoïde et d'autres muscles pour l'articulation de l'épaule), et ce mécanisme entre en action en qualité d'acte réflexe (voyez plus loin). L'extension des mouvements est réglée par ces mécanismes d'arrêt. La forme spéciale de chaque mouvement résulte de la forme des deux surfaces articulaires en présence.

A ce dernier point de vue, on a distingué depuis longtemps les espèces suivantes d'articulations, énumérées suivant l'ordre de leur mobilité.

1^o *Arthrodie* : une tête articulaire plus ou moins sphérique, reçue dans une cavité articulaire embrassant plus ou moins complètement la tête. Exemples : l'articulation coxo-fémorale et celle de l'épaule. La tête articulaire est mobile dans toutes les directions autour d'un centre de rotation fixe et coïncidant avec le centre géométrique de la tête. L'os muni d'une telle tête articulaire peut exécuter des mouvements pendulaires dans toutes les directions, autour d'une infinité d'axes passant par le centre de rotation de sa tête. Il peut aussi exécuter une rotation autour de son axe longitudinal, et enfin décrire la surface d'un cône dont le sommet est le centre de rotation de la tête articulaire.

Les mouvements de beaucoup d'arthrodies sont arrêtés ou amoindris dans diverses directions par des ligaments serrés; les articulations entre les phalanges et celles du métacarpe sont dans ce cas.

2° Articulations permettant une *rotation autour de deux axes perpendiculaires entre eux*. Ce cas est assez rare. L'articulation occipito-atloïdienne, celle de la main sur l'avant-bras, en sont jusqu'à un certain point des exemples.

3° Articulations permettant un *mouvement autour d'un seul axe de rotation*. C'est, avec le n° 1, le genre le plus important. Une des surfaces articulaires est en somme un cylindre convexe, reçu dans une surface cylindrique concave adaptée à la première. Des ligaments et des apophyses osseuses affermissent les os et les empêchent de se déplacer dans la direction perpendiculaire à celle du mouvement effectué réellement. Les articulations du coude, du genou, celle du maxillaire inférieur, etc., rentrent ici. — Rarement les deux surfaces articulaires sont idéalement cylindriques, comme dans l'articulation radio-cubitale au coude, et dans celle entre l'atlas et l'axis. Plus souvent elles offrent des saillies, avec coulisses correspondantes, dirigées suivant le mouvement de glissement entre les deux surfaces articulaires. Cette disposition en *charnière* (ginglyme), contribuant à empêcher les mouvements de latéralité, se trouve dans l'articulation huméro-cubitale, dans celle du pied avec la jambe, dans celle du genou, etc. — Dans les cas de ce dernier genre, ordinairement les saillies (et les creux correspondants) ne constituent pas des charnières simples, mais elles sont courbées latéralement, de manière à imiter un *pas de vis* : pendant que l'os mobile exécute donc son mouvement de pendule, il se déplace latéralement. L'articulation du coude en est un bon exemple. Celle du genou est encore plus compliquée : pendant que l'os mobile se déplace comme un pendule, il s'oriente de manière à former avec l'os fixe un angle plus ou moins ouvert.

4° Articulations *incomplètes* (*amphiarthroses*). Ici rentrent des articulations ayant quelques rapports avec les trois espèces précédentes ; mais les deux os sont affermis par des ligaments tellement serrés, que le mouvement est peu excursif. Les surfaces articulaires sont plus ou moins planes. Des exemples nous en sont donnés dans le tarse et dans le carpe.

5° *Symphyses, synchondroses*. Il n'y a plus de cavité articulaire, mais des ligaments interosseux plus ou moins extensibles permettant quelques petits déplacements dans tout les sens. Nous excluons donc de cette catégorie certaines symphyses des anatomistes, dont les ligaments sont tellement serrés et inextensibles qu'ils ne permettent plus de déplacement du tout, et qu'au point de vue de leur mobilité on doit ranger parmi les sutures osseuses. Il en est ainsi des symphyses du bassin.

Des *symphyses* mobiles très-importantes sont celles *entre les diverses vertèbres*. — La mobilité des autres articulations est telle que les deux os en présence n'ont aucune position d'équilibre stable ; il y a toujours une infinité de positions d'équilibre indifférent, au point qu'il suffit d'une très faible force motrice pour déplacer les os ; de plus, ceux-ci ne peuvent être ramenés dans leur position première que par l'intervention de forces extérieures. — Il en est autrement des symphyses vertébrales. Ici, les deux os ont toujours une seule position bien déterminée d'équilibre stable, qu'ils ne peuvent quitter que sous l'influence d'une force extérieure, pouvant surmonter la force élastique notable des ligaments inter-vertébraux. Cette force cessant d'agir, l'élasticité des

disques intervertébraux replace toujours les deux os dans leur position d'équilibre stable. Cette position dépend donc de l'élasticité des disques en question.

La colonne vertébrale dans son ensemble se comporte mécaniquement comme une tige élastique. Elle peut être déformée, pliée dans toutes les directions, tordue suivant sa longueur; la force extérieure venant à cesser, elle se redresse comme une tige de baleine, grâce à la seule force élastique des disques intervertébraux. — La mobilité des différentes régions de la colonne vertébrale est très-inégale; elle dépend d'abord de l'épaisseur des cartilages intervertébraux; cette épaisseur est la plus grande dans les régions cervicale et lombaire, qui se distinguent par leur mobilité. Le disque intervertébral permettrait du reste un déplacement dans tous les sens; mais dans la région lombaire, la disposition des apophyses articulaires empêche toute torsion suivant la longueur du rachis; les mêmes apophyses rendent impossible toute flexion en avant et en arrière dans la région dorsale.

La présence des disques intervertébraux et la courbure en S ont une signification mécanique importante. La colonne vertébrale, chez l'homme aussi bien que chez les animaux, doit soutenir des pressions considérables suivant sa longueur; souvent même ces pressions sont très-brusques, ont les caractères du choc. Une tige rigide, surtout droite, ne pouvant se plier, résisterait difficilement sans se briser. Sous l'influence des chocs agissant suivant sa longueur, une pièce courbée à la manière de la colonne vertébrale se plie plus facilement qu'une tige droite, et de plus, elle plie plus facilement sans se déformer au delà des limites de son élasticité.

Les disques intervertébraux s'atrophient considérablement avec les progrès de l'âge. Chez les vieilles gens, le tronc n'a plus l'élasticité du jeune âge, et de plus, la longueur totale de la colonne vertébrale s'amointrit; le vieillard devient réellement plus petit. — Les disques s'affaissent aussi par la pression; leur élasticité n'est pas parfaite. Le tronc est plus long le matin, et surtout après un repos prolongé dans une position horizontale.

Modes d'attache des muscles. — Chaque extrémité tendineuse d'un muscle s'attache ordinairement à un os. Les muscles de la face, du pharynx, etc. s'attachent par une de leurs extrémités à des parties molles, que leurs contractions déplacent. Dans le cas d'une double attache osseuse, il faut considérer ordinairement une attache fixe et une attache mobile. Cette distinction n'est pas absolue, car les deux os peuvent être mobiles. De plus, si d'autres muscles viennent fixer l'os relativement mobile, ce dernier peut devenir fixe, et l'autre mobile; il ne s'agit donc que d'une mobilité relative. Un gymnasiarque plie souvent l'humérus sur le cubitus; nous pouvons plier le pied sur la jambe ou la jambe sur le pied.

Généralement la direction du muscle est rectiligne. Quelquefois le muscle ou le tendon se réfléchit suivant une courbe (muscle frontal) ou à angle (muscle grand oblique de l'œil), sur une poulie de renvoi, de manière que son action soit transmise à la pièce mobile suivant une autre direction que celle du muscle lui-même.

La plupart des muscles agissent donc sur de véritables leviers osseux, et de

loin la plupart de ces leviers sont du 3^{me} genre (fig. 161, III), c'est-à-dire que la force (le muscle) est appliquée entre le point d'appui et la résistance (l'extrémité

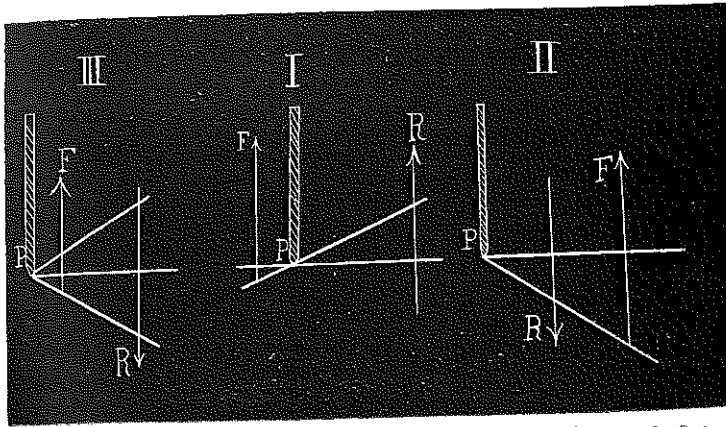


Fig. 161. — I, levier du 1^{er} genre; II, levier du 2^{me} genre; III, levier du 3^{me} genre; P, point d'appui; F, force; R, résistance.

osseuse à déplacer); p. ex. le muscle deltoïde, le biceps brachial (fig. 162), etc. Règle générale, l'attache musculaire mobile est très-rapprochée du point

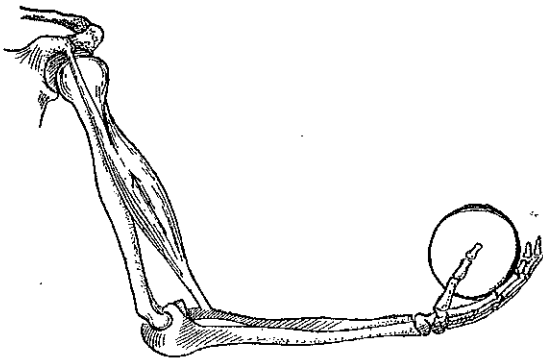


Fig. 162.

d'appui, de manière à augmenter l'accélération, le chemin parcouru par l'extrémité osseuse mobile, aux dépens de la masse à soulever. Il en résulte que pour obtenir un déplacement considérable, le muscle ne doit pas se raccourcir notablement; un fort raccourcissement en diminue du reste la force contractile (SCHWANN). Il en résulte aussi que même les muscles qui doivent produire des déplacements notables d'extrémités osseuses peuvent être pennés. — Le levier du 2^{me} genre (fig. 161, II) est plus rarement appliqué dans l'économie animale. La résistance, le point à mouvoir se trouve entre le point d'appui et l'application de la force. Le pied (fig. 163) est un levier de ce genre, chaque fois que nous

soulevons le poids du corps sur la pointe du pied. La puissance est donnée par les muscles du tendon d'Achille, la résistance est le tibia supportant le poids du corps. C'est une forme de levier permettant de soulever des poids relativement considérables au moyen d'une force donnée; il est appliqué dans beaucoup d'instruments de travail, dans la brouette par exemple.

Le levier du premier genre — point d'appui entre la résistance et la force (fig. 161, I), — est appliqué notamment dans l'articulation de la tête sur la

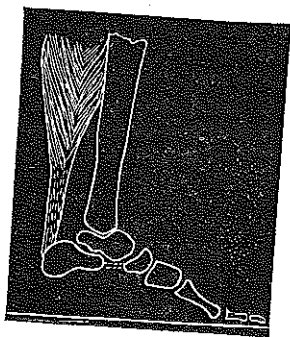


Fig. 163.

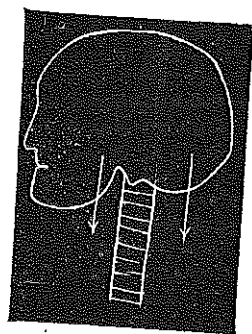


Fig. 164.

colonne vertébrale (fig. 164). Le point d'appui est l'articulation occipito-atloïdienne. Si nous étendons la tête, la force est constituée par les muscles de la nuque; si nous fléchissons la tête, la force est appliquée en avant du point d'appui. — La station verticale donne à considérer un grand nombre de ces leviers: l'articulation d'une vertèbre sur l'autre, celle du tronc sur le bassin sont dans ce cas. On en rencontre encore un exemple dans l'extension de l'avant-bras sur le bras.

H. MEYER (1867) a montré que dans la structure interne des os, les desiderata de la mécanique théorique se trouvent réalisés à un très haut degré, en ce sens que le maximum de la solidité est obtenue (pour les mouvements exécutés réellement) avec un minimum de la masse. — Lorsque plusieurs forces agissant sur un corps rigide sont en équilibre, les lignes de tension s'y répartissent inégalement. Dans le cas du corps d'un os long, ces lignes se localisent à la surface (un tube supporté à peu près autant qu'un tige solide), d'où la forme de tube des os longs. Aux extrémités articulaires renflées de corps analogues aux os longs, ces lignes pénètrent dans la profondeur. Aussi non seulement le centre de ces extrémités est osseux, mais encore il se trouve que les lamelles osseuses (si curieuses en ces endroits) sont orientées suivant ces lignes (de plus forte tension et de plus forte traction).

Muscles synergiques et antagonistes. — Généralement un ou plusieurs muscles sont disposés de manière à produire plus particulièrement tel ou tel mouvement d'un os. Il ne faudrait pas en conclure que ce muscle agit seul pour produire ce mouvement. Nous rencontrons ici une loi générale d'après laquelle un mouvement quelconque est toujours exécuté par tous les muscles qui peuvent y contribuer, et qui agissent de concert. La fatigue musculaire est évitée de cette manière: de plus, si un muscle se fatigue, il est plus facilement suppléé dans la mesure nécessaire par un ou plusieurs autres. Dans la plupart des mouvements exécutés, nous avons à considérer ainsi des « groupes physiologiques » de muscles, des *muscles synergiques*, innervés ordinairement en même temps. Nous avons des fléchisseurs et des extenseurs des

membres. On a démontré p. ex. que n'importe quel mouvement oculaire (de latéralité, d'élevation, etc.) est le résultat de la contraction de tous les muscles oculaires extrinsèques.

Une remarque corrélatrice de la précédente, c'est qu'un muscle contribuant à produire des mouvements très variés, n'est pas toujours innervé simultanément dans toute sa masse; dans tel mouvement une portion donnée du muscle peut agir plus puissamment que dans tel autre.

Les muscles antagonistes impriment à un os le mouvement opposé à celui que produisent d'autres muscles. Des muscles antagonistes sont: les *extenseurs* et les *fléchisseurs*, les *pronateurs* et les *supinateurs*, les *adducteurs* et les *abducteurs*, etc.

Sans qu'ils se contractent, certains muscles jouent le rôle de mécanismes d'arrêt à l'égard de certains mouvements (au même titre que certains ligaments), quand leur allongement passif, par suite de la contraction de leurs antagonistes, est arrivé à la limite de leur extensibilité. Généralement cependant, ils sont soutenus en cela par une innervation motrice réflexe. Les muscles du tendon d'Achille arrêtent la flexion exagérée du pied; les extenseurs des doigts sont trop courts pour permettre une flexion simultanée complète des doigts sur la main et de la main sur le bras; nous ne pouvons pas étendre la jambe sur la cuisse quand celle-ci est fléchie sur le bassin.

Le muscle distendu peut développer une force plus grande (soulever un poids plus grand sans s'allonger) que s'il était déjà raccourci: pour produire un grand effort, nous distendons d'abord les muscles, nous prenons un élan. Au contraire, pour exécuter des mouvements délicats, nous donnons aux membres une position telle que les muscles actifs soient déjà raccourcis (SCHWANN).

Station. — Dans la station droite, le corps dans son ensemble constitue une tige rigide; la verticale tirée de son centre de gravité tombe dans la base de sustentation constituée par les deux pieds.

Sauf quelques rares exceptions indispensables, la station tranquille est maintenue sans l'intervention de muscles. Si la station n'était obtenue qu'à l'aide de contractions musculaires, elle ne pourrait durer longtemps (pas même un quart d'heure), les muscles se fatigueraient trop vite. Les contractions musculaires n'interviennent que pour modifier l'équilibre du corps sur sa base de sustentation, pour le placer dans un certain état d'équilibre mécanique. Et ce dernier résulte de dispositions purement mécaniques, ne demandant pas l'intervention de contractions musculaires, ou tout au plus quelques actions musculaires peu importantes.

Examinons à ce point de vue les éléments dont se compose la station.

1^{re} *Fixation de la tête droite sur la colonne vertébrale.* La tête est une des parties dont la fixation suppose l'intervention de forces musculaires. La verticale tirée du centre de gravité de la tête passe au-devant de l'articulation occipito-atloïdienne; le menton serait donc toujours fléchi sur la poitrine (comme pendant le sommeil dans la position assise) sans l'intervention incessante des muscles de la nuque.

Il n'en est pas ainsi chez beaucoup d'animaux, notamment chez le bœuf, dont la tête est supportée et redressée par un puissant ligament de la nuque. — Chez l'homme éveillé et actif, la tête ne reste jamais longtemps dans une position déterminée, d'où l'inutilité relative d'une fixation sans l'intervention de forces musculaires.

La rotation de la tête autour de l'apophyse de l'axis mérite d'être signalée spécialement. D'après HENKE, les conditions sont telles que lors d'une rotation, la tête se visse un peu en bas, ce qui évite les tiraillements de la moelle épinière dans les rotations exagérées.

2° La colonne vertébrale est affermie à la manière d'une tige élastique, comme cela est dit à la page 372.

3° *Fixation de la colonne vertébrale sur le bassin.* Cette articulation est en somme immobile : le sacrum et le bassin constituent une pièce rigide unique.

4° *Fixation du tronc sur les fémurs.* Nous pouvons considérer la tête, le tronc et le bassin comme un tout rigide, affermi de la manière indiquée. La verticale tirée de son centre de gravité (situé au-devant de la 10^{me} vertèbre dorsale) passe un peu en arrière de la ligne qui joint les deux articulations coxo-fémorales. En fait, pendant la station, le tronc est retenu sur les deux fémurs, est empêché de glisser en arrière, par la tension des deux puissants ligaments iléo-fémoraux, aidés par l'aponévrose du fascia lata. Le tronc est comme suspendu à ces ligaments. Cela n'empêche que beaucoup de muscles ne contribuent souvent au même but; mais ils agissent plutôt momentanément, pour ramener le tronc en avant ou en arrière chaque fois qu'il a été penché trop en arrière ou en avant.

5° *Fixation au niveau du genou.* Le segment : tête, tronc, bras et cuisses, offre à considérer un nouveau centre de gravité. La verticale tirée de ce centre passe par la ligne joignant les parties postérieures des deux articulations du genou. Un équilibre stable y est donc possible sans action musculaire, et même sans tension notable des ligaments. La chute en arrière est empêchée surtout par le triceps fémoral, qui ramène toujours le centre de gravité en avant, au-dessus de l'articulation du genou. La flexion du genou en avant est même tout à fait empêchée par la présence du ligament croisé antérieur. Lorsque l'articulation du genou est repoussée en arrière jusqu'à production d'une tension de ce ligament, il ne faut plus d'action musculaire pour maintenir l'extension du genou. C'est à peu près le cas que nous avons trouvé dans l'articulation coxo-fémorale.

6° *Fixation des jambes sur les pieds.* Le centre de gravité de tout le corps se trouve un peu au devant du promontoire ou dans le promontoire lui-même. Dans la station militaire, la verticale tirée de ce centre passe peut-être un peu au-devant de la ligne joignant les deux articulations tibio-astragaliennes. Le corps tomberait donc en avant s'il n'était retenu par les muscles du tendon d'Achille surtout.

7° La base de sustentation pour tous le corps est constituée par les deux pieds; elle est plus ou moins large selon l'écartement des pieds. Les os du tarse et du métatarse, réunis par des ligaments très forts, constituent la voûte plantaire, reposant sur le sol par trois points : le calcanéum, la tête du premier métatarsien et la tête du 5^{me} métatarsien (protection du paquet des nerfs et des vaisseaux plantaires contre toute compression).

La plupart des articulations à considérer dans la station sont donc affermies par l'arrangement des parties osseuses et par des ligaments. Quelques-unes demandent pour être affermies l'intervention de forces musculaires, et dans ce cas, le poids n'est guère supporté par les muscles, dont l'intervention est réduite à un minimum. Ceci est vrai surtout dans la station avec les pieds écartés.

Malgré cette disposition, la fatigue se fait sentir beaucoup plus vite dans la station que dans la marche. Dans celle-ci, une masse de muscles se contractent et se relâchent

alternativement, la fatigue est évitée; dans la station, quelques muscles se contractent d'une manière plus ou moins continue, ils se fatiguent rapidement.

Il ne faudrait pas considérer comme des exemples de force musculaire herculéenne les tours bien connus d'hommes supportant des poids énormes, comme des canons, ou empêchant deux chevaux d'ébranler une voiture. Les contractions musculaires n'interviennent guère dans ces « tours de force ». Dans le premier cas, l'homme appuie le corps par ses deux extrémités contre deux résistances, l'arc-boute et le courbe de manière à constituer par les parties solides du squelette une arcade rigide; le poids d'un canon agit en définitive suivant la longueur de la colonne vertébrale, qui ne peut pas céder; à moins d'être écrasée suivant sa longueur. — Il en est de même de celui qui arrête un chariot attelé d'un ou de deux chevaux. Le secret de ces exploits consiste à donner à la colonne rigide (colonne vertébrale, fémurs et tibias) une direction telle que la force extérieure agisse précisément suivant sa longueur. Les muscles n'interviennent que pour placer les pièces osseuses dans la position voulue.

Marche. Course. — Dans la station, la verticale tirée du centre de gravité de tout le corps passe entre les deux pieds. Si dans cette position on soulève une jambe, la base de sustentation n'est plus représentée que par un seul pied, la verticale tirée du centre de gravité passe à côté d'elle, on tombe. Mais en faisant osciller le corps de manière à ce que le centre de gravité se trouve reporté au-dessus d'un pied, on pourra soulever et déplacer l'autre membre inférieur.

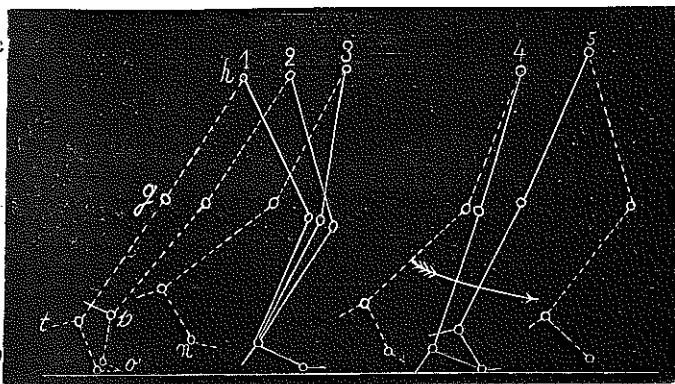


Fig. 165. — Phases de la marche. Les lignes pleines représentent l'extrémité inférieure active; les lignes pointillées le membre passif. *h*, articulation de la hanche; *g*, genou; *p*, articulation tibio-tarsienne; *t*, talon; *o*, orteils (d'après LANDOIS).

C'est ce qui arrive dans la marche. On distingue dans cet acte un « membre inférieur actif », celui qui supporte le corps, et une « extrémité passive ». Les deux membres sont alternativement actifs et passifs; de plus, le poids du corps ne quitte jamais le sol, il passe alternativement d'une extrémité sur l'autre. Il en est autrement dans la course et dans le saut.

On peut distinguer dans la marche les actes suivants (fig. 165).

1° Le membre actif ou d'appui (1) est vertical, fléchi dans le genou; il supporte seul le centre de gravité. Le membre passif (pointillé) est étendu en arrière, et touche le sol par la pointe du pied.

2° Le membre actif se redresse dans le genou (3, 4); le passif s'allonge par une plus grande extension du pied, il se redresse à la manière d'un ressort. Le corps est donc poussé en avant et en haut; il continue à avancer, grâce à la vitesse acquise; son centre de gravité dépasse bientôt en avant le pied du membre actif, et il tomberait en avant; mais ceci est empêché par le *mouvement de pendule* exécuté entre-temps par l'extrémité oscillante (3, 4 et 5). Celle-ci, après s'être étendue brusquement comme nous venons de le dire, quitte le sol en se raccourcissant par flexion dans le genou, et oscille en avant à la manière d'un pendule. Au bout de son élancement, elle se redresse et touche la terre, pour recevoir à son tour le poids du corps qui tomberait sans cela, et pour devenir active. Nous sommes dès lors revenus au premier acte. — Dans la marche, nous poussons continuellement notre corps en avant et en haut, et nous retombons continuellement, mais nous retombons sur nos propres pieds. Les diverses articulations se fléchissent et s'étendent tour à tour; les muscles se contractent et se relâchent aussi alternativement.

Le mouvement en avant de l'extrémité passive est bien un acte passif, dans lequel les contractions musculaires n'interviennent pas. Dans le pas accéléré, l'extrémité passive est tirée en avant par des muscles; aussi est-il beaucoup plus fatigant que le pas ordinaire. — Nous pouvons accélérer la marche en ne pas étendant tout à fait nos jambes, en raccourcissant ainsi le pendule; ce dernier exécutera une oscillation plus rapide, en vertu des lois de la pesanteur. Les petites gens ont un pas plus rapide, parce que leurs membres inférieures sont des pendules plus courts que ceux des personnes élancées. Aussi la marche militaire ne saurait-elle être naturelle pour tout le monde, puisque les extrémités inférieures ne sont pas également longues: c'est pour ce motif qu'on rompt le pas régulier des troupes dans les marches prolongées.

La tête du fémur n'est pas (lors de la marche) retenue dans sa cavité articulaire par des forces musculaires, ni même par des ligaments. Deux circonstances purement physiques l'y affermissent: 1° la pression atmosphérique (ED. et GUILL. WEBER); 2° l'adhésion entre les deux surfaces articulaires enduites de synovie (ROSE). Si on coupe sur un cadavre tous les muscles environnants, ainsi que la capsule articulaire, la tête fémorale n'en reste pas moins dans sa cavité articulaire, même si on charge la jambe de poids considérables (AEBY). Elle s'écarte de la cavité si on perfore le fond de la cavité.

La course se distingue de la marche, non pas par la rapidité, puisqu'on peut courir plus lentement qu'on ne marche, mais en ce qu'à chaque pas le corps quitte le sol pendant un instant. Comme dans la marche, le corps est poussé en avant et en haut à des intervalles égaux, alternativement par chaque extrémité inférieure. Mais dans la course c'est exclusivement l'extrémité active, d'appui, qui le pousse en avant et en haut. Le mouvement de pendule est plus ou moins actif; l'extrémité oscillante est tirée en avant.

L'analyse de la marche et de la course, et en général de tous les modes de locomotion, tant des animaux que de l'homme, a été poussée très-loin par MAREY (et ses élèves), à l'aide d'instruments graphiques très-ingénieux. Voyez dans MAREY, *la machine animale*.

L'analyse des mouvements rapides d'animaux à l'aide de la photographie instantanée est une méthode qui a fourni des résultats intéressants, et a permis d'analyser dans leurs moindres détails les divers mouvements de locomotion du cheval (MUYBRIDGE, MAREY), le vol des oiseaux (MAREY), etc. Elle consiste en somme à prendre une série de clichés du même animal pendant une seule phase d'un mouvement, p. ex. pendant un pas ou un saut.

Rôle de la sensibilité dans la station, la marche, la course etc., et dans les mouvements des extrémités. — La station verticale est donc obtenue par le seul mécanisme des parties non contractiles du corps. La marche, la course, le saut, c'est à dire les mouvements divers des membres, ont été envisagés dans ce qui précède comme des actes moteurs et volontaires. Le fait est que dans tous ces actes il intervient un élément sensitif, et cela d'une manière plus ou moins inconsciente, réflexe. La marche etc., est constamment surveillée par des innervations centripètes du sens de l'équilibre, par les sensations profondes des membres (sens musculaire), les sensations tactiles et visuelles, etc., qui renseignent incessamment sur l'orientation de la tête dans l'espace, sur le degré de raccourcissement des muscles, la tension des ligaments, la compression des extrémités articulaires, le tiraillement de la peau etc.

De l'ensemble de ces innervations résulte la notion plus ou moins consciente, et continuellement changeante, de la situation de nos membres et de notre corps. Il arrive que les sensations profondes et les sensations tactiles des membres soient abolies par des maladies du système nerveux; le malade alors exécute les mouvements d'une manière désordonnée, leur régulation intime fait défaut, bien que la force musculaire n'ait pas diminué. Un tel malade ne sait même mouvoir le membre anesthésié qu'à la condition de le regarder. Si le membre supérieur p. ex. venait à être anesthésié brusquement au cours d'un mouvement volontaire, ce dernier serait plus ou moins enrayé, ou deviendrait désordonné pendant son exécution. Ces effets *sensitivo-moteurs* sont de la plus haute importance pour l'exécution des mouvements habituels de nos membres et de tout notre corps. Dans ceux de nos membres interviennent les sensations profondes (sens musculaire) et superficielles (sens tactile) de ces membres; l'équilibre de notre corps dans la station ou dans la locomotion est assuré par ces mêmes sensations, et de plus, par le sens de l'équilibre. Ce dernier règle, coordonne les mouvements d'une manière à peu près totalement inconsciente; les innervations (centripètes) du sens musculaire deviennent ordinairement conscientes, mais néanmoins elles règlent les mouvements volontaires d'une manière inconsciente, réflexe en majeure partie.

La coordination des mouvements volontaires des membres est à un certain moment consciente, surtout s'ils sont un peu extraordinaires, p. ex. l'écriture. A la longue, les innervations centripètes du sens musculaire qui président à leur exécution finissent par ne plus guère être conscientes. Exemples: le jeu de piano, de violon. Le caractère réflexe, inconscient, est encore plus prononcé pour les mouvements propres à une espèce animale donnée, la marche p. ex., auxquels président des mécanismes nerveux centraux congénitaux, préformés dans l'espèce. Un réflexe remarquable à ce point de vue est le *réflexe tendineux*. La jambe étant fléchie à angle droit sur la cuisse, et pendante, si on percute le tendon rotulien du muscle triceps fémoral, ce dernier se contracte par une secousse qui projette la jambe en avant. Le centre de ce réflexe, — réflexe d'ailleurs général pour tous les muscles, — se trouve dans la moelle épinière. Il arrive que pendant la marche, le pied porte à faux, d'une manière inopinée. Le talon p. ex. n'est pas soutenu; il s'abaisse, le tendon d'Achille est tirailé, et immédiatement survient une contraction réflexe de ses muscles, qui fixe les articulations du tarse. Une innervation consciente, venue de l'écorce cérébrale, arriverait trop tard. Le réflexe médullaire, dont les voies sont plus courtes, constitue un régulateur, un surveillant périphérique, sur place, pour les mouvements volontaires.

Chez les oiseaux, la régulation de certains mouvements de la station est encore plus décentralisée; elle est même en partie soustraite à l'influence du système nerveux : le poids du corps, en fléchissant la jambe sur le tarse, ferme les serres du rapace perchant, d'une manière tout à fait mécanique.

La régulation des contractions musculaires sous l'influence du *sens de l'équilibre*, tout à fait réflexe, s'étend à tous les muscles du corps, et notamment aux muscles oculaires. Les inclinaisons de la tête et de tout le corps sont accompagnées de contractions des muscles oculaires, dont le but est de maintenir vertical le méridien vertical de l'œil.

A cause du caractère purement réflexe de ces contractions musculaires, les lésions et surtout les excitations de l'appareil nerveux périphérique du sens de l'équilibre (canaux semi-circulaires), ainsi que des organes centraux (cervelet, mésocéphale) produisent des « mouvements forcés ».

Les *perfectionnements de nos mouvements dits volontaires, sous l'influence de l'exercice*, sont dus en partie seulement à un développement de la force musculaire. Ils consistent surtout à développer la régulation exacte par les innervations centripètes du sens musculaire surtout.

Mouvements volontaires. — On oppose souvent les contractions des muscles striés à ceux des muscles lisses, viscéraux; ceux-là seraient volontaires, ceux-ci involontaires. Cette distinction vraie en gros, ne doit pas cependant être prise à la lettre. Il est vrai qu'en général les contractions des muscles des extrémités commencent sous l'impulsion d'une innervation consciente, provenant de l'écorce cérébrale. Mais le mouvement s'exécute, quant à ses détails, d'une manière inconsciente. Lorsque nous voulons fléchir le bras, ce qui est conscient et voulu, c'est le but, le déplacement du membre dans son ensemble. Mais nous n'avons aucune conscience des muscles qui doivent y contribuer. La plupart des gens ignorent même qu'ils ont un muscle biceps. La contraction de ce dernier n'est pas plus volontaire que celle du muscle ciliaire (à fibres lisses). Nous *voulons* voir nettement un objet rapproché. L'accommodation et la convergence sont donc volontaires, mais notre sens intime ignore l'existence des muscles droits internes et du muscle ciliaire. C'est donc une erreur de qualifier les muscles striés de volontaires, et les muscles lisses d'involontaires. Les contractions du muscle ciliaire, lisse, sont aussi volontaires que celles du biceps du bras; et celles du muscle cardiaque, strié, sont absolument involontaires.

Les contractions des muscles des extrémités et du tronc n'étant pas absolument volontaires, conscientes, il n'y a rien d'étonnant que des innervations centripètes les régissent d'une manière inconsciente.

2^{me} SECTION. — PHONATION.

La *voix* est produite par les vibrations que l'air des bronches, chassé par les muscles de l'expiration, imprime à deux membranes élastiques disposées à l'embouchure supérieure de la trachée-artère et connues sous le nom de « cordes vocales ». Les modifications de la voix constituant la « parole », le « langage articulé », sont en partie un effet de l'action synergique de plusieurs muscles agissant sur les cordes vocales, en partie des effets de résonance que les sons émis dans le larynx produisent dans la bouche, le nez, le pharynx. La *phonation*, l'émission de la voix, est une fonction d'une foule de muscles striés : des muscles de l'expiration, de ceux du larynx, du pharynx, de l'isthme du gosier, de la cavité buccale et des lèvres.

Anatomie. Squelette cartilagineux du larynx. — Les cordes vocales et les muscles qui les meuvent sont attachés au squelette cartilagineux du larynx. La

pièce fixe, le point d'attache immobile de ce squelette, est représenté par la partie supérieure de la trachée-artère, plus spécialement par l'anneau supérieur, complet, de la trachée, le cartilage cricoïde. Sur lui viennent s'insérer, comme parties mobiles, le cartilage thyroïde et les deux cartilages aryténoïdes. — Le cartilage thyroïde, lame cartilagineuse recourbée de manière à délimiter un creux ouvert en arrière, s'articule

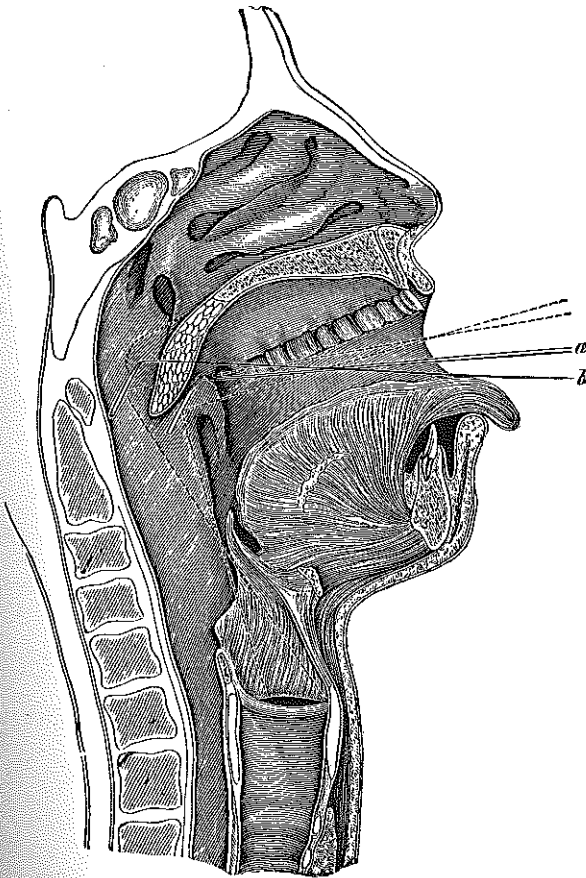


Fig. 166. — Coupe verticale à travers la tête et le cou jusqu'à la 1^{re} vertèbre dorsale. *a* est la position du laryngoscope pour voir la partie postérieure de la glotte, les cartilages aryténoïdes, la face supérieure de la paroi postérieure du larynx, etc.; *b* est la position du laryngoscope pour voir la partie antérieure de la glotte. (SCHNITZLER).



Fig. 167. — Un grand laryngoscope et un petit.

par ses deux petites cornes avec les parois latérales du cartilage cricoïde. Cette articulation est mobile dans le sens antéro-postérieur : le cartilage thyroïde peut osciller d'avant en arrière autour d'un axe transversal passant par les deux petites cornes. — Les deux cartilages aryténoïdes sont deux pyramides articulées par leurs bases avec le bord supérieur du cartilage cricoïde, à sa partie postérieure, tout contre la ligne médiane. L'articulation leur permet des déplacements latéraux, antéro-postérieurs, et une rotation autour d'un axe vertical. Des deux apophyses que chacun d'eux porte à sa base, l'une est dirigée en arrière et un peu en dehors; elle donne attache à

plusieurs muscles : apophyse musculaire. La seconde apophyse, dirigée en avant, dans le larynx, donne attache à un muscle, et surtout à la corde vocale : apophyse vocale.

Les cordes vocales sont deux replis membranceux de la muqueuse du larynx, pouvant se rapprocher jusqu'au contact, suivant une ligne antéro-postérieure. Chacune d'elles est constituée, contre le bord libre, par un faisceau très-dense de fibres élastiques, inséré en arrière sur l'apophyse vocale du cartilage aryténoïde du même côté, et en avant dans la concavité de l'angle saillant qu'offre le cartilage thyroïde sur la ligne médiane (saillie connue sous le nom de pomme d'Adam). Ce faisceau élastique est le corps vibrant par excellence, la véritable corde vocale. Le bord libre de la corde vocale est recouvert d'un épithélium pavimenteux stratifié, uni très-intimement au faisceau élastique sous-jacent; le reste du larynx et la trachée-artère sont tapissés d'une muqueuse véritable, mobile sur les parties sous-jacentes, recouverte d'un épithélium vibratile, et hébergeant beaucoup de petites glandes mucipares. Ces particularités de structure facilitent le frottement de l'air contre le bord libre de la corde vocale et d'une corde vocale contre l'autre. — Les cordes vocales supérieures « ou fausses cordes vocales », ne vibrent pas dans la phonation. Entre la corde vocale supérieure et l'inférieure, il y a l'enfoncement connu sous le nom de ventricule de MORGAGNI, qui chez quelques animaux constitue une puissante caisse de résonance.

Mouvements exécutés par les cordes vocales lors de la phonation, et forces motrices qui les produisent. — De quelle manière les muscles laryngés agissent-ils sur les cordes vocales, de façon à leur faire produire les différents sons? Le but à atteindre est de former des sons de hauteurs différentes. Le *timbre* de la voix n'est pas produit dans le larynx, mais dans le pharynx, la bouche, les fosses nasales.

Voyons d'abord quelles modifications, quels mouvements se produisent réellement dans les cordes vocales lors de la phonation, et quelles forces motrices produisent ces effets.

Laryngoscopie. Il y a de cela une quarantaine d'années, on n'avait que des notions peu précises et souvent erronées touchant les modifications du larynx qui rendent

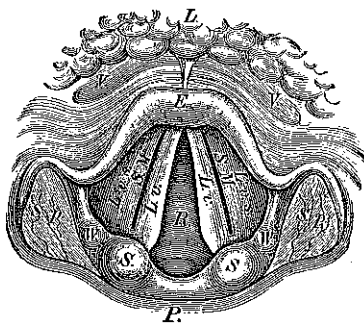


Fig. 168. — Image laryngoscopique du larynx pendant la respiration ordinaire.

possible la phonation. Anciennement, on avait bien la ressource de la vivisection; mais le larynx d'un chien ne produit pas les mêmes sons que le larynx humain, et puis la perturbation de l'animal soumis à une dénudation du larynx altère ordinairement les mouvements (respiratoires) du larynx. — Nous ne pouvons pas voir directement le larynx d'une autre personne, caché qu'il est par la base de la langue. Mais si nous plaçons un petit miroir monté sur un manche (*a* et *b* fig. 167), un *laryngoscope* (GARCIA, 1854;

CZERMAK et TUBERCK, 1857), au fond de la gorge, dans une des deux positions indiquées par la fig. 166, pendant que nous éclairons les parties (à l'aide d'un miroir réflecteur par exemple), alors nous pourrions voir à travers la bouche, dans le miroir laryngoscope, une image renversée du larynx.

La lumière incidente, renvoyée par le larynx et par la paroi postérieure du pharynx sur le miroir, est réfléchi par ce dernier dans la direction de l'œil de l'observateur placé au devant de la bouche. L'image qu'il s'agit alors de démêler est la suivante, fig. 168. *L* est la base de la langue, *E* l'épiglotte; *L. v.* sont les cordes vocales vraies, vues profondément dans le larynx, masquées plus ou moins par des parties situées au-dessus, savoir : la corde vocale supérieure, *L. v. s.*; entre elle et la corde vocale vraie est l'entrée du ventricule de Morgagni, *M*, raccourcie en fente par la perspective. *S, S*, saillies dues à la présence des cartilages de Santorini, situés au-dessus des cartilages aryténoïdes; *W, W*, cartilages de Wrisberg, contenus dans les replis membraneux qui des sommets des cartilages aryténoïdes vont, un de chaque côté, au bord latéral de l'épiglotte (ligament ary-épiglotique). Entre les deux cordes vocales est la fente constituant la glotte *R*, ouverte de la manière représentée quand l'individu examiné respire librement, sans essayer de parler. Au fond, on entrevoit les anneaux de la trachée-artère. — On distingue à la glotte deux portions, une antérieure, comprise entre les deux cordes vocales; et une postérieure, plus large, en réalité verticale, comprise entre les deux cartilages aryténoïdes. Une ancienne nomenclature attribuée à la première, à la partie ligamenteuse, le nom de glotte vocale; à la seconde, celui de glotte respiratoire.

Vue au laryngoscope, la glotte a dans la respiration tranquille la forme de losange de la figure 168. Dans une respiration profonde, elle s'élargit (fig. 169) au point de laisser entrevoir la bifurcation de la trachée-artère; les deux cordes vocales sont relâchées et assez épaisses. Si maintenant on dit au sujet examiné de prononcer la voyelle *a* par exemple, on verra à l'instant les bords libres des cordes vocales avancer en dedans sous forme de lamelles très minces (fig. 170),

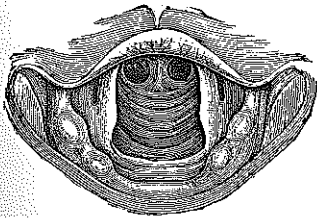


Fig. 169. — Image laryngoscopique dans la respiration forcée. — On voit jusqu'à la bifurcation de la trachée-artère.

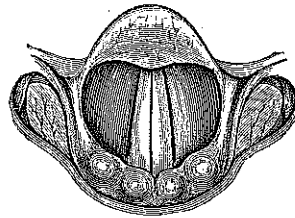


Fig. 170. — Image laryngoscopique au début de la phonation.

translucides, dont les bords, droits et minces comme le tranchant d'un couteau, se rapprochent au point de ne laisser entre eux qu'une fente linéaire. Si un son est réellement produit, on verra très distinctement les cordes vocales vibrer, surtout contre leurs bords libres. — Ainsi lors de la phonation, les deux cordes vocales se rapprochent jusqu'au contact, et de plus elles sont tendues. Le rapprochement a pour effet de ne laisser échapper que tout juste la quantité d'air nécessaire pour faire vibrer les cordes vocales, ce qui permet de prolonger le son produit. La tension des cordes vocales a pour effet de les accorder pour un son déterminé; plus la tension d'une corde ou d'une membrane est grande, et plus le son émis est élevé. La corde vocale en effet, membrane tendue suivant une direction, vibre à la manière d'une corde isolée. La voyelle *a*, chantée sur

des tons de hauteurs différentes, exige donc à cet effet des tensions différentes des cordes vocales.

Les contractions musculaires parviennent aussi à raccourcir les cordes vocales, ce qui doit également augmenter la hauteur du son émis : le nombre des vibrations d'une corde est en raison inverse de sa longueur. Lors de l'émission de sons aigus, les deux cordes vocales se rapprochent jusqu'au contact en arrière, contre les cartilages aryténoïdes ; l'effet obtenu est celui qu'on produit en touchant du doigt une corde vibrante : il se forme un nœud au point de contact ; les parties antérieures des cordes vocales vibrent seules, le son émis sera plus aigu. Il paraîtrait même que les cordes vocales peuvent aussi se raccourcir de cette manière en se touchant contre leurs extrémités antérieures.

Ce qui précède explique comment le même individu produit des sons de hauteurs différentes. Mais comment se fait-il que diverses personnes ont des répertoires vocaux composés de notes plus ou moins élevées ? — Les enfants du même âge ont tous à peu près la même hauteur de voix, assez élevée : leurs cordes vocales sont courtes, en raison de l'exiguité de leurs larynx. La voix devient de plus en plus basse, à mesure que le larynx, de même que le reste du corps, se développe, et que par conséquent les cordes vocales s'allongent. Mais à la puberté surgit une grande différence sous ce rapport entre les deux sexes. Le larynx du sexe féminin continue à rester plus petit, la voix se maintient à une hauteur relativement élevée. Le larynx du sexe masculin au contraire se développe à ce moment beaucoup plus, de manière à allonger considérablement les cordes vocales ; il acquiert même un angle saillant en avant, la pomme d'Adam, précisément à l'endroit de l'insertion antérieure des cordes vocales ; ces dernières s'allongent donc brusquement, la voix devient plus grave : *mue de la voix*. — Ces changements organiques des organes de la phonation ont un rapport très intime, mais inconnu, avec le développement des glandes sexuelles : les garçons châtrés en bas âge n'acquièrent jamais la voix virile ; elle reste intermédiaire entre le ténor et le soprano (eunuques).

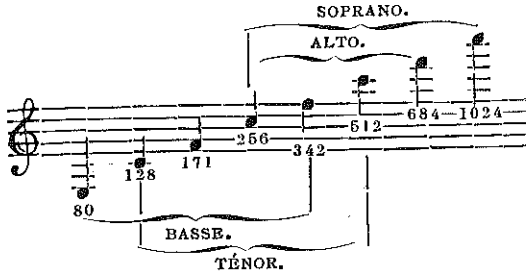
En résumé, la HAUTEUR individuelle de la VOIX (basse, baryton, ténor, soprano, etc.), dépend des dimensions anatomiques du larynx. Entre certaines limites, résultant des dimensions du larynx, les muscles du larynx peuvent faire varier la hauteur des sons. Les muscles expiratoires du thorax règlent l'intensité de la voix, en comprimant plus ou moins fortement l'air expiratoire.

Sur le cadavre, la fente glottique est notablement plus étroite que dans la respiration tranquille, et plus large que dans la phonation. L'état de la glotte représenté dans la figure 168 ne correspond donc pas au repos des muscles, et il faut admettre que dans la respiration la plus normale, il y a un tonus respiratoire des muscles laryngés, c'est-à-dire un tonus dilatateur de la glotte (SEMONT, KRAUSE). Ce tonus (réflexe) s'exagère dans la dyspnée.

La voix de fausset, qu'on oppose à la *voix* ordinaire, de *poitrine* (dans laquelle le thorax résonne toujours plus ou moins), mérite une mention spéciale. Le laryngoscope démontre que si nous employons la voix de fausset, le larynx est plus largement ouvert. Les opinions diffèrent quant à son mode exact de production, et même les explications se contredisent formellement.

L'étendue dans la *voix humaine* est en moyenne de deux octaves. Il y en a d'ailleurs

de privilégiées sous ce rapport. La Patti paraît disposer de quatre octaves, alors que l'étendue moyenne du registre de la voix humaine est de deux à deux et demie octaves. — Selon leur hauteur absolue, on distingue les voix en basse, baryton, ténor, soprano, alto, etc., dénominations dont la signification ressort du tableau suivant :



Les changements de tension et de situation des cordes vocales sont obtenus par des déplacements des cartilages mobiles. Si le cartilage thyroïde exécute son mouvement de bascule en avant (fig. 171), l'attache antérieure des cordes vocales s'éloigne de l'attache postérieure : les cordes vocales s'allongent et se tendent.

— Le rétrécissement et l'élargissement de la glotte supposent toujours un déplacement des cartilages aryténoïdes : ils peuvent se rapprocher ou s'éloigner en totalité ; mais il suffit aussi d'une rotation de chacun d'eux autour de son axe vertical, rotation qui porte en dedans ou en dehors l'apophyse vocale, l'attache postérieure des cordes vocales.

Voyons donc les muscles dont les contractions produisent ces effets. Lors de la phonation, les cordes vocales se rapprochent et se tendent ; la glotte s'élargit considérablement si la respiration est gênée.

Le muscle tenseur des cordes vocales par excellence est le muscle *crico-thyroïdien* (fig. 171 *m. cr. th.*), situé en avant et un peu latéralement, à la face externe du squelette laryngien, et inséré d'une part sur le cartilage cricoïde, et d'autre part sur le cartilage thyroïde. Sa contraction fait basculer le cartilage thyroïde en avant, et tend les cordes vocales (fig. 171, *m. cr. th.*). Chez le chien, la paralysie isolée de ce muscle produit l'aphonie.

Le muscle *thyro-aryténoïdien* (fig. 173, *M. th. ar.*), situé dans le replis muqueux de la corde vocale, inséré en avant sur le cartilage thyroïde, en arrière sur l'apophyse vocale du cartilage aryténoïde, est antagoniste du précédent, en ce sens que s'il agit seul, il fait basculer le cartilage thyroïde en arrière, et détend la corde vocale. Mais s'il agit en même temps que le crico-thyroïdien, il

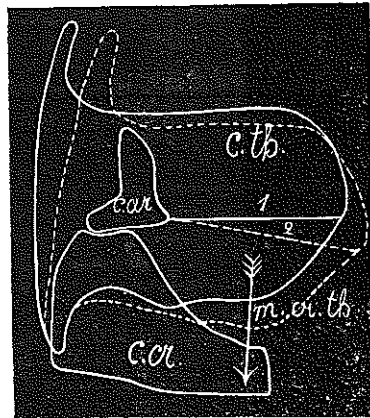


Fig. 171. — Mouvement de bascule du cartilage thyroïde sur le cartilage cricoïde. *c. th.* cartilage thyroïde ; *c. ar.* cartilage aryténoïde ; 1, 2, corde vocale dans deux positions ; *c. cr.* cartilage cricoïde ; *m. cr. th.*, direction de l'action du muscle crico-thyroïdien (d'après BEAUNIS).

M. ar. obl.), croisés sur la ligne médiane du larynx, chacun inséré d'une part sur la partie externe de la base d'un cartilage aryténoïde, et d'autre part au sommet du cartilage opposé. Le résultat de la contraction de ces muscles sera de rapprocher les deux cartilages aryténoïdes par leurs bords postérieurs, et de fermer la glotte respiratoire; l'apophyse vocale tourne un peu en dehors et la glotte vocale s'entrouvre. — Ils sont soutenus dans cette action par le *muscle aryténoïdien transverse* (fig. 172, *M. ar. tr.*), situé immédiatement en dessous d'eux, dirigé transversalement, et attaché aux deux cartilages aryténoïdes. En réalité, cette rotation de l'apophyse vocale en dehors est empêchée ordinairement par le muscle crico-aryténoïdien latéral. — Les muscles aryténoïdiens obliques vont encore plus loin supérieurement (fig. 173), à travers le ligament ary-épiglottique (disposition en 8 de chiffre); ils rétrécissent aussi l'entrée supérieure de la glotte. — Le *muscle crico-aryténoïdien postérieur* (fig. 173, *M. cr. ar. p.*) est inséré d'une part sur l'apophyse musculaire du cartilage aryténoïde; il se dirige en bas et en dedans, pour s'insérer sur le cartilage cricoïde. En fait, son action peut se décomposer en une composante verticale, annulée par la résistance du cartilage cricoïde, et en une composante horizontale, qui tourne l'apophyse musculaire en dedans, de manière à porter en dehors l'apophyse vocale, et à élargir la glotte (fig. 174, I). Ce muscle agissant seul, imprime au cartilage aryténoïde une rotation autour de son axe vertical, rotation qui a donc pour résultat d'élargir la glotte. — Le *muscle crico-aryténoïdien latéral* (fig. 173, *M. cr. ar. l.*), est l'antagoniste du précédent. Inséré également à l'apophyse musculaire, il se dirige en dehors et en bas, pour s'insérer à la face latérale du car-

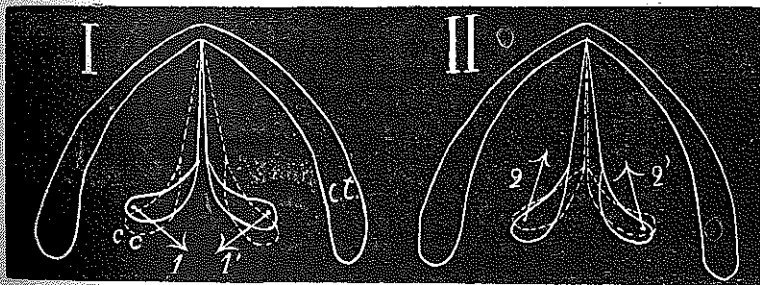


Fig. 174. — Mode d'action des deux muscles crico-aryténoïdiens, postérieur et latéral; I, le postérieur; II, le latéral (d'après BEAUNIS); 1, 1', direction de l'action du muscle crico-aryténoïdien postérieur; 2, 2', direction de l'action du muscle aryténoïdien latéral; c, a, cartilages aryténoïdes.

tilage cricoïde. Agissant seul, il tourne l'apophyse musculaire en dehors, et l'apophyse vocale en dedans; il produit donc aussi une rotation du cartilage aryténoïde autour de son axe vertical, mais en sens opposé à celle du muscle crico-aryténoïdien postérieur (fig. 174, II). Il est constricteur de la glotte, alors que le crico-aryténoïdien postérieur est dilatateur.

Si les deux muscles crico-aryténoïdien, le postérieur et le latéral, agissent simultanément, leurs effets ne s'annulent pas nécessairement. L'action du posté-

rieur ne saurait élargir la glotte à son maximum, puisqu'en dilatant la glotte vocale, il tend à rapprocher les cartilages aryténoïdes, et à rétrécir la glotte respiratoire ; il produit à lui seul à peu près l'effet représenté dans la figure 168. Mais si maintenant, sa contraction continuant, le crico-aryténoïdien se contracte à son tour, il peut déplacer le cartilage en dehors, et élargir davantage la glotte. La *dilatation au maximum* de la glotte (fig. 169) paraît être due à la *contraction synergique des deux muscles crico-aryténoïdiens*. — La dilatation de la glotte est un mouvement respiratoire, non vocal.

En résumé donc, les deux modifications de la glotte nécessaires à la phonation, la tension des cordes vocales et le rétrécissement de la glotte, sont l'effet des muscles suivants. Tension des cordes vocales : les muscles crico-thyroïdien et thyro-aryténoïdien (le muscle crico-aryténoïdien postérieur fixe le cartilage aryténoïde). Rétrécissement de la glotte vocale : les muscles thyro-aryténoïdien et crico-aryténoïdien. Rétrécissement de la glotte respiratoire : les muscles aryténoïdiens postérieurs oblique et le transverse surtout, accessoirement le muscle crico-aryténoïdien.

Sous bien des rapports, l'action de certains de ces muscles doit donc être corrigée par celle d'un autre. Si on songe d'autre part aux nuances délicates et infinies qu'un chanteur peut produire dans le degré de tension des cordes vocales et de constriction de la glotte, on arrive à formuler pour la glotte ce principe, applicable à toute l'économie animale, savoir que pour produire un mouvement, tous les muscles qui peuvent y contribuer en quoi que ce soit, se contractent réellement. — Beaucoup de muscles laryngés contribuent à produire et les mouvements vocaux et les mouvements respiratoires de la glotte. Aucun d'eux n'est exclusivement vocal ou exclusivement respiratoire.

L'innervation des muscles de la glotte est le fait du nerf vago-spinal. On discute toujours sur le point de savoir si ses fibres motrices proviennent du vague, ou du spinal, ou enfin — ce qui est probable — des deux à la fois. Le vago-spinal envoie au larynx le nerf récurrent ou laryngé inférieur, exclusivement moteur, et le nerf laryngé supérieur, avant tout sensible. Le muscle crico-thyroïdien est toutefois innervé par le nerf laryngé supérieur ; tous les autres muscles laryngés sont innervés par le récurrent. — La section du récurrent ou laryngé inférieur paralyse le larynx ; la voix a disparu : les cordes vocales restent bien rapprochées en permanence (dyspnée), mais elles ne peuvent plus être tendues convenablement, les cartilages aryténoïdes n'étant plus fixés en arrière. — La section du nerf laryngé supérieur (moteur du m. crico-thyroïdien) rend difficile la tension des cordes vocales : la voix est un peu altérée. L'effet principal de cette section, c'est l'insensibilité de toute la muqueuse du larynx ; les corps étrangers (salive, aliments, etc.), arrivant sur la muqueuse insensible, ne provoquent plus les mouvements réflexes d'occlusion de la glotte, d'abaissement de l'épiglotte, de la toux. Aussi les corps étrangers pénètrent dans la trachée, dans les bronches, si les deux nerfs sont coupés ; il s'en suit une pneumonie mortelle (voir « nerf pneumogastrique »).

L'innervation périphérique est donc simple. Les mêmes fibres nerveuses innervent, et les mouvements vocaux, et les mouvements respiratoires, au même titre que les mêmes muscles laryngés produisent, et les mouvements respira-

toires (dilatation) et les mouvements vocaux (rétrécissement, tension des cordes vocales) du larynx. Mais au point de vue de l'innervation centrale, le larynx a une innervation double, l'une respiratoire, l'autre vocale : l'innervation respiratoire est sous la dépendance du centre respiratoire (voyez page 172 et suiv.) de la moelle allongée, qui exerce sur la glotte une espèce de tonus, en partie automatique, en partie réflexe, et d'un autre côté, nous pouvons innover volontairement les mouvements respiratoires.

L'innervation vocale est avant tout consciente, produite par l'écorce cérébrale, par le centre cortical du larynx, situé dans le pied de la circonvolution frontale ascendante.

Peut-être que les ganglions sous-corticaux, la couche optique, innervent d'une manière inconsciente certains mouvements vocaux, certains cris, les pleurs p. ex. Ces différents centres innerveraient les noyaux d'origine du nerf vago-spinal.

Dans les mouvements laryngés du chant intervient aussi la senso-motricité (voyez page 379) du larynx. L'insensibilité seule du larynx suffirait, d'après EXNER, pour altérer la voix. La graduation exacte des mouvements phonateurs du larynx suppose l'intervention des innervations centripètes provenant du larynx (de la muqueuse et de la profondeur). Les exercices de chant consistent surtout à développer la régulation des mouvements laryngés par ces innervations centripètes.

Chez de jeunes animaux la glotte est plus petite (surtout la partie postérieure, dite respiratoire), et le squelette cartilagineux en est moins rigide; contrairement à ce qui s'observe chez les adultes, elle se ferme complètement à la suite de la paralysie des nerfs récurrents : les animaux meurent par asphyxie (CL. BERNARD). Pour la même raison, les catarrhes laryngés, qui paralysent (par œdème collatéral) les muscles du larynx, sont plus dangereux chez les enfants que chez les adultes (notamment le croup).

La parole. — Les cordes vocales ne suffisent pas pour produire l'ensemble des sons qui constituent la parole, le langage articulé. Le larynx seul ne produit que des sons de hauteurs différentes, mais ayant le même timbre. Or, la parole consiste essentiellement en des changements multiples du timbre des sons émis par le larynx. Ces changements sont obtenus dans la tubulure faisant suite au larynx et constituée par le pharynx, l'isthme du gosier, le nez et la bouche.

La parole se compose essentiellement de « voyelles » et de « consonnes ». Les *voyelles* sont des sons plus ou moins *musicaux*, les *consonnes* sont de simples *bruits*.

Pour la théorie physique des sons et des bruits, nous renvoyons au chapitre « audition ».

A. Les voyelles sont des sons musicaux compliqués, produits par les vibrations des cordes vocales, et dont certains sons partiels sont renforcés dans le pharynx et dans la bouche (HELMHOLTZ, DONDERS). Dans l'émission des voyelles, les cordes vocales vibrent plus ou moins

régulièrement, de manière à émettre un mélange sonore dans lequel prédomine une vibration fondamentale périodique, un son fondamental dont dépend la hauteur du son complexe. Suivant que les cordes vocales sont plus ou moins tendues, le nombre de vibrations du son fondamental sera plus ou moins grand, le mélange sonore sera d'une hauteur plus ou moins élevée. Le son émis ainsi est d'autre part toujours très compliqué; la forme de sa courbe est irrégulière, et quoique périodique, très différente d'une sinusoïde : le son fondamental est accompagné de beaucoup de sons partiels. Cela résulte de ce que les cordes vocales vibrent d'abord dans leur ensemble (son fondamental), et puis des parties de plus en plus petites vibrent isolément; il y a formation de beaucoup de « nœuds » dans les cordes vocales vibrantes (production de sons partiels).

Un son d'une certaine hauteur, émis par le seul larynx, a toujours le même timbre. On peut s'en convaincre déjà en essayant de produire des sons différents, en tenant immobiles dans n'importe quelle position le pharynx, la bouche et les lèvres : on a beau varier volontairement le degré de contraction des cordes vocales, les sons émis diffèrent de hauteur, mais ils ont toujours le même timbre. On peut s'en convaincre encore plus directement en imitant la voix sur un larynx de cadavre. On tend et on rapproche les cordes vocales à l'aide d'un fil passé à travers les cartillages aryténoïdes, puis on pousse à travers la glotte le courant d'air d'une soufflerie sur laquelle on a monté le larynx par la trachée-artère. On produit ainsi un son toujours de même timbre, mais de hauteur différente selon qu'on tend plus ou moins fortement les cordes vocales. — On a entendu des sons identiques chez un individu qui, en essayant de se suicider, n'avait réussi qu'à détacher le larynx de ses attaches supérieures (BRUECKE).

C'est en passant à travers les cavités qui font suite supérieurement au larynx et qui constituent une tubulure composée du pharynx, de la bouche, etc., que le mélange sonore né dans la glotte prend les caractères de telle ou de telle voyelle. Le changement qu'il subit à cet effet est un changement de *timbre* : il prend les caractères de telle ou de telle voyelle, selon que telles ou telles vibrations partielles sont renforcées. — Le pharynx et la bouche, à travers lesquels passe le son produit dans le larynx, constituent des caisses de résonance, mais à parois essentiellement mobiles; elles peuvent donc varier de dimensions, et s'accorder pour différents sons, modifier leurs sons propres. Un résonateur renforce dans un mélange sonore la vibration qui correspond à son son propre (voir plus loin : audition). Les caisses de résonance qui nous occupent ici renforcent donc tantôt tel son partiel, tantôt tel autre, et ces modifications de la vibration compliquée provenant du larynx, constituent précisément la différence entre les différentes voyelles.

LES VOYELLES ne naissent donc pas à proprement parler dans le larynx, dont les vibrations ont toujours le même timbre, mais dans la tubulure mobile. Selon les dimensions et la forme momentanée de cette caisse de résonance, tels ou tels sons partiels produits dans le larynx, sont renforcés, le timbre est modifié dans le sens de telle ou de telle voyelle. Une grande caisse de résonance, une tubulure spacieuse, renforcera surtout les longues vibrations (tel est le cas de l'*ou*); une petite tubulure renforcera les courtes vibrations (pour l'*i*). La tubulure ne modifie pas seulement ses dimensions transversales, mais aussi sa longueur; elle s'allonge par la protusion des lèvres (dans

le *ou*), pendant que le larynx se retire aussi loin que possible en bas. Pour l'*i* la tubulure se raccourcit au maximum : les lèvres se retirent et le larynx monte. La longueur de la tubulure diminue de plus en plus, si nous prononçons la série des voyelles, *ou, u, o, a, é, i*. — Les dimensions transversales sont les plus grandes pour l'*o*, puis pour l'*a* (fig. 175); pour l'*ou*, la base de la langue se relève vers le palais; pour le *u*, la partie antérieure de la langue se relève aussi. Vient ensuite le *e* et le *i* : la tubulure se rétrécit de plus en plus. — L'ouverture plus ou moins grande de la bouche influe puissamment sur le timbre : très rétrécie pour le *o* et le *ou*, large de plus en plus pour le *a* et le *e*.

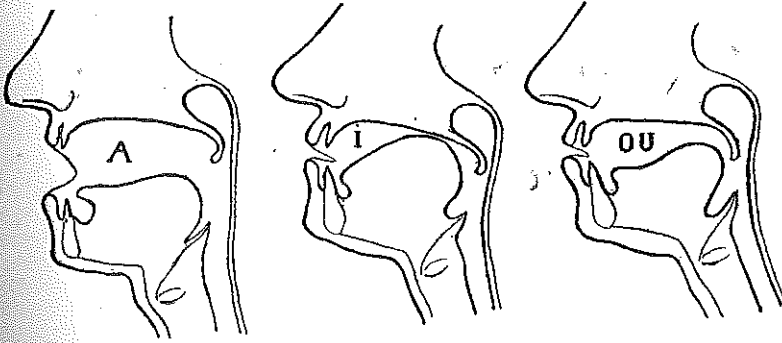


Fig. 175.

Dans la locution si commune « *oh oui!* » la tubulure passe d'une position extrême à l'autre, et pour sa longueur et pour sa largeur, ainsi que pour la largeur de son ouverture antérieure.

Les fosses nasales sont fermées en arrière dans la prononciation des voyelles. Nous pouvons cependant les « nasiller » : alors nous abaissons un peu le voile du palais, et

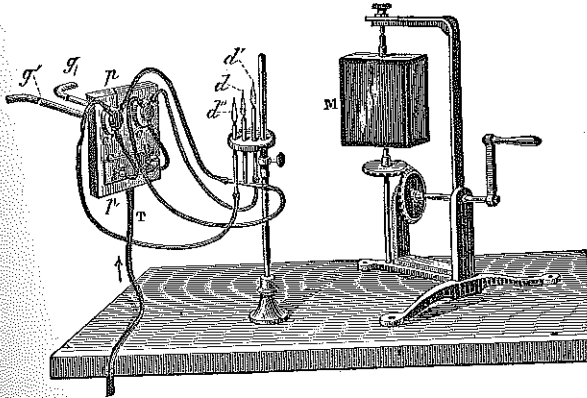


Fig. 176. — Appareil à flammes manométriques (Kœnig).

l'air contenu dans les fosses nasales vibre aussi, renforce des longueurs d'onde caractéristiques pour le nasillement.

Dans l'expérience signalée plus haut, avec le larynx d'un cadavre monté sur une soufflerie, on peut modifier le timbre des sons émis, les faire ressembler plus ou moins à des voyelles, en surmontant le larynx de tubulures à dimensions différentes. On a aussi construit (VON KEMPELEN, J. MUELLER) des larynx artificiels (un tube portant, à l'une de ses extrémités deux membranes disposées comme les cordes vocales, et

qu'on peut tendre à volonté) et même des machines parlantes (le larynx artificiel étant surmonté de tubulures à dimensions variables).

Dans la *voix basse*, chuchotée, les cordes vocales, écartées l'une de l'autre assez largement, ne vibrent pas dans leur ensemble; mais l'air qui les traverse (soit en expirant, soit en inspirant), se brisant sur différents endroits de la tubulure mobile, dont la forme peut varier à l'infini, donne lieu à des bruits qui constituent la parole chuchotée. Certains de ces bruits naissent dans la glotte elle-même, d'autres en différents endroits du pharynx, du nez, de la bouche, selon que les voies se rétrécissent

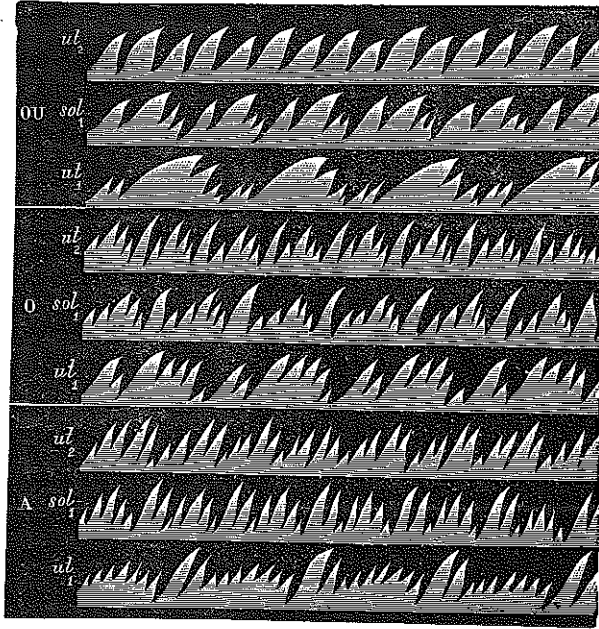


Fig. 177. — Timbres des voyelles *a*, *o* ou, rendus visibles par la forme de la flamme manométrique. Chacune est chantée sur les hauteurs *ut*, *sol*, et *ut*.

ici ou là. Pour chuchoter les voyelles, on donne à la tubulure la position qu'elle doit avoir pour les prononcer réellement; l'air passe à travers la glotte ouverte, sans faire vibrer les cordes vocales, mais il se brise sur des parties diverses de la tubulure, où il produit précisément le mélange de sons renforcés ici lors de la prononciation de la voyelle: le timbre de celle-ci y est, mais le mélange sonore est devenu un bruit pur, sans caractère musical; aucun son fondamental n'y domine assez. Les sons produits sont du reste les sons propres des différentes parties de la tubulure, variables suivant les dimensions momentanées de ces parties.

On peut rendre sensibles à la vue les différences des timbres des différentes voyelles, à l'aide des flammes manométriques. Si dans une tubulure fermée par une membrane peu tendue, n'ayant pas de son propre, on prononce une voyelle, la vibration compliquée sera transmise à la membrane, et celle-ci rétrécit et élargit dans l'appareil *p*, fig. 176, les tubes *g* ou *g'* qui amènent le gaz aux becs brûlant *d*, *d'* ou *d''*; la flamme se met donc à osciller suivant le rythme de la membrane. (Les tubes *g*, *g'* sont reliés à l'embouchure dans laquelle on prononce la voyelle.) Si alors on fait tourner au-devant de la flamme un miroir, *M*, on voit une bande lumineuse dentelée (fig. 177), chaque dentelure correspond à une vibration instantanée de la membrane. La bande n'est pas dentelée si on laisse brûler la flamme tranquillement. Prononçons dans l'embouchure

les diverses voyelles sur la même hauteur de ton : à chacune correspondra une dentelure différente et caractéristique, réfléchissant les différences dans l'allure de la membrane, qui elle-même oscille différemment suivant la forme de la vibration complexe qui la frappe (voyez la théorie au chapitre « audition »).

Quant à la manière d'obtenir les courbes graphiques des sons musicaux et des bruits, on les fait agir sur des membranes qu'ils ébranlent, et la membrane vibrante inscrit ses vibrations pendulaires ou compliquées sur un cylindre tournant; à l'aide d'un petit stilet. Un instrument de ce genre est le *phonautographe* (SCOTT). Voir au chapitre « audition » pour l'instrument et pour les courbes plus ou moins compliquées qu'il permet d'obtenir.

Le phonographe (D'EDISON) est une autre application des courbes graphiques de la parole articulée. Le style inscripteur, rattaché à une membrane frappée par le son, grave dans une substance plus ou moins plastique une ligne dont la profondeur varie. Lors de la reproduction phonographique, un stilet glisse sur le fond de ce graphique en relief et imprime à une membrane des vibrations qui reproduisent avec une exactitude très grande le son primitif, quelque compliqué qu'il soit, les sons complexes d'un orchestre aussi bien que ceux de la voix humaine.

Les résonateurs permettent d'analyser en ses vibrations simples un mélange sonore quelconque, notamment les voyelles. — HELMHOLTZ a fait l'opération inverse, la *synthèse des voyelles*, en produisant simultanément les vibrations simples que l'analyse avait isolées dans une voyelle; avec leurs intensités respectives; la résultante sonore a été des sons ressemblant par leurs timbres aux diverses voyelles.

D'après HELMHOLTZ, la caractéristique des voyelles consiste donc en plusieurs sons harmoniques du son fondamental (larynge), renforcés dans la bouche, etc., et surtout dans les rapports entre ces sons harmoniques d'une part et le son fondamental d'autre part.

Théorie des voyelles de Hermann. — Des recherches récentes de HERMANN tendent à modifier profondément la théorie précédente des voyelles, dues surtout à HELMHOLTZ et à DONDERS. Pour HERMANN, chaque voyelle serait caractérisée par un son buccal — son vocal — toujours de même hauteur, qui varie d'intensité suivant le rythme régulier d'un son produit par le passage oscillant de l'air dans le larynx — son fondamental ou laryngé. Les variations d'intensité, cette espèce de battement du son buccal en feraient une voyelle. Le ton caractéristique ou vocal est

pour	U	entre	do ²	et	ré ²
»	O	»	ré ²	»	mi ²
»	A	»	mi ²	»	sol ² dièze
»	E	»	si ²		do ⁴
»	I	»	ré ⁴		sol ⁴ .

Ce son caractéristique, buccal, est toujours le même, quelle que soit la hauteur à laquelle est chantée la voyelle. Ses variations d'intensité (produites par le larynx) sont d'autant plus lentes que la voyelle est chantée sur un ton plus bas, et vice-versa.

Ces résultats ont été obtenus par HERMANN, soit en faisant photographier un graphique vocal à l'aide d'un rayon lumineux réfléchi par un petit miroir fixé sur la membrane d'un phonographe, soit directement, en reproduisant la voyelle par le phonographe, à mouvement ralenti. Lorsqu'on chante une voyelle, c'est le son laryngé qu'on entend, et nullement le son buccal.

HERMANN fait donc naître dans la bouche même le son caractéristique ou vocal;

ce dernier ne serait pas un son harmonique du son fondamental, laryngé, contraire ment à la manière de voir de HELMHOLTZ.

D'après HERMANN, les essais, signalés plus haut, pour produire par synthèse les voyelles, n'auraient pas donné de résultat concluant. De son côté, il prétend produire les voyelles à l'aide de lames vibrantes donnant des sons caractéristiques, et dont il fait osciller l'intensité de vibration à l'aide d'une roue dentée.

B. Les consonnes sont des bruits qui naissent en divers endroits rétrécis de la tubulure. — Les *consonnes* sont des bruits purs. Les vibrations qui produisent les sensations acoustiques appelées « consonnes » n'ont plus rien de rythmique, et leurs courbes n'ont plus rien de périodiques. Les cordes vocales ne vibrent pas (au moins pas dans leur ensemble) lors de leur production, qui a lieu en différents endroits rétrécis de la tubulure, sur lesquels l'air se brise en même temps que des parties voisines résonnent, en renforçant tel ou tel son partiel, et en modifiant ainsi le timbre du bruit dans telle ou telle direction. Le *h* seul paraît se produire dans le larynx, largement ouvert, mais aussi par l'air qui frappe la paroi postérieure du pharynx. Les autres consonnes se forment plus en avant dans la tubulure : entre la base de la langue rapprochée du palais (gutturales); entre la partie antérieure de la langue d'une part, le palais et l'arcade dentaire d'autre part (linguales); entre les lèvres rapprochées (labiales). En chacun de ces endroits, le son se produit d'après les quatre types suivants : 1^o consonnes continues, si, le tube étant très-rétréci à un niveau, le bruit dure longtemps (*j, l, s*); 2^o consonnes explosives, si le son n'est produit qu'au moment où les parties anatomiques, préalablement rapprochées s'écartent brusquement (*k, t, b*); 3^o consonnes vibrantes, si la vibration locale est très ample (*r*) — mais cette classe de consonnes est moins bien délimitée physiologiquement; 4^o les consonnes nasillantes, si le bruit produit n'importe où fait vibrer l'air des fosses nasales constituant une caisse de résonnance, le voile du palais étant abaissé (*n, m, ng*). — Lorsqu'à la suite d'un catarrhe du gosier, les muscles du voile du palais sont plus ou moins paralysés, le pharynx ne peut plus être fermé du côté des fosses nasales, tous les sons émis résonnent dans les fosses nasales, la voix est nasillante.

Remarquons du reste que le nombre des voyelles et des consonnes possibles est encore beaucoup plus grand; des langues différentes de la nôtre utilisent d'autres sons encore. On observera par exemple qu'entre deux de nos voyelles *o* et *a*, il se place un grand nombre de sons intermédiaires; notre langue n'utilise que les deux extrêmes.

MOUVEMENT DES CILS VIBRATILES.

Le mouvement des cils vibratiles *a*, chez les animaux supérieurs, moins d'importance que chez des animaux inférieurs, où il peut même servir à la locomotion. Chez l'homme adulte, on trouve des épithéliums cylindroïdes avec cils vibratiles dans les voies respiratoires (trouche), trachée-artère et larynx [à l'exception des cordes vocales], partie supérieure du pharynx, partie inférieure du nez, annexes du nez telles que le sinus maxillaire, dans la trompe d'Eustache, la cavité du tympan, l'utérus et les trompes utérines, les canaux éférents du testicule (la queue du spermatozoaire est un cil vibratile), canal central du système nerveux y compris les ventricules du

cerveau. — Au nombre de 16-20, ils sont implantés uniformément sur un plateau protoplasmaticque fermant la cellule du côté libre (ENGELMANN); d'après certains auteurs, ils plongeraient jusque dans le protoplasma cellulaire. D'après ENGELMANN, chaque cil s'inclinerait par raccourcissement unilatéral de sa substance. Le cil serait donc contractile ou moins dans une certaine étendue de sa longueur; l'excitation seule lui arriverait du côté de la cellule.

Les cils vibrent pendant toute la vie de l'animal; c'est le mouvement qui cesse en dernier lieu après la mort; chez l'homme quelquefois après deux jours. On l'a encore rencontré chez des grenouilles tuées depuis 15 jours et en putréfaction très avancée.

Non seulement les cils d'une cellule vibrent à la fois et dans le même sens, mais encore ceux des cellules voisines. Il en résulte que des espèces d'ondes, comparables à celles que le vent produit dans un champ de blé, se propagent sur la surface muqueuse vibrante, avec une vitesse de 0,5 mm. chez les bivalves (ENGELMANN).

Regardant au microscope p. ex. une parcelle épithéliale de la bouche d'une grenouille, on ne voit pas d'abord les cils, tellement leur mouvement est rapide (10 doubles vibrations et même plus à la seconde); mais on remarque que de petites particules de corps étrangers courent le long de la surface. Puis le mouvement se ralentit, on voit comme de faibles éclairs longer la surface; et enfin on distingue le mouvement des cils en particulier, quand il est descendu à environ 5 à la seconde. — Ordinairement le cil s'infléchit de 20-50°; l'amplitude de la vibration peut aussi dépasser 40° (ENGELMANN). — Dans les cellules mourantes, on observe aussi d'autres types ondulatoires que celui décrit précédemment; le mouvement peut même se faire dans le sens opposé.

La rapidité du mouvement dépend d'abord de l'état de nutrition de l'animal; une température déterminée (45° chez des animaux à sang chaud, 40° chez la grenouille) est la plus favorable; au delà, il cesse. L'absence d'oxygène le fait cesser, de même qu'une réaction franchement acide ou franchement alcaline. Le chloroforme, l'éther, le font également cesser passagèrement. — Dans certaines circonstances, surtout chez des animaux inférieurs, le mouvement serait influencé par des actions nerveuses (ENGELMANN). Dans certaines circonstances, l'électricité modifie le rythme de la vibration.

Chez les animaux supérieurs, le rôle mécanique des cils vibratiles n'est pas très apparent. Le mouvement semble cependant être dirigé généralement de sorte qu'il tende à faire progresser dans le sens qui est en harmonie avec la fonction de l'organe. Le spermé progresse probablement dans le canal efférent en vertu du mouvement vibratile. La même influence semble pousser l'œuf dans la matrice. Il est à supposer que dans les bronches et dans la trachée les cils poussent le mucus et les poussières vers le larynx. Au contraire, le mouvement est dirigé en dedans pour la bouche et le tube digestif — de certains animaux et de l'embryon humain (ENGELMANN).

On peut du reste se convaincre (p. ex. sur la muqueuse du palais chez la grenouille) que les effets mécaniques du mouvement vibratile ne sont pas à dédaigner. Des poussières de charbon cheminent sur la surface vibrante d'une manière visible avec une vitesse de 0,1 à 0,2 mm. à la seconde. Un poids de 48 grammes peut être déplacé horizontalement s'il repose sur une surface vibratile de 14 mm. carrés (WYMAN 1876). BOWDITCH (1876) évalua cette force jusqu'à 6,805 grammillimètres (par cm. c. et par minute), en faisant transporter un poids de 20 grs. sur une surface inclinée de 1 : 10. Cet auteur calcule que chaque cellule est capable d'effectuer un travail qui élèverait en une minute son propre poids de 4,253 mètres.

CHAPITRE XII.

PHYSIOLOGIE DES CENTRES NERVEUX,

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES (1).

L'élément anatomique fondamental, irréductible, du système nerveux, l'élément porteur des propriétés physiologiques propres au système nerveux, c'est le *neurone* (et pas la fibre ni la cellule nerveuse). Le neurone est composé du corps d'une cellule nerveuse, qui (chez les animaux supérieurs) a au moins deux prolongements, le plus souvent un plus grand nombre. Toujours ces prolongements sont de deux espèces: a) le (ou les) prolongement cylindraxile, à fonction cellulifuge, et b) le (ou les) prolongement protoplasmique, à fonction cellulipète (VAN GEHUCHTEN, CAJAL, RETZIUS, etc.). Dans le premier, l'influx nerveux normal s'éloigne toujours de la cellule; dans le second, il s'en rapproche.

Le *prolongement cellulifuge*, nommé *cylindraxile* par DEITERS, l'*axone* du neurone, est lisse, conserve sur une grande étendue la même épaisseur, ne se ramifie pas, tout en émettant généralement de nombreuses collatérales.

Dans les centres cérébro-spinaux, beaucoup de cellules ont deux prolongements cylindraxiles, ou bien leur axone unique à l'origine se bifurque plus loin. A une distance plus ou moins grande de la cellule, il s'entoure de moelle, c'est-à-dire devient fibre nerveuse myélinique. Dès son origine donc, il est fibre nerveuse (cellulifuge) sans moelle et plus loin il devient fibre (cellulifuge) myélinique, ou plutôt il constitue le cylindre axile d'une telle fibre, d'où le nom de prolongement cylindraxile que DEITERS lui a donné. Dans ce dernier trajet, en qualité de fibre à moelle, il continue à émettre, le plus souvent, de fines collatérales. Vers son extrémité, il se résout généralement en un pinceau de fibrilles terminales, constituant une ou plusieurs « arborisations terminales », par lesquelles il se met en un rapport de contiguité, soit avec une cellule nerveuse, soit avec les prolongements protoplasmiques de cellules nerveuses, soit enfin avec d'autres éléments histologiques (dans la plaque terminale des fibres musculaires striées, cellules glandulaires) dont il provoque l'activité. Ses collatérales s'arborisent de même soit contre les cellules nerveuses, soit contre leurs prolongements protoplasmiques.

(1) En fait d'histologie du système nerveux, nous ne donnons que les détails qui nous semblent avoir un intérêt physiologique majeur, renvoyant au surplus notamment au traité magistral de VAN GEHUCHTEN sur « l'anatomie du système nerveux de l'homme », que nous avons largement mis à contribution.

Le prolongement cellulipète, nommé aussi *dendrite* du neurone, peut être unique pour chaque cellule (ganglion intervertébral); le plus souvent il y a en un nombre plus ou moins grand. Souvent épais à son insertion sur la cellule, il ne tarde pas à se subdiviser d'une manière arborescente, et à diminuer de calibre. Dans le cerveau notamment, cette subdivision peut aller à une complication très grande. Là où il est d'un cer-

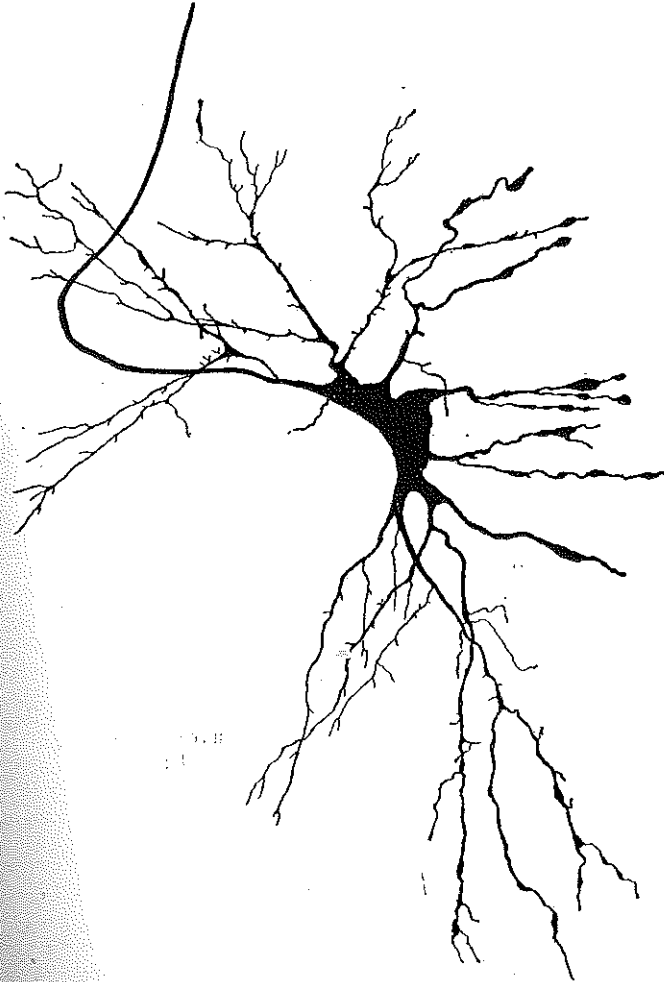


Fig. 178. — Cellule motrice des cornes antérieures de la moelle épinière, montrant un axone et plusieurs dendrites (VAN GEHUCHTEN).

tain calibre, sa substance est granuleuse, comme le protoplasme cellulaire, dans lequel il se continue du reste sans ligne de démarcation : d'où son nom de prolongement protoplasmique (DEITERS). Eu égard à sa subdivision (arborescente), on lui donne aussi le nom de « dendrite » (HIS). Les dendrites affectent des rapports de contiguïté intime, et souvent très multiples avec les arborisations terminales des fibres cellulifuges (d'autres neurones) et avec celles des collatérales de ces mêmes fibres. La grande

multiplicité des dendrites et de leurs subdivisions dans les centres cérébro-spinaux a

pour effet physiologique de multiplier la surface cellulaire, de mettre en un rapport fonctionnel chaque cellule (ainsi que la fibre nerveuse centrifuge qui en part) avec un grand nombre d'autres cellules et fibres nerveuses.

Une cellule nerveuse adulte, fonctionnant comme telle, a donc au moins deux prolongements, un cellulifuge et un cellulipète : elle est au moins *bipolaire*. Dans les centres cérébro-spinaux, elles sont « multipolaires », avec un ou deux prolongements cellulifuges et plusieurs cellulipètes. Il paraît que chez des avertébrés, il y en a « d'unipolaires ». Des cellules nerveuses « apolaires », admises dans le temps, seraient des énigmes au point de vue fonctionnel. Elles ne peuvent exister qu'embryologiquement, et ne fonctionnent pas comme cellules nerveuses.

Au point de vue physiologique, toutes les cellules nerveuses sont unipolaires, les dendrites pouvant être considérés comme faisant corps avec le protoplasme cellulaire, dont ils agrandissent la surface de contact avec les extrémités des fibres nerveuses d'autres neurones.

Dans des cas exceptionnels cependant, les dendrites jouent réellement le rôle de fibres nerveuses amyéliniques. C'est-à-dire qu'au lieu de s'articuler avec le corps cellulaire ou avec les dendrites dans le voisinage immédiat de la cellule, le point de contact s'établit à une distance notable du corps cellulaire, avec un dendrite assez long, qui dès lors peut être envisagé comme une fibre nerveuse amyélinique, à fonction cellulipète. On ne connaît toutefois qu'un seul exemple de ce genre : dans le bulbe olfactif, l'articulation des fibres du nerf olfactif avec les dendrites des grandes cellules

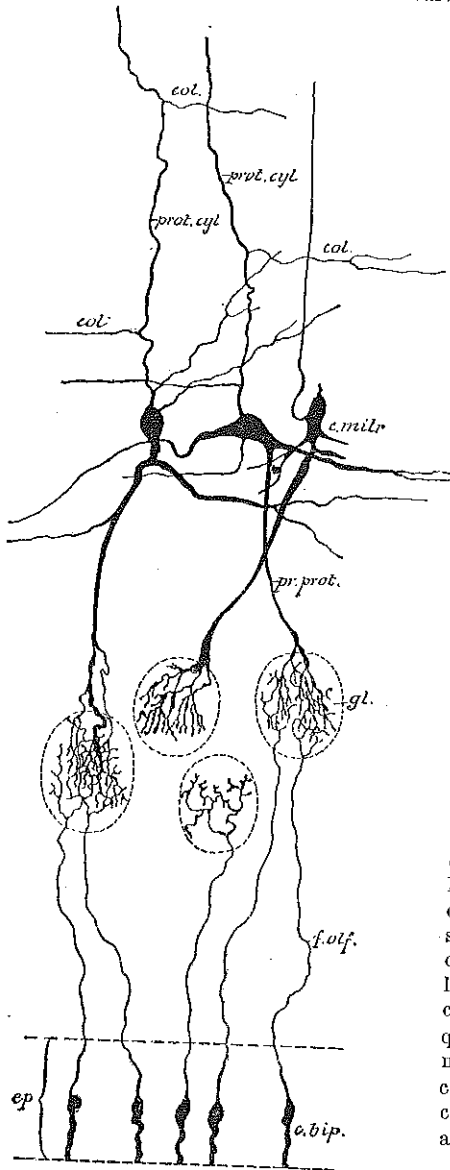


Fig. 179. — Articulation d'axones avec des prolongements cellulipètes de cellules nerveuses loin de ces dernières. Les prolongements cellulipètes en question jouent donc le rôle de fibres nerveuses cellulipètes. L'exemple, jusqu'ici unique dans le système nerveux central, est pris dans le bulbe olfactif (VAN GENUCHTEN). — *ep.* : épithélium de la muqueuse olfactive ; *f. olf.* : fibres du nerf olfactif, prolongements cellulifuges des cellules nerveuses de l'épithélium olfactif ; *gl.* : glomérules du bulbe olfactif, renfermant l'articulation en question ; *pr. prot.* : prolongements protoplasmiques des cellules mitrales *c. mitr.* ; *prot. cyl.* : axones partant des mêmes cellules et se rendant dans la bandelette olfactive.

dites « mitrales (fig. 179) ». Aussi dans ce qui suit nous considérerons souvent les cellules nerveuses comme unipolaires, et les neurones composés chacun d'un corps cellulaire et d'un axone, d'un prolongement cellulifuge.

Une seconde exception est donnée par les neurones des nerfs sensibles périphériques. La cellule du ganglion intervertébral en est la cellule; la fibre de la racine spinale postérieure en est l'axone, et la fibre périphérique, depuis son extrémité jusqu'au ganglion intervertébral est le prolongement cellulipète (VAN GEHUCHTEN, CAJAL). Ce dendrite s'entoure même de moelle, et constitue une fibre nerveuse en toute forme.

Les axones sont donc toujours relativement longs. Chez de grands animaux, cette longueur peut se chiffrer par des mètres : ex. les fibres dites pyramidales qui de l'écorce cérébrale s'étendent jusque dans l'extrémité postérieure.

Tout le système nerveux est constitué par des neurones qui « s'articulent » (CAJAL) entre eux. Entre neurones articulés, il y a continuité fonctionnelle, mais non anatomique; l'ébranlement nerveux d'un neurone se transmet à l'autre non par continuité de substance, mais par voisinage, par une action à distance, une espèce d'induction de nature inconnue, moyennant les arborisations terminales des prolongements cellulifuges, à peu près comme à la périphérie sensible les excitants extérieurs agissent sur les extrémités des nerfs sensibles, et comme le nerf moteur excite la fibre musculaire par son arborisation terminale (comprise dans la plaque motrice terminale).

Le prolongement cellulifuge du neurone ne reçoit cet ébranlement, ni des prolongements cellulipètes, ni des ramifications d'autres prolongements cylindraxiles, ni enfin du corps cellulaire de neurones voisins, mais toujours et exclusivement de sa cellule d'origine. Il communique cet ébranlement, par l'intermédiaire de ses diverses arborisations terminales, soit aux corps cellulaires, soit aux prolongements protoplasmiques d'autres neurones, soit (et toujours par « articulation ») à des éléments d'autre nature (cellules musculaires, glandulaires, etc.). — Le prolongement protoplasmique, à fonction cellulipète, ne reçoit jamais l'ébranlement normal, ni de la cellule dont il provient, ni d'autres prolongements protoplasmiques, ni enfin d'un corps cellulaire voisin. Il lui est communiqué exclusivement, soit par des excitations externes (dans l'épiderme p. ex.), soit par des ramifications cellulifuges d'autres neurones. Il ne le transmet qu'à sa cellule d'origine, et nullement à d'autres prolongements, soit cellulipètes, soit cellulifuges.

Le corps cellulaire est la station centrale des actions nerveuses qui se passent dans le domaine du neurone. C'est à lui qu'aboutissent les ébranlements nerveux (notamment ceux nés dans les prolongements protoplasmiques) qu'il transmet au prolongement cylindraxile, de même que les ébranlements qui naissent dans sa masse (par suite de la nutrition interstitielle), par automatisme comme on dit.

Une seule cellule peut être articulée avec plusieurs axones, peut recevoir l'impulsion de diverses sources. La figure 180 est un exemple de cellules nerveuses articulées avec deux axones, provenant de parties très différentes. Ce sont les cellules de Purkinje de l'écorce cérébelleuse.

Ce qui distingue donc physiologiquement les centres nerveux d'avec les nerfs, c'est le passage de l'influx nerveux d'une fibre à l'autre, ou plutôt d'un neurone à l'autre, moyennant les arborisations terminales. Et comme ce passage s'opère le plus souvent par les cellules, on peut dire que la présence des cellules est la caractéristique des centres nerveux. En réalité c'est l'articulation qui constitue l'essence du centre. Les cellules bipolaires (des ganglions intervertébraux) des nerfs sensibles périphériques cérébro-spinaux, à grands prolongements cellulipètes et cellulifuges, ne sont donc pas, à proprement parler des centres. L'idée du centre doit être plutôt attachée aux endroits où se trouve l'articulation entre neurones superposés.

Généralement cependant, tout amas de cellules nerveuses, ceux notamment du grand sympathique, jouent le rôle de centre. Mais la moelle épinière et le cerveau sont, par leur richesse extrême en cellules nerveuses, caractérisés comme les centres nerveux principaux. La riche arborisation des dendrites de leurs cellules et les nom-

breuses collatérales des axones multiplient à l'extrême les rapports physiologiques entre les neurones centraux.

La substance blanche des centres cérébro-spinaux ne renferme pas de cellules nerveuses. La substance grise renfermant et des fibres, et des cellules; c'est elle qui héberge les centres nerveux.

Un neurone est donc *centripète* ou *centrifuge* dans son ensemble, par rapport à une partie déterminée, « centrale », dans laquelle son axone se termine ou dans laquelle il naît d'une cellule. Bon nombre de neurones centraux sont centripètes et centrifuges à la fois : centripètes par rapport à une partie centrale, et centrifuges par rapport à une autre.

Les dendrites des neurones centraux sont généralement courts, et s'épuisent dans

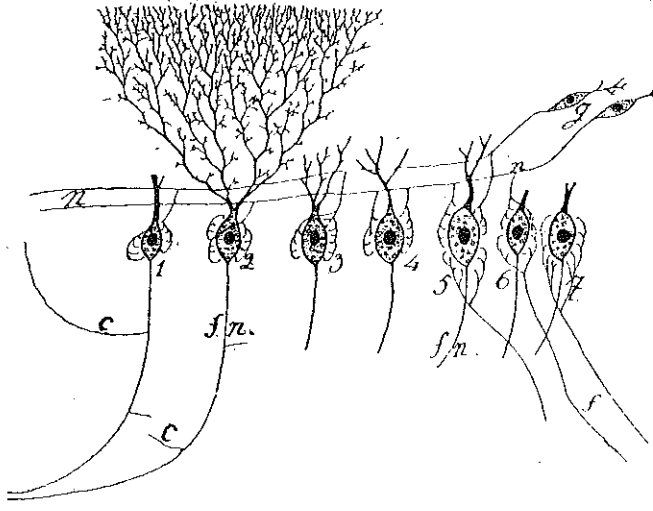


Fig. 180. — Rapports affectés par les cellules de PURKINJE avec des fibres nerveuses. 1 à 7, cellules de PURKINJE, dont une (2) dessinée avec les subdivisions de ses prolongements protoplasmiques, subdivisions qui arrivent jusqu'à la surface de l'écorce cérébelleuse. *f. n.*, prolongement cylindraxile de cette cellule: il émet des collatérales (*c*), et se rend dans la substance blanche; *g*, deux prolongement cylindraxile, à collatérales dont les arborisations terminales entourent intimement les cellules de PURKINJE; la corbeille fibrillaire entourant le corps cellulaire est formée d'autre part par les arborisations terminales de fibres nerveuses *f*, venues d'une autre source.

la substance grise qui entoure les cellules, au contraire des axones qui sont le plus souvent très longs, et en qualité de fibres nerveuses à moelle, se rendent dans des parties plus ou moins éloignées.

Dans les masses grises des centres, nous trouvons, outre les cellules nerveuses, une intertrication de fines fibrilles nerveuses, constituée *a*) par les extrémités des prolongements cellulifuges, qui par leurs arborisations terminales viennent s'articuler avec les cellules; *b*) par les collatérales de ces mêmes prolongements, qui s'y terminent de même; *c*) par les origines (cellulaires) des prolongements cellulifuges et *d*) par les prolongements cellulipètes. Mais ces fibres ne s'anastomosent pas dans la substance grise (CAJAL). Le réseau interstitiel de GERLACH, décrit dans les éditions précédentes de ce manuel, n'existe pas. Suivant GERLACH, les fibres des nerfs centripètes devaient se rendre, se perdre dans ce réseau. — D'après la conception nouvelle, les fibres périphériques motrices naissent bien dans la substance grise en qualité de prolongements cylindraxiles des cellules dites « motrices » des cornes antérieures de

la moelle. Mais les fibres des nerfs périphériques sensibles sont des prolongements cellulipètes des cellules des ganglions intervertébraux, cellules dont les prolongements cellulifuges nous sont donnés dans les fibres des racines spinales postérieures. De même que tous les prolongements cellulifuges, ces dernières fibres s'arborisent dans la substance grise de la moelle, au contact des cellules d'autres neurones, avec lesquels elles s'articulent.

Quant à la structure plus intime des neurones, il y a surtout à considérer la cellule. On a décrit depuis longtemps (MAX SCHULTZE) dans le protoplasme une structure fibrillaire, qui se continue dans les prolongements cylindraxiles. A côté de cette substance fibrillaire, à laquelle semblent dévolues les fonctions nerveuses, le protoplasme renferme des grains irréguliers, prenant avidement et surtout retenant avec ténacité le bleu de méthylène (Nissl). Ces grains de « chromatine » semblent être des matériaux de réserve nutritive pour tout le neurone.

MODIFICATIONS FONCTIONNELLES DES NEURONES.

Le fonctionnement des nerfs périphériques ne modifie (d'une manière appréciable) ni l'apparence, ni les propriétés chimiques de leurs fibres constituantes (voir p. 364). Il ne semble pas en être de même des cellules, de leurs prolongements cellulipètes, ni des arborisations terminales des axones. Toutefois, ces divers points exigent encore des recherches ultérieures.

D'après VAS, MANN, LUGARO, PERGENS etc. pendant l'activité normale, il se produirait une turgescence du protoplasme cellulaire, une diminution de ses grains chromatophiles et une diminution de la nucléine des noyaux. Une activité excessive (fatigue) occasionnerait une rétraction, un ratatinement du protoplasme et du noyau.

LEPINE, DUVAL, ODIER etc. ont décrit, soit à la suite du fonctionnement excessif, soit à la suite d'empoisonnements divers, dans les dendrites et dans les arborisations terminales (des axones) le retrait de ces filaments, leur transformation moniliforme, tous changements qui auraient pour effet de rendre moins intime l'articulation entre neurones articulés. DEMOOR (1895, 1907), STEFANOWSKA (1897), QUERTON (1898) et HECER (1898) ont fait de ces changements fonctionnels et autres une étude approfondie et plaident « l'amiboïsme » des neurones, c'est à dire que ces modifications seraient le résultat d'une véritable contractilité, et comme tel passagers.

Si ces recherches venaient à se confirmer, les neurones, loin d'être des éléments rigides, nous offriraient des changements fonctionnels tellement profonds (de nature contractile), que bien peu d'éléments du corps humain en offriraient d'égales? — Ces auteurs décrivent d'abord l'état moniliforme des dendrites, état qu'ils homologuent avec la contractilité générale de tous les protoplasmes. Au lieu d'être un filament continu qui va s'amincissant vers son extrémité, la substance du dentrite s'amasse par endroits, au point de produire un aspect moniliforme très marqué. Cet état moniliforme, décrit par divers auteurs dans des cas pathologiques, serait passager. HECER et ses élèves l'ont observé à la suite d'excitations excessives très diverses (électrique), chez des animaux empoisonnés par la morphine, etc. et chez les animaux plongés dans le sommeil hibernant. En second lieu ils décrivent à la suite d'excitations excessives, à la suite de l'empoisonnement par l'éther, la disparition des appendices latéraux pyriformes des dendrites (ou épines de CAJAL). Une douleur intense et prolongée produit les modifications profondes du corps cellulaire et des dendrites signalées plus haut (d'après MAN etc.).

Le résultat global de ces modifications serait de relâcher les articulations entre neurones superposés, de diminuer leur continuité physiologique.

CHANGEMENTS CHIMIQUES DANS LES CELLULES NERVEUSES. — (Pour la composition chimique du tissu nerveux, voyez page 363). Il semble bien prouvé aujourd'hui que la réaction acide de la substance grise augmente lors du fonctionnement nerveux (LIEBREICH, GSCHIEDLEN, etc.). Et il est plausible d'admettre que cette acidité (malgré l'alcalinité du sang) de la substance grise tient à la présence de

ses cellules nerveuses. Elle paraît due à la formation d'acide lactique. — La réaction alcaline de la substance blanche ne paraît pas se modifier par l'état fonctionnel. — D'après HEGER, les excitations nerveuses les plus énergiques n'augmentent pas l'exhalaison de CO_2 , si les muscles sont mis hors de cause,

EXCITABILITÉ DES NEURONES CENTRAUX. — Longtemps on croyait que les fibres et les cellules nerveuses des centres cérébro-spinaux, au contraire des fibres nerveuses périphériques, n'étaient pas excitable par les excitants généraux de nerfs. Le fait est que les éléments nerveux centraux, tout en étant moins excitable à certains égards sous l'action des excitants généraux, sont cependant excitable par l'électricité, les influences mécaniques etc. C'est ainsi que la substance grise de

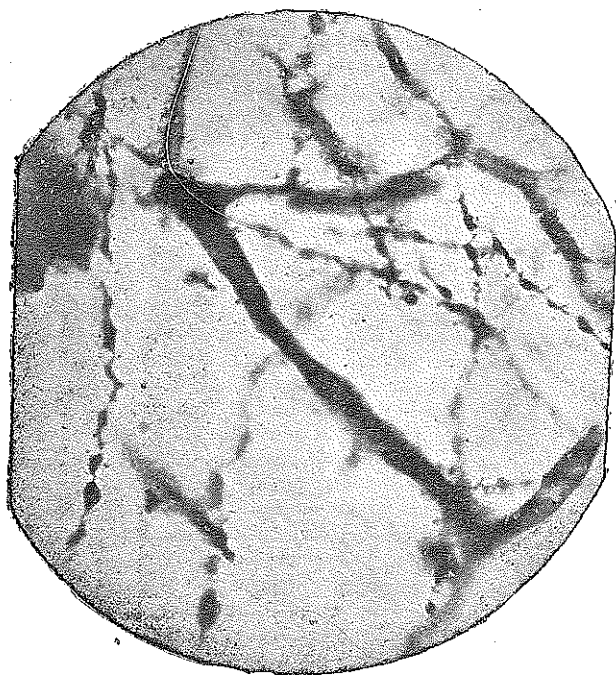


Fig. 181. — Coupe d'un cerveau de souris montrant un état moniliforme très accentué des dendrites, par suite de l'électrisation directe. Photographie de la préparation à un fort grossissement (HEGER, QUERTON, DEMOOR).

l'écorce cérébrale, ainsi que les fibres qui en partent (vers la périphérie) sont excitable par l'électricité. Il en est de même de la moëlle épinière; et les cellules motrices de la moëlle sont excitable mécaniquement (BIRGE), lorsqu'on les blesse à l'aide d'une épingle. Mais la contraction qui en résulte est toujours tétanique, c'est à dire qu'elle est provoquée par une série d'innervations rythmiques (KRONECKER et S. HALL). L'excitation momentanée de la cellule nerveuse y provoque donc un état fonctionnel plus ou moins durable. — Une excitation répétée et très faible constitue un excitant plus énergique de la cellule nerveuse qu'une excitation forte (sommation des excitations). — A l'opposé de la fibre nerveuse (périphérique), la cellule nerveuse s'épuise rapidement par les excitations, et il lui faut un certain temps pour se restaurer.

ROLE NUTRITIF, TROPHIQUE, DU CORPS DE LA CELLULE NERVEUSE. — Toute partie du neurone, séparée (par section p. ex.) de sa cellule, dégénère au bout

de peu de jours et s'atrophie dans toute son étendue. Après section du prolongement, soit cellulipète soit cellulifuge, le tronçon séparé du corps cellulaire présente cette « dégénérescence secondaire » (ou Wallérienne). On dit donc que la cellule nerveuse exerce une « influence trophique » sur les prolongements, ou encore sur les fibres nerveuses qui ont avec elle un rapport de continuité. La destruction du corps cellulaire lui-même a sur ses prolongements le même effet.

Inversément, à la suite de la section des prolongements (au moins des axones), les grains de chromatine diminuent et disparaissent dans la cellule (Nissl); les cellules elles-mêmes peuvent disparaître, si la section a lieu très près du corps cellulaire.

Ces dégénérescences dites « secondaires », à la suite de lésions de parties des neurones, sont utilisées pour déterminer, au sein des centres nerveux, les parties constituantes des divers neurones, et même le rôle fonctionnel de certains neurones.

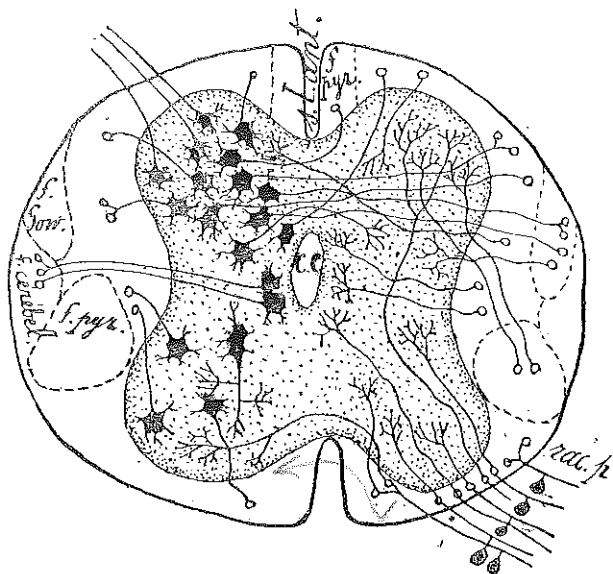


Fig. 182. — Schéma des cellules de la moelle — moitié gauche, et du sort des fibres et de leurs collatérales — moitié droite. Certains faisceaux systématiques des cordons sont indiqués. Il y a d'abord les cellules donnant naissance aux fibres des racines antérieures. Puis les cellules des cordons, et les cellules commissurales. Enfin, une cellule dont le prolongement cylindraxile se ramifie dans la substance grise.

En fait de collatérales, il y a d'abord celles des racines postérieures, dont une passe par la commissure postérieure dans la moitié opposée de la moelle. Puis il y a des exemples de collatérales des fibres de divers cordons. Les fibres des cordons sont représentées (en sections transversales) par de petits cercles.

WALLER les avait étudiées, il y a de cela longtemps, pour les nerfs spinaux et leurs racines, d'où le nom de dégénérescence Wallérienne. Elle a été reconnue dans toute sa signification seulement depuis que la constitution des neurones a été établie.

Cette dégénérescence secondaire ne dépasse pas les limites du neurone; ce dernier jouit donc d'une individualité très grande et d'un isolement au point de vue nutritif.

À la longue (après des mois et des années) cependant, les neurones qui sont en continuité fonctionnelle avec le neurone ainsi détruit ou la partie de neurone détruite, peut subir une atrophie secondaire, une réduction du cylindre axile et de la myéline des fibres. Il se passe là un phénomène analogue à l'atrophie d'un muscle dont le nerf

a été coupé. Du reste, cette « atrophie » secondaire ou de deuxième ordre (MARINESCO, MONAKOW etc.), est encore peu étudiée.

Il semble prouvé que dans les cellules nerveuses, les échanges nutritifs sont infiniment plus intenses que dans les fibres, dans les nerfs. Cela résulte déjà de ce fait que dans les centres cérébro-spinaux la substance grise est notablement plus riche en vaisseaux sanguins, en capillaires notamment, que la substance blanche. Aux pages 364 et 367, il a été prouvé que le fonctionnement des nerfs est dans une remarquable indépendance vis-à-vis de la circulation, au contraire de celui de la substance grise. La compression des deux artères carotides et des vertébrales produit le plus souvent instantanément la perte de connaissance, due à ce que les cellules nerveuses cérébrales cessent de fonctionner. Dans l'expérience de STENSON (occlusion de l'aorte abdominale, voir p. 364), les extrémités postérieures deviennent bientôt paralysées, puis anesthésiées, par cessation du fonctionnement des cellules nerveuses de la moelle.

L. FREDERICQ a montré que dans cette dernière expérience, les neurones moteurs cessent de fonctionner avant les neurones sensibles (1).

Les cellules de ganglions intervertébraux, au contraire, résistent très bien aux troubles circulatoires. Un tel ganglion, isolé, continue à fonctionner (en ce qui regarde la transmission sensible) pendant une et plusieurs heures, à tel point qu'on doit se demander si l'influx nerveux ne passe pas à côté du corps cellulaire (2).

1^{re} SECTION. — MOELLE ÉPINIÈRE.

APERÇU ANATOMIQUE. — Un manteau de substance grise entoure le canal central dans toute sa longueur; en avant et en arrière, il se prolonge dans les cornes antérieures et dans les postérieures: sa section transversale a la forme d'un H. La substance grise à son tour est enveloppée d'un cylindre de substance blanche, divisé en deux moitiés latérales par deux sillons longitudinaux, l'anérieur et le postérieur, au fond desquels on voit les deux commissures, la blanche en avant, la grise en arrière. Chaque moitié latérale de la substance blanche est subdivisée à son tour par les séries des racines nerveuses rachidiennes en cordon antérieur, latéral et postérieur. Un léger sillon superficiel partage de plus le cordon postérieur en un faisceau médian, cordon de GOLTZ, et un latéral, cordon de BURDACH.

La substance blanche ne renferme, en fait d'éléments nerveux, que de fibres à moelle, à direction presque exclusivement longitudinale. La substance grise renferme, outre des fibres nerveuses (avec et sans moelle), des cellules nerveuses.

SORT DES RACINES SPINALES DANS LA MOELLE. — Les RACINES ANTE-RIEURES sont composées exclusivement de prolongements cellulifuges des grandes cellules, dites motrices, des cornes antérieures (fig. 182). Ces fibres sortent de la moelle à leur niveau d'origine. Les prolongements cellulipètes de ces mêmes cellules, assez nombreux (fig. 178), s'épuisent dans la substance grise des cornes antérieures, dans le voisinage des cellules. — Ainsi est constitué le *neurone centrifuge ou moteur périphérique*.

(1) Quelque chose d'analogue existe pour les compressions des fibres nerveuses périphériques: une compression identique exercée (pathologiquement) sur des nerfs crâniens moteurs et sensibles paralyse d'abord les fibres motrices, pendant que les sensibles fonctionnent encore, et montrent même une hyperesthésie, tout comme d'après L. FREDERICQ dans l'expérience de STENSON.

(2) Que du reste le ganglion intervertébral est plus compliqué qu'on ne se le figure habituellement, cela résulte des recherches de GAULE et LEVIN, qui chez le lapin ont trouvé dans les 31^{me} et 32^{me} racines spinales postérieures en tout 7,448 fibres, contre 47,979 cellules dans les deux ganglions correspondants; ce qui fait 6,4 cellules sur une fibre.

SORT DES RACINES POSTÉRIEURES DANS LA MOELLE. — Les nerfs centripètes périphériques sont constitués par des fibres appartenant aux neurones centripètes ou sensibles périphériques. La cellule du ganglion intervertébral est la cellule de ce neurone; la fibre du nerf périphérique en est le prolongement (unique) cellulipète (VAN GEHUCHTEN, CAJAL, RETZIUS etc.), et la fibre de la racine postérieure en est le prolongement cellulifuge. A l'origine (embryologiquement parlant), ces deux prolongements étaient séparés dès leur origine cellulaire, la cellule était bipolaire (elle le reste toujours chez quelques vertébrés inférieurs); plus tard les deux se sont réunis jusqu'à une certaine distance de la cellule, de sorte que chez l'adulte la cellule est unipolaire, son prolongement se bifurquant à une certaine distance de la cellule, de façon à constituer la fibre en T de RANVIER. Physiologiquement, la cellule reste bipolaire.

Dans la moelle, le sort de fibres des racines postérieures est le suivant. Dès leur pénétration dans la substance blanche de la moelle, elles se divisent chacune dichotomiquement (fig. 183). Des deux subdivisions, l'une, la descendante, généralement moins longue, descend dans le cordon postérieur de la moelle, et finit par pénétrer à angle presque droit dans la substance grise. L'autre subdivision, ascendante, remonte par le cordon postérieur, et après un trajet plus ou moins long, quelquefois très court, elle pénètre également dans la substance grise. Les plus longues des bifurcations ascendantes remontent jusque dans la moelle allongée, où elles pénètrent (et se terminent) dans la *clava*, constituée par deux noyaux de substance grise (dépendant des cornes postérieures) intercalés dans le cordon de GOLL et dans celui de BURDACH.

Sur toute leur longueur, la bifurcation ascendante aussi bien que la descendante émet de nombreuses collatérales qui pénètrent dans la substance grise et s'y terminent, les unes dans la corne postérieure, les autres dans la corne antérieure, d'autres encore passent à travers la commissure postérieure dans la moitié opposée de la moelle.

De même que tous les prolongements cellulifuges, les deux bifurcations et leurs collatérales s'arborescent au contact de cellules de la substance grise de la moelle. Elles s'articulent avec d'autres neurones, les uns centrifuges, moteurs (périphériques), les autres centripètes (neurones centraux). Les axones de ces derniers remontent à travers divers cordons de la moelle vers des parties plus élevées du névraxe.

SUBSTANCES GRISE ET BLANCHE DE LA MOELLE. — Les cellules nerveuses de la substance grise sont de deux espèces. Les unes, localisées dans les cornes antérieures, sont les cellules des neurones moteurs périphériques; les autres, éparpillées à travers le restant de la substance grise, appartiennent à des neurones centraux et centripètes, dont les axones remontent le long de la moelle par divers cordons. Ces mêmes cordons renferment d'autre part des fibres de neurones descendants, centrifuges, moteurs; ce sont les axones issus de cellules situés dans des étages plus élevés du névraxe; ils se terminent par des arborisations terminales au contact des cellules motrices des cornes antérieures.

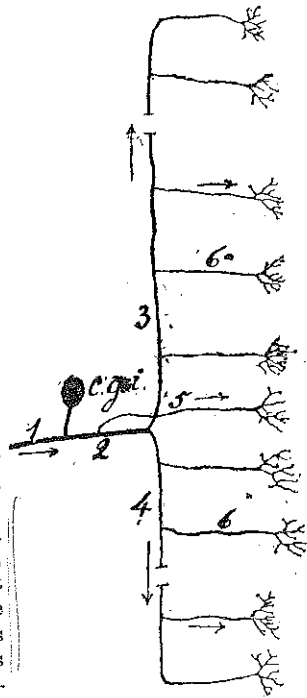


Fig. 183. — Division dichotomique d'une fibre sensible dès son entrée dans la moelle. c. g. i. cellule d'un ganglion intervertébral; 3, 4, collatérales des deux bifurcations (3 et 4), avec leurs arborisations terminales, situées dans la substance grise.

402
116

Tous ces axones de la substance blanche émettent le long de leur parcours des collatérales qui dès leur origine pénètrent dans la substance grise, où elles s'arborisent. La substance grise est donc traversée dans tous les sens par un grand nombre de fines fibrilles nerveuses, provenant de ces diverses sources, et auxquelles il faut encore ajouter les prolongements cellulipètes des nombreuses cellules. Mais ces fibrilles, quelque dense que soit le foutrage qu'elles réalisent dans la substance grise, ne s'anastomosent pas. Le réseau interstitiel anastomotique de GERLACH n'existe pas. L'influx nerveux ne passe pas d'une fibre à sa voisine, sinon par les arborisations terminales, qui s'articulent avec les cellules (ou leurs prolongements cellulipètes).

De ce qui précède, il ressort déjà que la moitié antérieure de la moelle est affectée de préférence à des fonctions centrifuges, motrices, et la moitié postérieure à des fonctions centripètes, de sensibilité. Cela est vrai pour la substance grise, et nous allons voir qu'il en est de même de la substance blanche.

Retenons aussi que toutes les fibres nerveuses de la moelle semblent être des prolongements cellulifuges. Les dendrites y sont tous très courts et ne dépassent pas la substance grise du niveau de leurs cellules d'origine; aucun ne semble d'ailleurs s'entourer de moelle (à l'opposé de celui du neurone sensible périphérique).

FIBRES LONGITUDINALES DE LA MOELLE.

Les fibres des cordons sont donc toutes des axones, des prolongements cellulifuges des cellules nerveuses. Et sauf les cordons postérieurs, la substance médullaire blanche est composée exclusivement d'axones de *neurones centraux*, dont aucune partie ne sort des centres cérébro-spinaux.

Relativement à l'orientation des neurones dans la moelle épinière, établissons d'abord les deux propositions suivantes, absolument fondamentales dans la physiologie de la moelle épinière, et qui dès maintenant semblent présenter le degré de certitude d'axiomes : 1° *Les neurones centripètes ont leurs cellules vers la périphérie, vers le bas de l'axe neural; leurs axones remontent.* 2° *Les neurones centrifuges ont leurs cellules vers les parties plus élevées, plus centrales de l'axe cérébro-spinal; leurs axones descendent.*

Partons p. ex. des nerfs sensibles périphériques. Leurs fibres sont les prolongements cellulipètes des cellules des ganglions intervertébraux, cellules dont les prolongements cellulifuges sont constitués par les fibres des racines postérieures. Dans la moelle, ces dernières fibres, cellulifuges, s'articulent avec des neurones centripètes dont les axones remontent plus haut dans l'axe cérébro-spinal, peut-être même jusqu'à l'écorce cérébrale, le plus souvent en s'articulant à leur tour avec d'autres neurones disposés de même. Toujours, et pour tous ces neurones centripètes, la cellule est en bas, le prolongement cylindraxile est dirigé vers le haut, vers des centres de plus en plus élevés.

Pour les neurones centrifuges, la disposition est inverse. Prenons les voies motrices volontaires, centrifuges, depuis l'écorce cérébrale jusqu'aux muscles périphériques. Des cellules de l'écorce cérébrale partent des prolongements cellulifuges, qui descendent jusque dans la moelle, où ils s'articulent avec les cellules des cornes antérieures, cellules dont les prolongements cellulifuges sont les fibres motrices périphériques. La cellule est toujours en haut, l'axone dirigé en bas, vers la périphérie.

L'inspection des fibres ne nous dit pas si elles sont centripètes ou centrifuges. On est néanmoins arrivé dans une très large mesure à les distinguer, à l'aide des deux moyens suivants.

a) La dégénérescence secondaire (voyez page 402) que subissent les fibres lorsque la continuité avec leurs cellules d'origine est interrompue. Quelque jours après avoir sectionné chez l'animal les racines spinales postérieures, on peut en poursuivre le trajet dans la moelle, à l'aide de cette dégénérescence secondaire. — La moelle étant coupée en travers, les fibres centripètes, sensibles, doivent — d'après ce qui vient d'être dit —, dégénérer dans le bout central de la moelle : « dégénérescence secon-

daire ascendante, centripète » — Les fibres centrifuges (motrices etc.) dégèrent dans le bout périphérique de la moelle, — dégénérescence secondaire descendante. —

L'examen anatomique de moelles humaines ayant présenté sur le vivant des lésions analogues a conduit à des résultats identiques.

2^o Jusqu'au 5^{me} mois de la vie intra-utérine, les fibres nerveuses sont toutes dépourvues de moelle. A partir de cette époque leur myélinisation commence, pour telles fibres plus tôt que pour telles autres. Or, les fibres ayant des fonctions analogues se myélinisent simultanément. Et comme dès lors elles se distinguent anatomiquement des autres, on peut en poursuivre le parcours au loin (FLECHSIG, 1876). Les résultats ainsi obtenus concordent absolument avec ceux qui découlent des dégénérescences après lésion.

La myélinisation des fibres marque probablement le moment où elles peuvent fonctionner. Les fibres des centres servant à des mouvements réflexes se myélinisent d'abord (5^{me} mois); en même temps se myélinisent les voies centripètes périphériques (servant à des actes réflexes). Les voies centrifuges volontaires, descendant du cerveau (voies pyramidales), sont myélinisées à la naissance seulement chez les animaux qui courent librement dès ce moment (БЕЧТЕРЕВ). Chez les autres, y compris l'homme, cela arrive encore plus tard. Somme toute, la moelle se myélinise avant le cerveau.

Les résultats acquis par ces deux moyens d'investigation conduisent aux conclusions absolument concordantes qui suivent.

ARRANGEMENT SYSTÉMATIQUE DES FIBRES DE LA MOELLE ÉPINIÈRE.

— Dans la substance blanche médullaire, les fibres de dignités physiologiques diffé-

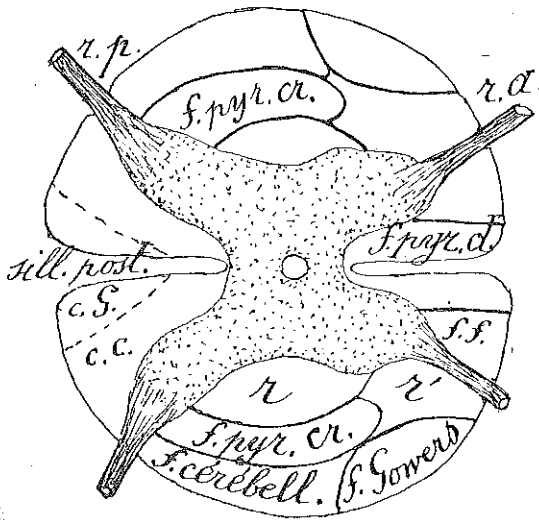


Fig. 184. — Arrangement systématique des fibres de la moelle épinière.

rentes ne sont pas mêlées pêle-mêle; celles qui servent à des fonctions analogues sont rassemblées en des faisceaux plus ou moins compacts sur tout leur trajet: il en résulte ce qu'on appelle l'arrangement systématique des fibres de la substance blanche, en vertu duquel on peut délimiter dans une coupe transversale de la substance blanche un certain nombre d'aires ou de faisceaux. Cette subdivision, plutôt physiologique, ne coïncide guère avec la subdivision en trois cordons. De plus, à la périphérie des aires systématiques, les fibres de faisceaux voisins se mêlent plus ou moins.

A. VOIES CENTRIFUGES DE LA MOELLE. — Faisceaux pyramidaux. — Dans chaque

moitié de la moelle, il y a les deux « faisceaux pyramidaux », un dans le cordon antérieur (fig. 184, *f. pyr. d*), l'autre dans le cordon latéral (*f. pyr. cr.*). Leur origine est la suivante. De l'écorce dite « motrice » de chaque hémisphère cérébral sort un faisceau de fibres descendantes (motrices), axones nés des grandes cellules corticales (pyramidales). Ces fibres se réunissent en un épais faisceau, traversent la capsule interne, le pied pédonculaire, le pont de Varole et les pyramides (d'où leur nom). Dans les pyramides elles subissent une décussation partielle. Les entrecroisées descendent dans le cordon latéral, où elles constituent le « *faisceau pyramidal croisé* », qui va, se réduisant continuellement de volume, jusqu'à l'extrémité de la moelle. Toutes ces fibres s'arborisent contre les cellules motrices des cornes antérieures du même côté. — Une partie des fibres pyramidales ne s'entrecroise pas dans les pyramides, mais plus bas. Elles descendent dans le cordon antérieur, où elles constituent le « *faisceau pyramidal direct* », qui va se réduisant de volume, et ne dépasse guère la région dorsale. Ses fibres vont se terminer contre les cellules motrices des cornes antérieures du côté opposé (après passage par la commissure antérieure).

Des deux faisceaux pyramidaux, le direct est le plus petit; de plus, il paraît manquer chez la plupart des mammifères supérieurs. Les volumes relatifs des deux faisceaux varient du reste beaucoup chez l'homme, d'un individu à l'autre.

Il est bien prouvé que les fibres pyramidales conduisent les innervations volontaires depuis l'écorce cérébrale « motrice » jusqu'à la moelle. Après lésion vers le haut, elles dégénèrent vers le bas; mais cette dégénérescence descendante ne va pas jusque dans les nerfs moteurs périphériques. Ces fibres — axones de neurones moteurs centraux, — continues depuis l'écorce, vont donc toutes se terminer dans la moelle; aucune ne pénètre jusque dans un nerf moteur périphérique.

Les fibres pyramidales sont les dernières à se myéliniser dans la moelle; chez l'homme, le cinquième mois après la naissance (FLECHSIG).

B. VOIES CENTRIPÈTES. — 1° Le *cordon postérieur* (composé du cordon de GOLL et de celui de BURDACH) est dans son ensemble centripète. La majeure partie de ses fibres constituantes sont les fibres radiculaires des racines postérieures — axones des neurones centripètes périphériques, — dont nous avons vu plus haut (p. 404) le sort dans la moelle. Leur bifurcation descendante n'est qu'une exception apparente à la règle posée plus haut, d'après laquelle les fibres centripètes remonteraient à partir de leur cellule d'origine. Les bifurcations ascendantes remontent à différents étages de la moelle, les plus longues jusqu'à la *clava* de la moelle allongée.

Mais les cordons postérieurs renferment encore d'autres fibres centripètes, appartenant également à des neurones centripètes, mais centraux ceux-ci. Les cellules nerveuses des cornes postérieures surtout appartiennent à des neurones centripètes centraux (il faut les supposer articulés, avec les neurones centripètes périphériques). Leurs axones s'entourent de moelle et remontent la moelle par les cordons postérieurs, de concert avec les fibres radiculaires. De même que celles-ci, ces fibres émettent des collatérales et se terminent elles-mêmes (de la manière connue) dans différents étages de la moelle épinière, les plus longues seulement dans la *clava*.

Le cordon postérieur est donc composé de fibres centripètes, d'axones appartenant les uns aux neurones centripètes périphériques, les autres à des axones centripètes centraux. Aucune de ces fibres ne dépasse la moelle allongée. Les plus longues s'arborisent dans la moelle allongée au contact des cellules de la *clava*, c'est-à-dire s'articulent avec d'autres neurones centripètes dont les cellules sont celles de la *clava*, et dont les axones remontent plus haut dans deux directions. a) Une majeure partie ils s'entrecroisent au dessus des pyramides et se rendent dans le ruban de REIL (du côté opposé), la grande voie centripète mésocéphalique vers les hémisphères cérébraux. b) Une partie des axones sortis de la *clava* se rendent dans le cervelet, à travers le bras cérébelleux inférieur (celui du même côté et celui du côté opposé).

2° *Faisceau cérébelleux direct*, et 3° *faisceau de Gowers*. — Dans le cordon latéral, il y a deux autres faisceaux de fibres centripètes, qui sont les axones de neurones cen-

traux, c'est-à-dire dont les cellules d'origine (articulées avec les neurones centripètes périphériques) sont diverses cellules échelonnées le long de la moelle.

C'est d'une part le *faisceau cérébelleux direct*, à la surface du cordon latéral (fig. 184, f. *cérébell*). Les cellules d'origine de ce faisceau cérébelleux sont celles de la *colonne de Clarke* (située en dehors et en arrière du canal central, voir fig. 182). Ces cellules s'articulent avec les fibres radiculaires (postérieures) du même côté. Leurs axones s'entourent de moelle et remontent sans interruption à travers le bras cérébelleux inférieur dans l'hémisphère cérébelleux du même côté.

En second lieu, nous avons, toujours à la surface du cordon latéral, et au devant du faisceau cérébelleux, le *faisceau de Gowers* dont les cellules d'origine sont éparses dans toute la substance grise, surtout dans la moitié opposée de la moelle (origine croisée). De même que le faisceau cérébelleux, il augmente graduellement de bas en haut, et toutes ses fibres remontent jusque dans le mésocéphale (voir plus loin : « mésocéphale »), et à travers le bras cérébelleux supérieur se rendent dans le cervelet.

C. FAISCEAUX MIXTES, ou *fondamentaux, réflexes centripètes et centrifuges*. — Après défalcation des fibres précédentes, dites conscientes, il reste dans le cordon antérieur le faisceau *f. f* (fig. 184), dit « fondamental antérieur » et dans le cordon latéral, les faisceaux *r* et *r'* (ces deux réunis constituant le faisceau fondamental latéral). Les fibres de ces trois faisceaux sont les unes centripètes (ascendantes), les autres centrifuges (descendantes). Toutes appartiennent à des neurones centraux, dont les cellules se trouvent dans la substance grise du névraxe. La plupart sont relativement courtes, relient différents étages de la moelle, du bulbe et du mésocéphale. Elles semblent servir, en majeure partie au moins, à des innervations réflexes, non conscientes.

Pour ce qui est des fibres réflexes *ascendantes*, il faut supposer leurs cellules d'origine articulées avec les fibres radiculaires (postérieures). Elles mêmes, à une petite distance de leur origine dans les cellules de la substance grise, se bifurquent (dès leur pénétration dans le cordon latéral) ; une bifurcation descend, l'autre remonte dans le cordon latéral, émettant toujours des collatérales. Leurs arborisations terminales les articulent, soit avec les cellules motrices de la moelle, soit avec des centres réflexes situés dans la moelle allongée et dans le mésocéphale, cellules dont les prolongements cellulifuges descendent dans la moelle, également par les cordons fondamentaux ; et vont se comporter en bas comme les fibres pyramidales. Là est l'origine des fibres réflexes *descendantes* des faisceaux fondamentaux. — Les centrifuges (descendantes) de ces fibres sont surtout groupées dans le faisceau fondamental du cordon antérieur ; les centripètes (ascendantes) plutôt dans le cordon latéral.

Vers le haut, les fibres (ascendantes et descendantes) des faisceaux fondamentaux se continuent notamment dans le faisceau longitudinal postérieur, la grande voie réflexe mésocéphalique.

Comme remarque générale terminale, disons que toutes les fibres des cordons, celles des cordons antérieurs, celles des cordons postérieurs et celles des cordons latéraux, les ascendantes et les descendantes, émettent tout le long de leurs trajets des collatérales qui pénètrent directement dans la substance grise, où elles s'articulent avec d'autres neurones, établissant ainsi des liens fonctionnels nombreux, imparfaitement connus encore, et sur lesquels nous reviendrons encore.

Fonctions fondamentales de la moelle épinière. — Énonçons ici par anticipation la loi de CH. BELL, d'après laquelle *toutes les fibres centrifuges des nerfs spinaux* (motrices, sécrétoires, d'arrêt, etc.) *quittent la moelle par les racines antérieures, et toutes les fibres centripètes des nerfs spinaux gagnent la moelle par les racines postérieures* : les racines antérieures sont exclusivement centrifuges, les racines postérieures sont centripètes (pour la démonstration, voir plus loin, physiologie spéciale des nerfs).

Un animal auquel on a sectionné la moelle épinière à la région thoracique ne sait plus mouvoir volontairement les organes dont les nerfs sortent de la moelle

en dessous de la section (il y a *paraplégie*) ; on peut de plus pincer, couper, brûler, etc., le train postérieur, sans que l'animal accuse la moindre douleur (*anesthésie*). La moelle renferme donc certainement les voies d'innervation consciente, celles conduisant depuis le cerveau vers la périphérie les impulsions motrices volontaires, et celles conduisant vers le cerveau les innervations donnant lieu à des sensations : c'est la *conductibilité de la moelle pour les voies d'innervation consciente*, centripète et centrifuge. — Mais quand l'innervation cérébrale, consciente, est abolie de cette manière, une excitation locale de la peau d'un membre postérieur ou d'un nerf sensible y provoque encore des contractions, même dans la jambe du côté opposé, mais seulement si les nerfs centripètes et centrifuges sont en rapport de continuité avec le tronçon postérieur de la moelle. La moelle joue donc aussi le rôle d'un *centre nerveux*, centre dans lequel l'excitation d'un fibre centripète peut provoquer celle d'une fibre centrifuge. Mais le fonctionnement de ce centre spinal est inconscient, ne donne lieu ni à des sensations (conscientes), ni à des mouvements volontaires. Nous avons donc à considérer la moelle comme conducteur nerveux et comme centre nerveux.

D'après des recherches récentes, anatomiques et physiologiques, cette loi de BELL souffre des exceptions (voir « nerfs en particulier »).

I. — LA MOELLE ÉPINIÈRE COMME CONDUCTEUR DES INNERVATIONS CONSCIENTES, CENTRIPÈTES ET CENTRIFUGES.

LES VOIES CONSCIENTES S'ENTRECROISENT DANS LA MOELLE ÉPINIÈRE (ET DANS LA MOELLE ALLONGÉE). — Les apoplexies (hémorrhagies) si fréquentes chez l'homme dans l'un ou l'autre hémisphère cérébral sont suivies d'une paralysie des mouvements volontaires et d'une insensibilité de la moitié opposée du corps (*hémiplégie* et *hémianesthésie*). D'un autre côté, l'excitation de certaines parties de l'écorce d'un hémisphère produit des mouvements dans la moitié opposée du corps, et l'extirpation de certaines parties de l'écorce cérébrale rend insensibles des parties déterminées dans la moitié opposée du corps. Les voies d'innervation consciente, centripètes et centrifuges, de toute une moitié latérale du corps, aboutissent donc à l'hémisphère cérébral du côté opposé ; elles traversent quelque part la ligne médiane, *s'entrecroisent entre le centre psychique et la périphérie*.

La certitude cesse plus ou moins si nous demandons où s'opère cette *décrossation*, cet entrecroisement.

1° Les voies d'innervation volontaires s'entrecroisent pour la plupart très haut, dans les pyramides (fig. 186 p. 414). Pourtant, chez l'homme surtout, un certain nombre d'entre elles passent la ligne médiane seulement plus bas, tout le long de la moelle. Après avoir décrit un crochet à travers la substance grise, toutes gagnent les racines antérieures des nerfs rachidiens.

2° Les voies centripètes, sensibles, sorties d'un hémisphère cérébral, descendent pour la plupart dans la moitié homonyme de la moelle, et s'entrecroisent dans celle-ci, au fur et à mesure qu'elles la quittent pour gagner les racines pos-

térieures des nerfs rachidiens. Si nous les poursuivons en sens centripète, à partir des nerfs sensibles, elles gagnent la moelle par les racines postérieures, traversent la ligne médiane dès leur entrée dans la moelle, puis remontent au cerveau par la moitié opposée de la moelle. Toutefois, d'après des observations récentes, elles remontent pour une part vers le cerveau à travers la moitié homonyme de la moelle, et s'entrecroisent seulement au-dessus des pyramides.

Les propositions précédentes s'appuient sur des observations faites dans des cas de lésions médullaires chez l'homme et chez les animaux. Dans le premier cas, les lésions ne sont jamais idéalement limitées; dans le second, l'observation des symptômes et surtout leur interprétation rencontrent de grandes difficultés. De là les incertitudes et les contradictions entre les auteurs.

Pour ce qui est des expériences sur des animaux supérieurs, la section longitudinale de la moelle sur la ligne médiane n'abolit la motilité dans aucune moitié du corps (BROWN-SÉQUARD et déjà GALIEN), mais bien la sensibilité dans les deux moitiés. La section transversale d'une moitié de la moelle chez des lapins, les chiens, abolit ou au moins affaiblit notablement la motilité volontaire du même côté, la laisse intacte du côté opposé; elle abolit ou plutôt diminue dans une forte mesure la sensibilité du côté opposé, et la laisse intacte du même côté. Dans le côté opéré, on a même constaté pendant les deux semaines qui suivent l'opération une hyperesthésie pour les sensations douloureuses (hyperalgésie), signalée également chez l'homme. Après hémisection de la moelle, le lapin crie au moindre attouchement de l'extrémité postérieure du côté opéré. Cette hyperalgésie disparaît après quelques semaines; elle paraît être due à l'excitation traumatique de certaines parties de la moelle.

On a observé maintes fois chez l'homme des cas d'hémisection plus ou moins complète de la moelle au dos et dans la région cervicale (BROWN-SÉQUARD, W. MUELLER et WEISS, KOCHER, etc.). Dans les extrémités innervées par des nerfs sortant de la moelle plus bas que la section, ainsi que dans les parois abdominales, la motilité était intacte du côté opposé, et diminuée du même côté. Souvent même cette paralysie était plus ou moins passagère. La sensibilité tactile et douloureuse était abolie ou au moins diminuée du côté opposé à la section; intacte, ou même exagérée (pour la douleur) du côté de la section. L'hyperesthésie et l'anesthésie étaient le plus souvent passagères.

Quels faisceaux médullaires conduisent les innervations conscientes. — Il est certain que les cordons antérieurs conduisent exclusivement de la motricité, les cordons postérieurs exclusivement de la sensibilité. Les cordons latéraux sont mixtes, conduisent par certains faisceaux en sens centripète, et par d'autres en sens centrifuges. D'après LUDWIG et ses élèves (expériences sur des mammifères), les voies de la motilité volontaire descendraient toutes par les cordons latéraux, dont la section transversale produit à peu près les mêmes paralysies que l'hémisection complète de la moelle. La paralysie est toutefois plus complète si en même temps les cordons antérieurs sont coupés.

La *motilité volontaire* semble donc suivre et les cordons antérieurs, et les cordons latéraux (faisceaux pyramidaux, le direct et le croisé. Voir plus loin).

La transmission de la *sensibilité* (consciente) est plus controversée quant aux

cordons conducteurs. Il paraît d'ailleurs prouvé que les diverses espèces de sensibilité (tactile, douloureuse, thermique, musculaire) suivent dans la moelle des voies différentes.

L'observation clinique et l'expérimentation (SCHIFF, VAN DEEN, CHAUVEAU, VULPIAN, BROWN-SÉQUARD, LABORDE, etc.), ont fourni les données fragmentaires suivantes :

1° Le cordon postérieur étant en partie la continuation directe des racines postérieures, conduit certainement les innervations conscientes centripètes. — Ses lésions diminuent la sensibilité des parties du corps situées en-dessous de la section. La marche de l'animal est chancelante, à peu près comme si on avait coupé beaucoup de racines postérieures, et cela non pas parce qu'on aurait intéressé des fibres motrices, mais parce que l'animal ne sait plus mouvoir convenablement un membre anesthésié (voyez p. 379). — La même insensibilité et la même démarche chancelante s'observent chez l'homme dans une maladie assez fréquente, connue sous le nom d'*ataxie locomotrice*, et qui consiste en une dégénérescence des cordons postérieurs. La force musculaire est intacte dans les extrémités; mais les mouvements s'exécutent d'une manière désordonnée, parce qu'ils ne sont plus contrôlés, gradués (en vue du but à atteindre) par les innervations centripètes, sensibles, notamment les *tactiles* et celles du *sens musculaire*. Ces deux espèces de sensations suivent donc la voie des cordons postérieurs (surtout les fibres superficielles).

Cependant, la section transversale du cordon latéral diminue aussi la sensibilité, au moins si l'opération porte sur la moitié postérieure du cordon. La destruction de la seule substance grise diminue également la transmission de la sensibilité.

Il semblerait donc qu'en gros, les innervations conscientes centripètes suivent sur une certaine étendue la voie des cordons postérieurs; qu'en partie au moins elles font ensuite un crochet à travers la substance grise, puis remontent le long des cordons latéraux.

2° Les *sensations douloureuses* seraient transmises (SCHIFF) de préférence à travers la substance grise. Elles persistent après section des cordons postérieurs, et même après section de la majeure partie de tous les cordons. Elles semblent au contraire abolies après destruction de la seule substance grise.

3° Chez l'homme, la maladie connue sous le nom de *syringomyélie* consiste en une destruction plus ou moins étendue de la substance grise, la substance blanche étant à peu près intacte. Il y a dans les parties situées plus bas perte de la sensation douloureuse et de chaud, avec conservation du toucher et du sens musculaire (ainsi que des sensations de froid?) Les premières sembleraient donc passer plutôt par la substance grise (au moins sur une certaine étendue); les secondes plutôt par la substance blanche. — Rapprochés des données de l'anatomie, ces résultats portent que les sensations douloureuses suivent sur une certaine étendue la substance grise; les innervations tactiles et celles du sens musculaire suivent sur une assez grande étendue la voie des cordons postérieurs, puis passent par la substance grise, et plus loin par les cordons latéraux. Peut-être que certaines d'entre elles remontent le long des cordons postérieurs jusqu'à la moelle allongée.

Nous ne pouvons entrer dans le détail des discussions et des contradictions qui existent entre les différents auteurs sur le terrain de la conductibilité consciente, centripète et centrifuge, dans la moelle épinière.

En ce qui regarde la *motilité*, nous verrons qu'elle est transmise par les deux faisceaux pyramidaux, le direct et le croisé. Or, le volume relatif des deux faisceaux pyramidaux varie considérablement, non seulement d'une espèce à l'autre, mais encore dans la même espèce, y compris l'homme. Le faisceau pyramidal direct fait défaut chez beaucoup d'animaux, et peut être rudimentaire chez l'homme. C'est là probablement une des sources des résultats contradictoires obtenus par les expérimentateurs.

Une hémisection de la moelle cervicale du chien produit une paralysie plus forte de l'extrémité antérieure (homonyme) que de la postérieure. La disparition ultérieure de la paralysie est plus complète dans la patte postérieure. Une hémisection de la moelle dorsale produit dans la patte postérieure une paralysie plus complète et plus durable que ne produit l'hémisection cervicale. Cela s'explique si on admet (voir plus loin « schéma anatomique de la conductibilité volontaire ») que les voies motrices volontaires descendent la moelle les unes croisées, les autres directes. Après interruption de la voie directe, la plus importante (chez le chien), leur rôle serait assumé par la croisée. — D'autres observations (d'OSAWA) montrent d'ailleurs que les voies motrices volontaires sont dans la moelle encore beaucoup plus compliquées.

La section transversale d'une seule pyramide a donné (aux mains de BROWN-SÉQUARD, SCHIFF, LABORDE) une paralysie incomplète des deux moitiés du corps.

Que d'ailleurs la transmission de la motricité volontaire d'un segment médullaire à l'autre ait lieu par la substance blanche, et non par la substance grise, cela résulte des expériences de section de la substance grise. Chez l'homme, une observation de CHARCOT est démonstrative à ce point de vue : dans un cas de « mal de Pott », la colonne vertébrale avait, à l'endroit d'une flexion, comprimé la moelle : la substance grise avait disparu, il n'y restait que des fibres des cordons. Or, sur le vivant, la paralysie motrice initiale des membres inférieurs avait disparu depuis deux ans.

En ce qui regarde la transmission de la *sensibilité*, l'idée simpliste de BROWN-SÉQUARD, d'après laquelle les voies sensibles passeraient la ligne médiane dès leur entrée dans la moelle (dans leur marche centripète), et qu'elles remonteraient toutes croisées vers le cerveau, est donc abandonnée depuis longtemps.

La transmission de la *sensibilité douloureuse* suit dans la moelle d'autres voies que la sensibilité tactile. De plus, en maintes circonstances (certaines maladies, narcose chloroformique, etc.) la sensibilité douloureuse peut être abolie alors que la tactile persiste ou *vice versa* (voir notamment page 412, la syringomyélie). Il paraît donc que dans les centres au moins les éléments conducteurs pour la douleur diffèrent de ceux qui conduisent la sensibilité tactile.

Néanmoins, rien ne prouve (voir plus loin, sensations douloureuses) qu'à la périphérie, les conducteurs douloureux soient distincts des fibres nerveuses tactiles notamment. Nous allons voir que d'après les progrès récents de l'histologie de la moelle, il se pourrait très bien qu'à la périphérie, les conducteurs de la douleur soient les mêmes que les conducteurs tactiles, et que les deux innervations se bifurquent dans la moelle.

BROWN-SÉQUARD a émis des idées spéciales sur les résultats fonctionnels des lésions médullaires. Les pertes de fonction ne seraient pas toujours dues à l'interruption d'éléments anatomiques; elles résulteraient souvent d'une inhibition exercée au loin par le traumatisme. Les traumatismes médullaires partiels (et ceux des nerfs périphériques) produiraient aussi des exagérations fonctionnelles (hyperkinésie, hyperesthésie), toujours par des influences à distance : c'est ce que BROWN-SÉQUARD appelle *dynamogénie* (contractures, hyperesthésies). Comme exemple d'une paralysie dynamogénique, il cite la paralysie d'un membre antérieur (chez le lapin) après section de la moitié homonyme de la moelle en dessous de l'origine des nerfs brachiaux. Pour la plupart des auteurs, la dynamogénie de BROWN-SÉQUARD serait le résultat de l'irritation traumatique de certains éléments de la moelle; ces symptômes disparaissent avec la cicatrisation.

Signalons pour mémoire l'opinion d'après laquelle les éléments nerveux de la moelle épinière seraient inexcitables. L'expérience a prouvé l'excitabilité mécanique, électrique, etc., des divers faisceaux et des cellules motrices. Mais ces éléments semblent

être moins excitable que les nerfs périphériques, et surtout ils sont plus sensibles aux troubles circulatoires (résultat notamment de l'ouverture du rachis). Ces troubles abolissent rapidement les fonctions du système nerveux central (p. 364). On a donc souvent expérimenté sur des parties centrales devenues inexcitables.

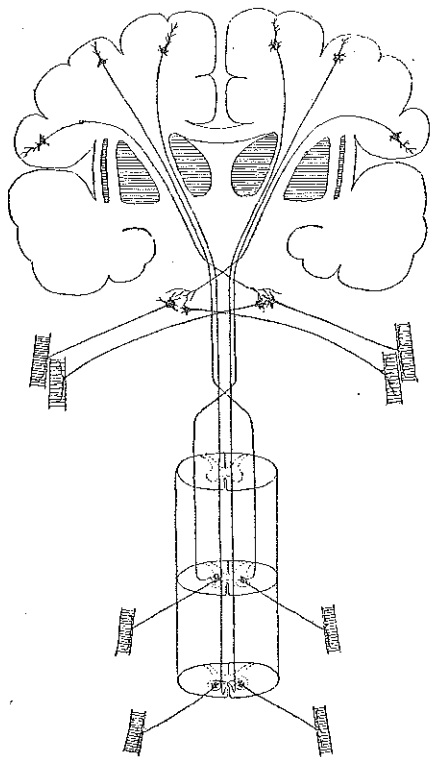


Fig. 185. Schéma des voies d'innervation motrice, tant des nerfs cérébraux que des nerfs spinaux. Les voies spinales descendent de l'écorce cérébrale dans la moelle, les unes croisées (dans les pyramides), les autres non croisées. Celles-ci passent la ligne médiane dans la moelle. — Les voies motrices des nerfs cérébraux s'entrecroisent au-dessus des pyramides. Une partie de leurs neurones périphériques passent de nouveau la ligne médiane. (VAN GEHUCHTEN).

partie d'entre elles passent la ligne médiane, s'entrecroisent avec leurs homologues du côté opposé (entrecroisement des pyramides), et descendent dans le cordon latéral en qualité de faisceau pyramidal croisé (voir aussi la fig. 184 p. 407). Elles vont s'arboriser au contact des cellules motrices des cornes antérieures de la moelle. Une seconde partie du faisceau pyramidal ne s'entrecroise pas dans les pyramides, mais descend dans la moitié homonyme de la moelle, en qualité de faisceau pyramidal (direct) du cordon antérieur (fig. 184 p. 407). Le long de la moelle, les fibres du faisceau direct passent successivement la

SCHÉMAS HISTOLOGIQUES DE LA TRANSMISSION DES INNERVATIONS CONSCIENTES, CENTRIFUGES ET CENTRIPÈTES, A TRAVERS LA MOELLE ÉPINIÈRE. — Il va sans dire que l'expérimentation physiologique n'a pas poussé jusqu'aux éléments histologiques de la moelle. Mais à l'aide des procédés d'investigation signalés à la page 406, on est arrivé aux résultats suivants, qui du reste sont en majeure partie une ampliation de ce qui est dit page 406 et suivantes.

1° Pour ce qui est de la MOTILITÉ CONSCIENTE, VOLONTAIRE, tout nous porte à admettre que les fibres pyramidales en sont les conducteurs principaux, sinon uniques. Ces fibres partent de certains territoires « moteurs » de l'écorce cérébrale, en qualité d'axones des cellules pyramidales de cette écorce (fig. 185). Réunies en un faisceau compact, elles traversent la capsule interne, le pied pédonculaire du même côté, et constituent les pyramides de la moelle allongée. Dans les pyramides, une

ligne médiane, à travers la commissure antérieure de la moelle, et vont elles aussi s'articuler avec les cellules motrices des cornes antérieures.

Toutes les voies pyramidales s'entrecroisent donc quelque part dans la moelle épinière — d'accord avec ce que nous avons dit plus haut de l'entrecroisement des voies de la motricité volontaire, étudiées par la méthode expérimentale proprement dite.

Les voies pyramidales sont constituées par des neurones continus depuis l'écorce cérébrale jusque dans la substance grise de la moelle. Mais tous ces neurones moteurs « centraux » sont interrompus dans la moelle; aucun ne va jusque dans les nerfs périphériques, témoin leur dégénérescence secondaire (descendante), qui va jusque dans la moelle, mais ne la dépasse pas.

A en juger d'après les mêmes dégénérescences, des fibres pyramidales pourraient aussi descendre non croisées dans le faisceau pyramidal des cordons latéraux.

Il est à supposer que normalement, l'influx nerveux qui part d'une cellule pyramidale de l'écorce cérébrale suit de préférence le tronc principal de la fibre pyramidale, et ne prend la voie des collatérales que dans des cas exceptionnels, pathologiques.

Depuis son origine, le neurone moteur périphérique spinal se rend dans la moitié homonyme du corps. Plus loin (voir « nerfs périphériques ») nous verrons que beaucoup de neurones moteurs périphériques crâniens s'entrecroisent dans la substance cérébrale.

VOIE MOTRICE CÉRÉBELLEUSE. — Les anatomistes, se basant en partie sur des résultats expérimentaux (effet différent de la section des voies pyramidales selon qu'on la pratique en dessous ou au-dessus de la protubérance, voir p. 433), admettant une seconde voie motrice plus ou moins volontaire, qui descend de l'écorce cérébrale motrice dans le mésocéphale, gagne (à travers le bras cérébelleux moyen) l'hémisphère cérébelleux du côté opposé, d'où elle descend (par le bras cérébelleux inférieur) dans le faisceau fondamental de la moelle épinière. Cette voie cérébelleuse motrice est réelle, seulement elle semble n'être guère volontaire, consciente, mais plutôt réflexe. Nous y reviendrons plus loin.

2° LES INNERVATIONS DE LA SENSIBILITÉ suivent dans la moelle épinière des voies conductrices multiples, moins bien connues que celles des innervations motrices, et plus compliquées que ces dernières.

1° L'influx nerveux des nerfs sensibles périphériques, arrivant par les fibres

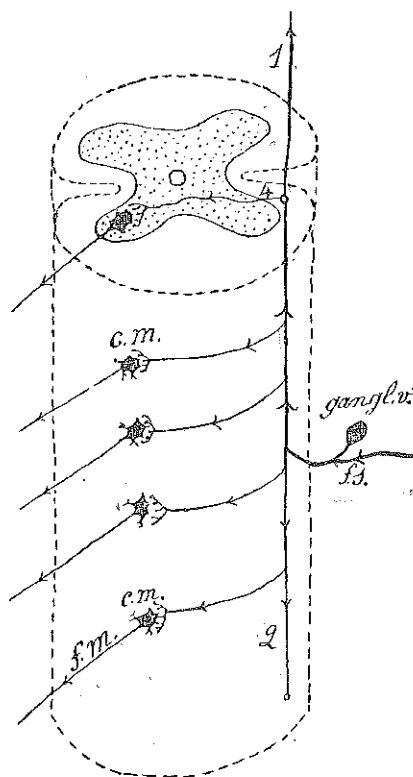


Fig. 186. — Conduction des innervations sensibles à travers les fibres des racines postérieures et les cordons postérieurs de la moelle épinière.

des racines postérieures (fig. 186 *f. s.*), trouve d'abord la branche ascendante (1) de sa bifurcation, qui le conduit jusque dans les noyaux de la clava intercalés (à la moelle allongée) dans le cordon de GOLL et dans celui de BURDACH. Là ces fibres s'articulent chacune avec des neurones centraux, dont beaucoup d'axones s'entrecroisent un peu au-dessus des pyramides (décussation sensible dans les pyramides), dans ce qu'on appelle la couche interolivaire. passent donc dans la moitié opposée du névraxe, et dans le mésocéphale constituent le ruban de REIL (voir plus loin « mésocéphale », les fig. 192, 193 et 194), qui les conduit (par la partie postérieure de la capsule interne) dans l'hémisphère cérébral du côté opposé à l'origine périphérique de ces voies. Elles aboutissent à certains territoires dits « sensibles » de l'écorce (où ces fibres s'arborescent au contact de cellules corticales).

2° Dans le cordon latéral, nous avons plusieurs voies centripètes, constituées par des neurones centraux. Les neurones périphériques de ces voies sont toujours ceux des nerfs sensibles périphériques, dont les axones plongent (eux ou leurs collatérales) dans la substance grise dès qu'ils atteignent la moelle. Dans la substance grise, ces fibres s'articulent avec les cellules de neurones centraux dont les axones remontent par les cordons latéraux.

Nous avons d'une part le *faisceau cérébelleux direct* (fig. 187 et fig. 184 p. 407), dont les cellules d'origine sont celles des colonnes de CLARKE, et qui

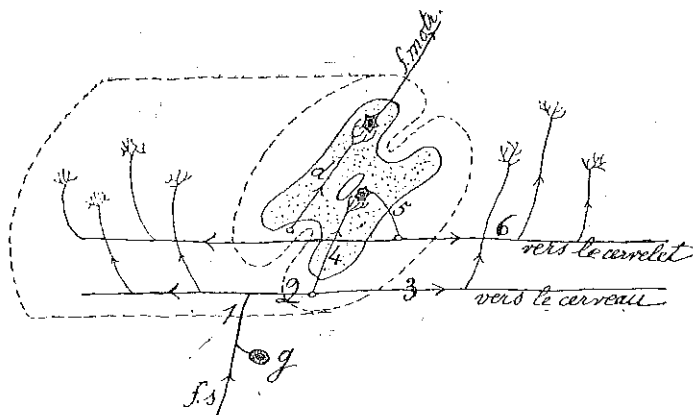


Fig. 187. — Schéma de la conduction sensible par les fibres des racines postérieures (*f. s.*), les collatérales (4) de ces fibres, les cellules (et fibres) des cordons (5), et les cordons latéraux (6) vers le cervelet et le cerveau.

remonte (par le bras cérébelleux inférieur) dans l'hémisphère cérébelleux du même côté, hémisphère qui d'autre part est relié à l'hémisphère cérébral du côté opposé (par l'intermédiaire du bras cérébelleux supérieur). Aux cellules de la colonne de CLARKE d'autre part aboutissent (par articulation), soit les fibres radiculaire postérieures, soit leurs collatérales (fig. 187). — Ce serait donc une voie centripète très détournée.

Nous avons d'autre part le *faisceau de GOWERS*, également dans le cordon latéral. Ses cellules d'origine sont éparses dans la moitié opposée de la moelle. Ce serait donc une voie sensible croisée dès son entrée dans la

moelle. D'après les dernières recherches, il ne se joint pas au ruban de REIL, mais au niveau des tubercules 4jumeaux se rend dans le cervelet (par son bras supérieur). En supposant que ce soit là une voie centripète cérébrale, elle serait elle aussi détournée par le cervelet.

Une seconde voie centripète, croisée dès sa pénétration dans la moelle, pourrait être donnée dans les collatérales des fibres radiculaire postérieures qui par la commissure postérieure de la moelle pénètrent dans la moitié opposée de la moelle. Leur continuation vers le haut, inconnue encore, devrait être recherchée dans des neurones centraux, dont les axones remonteraient par les cordons latéraux.

Les cordons postérieurs renferment aussi (à côté des fibres radiculaire), des axones de neurones sensibles centraux, dont les cellules se trouvent dans la substance grise de la moelle. Ces fibres gagnent différents étages plus élevés de la substance grise médullaire. Certaines d'entre elles s'articulent également dans la *clava* avec des neurones sensibles centraux de seconde main, qui semblent gagner le cordon de REIL. Ce serait là une voie centripète qui dès son entrée dans la moelle ferait un crochet par la substance grise. — Mais il est à supposer que la plupart de ces fibres servent à des actions réflexes.

Bon nombre de fibres (centripètes) qui émergent des ganglions de la *clava* gagnent le cervelet par son bras inférieur — nouvelle voie centripète cérébelleuse. — Nombreuses sont donc les voies que pourraient suivre vers le cervelet les innervations du sens musculaire p. ex. (qui passent certainement par le cervelet).

Rappelons encore que tout le long de la moelle, les fibres centripètes émettent des collatérales, qui constituent probablement des voies centripètes réflexes (non conscientes), au même titre que la bifurcation descendante des fibres radiculaire postérieures. En majeure partie, elles s'arborescent contre les cellules motrices de la moelle. Toutefois, rien n'empêche que certaines collatérales des fibres radiculaire notamment s'articulent avec des neurones centraux et centripètes conscients.

On songe ici notamment aux *sensations douloureuses*, dont la voie périphérique semble être celle des sensations tactiles, et qui dans la moelle s'en dissocient et remontent plutôt par la substance grise (sinon par les fibres les plus centrales des cordons?), alors que les tactiles suivent la voie des cordons postérieurs. On peut se figurer qu'une excitation modérée, des nerfs tactiles remonte la bifurcation ascendante de la fibre radulaire, tandis qu'une excitation excessive des nerfs tactiles (et de tous les nerfs centripètes) pourrait se déverser dans des collatérales réellement sensibles (mais moins praticables pour l'influx nerveux que les bifurcations ascendantes elles-mêmes). A partir de la moelle donc, l'innervation douloureuse suivrait vers le cerveau des voies distinctes, peu connues, et sensiblement rapprochées de la substance grise, sinon dans la substance grise elle-même.

Les voies d'innervation consciente motrice et sensible qui gagnent la périphérie par les nerfs crâniens s'entrecroisent au-dessus des pyramides, dans les pédoncules cérébraux et dans le pont de Varole. Une lésion affectant ces dernières parties pourra donc, même si elle est bornée à une moitié latérale, paralyser les nerfs faciaux d'un côté, et ceux du tronc de l'autre côté (paralysie croisée), ce qui est impossible pour une lésion hémisphérique.

LA MOELLE ÉPINIÈRE COMME ORGANE DES INNERVATIONS RÉFLEXES.

CENTRES NERVEUX RÉFLEXES DANS LA MOELLE ÉPINIÈRE. — La moelle épinière d'une *grenouille* étant coupée au dos, l'excitation mécanique ou autre de la peau d'une extrémité postérieure provoque des mouvements particu-

liers dans les deux pattes postérieures. L'effet ne s'obtient plus après section des racines postérieures du côté excité; il est aboli également dans la patte dont on a coupé préalablement les racines antérieures. L'excitation provoque donc une innervation centripète, qui dans la moelle est transmise, *réfléchie*, à travers la substance grise, sur les nerfs moteurs du même côté et sur ceux du côté opposé. La transmission n'a plus lieu après destruction de la moelle lombaire. Ce sont là des *mouvements réflexes*, provoqués par des *innervations réflexes*, qui se produisent, ou plutôt qui peuvent se produire sans l'intervention de la volonté. Pour qu'une innervation réflexe se produise, il faut l'intervention de trois facteurs : d'un *nerf centripète*, d'un *nerf centrifuge*, et d'une partie des centres nerveux renfermant de la substance grise, d'un *centre nerveux réflexe*. Le centre ménage la transmission de l'influx nerveux centripète à un ou plusieurs nerfs centrifuges. L'ensemble ainsi constitué est un *arc réflexe* (fig. 188).

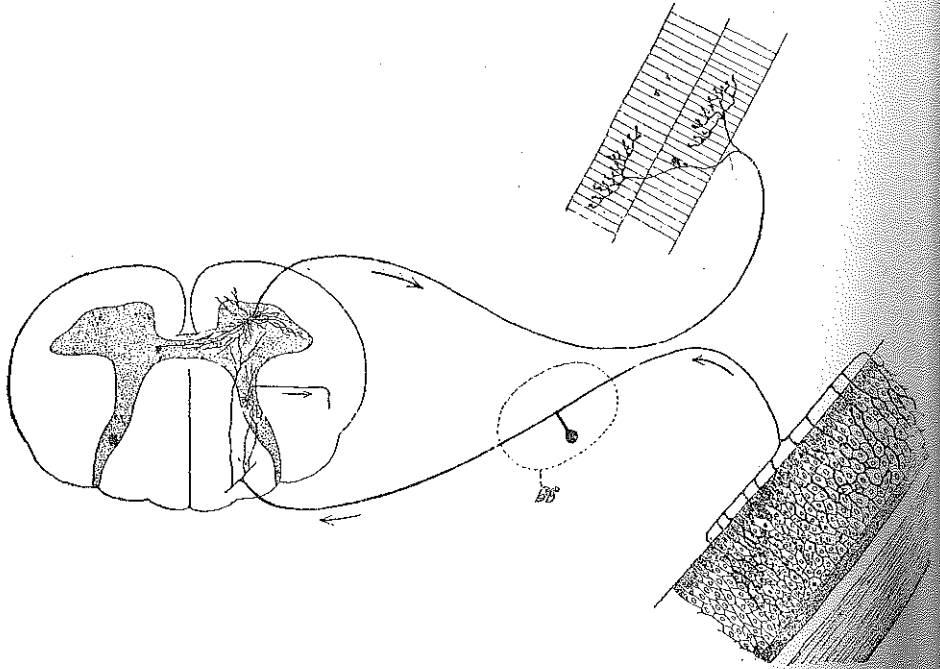


Fig. 188. — Arc réflexe court, élémentaire (VAN GEHUCHTEN).

Après section de la moelle au cou, on obtient également des mouvements réflexes dans le train antérieur; une excitation appliquée n'importe où, à une des quatre extrémités ou au tronc de l'animal, provoque, si elle est assez intense, des réflexes dans toutes les parties du corps dont les nerfs sortent du tronçon de moelle auquel aboutit le nerf centripète excité, non seulement dans la moitié homonyme, mais encore dans la moitié opposée du corps.

Les réflexes s'observent également chez les mammifères. Seulement il faut, après avoir coupé la moelle au dos, attendre plusieurs jours pour laisser passer

l'excitation traumatique (contracture passagère) et les troubles circulatoires (paralysie passagère). Leur moelle est plus sensible que celle de la grenouille aux traumatismes les plus divers. Il semble néanmoins qu'au haut de la série des mammifères, le pouvoir réflexe de la moelle se réduise de plus en plus. Chez l'homme (adulte) notamment, après interruption de la moelle à une partie plus ou moins élevée, on ne peut plus guère provoquer de réflexes (médullaires) dans les parties du corps innervées par le tronçon de moelle inférieur. Le nouveau-né semble sous ce rapport se distinguer de l'homme adulte. En général les mammifères nouveaux-nés sont plus appropriés que les adultes à ces expériences. Chez eux du reste, tous les mouvements s'exécutent en qualité de réflexes; l'écorce cérébrale n'est pas encore développée, pas plus que les voies centrifuges (pyramidales) qui en partent; l'enveloppe de myéline fait encore défaut aux fibres corticales et aux pyramidales; tous ces éléments anatomiques sont encore inexcitables.

Irradiation des innervations réflexes. — On observe encore des réflexes dans le train antérieur après avoir sectionné et l'extrémité supérieure de la moelle cervicale, et la moelle dorsale, pourvu que l'excitation porte sur un membre antérieur. En thèse générale, un réflexe est encore possible avec une paire rachidienne reliée par un pont de substance grise; théoriquement, il suffirait d'une fibre centripète reliée à une fibre centrifuge (fig. 188).

En augmentant progressivement l'intensité de l'excitation, on observe d'abord une contraction du muscle dont on excite le nerf sensible, puis du muscle homologue du côté opposé, puis enfin de muscles très éloignés, pourvu qu'ils soient reliés à l'endroit excité par de la moelle intacte. — Les fibres sensibles d'un membre étant ordinairement mêlées aux fibres motrices, on se borne ordinairement à exciter la peau. Lorsqu'un grand tronçon de moelle est conservé dans son ensemble, avec les nerfs correspondants, par exemple après décapitation d'une grenouille, l'excitation faible, mais suffisante, d'une patte postérieure, provoque un mouvement réflexe dans la jambe excitée; une excitation plus forte en provoque un également dans la jambe du côté opposé (réflexe croisé); un renforcement de l'excitation étend l'acte réflexe au membre antérieur du même côté, puis seulement à celui du côté opposé. Les exceptions à cette loi, suivant laquelle les réflexes se propagent, « s'irradient », chez la grenouille, sont rares. Si la moelle est divisée longitudinalement sur la ligne médiane, les réflexes se bornent au côté excité. — On a ainsi des *réflexes compliqués*, en opposition avec les *réflexes simples, élémentaires*.

CARACTÈRE INTENTIONNEL DES MOUVEMENTS RÉFLEXES. — Normalement, tant chez les mammifères que chez la grenouille, une innervation centripète innerve par acte réflexe des *groupes physiologiques* de muscles, c'est-à-dire des fibres musculaires qui normalement agissent à la fois; ainsi tous les fléchisseurs ou tous les extenseurs d'un membre, tous les muscles inspireurs ou expirateurs. L'excitation d'une fibre sensible du nez provoque l'éternuement, qui demande le concours harmonique d'une foule de muscles; la toux violente, suite d'une excitation de la muqueuse laryngée, suppose de même le concours

coordonné de presque tous les muscles du corps. — Les actions réflexes ordinaires ne consistent donc jamais en des contractions désordonnées de muscles, non coordonnées en vue de certains déplacements bien déterminés des membres. On les dirait calculées en vue d'un but à atteindre. La raison en est que la moelle est conformée de manière à faciliter les innervations qui ont lieu habituellement, de préférence à beaucoup d'autres qui sont possibles.

Une grenouille décapitée vient toujours toucher du premier coup, avec les pattes de derrière, l'endroit de la peau qu'on excite; pinçons-là, et les pattes viendront maintenant *repousser* l'instrument; qu'on cautérise la peau avec de l'acide acétique, le mouvement est tout autre : les pattes viennent *essuyer* l'endroit cautérisé. Un fait plus remarquable est le suivant : touchons la cuisse avec une goutte d'acide acétique, la jambe homonyme vient l'essuyer; coupons maintenant cette patte en dessous du genou : après quelques essais infructueux, faits pour essuyer la goutte avec la patte enlevée, celle du côté opposé vient faire la besogne. — Dans ces diverses circonstances, la moelle épinière n'est jamais excitée de la même façon ni dans la même mesure. Le pincement de la peau n'excitera ni les mêmes fibres nerveuses ni de la même manière que l'application d'une goutte d'acide acétique. Quoi d'étonnant dès lors que l'innervation dans les centres, et partant la réaction périphérique, diffèrent dans les deux cas? Après section de la patte de grenouille cautérisée, l'effet d'une première innervation réflexe (suppression de l'acide) ne se produisant plus, et le caustique continuant à exciter, l'effet central continue aussi à se produire. On peut se figurer que les innervations centrales continuant à se répéter, elles finissent par se déverser dans des voies accessoires, moins praticables, dans celles qui aboutissent à la cuisse et à la jambe du côté opposé. On comprend tout aussi aisément que la brûlure d'une patte de grenouille innerve les muscles du même côté, tandis que la brûlure d'une anguille innerve les muscles du côté opposé : parce que dans l'un et l'autre cas, ces innervations sont les plus propres pour soustraire l'animal à la cause excitante, et que les centres sont conformés de manière à innover de préférence ces mouvements réflexes, déjà chez l'animal tout à fait intact.

Cette coordination des mouvements réflexes, le fait que normalement les innervations spinales réflexes ont lieu plus facilement dans telles voies que dans telles autres, n'existe plus si la sensibilité de la moelle est exagérée, surtout par la strychnine. Cet agent semble écarter les obstacles à l'innervation dans certaines directions; de plus, les contractions deviennent plus durables, ressemblent davantage à un tétanos continu. La grenouille empoisonnée par la strychnine est prise de contractions simultanées et prolongées de tous les muscles du corps; la force des extenseurs prédominant sur celles des fléchisseurs, les membres restent fixés dans une extension tétanique : *réflexes généraux désordonnés*. Un état similaire existe chez l'homme dans le tétanos traumatique et dans l'hydrophobie : exagération extrême du pouvoir réflexe de la moelle, et longue durée de ces contractions.

Les réflexes généralisés et coordonnés, surtout s'ils demandent le concours de muscles très éloignés, supposent que le tronçon de moelle qui y préside soit relativement long, ou au moins que la substance blanche de certains cordons relie des parties éloignées de substance grise. Tel est surtout le cas chez les

mammifères; pour peu qu'un réflexe coordonné y soit compliqué, il suppose l'intervention de la moelle allongée, et n'est plus possible si celle-ci est séparée du tronc. La moelle allongée et le mésocéphale renferment, comme nous le verrons, des centres pour les actes réflexes compliqués les plus divers; et ces centres agissent sur la périphérie par l'intermédiaire de la substance grise de la moelle, à laquelle ils sont reliés par la substance blanche des cordons de la moelle.

Pourtant, même chez les mammifères supérieurs, la moelle suffit à la production de certains réflexes assez compliqués. C'est ainsi que si chez un chien dont la moelle est coupée à la partie supérieure du dos depuis au moins huit jours, on chatouille la peau de la région sacrée, la patte du même côté exécute le mouvement de gratter, comme il est exécuté normalement; ceci suppose l'action coordonnée et alternative des fléchisseurs et des extenseurs de la jambe, de la cuisse et des doigts. Il n'y a donc sous ce rapport qu'une différence de degré entre le mammifère et la grenouille. Un canard décapité peut encore nager, plonger et même voler (TARCHANOFF), si on entretient la respiration artificielle. La coordination, l'appropriation d'une réaction réflexe à un semblant de but à atteindre n'est donc pas l'apanage du mésocéphale ou de la moelle allongée; le mouvement réflexe le plus élémentaire, borné à un seul nerf, est déjà coordonné en ce sens qu'il consiste toujours en une activité simultanée de *groupes physiologiques* de muscles, et cela pour les raisons très simples énoncées plus haut.

Dans toutes ces expériences, on sectionne la moelle, le mésocéphale ou les hémisphères cérébraux, pour éliminer toute innervation cérébrale, consciente ou inconsciente, qui contrarie plus ou moins la production des réflexes. Mais ils ont lieu également, les compliqués surtout, malgré l'intégrité du système nerveux. Nous verrons même que la plupart des mouvements exécutés par l'homme ou un animal intact ont plus ou moins les caractères des mouvements réflexes. La marche, le vomissement, l'éternuement, le clignotement des paupières, etc., sont dans ce cas; ils se produisent à notre insu; certains d'entre eux ont même lieu malgré notre volonté. — Ces exemples montrent aussi que si la volonté, la conscience, n'intervient pas dans la production des réflexes, il serait faux de croire qu'elle n'ait aucune influence sur certains d'entre eux: nous pouvons arrêter à volonté l'éternuement, et en général un grand nombre de réflexes. Seulement, la volonté ne parvient pas à les enrayer tout-à-fait. Nous pouvons aussi précipiter les réflexes de cette catégorie, et même exécuter volontairement certains d'entre eux, en l'absence de tout excitant périphérique.

INFLUENCES DIVERSES QUI AUGMENTENT OU DIMINUENT LE POUVOIR RÉFLEXE DE LA MOELLE. INHIBITION OU MODÉRATION DES RÉFLEXES. — A) *Le pouvoir réflexe est augmenté* chez l'animal empoisonné par la strychnine, ou bien si on met la strychnine tout simplement sur la substance grise (de la grenouille): c'est donc une action exercée sur la substance grise elle-même (et non sur les nerfs). Chez un tel animal, un léger ébranlement du sol, un souffle suffisent pour provoquer des convulsions générales, rapidement mortelles (par asphyxie) chez les mammifères. Mais il s'agit là d'une généralisation des réflexes élémentaires, et nullement de réflexes coordonnés très étendus.

B) *Le pouvoir réflexe est diminué* et même aboli par l'action de certaines substances; et de nouveau l'action porte sur la substance grise. L'opium, le

chloroforme, le bromure de potassium etc. sont dans ce cas. Leur effet ne se fait souvent sentir qu'après une exagération passagère du pouvoir réflexe.

Le pouvoir réflexe de la moelle est singulièrement diminué par l'activité de certaines parties des centres nerveux.

1° Nous venons de voir que la volonté, c'est-à-dire une activité des hémisphères cérébraux, peut enrayer dans une certaine mesure des réflexes qui tendent à se produire.

2° On a découvert (SETSCHENOW) dans les lobes optiques de la grenouille (l'analogue des tubercules quadrijumeaux des mammifères) un second *appareil cérébral modérateur des actions réflexes* chez cet animal. Une section transversale pratiquée en arrière des lobes optiques augmente la sensibilité réflexe de la moelle épinière chez une grenouille privée des hémisphères. C'est surtout pour cette raison qu'avant de procéder à des expériences sur le pouvoir réflexe de la moelle, on élimine par une section l'influence du cerveau et du mésocéphale. — Cette influence modératrice des lobes optiques sur les actes réflexes se démontre encore plus directement. Après avoir enlevé les hémisphères d'une grenouille, on excite les lobes optiques en y appliquant un cristal de sel marin; alors les réflexes spinaux, consécutifs à l'excitation de la peau, se produisent plus tardivement, et peuvent même faire complètement défaut. Si alors on détache de la moelle les lobes optiques, excités par le sel marin, la vivacité réflexe primitive reparait dans la moelle. Les lobes optiques semblent même entretenir normalement une telle influence modératrice continue.

3° L'influence modératrice des lobes optiques n'est qu'un cas particulier d'une loi très-générale. En effet, l'excitation de n'importe quel nerf centripète retarde et affaiblit les mouvements réflexes; une excitation très-forte du nerf sciatique peut même n'être suivie d'aucun mouvement. — Des faits de cet ordre sont les suivants : on empêche l'éternuement en se frottant le nez; on supprime tout mouvement réflexe lors du chatouillement en se mordant la langue. Les mouvements volontaires eux-mêmes se comportent de même; ils peuvent être enrayés par une forte douleur : impossibilité de marcher ou de se tenir debout pendant de fortes coliques; la chute de tout le corps après une blessure très-douloureuse etc. Chez l'homme comme chez les animaux, le cerveau est le grand modérateur des actions réflexes.

Nous voyons donc que *le résultat réflexe d'une excitation d'un nerf centripète ne dépend pas uniquement de celle-ci, mais encore de l'état momentané (d'activité ou de repos) des autres parties du système nerveux.* Une même excitation peut provoquer chez le même animal, tantôt un réflexe, tantôt un autre, et tantôt rester sans effet.

Différents centres réflexes dans la moelle épinière. Centres réflexes de divers ordres. — A. RÉFLEXES SUR LES MUSCLES VOLONTAIRES, DE LA VIE DE RELATION. — Nous avons vu qu'il y a dans la moelle épinière un centre réflexe pour chaque paire nerveuse, en principe pour une seule fibre centripète reliée à une fibre motrice du même niveau. Ces centres sont représentés par les cellules qui donnent naissance aux nerfs spinaux moteurs. Les nerfs centripètes de chaque muscle semblent reliés dès leur entrée dans la moelle

aux cellules motrices qui innervent le même muscle. Le fonctionnement de cet arc sensitivo-moteur ou arc réflexe court produit notamment un réflexe élémentaire important connu sous le nom de *réflexe tendineux*. L'irritation d'un muscle, la percussion de son tendon produit dans ce muscle une secousse absolument réflexe, même chez l'homme à l'état de veille. La voie centripète de ce mécanisme réflexe est donnée dans les nerfs sensibles des muscles, des tendons, des ligaments articulaires. Le centre en est dans la moelle épinière, attendu que le réflexe tendineux persiste, est même exagéré dans le train postérieur après section de la moelle au dos.

Ce mécanisme réflexe fonctionne normalement chez nous dans la station, dans la marche etc. Un pied portant dans la marche à faux, appuyé inopinément sur la seule pointe du pied, le talon descend, tire le tendon d'ACHILLE et ses muscles, et immédiatement ceux-ci se contractent (par acte réflexe), avant même que nous n'ayons conscience du danger dans lequel nous sommes pour perdre l'équilibre. De même une brûlure, p. ex. d'une extrémité, y provoque un réflexe qui l'éloigne du corps vulnérant. — Il y a du reste une utilité dans la faible longueur de cet arc réflexe régulateur de la marche : une innervation passant par un long circuit, à travers le mésocéphale ou même par l'écorce cérébrale, arriverait trop tard.

L'effet réflexe varie même considérablement d'un cas à l'autre; selon le cas, des muscles divers se contractent simultanément, et dans des combinaisons très diverses, toujours par action réflexe, pour maintenir l'équilibre du corps. En fait, ce réflexe, quoique médullaire, est déjà très compliqué. C'est-à-dire qu'une grande portion de la moelle y intervient, que ce centre n'est plus élémentaire.

— Le réflexe tendineux s'observe dans tous les muscles.

Une parcelle de substance grise de la moelle constitue un *centre réflexe élémentaire*, en tant qu'elle sert à la production d'un réflexe simple, borné à un seul muscle. Ce centre peut être mis en activité simultanément avec plusieurs de ses congénères, dans des combinaisons diverses, sous l'influence de certaines parties du mésocéphale, qui constituent des *centres d'ordre supérieur*, ayant sous leur hégémonie les centres réflexes élémentaires, et qui innervent toujours harmoniquement un certain nombre de ceux-ci.

Automatisme de la moelle épinière. Tonus musculaire. — Chez la grenouille surtout on a étudié un phénomène du même genre que le réflexe tendineux, et qui a fait naître l'idée d'une innervation continue, tonique, que la moelle (la moelle allongée et le mésocéphale) exercerait sur tous les muscles de la vie de relation, et cela sans qu'elle y soit sollicitée par l'activité d'un nerf centripète. Ce serait une *innervation automatique*, dont nous rencontrerons des exemples probants plus loin, dans la moelle allongée. Ce *tonus musculaire* s'observe toutefois aussi chez les animaux supérieurs. — Les faits sont les suivants.

Soit le train postérieur d'une grenouille isolé avec la colonne vertébrale, et suspendu par cette dernière. Si on coupe un nerf sciatique, la jambe et la patte de l'autre côté sont légèrement fléchies; l'extrémité à nerf coupé pend tout à fait flasque. Il y a donc là certainement une innervation continue, lancée à travers le nerf sciatique intact; elle est de nature réflexe : il suffit de couper les racines postérieures pour que cette jambe s'allonge comme l'autre (expérience de BRONDGÆST). — Les fibres sensibles du nerf sciatique, tirillées plus ou moins par l'extension anormale de la jambe sous l'influence de la pesanteur, entretiennent cette espèce de « tonus de nature réflexe ».

Après section de la moelle cervicale de la grenouille, le tronc et les membres tendent à prendre, par une innervation réflexe, la position ramassée, de repos, de l'animal intact. Il faut supposer que cette dernière position est la plus naturelle, demandant le moins d'innervations centrifuges, et occasionnant le moins d'innervations centripètes. Pour peu qu'un membre soit déplacé de cette position, les nerfs centripètes de la peau, des muscles, des tendons, etc. seront excités mécaniquement, c'est-à-dire deviendront cause d'innervations centripètes, qu'en temps ordinaire l'animal tend à faire disparaître en modifiant en conséquence la position de ses membres. Il n'y a rien d'étonnant à ce que ces innervations soient normalement de nature réflexe, et par conséquent continuent à se produire après section de la moelle cervicale. Aussi, lorsqu'après une quinzaine de minutes, l'ébranlement traumatique s'est calmé dans le tronc d'une grenouille décapitée (ou à moelle cervicale sectionnée), les membres, d'abord flasques et paralysés, sont attirés sous le ventre, l'animal occupe la position assise, qu'il reprend chaque fois qu'on essaye d'étirer un membre. La section des racines postérieures, supprimant les innervations centripètes, supprime aussi la tendance de l'animal à prendre la position caractéristique. — La signification de ce réflexe est de ramasser toujours la grenouille et de la tenir prête pour le saut. — On a rapproché de ce tonus musculaire le réflexe tendineux, ainsi que les observations suivantes, faites sur des animaux supérieurs.

a) Un muscle coupé en travers se raccourcit toujours, et la plaie devient béante. — Cela résulte de ce que normalement chaque muscle est allongé un peu au-delà de son équilibre élastique; de plus, le traumatisme excite le muscle, et le muscle contracté ne se distend plus s'il n'est plus sollicité par une force extérieure. b) La déviation de la face humaine vers le côté non paralysé, quand le nerf facial ne fonctionne plus. — Un muscle a lieu une contraction active, mais pas de distension active. Dans le cas présent, les muscles d'un côté du visage sont les antagonistes de ceux de l'autre côté; paralysés, ils ne distendent plus leurs antagonistes, qui dès lors restent raccourcis.

Dans cet ordre de faits rentre également ce qui est dit aux pages 204 et 205 sur les nerfs des muscles striés comme régulateurs des combustions internes des muscles (inactifs), dans la lutte de l'organisme contre le froid et le chaud.

B. RÉFLEXES SUR DES ORGANES VISCÉRAUX. — La moelle épinière renferme aussi des centres réflexes pour des mouvements qui en temps ordinaire sont ou bien tout à fait involontaires (réflexes), ou bien partiellement volontaires et partiellement réflexes. De ce nombre sont les mouvements dans la plupart des organes viscéraux. Les centres en question sont représentés par la portion de substance grise qui donne naissance aux nerfs centrifuges correspondants. Il s'agit donc dans ces cas ordinairement de contractions de fibres musculaires lisses. Cependant, des muscles striés très-divers y interviennent également. — Enfin, la moelle renferme aussi des centres pour des innervations réflexes dans certaines glandes, surtout dans les glandes sudoripares (dans les extrémités). Les glandes paraissent ne jamais être innervées volontairement.

Les centres en question sont également subordonnés à d'autres, situés dans des régions plus élevées du système nerveux central; mais, à l'opposé de ce qui existe pour les muscles des extrémités, ils jouent un rôle important dans le fonctionnement normal des organes, et sont moins étroitement soumis à l'hégémonie des centres d'ordre plus élevé, et surtout à celle du cerveau.

On a découvert et étudié les suivants :

1° *Un centre ano-spinal*, pour la défécation, situé dans la moelle lombaire chez le lapin et le chien (MASIUS et VANLAIR, GOLTZ). Il agit sur le sphincter anal,

et est excité par les nerfs de la muqueuse anale, renfermés dans le plexus hémorrhoidal et dans le plexus mésentérique inférieur.

2° *Un centre vésico-spinal*, pour l'excrétion des urines (MASIUS). Il y en a un pour le sphincter du col de la vessie, et un pour le DÉTRUSOR URINAE, situés très près l'un de l'autre dans la moelle lombaire. Ils agissent également sous l'influence d'incitations cérébrales.

3° *Centres génito-spinaux*. — *Un centre pour les contractions de la matrice et du vagin* se trouve dans la moelle lombaire. Le plexus utérin renferme les fibres centrifuges et les fibres centripètes correspondantes. Ce centre agit facilement chez une lapine à moelle dorsale coupée, sous l'influence d'une excitation de la matrice. Chez la femme (surtout accouchée), il est sollicité puissamment par l'excitation de la face interne de l'utérus et par celle du mamelon du sein. Une chienne à moelle dorsale coupée entra en chaleur, s'accoupla et mit bas normalement (GOLTZ et FREUSBERG). — La moelle lombaire renferme *un centre réflexe pour l'érection*. Les nerfs centripètes sont ceux de la peau du pénis. Les voies centrifuges sont de deux espèces : les nerfs vaso-dilatateurs de l'artère profonde du pénis, sortant du plexus sacré, *nerfs érecteurs* chez le chien (ECKHARD), et les fibres nerveuses motrices des muscles ischio-caverneux et transverse profond du périéc. sorties des 3^e et 4^e nerfs sacrés. Ces deux derniers muscles peuvent aussi être innervés volontairement. Les nerfs érecteurs (vaso-dilatateurs) peuvent agir après une excitation de la protubérance et des pédoncules cérébraux ; ils sont également excités par les hémisphères cérébraux (par la représentation psychique des actes sexuels). — Au niveau de la 4^{me} vertèbre lombaire du lapin se trouve un *centre pour l'éjaculation*, innervant les canaux déférents par des fibres provenant des 4^{me} et 5^{me} n. lombaires, et passant par le grand-sympathique ; il innerve aussi le m. bulbo-caverneux, par des fibres provenant des 3^{me} et 4^{me} n. sacrés (BUDGE).

4° *Des centres vaso-constricteurs et vaso-dilatateurs*, soumis à l'hégémonie (dominante) du centre vaso-moteur de la moelle allongée (page 127). L'écorce cérébrale exerce également une influence sur eux.

5° *Un centre cilio-spinal*, pour l'innervation du dilatateur de l'iris, dans la partie inférieure de la moelle cervicale. Il est excité par l'activité de presque tous les nerfs sensibles. L'extirpation d'une moitié de cette région spinale rétrécit la pupille du même côté.

6° *Des centres pour la sécrétion de la sueur* dans les pattes de derrière du chat, et probablement pour la même sécrétion dans tout le tronc chez l'homme ; ils sont soumis à l'hégémonie d'un centre d'ordre supérieur, mésocéphalique.

Tonus des sphincters. — Dans le domaine des fibres musculaires lisses, il y a un *tonus des sphincters* (pylore, cardia, anus, col de la vessie, etc.), empêchant le contenu des organes creux de s'écouler, et qui doit être vaincu lors de l'excrétion normale. Ce tonus des sphincters est l'homologue du tonus des muscles volontaires. On observera aisément qu'un sphincter au repos est légèrement fermé, même après section de tous ses liens nerveux avec la moelle. Ce degré de constriction ne dépend donc pas uniquement de la moelle épinière. Cependant, lorsque dans le corps tout à fait intact, le contenu du viscère tend à franchir le sphincter, il excite des nerfs centripètes de la muqueuse, et ceux-ci, par un acte réflexe dont le centre se trouve

pour plusieurs d'entre eux dans la moelle épinière, provoquent une contraction plus énergique du sphincter.

Certains sphincters (le pylore, etc.) sont en même temps sous la dépendance d'une innervation d'arrêtation, qui se produit également en qualité de réflexe.

En général, les FIBRES MUSCULAIRES LISSES des *organes splanchniques* et des *conduits excréteurs* semblent se trouver sous la dépendance d'un centre réflexe spinal. Dans ce qui précède, nous en avons indiqué plusieurs; probablement que d'autres nous sont encore inconnus. — D'un autre côté, beaucoup de viscères sont le siège de contractions qui ont lieu sans l'intervention du système nerveux central (cœur, vaisseaux, intestin, urètre, etc.). On suppose que dans au moins beaucoup de ces cas (cœur, intestin, etc.), ces mouvements sont sous la dépendance d'un centre périphérique, situés dans l'organe même ou dans son voisinage immédiat.

LA MOELLE ÉPINIÈRE COMME CONDUCTEUR D'INNERVATIONS RÉFLEXES. — Dans le cas d'un réflexe élémentaire, on pourrait parler d'une conduction transversale à travers la moelle. Devant les réflexes médullaires plus compliqués, on peut parler d'une conduction suivant la longueur de la moelle : p. ex. une contraction réflexe d'une extrémité supérieure à la suite de l'excitation d'une extrémité postérieure, ou vice versa. — Un troisième genre de conduction réflexe suivant la longueur de la moelle est celui d'un réflexe mésocéphalique provoqué par l'excitation d'une extrémité postérieure, le saut de la grenouille écervelée p. ex. Dans ce cas, on admet une double conduction le long de la moelle : une centripète, allant jusqu'au centre mésocéphalique en question, et une centrifuge, allant de ce centre jusqu'aux cellules motrices de la moelle, aux centres spinaux, sur lesquels le centre mésocéphalique, d'ordre plus élevé, exerce son hégémonie.

En fait de réflexes plus compliqués, sur des organes viscéraux, et qui supposent des voies réflexes médullaires ascendantes et descendantes, nous avons notamment les suivants :

1° Les *réflexes vaso-moteurs*, dont le centre est dans la moelle allongée. Les voies centrifuges qui en partent descendent par le cordon latéral (et sortent de la moelle par les racines antérieures). La section du cordon latéral paralyse les vaisseaux de la moitié opposée du corps (LUDWIG et THIRY).

2° Les *voies cardio-accélératrices*, issues du centre cardiaque bulbaire, semblent suivre également les cordons latéraux (LUDWIG et CYON).

3° Le *centre respiratoire* du bulbe innerve les muscles respirateurs thoraciques par des voies qui descendent croisées par le cordon latéral.

4° Les *actions modératrices des réflexes*, exercées par diverses parties du mésocéphale (voir p. 422) descend probablement de même par les cordons latéraux.

Les voies périphériques de ces réflexes d'ordre supérieur sont les mêmes que celles des réflexes élémentaires; et en tant qu'ils ont lieu sur les muscles de la vie de relation, leurs voies périphériques sont les mêmes que celles des innervations volontaires. — Quant aux voies spinales, l'expérimentation physiologique localise les centrifuges dans les cordons latéraux. Et il semble en être de même des voies centripètes. Elles semblent données surtout dans les fibres des faisceaux fondamentaux, les centrifuges en avant, les centripètes plus en arrière. La masse considérable des fibres des faisceaux fondamentaux nous est garant de la grande importance de ces voies, encore très imparfaitement étudiées.

VITESSE DE L'INFLUX NERVEUX DANS LA MOELLE ÉPINIÈRE. — Dans les expériences sur les influences qui diminuent ou augmentent le pouvoir réflexe de la moelle épinière, on peut déterminer le temps perdu qui s'écoule entre le moment de l'excitation et le début de la contraction. On a ainsi démontré que la transmission de l'influx nerveux à travers la moelle est sensiblement plus lente que dans les nerfs. Cette vitesse varie beaucoup; elle est en moyenne de 8 mètres à la seconde chez la grenouille (contre 27 mètres pour les nerfs). Chez les animaux à sang chaud, ces transmissions se font plus rapidement.

C'est probablement l'intercalation de substance grise, d'arborisations terminales et de cellules, c'est-à-dire les « articulations » entre neurones, qui retardent ainsi la propagation de l'influx nerveux dans la substance grise de la moelle — et dans la substance grise en général.

Théorie anatomique des réflexes médullaires. — D'après tout ce que nous savons, les mêmes conducteurs périphériques centripètes produisent et les réflexes et les innervations conscientes. Les nombreuses subdivisions (par des collatérales) que présentent les fibres centripètes dès qu'elles pénètrent dans la moelle, permettent

que dans telle direction l'influx nerveux puisse gagner les centres psychiques, et dans telle autre des centres réflexes. Pour les réflexes élémentaires, cette voie est parfaitement connue. Des collatérales sensibles (fig. 182, p. 403, et fig. 186, p. 415) se rendent directement et dans leur niveau d'entrée

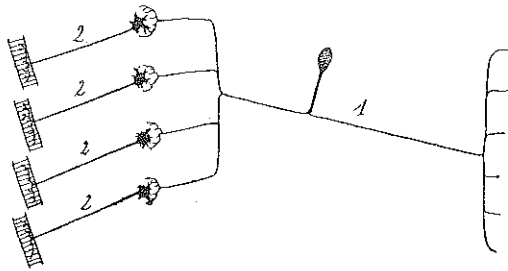


Fig. 189. — Irradiation des réflexes dans la moitié homonyme de la moelle.

contre les cellules motrices des cornes antérieures; par leurs arborisations terminales, elles leur transmettent par contiguïté l'influx nerveux. L'influx passe de la cellule à son prolongement cylindraxile, qui est une fibre nerveuse motrice — *arc réflexe* ou *sensitivo-moteur court* — (fig. 188, p. 418). La même cellule motrice et sa fibre peuvent d'autre part être innervées volontairement par les collatérales des fibres pyramidales.

La branche ascendante et la descendante de la fibre sensible émettent en même temps une série de collatérales, qui pénètrent dans des étages médullaires plus ou moins éloignés, et dont plusieurs peuvent se terminer contre des cellules motrices de ces niveaux éloignés. *Irradiation des réflexes dans la moitié homonyme du corps*, par des *arcs réflexes* déjà plus longs (fig. 189). La bifurcation descendante de la fibre sensible semble même servir exclusivement à des réflexes; elle mérite le nom de « bifurcation réflexe ».

Pour les *réflexes croisés*, on peut invoquer plusieurs voies, notamment les collatérales sensibles qui passent par la commissure postérieure dans la moitié opposée de la moelle.

Enfin, les fibres centripètes, ou plutôt leurs collatérales (fig. 190) se ter-

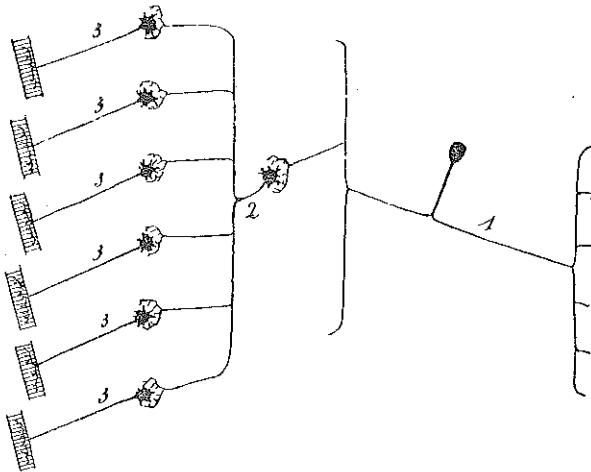


Fig. 190. — Irradiation des réflexes plus compliquée moyennant trois neurones superposés, dont un (2) central.

minent contre les cellules des cordons et les cellules commissurales; les fibres issues de ces deux espèces de cellules remontent et descendent dans la moelle, émettant toujours des collatérales qui gagnent la substance grise, et se mettent en rapport avec des cellules motrices très diverses: irradiation des réflexes homonymes et croisés; arcs réflexes ou sensitivo-moteurs longs (fig. 190). Certains de ces arcs sont même étendus jusque dans le mésocéphale (tubercule quadrijumeaux, etc.).

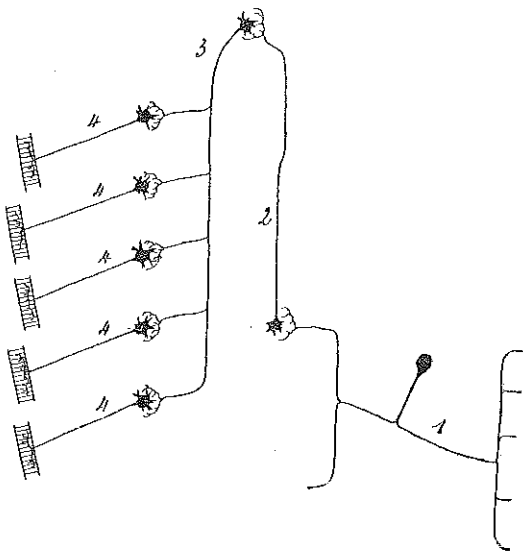


Fig. 191. — Irradiation des réflexes d'ordre supérieur, moyennant quatre neurones superposés, dont deux centraux; 2, neurone central centripète; 3, neurone central centrifuge, les deux s'articulant au contact d'une cellule constitutive d'un centre réflexe d'ordre supérieur, mésocéphalique (VAN GEHUCHTEN).

ascendantes, centripètes, (elles ou leurs collatérales) s'arborescent contre les cellules nerveuses des centres réflexes bulbaires et méso-

céphaliques (tubercules 4jumeaux, etc.); les axones qui émergent d'ici, voies

Pour les réflexes d'ordre supérieur, à centres mésocéphaliques et bulbaires, nous admettons (fig. 191) dans la moelle des voies centripètes et des voies centrifuges. Nous avons ici les collatérales des fibres radiculaires sensibles, et les fibres sensibles elles-même, en tant qu'elles pénètrent dans la substance grise, et s'y articulent avec des neurones centraux ascendants (les uns croisés, les autres directs), surtout ceux des faisceaux fondamentaux (partie postérieure du cordon latéral). Ces fibres

centrifuges des mêmes réflexes, descendent par la partie antérieure des mêmes faisceaux fondamentaux, et vont s'articuler avec les cellules motrices de la moelle.

L'état momentané de la cellule médullaire motrice à laquelle aboutit l'influx nerveux influe puissamment sur le résultat réflexe d'une excitation donnée. Cette cellule peut être sollicitée dans le même sens par l'excitation d'une autre fibre aboutissant à la même cellule motrice, fibre provenant soit de la périphérie, soit d'une autre partie des centres nerveux, notamment de l'écorce cérébrale. La même cellule motrice peut s'articuler avec plusieurs arborisations terminales, de provenances très diverses. — L'effet d'un second influx nerveux peut être de nature à diminuer la fonction de la cellule motrice, à *modérer* le réflexe et à l'annuler même.

On comprend que d'après l'état fonctionnel momentané de ces collatérales ou de leurs aboutissants, l'influx nerveux d'une fibre sensible puisse tantôt remonter de préférence vers l'écorce cérébrale, et tantôt aller vers des centres moteurs médullaires, réflexes : produire tantôt un réflexe, et tantôt une sensation; ici un réflexe déterminé, là un réflexe d'une autre nature.

La coordination des réflexes compliqués se comprend assez bien dans ce schéma anatomique. L'influx nerveux se rend, par les collatérales sensible multiples, à plusieurs cellules motrices, à plusieurs centres réflexes élémentaires, et cela naturellement de préférence dans certaines directions, dans celles qui sont les plus perméables, grâce à la répétition d'actes réflexes antérieurs. Dans le cas des réflexes désordonnés (tétanos par la strychnine), il faut admettre que la conductibilité est augmentée dans toutes les collatérales; l'influx nerveux se déverse tumultueusement et irrégulièrement dans toutes les voies ouvertes devant lui.

L'extension et la généralisation des mouvements réflexes est une preuve irrécusable qu'un nerf centripète, et même chaque fibre centripète est, par l'intermédiaire des centres, en continuité physiologique avec toutes les parties du système nerveux. D'autre part, un muscle quelconque d'une extrémité pouvant être innervé par l'excitation de n'importe quelle fibre centripète, il faut aussi que chaque fibre motrice affecte un rapport physiologique avec tous les nerfs centripètes.

Nerfs excito-moteurs. — Sous le rapport de la facilité plus ou moins grande avec laquelle l'excitation des différents nerfs centripètes arrive à l'écorce cérébrale et devient consciente, nous constatons des différences notables. Les nerfs centripètes des nerfs viscéraux surtout se bornent, en temps ordinaire, à provoquer des actes réflexes, et leur excitation n'arrive pas ou guère jusque dans l'écorce cérébrale, dans l'organe de la conscience. Mais qu'à la suite de processus pathologiques (inflammation p. ex.), la sensibilité de ces nerfs soit exagérée, alors leurs innervations, d'une intensité anormale, deviennent conscientes : témoin les coliques intestinales, les rages de dents, et mêmes les sensations cardiaques connues sous le nom de « palpitations du cœur » etc. — Pour ces nerfs viscéraux, à l'opposé des nerfs sensibles tactiles, la voie semble être normalement plus ouverte vers les collatérales.

Cette particularité des nerfs viscéraux de ne donner lieu ordinairement qu'à des innervations réflexes avait conduit MARSHALL HALL (vers 1840) à émettre sa théorie des *nerfs excito-moteurs*. Chaque point sensible de la périphérie serait relié au cerveau par une fibre centripète spéciale, consciente, et aux centres réflexes par une autre fibre centripète. Chaque fibre musculaire recevrait de même une fibre nerveuse centrifuge consciente, volontaire, et une autre (également centrifuge) de la part des centres réflexes. La section transversale de la moelle au cou interromprait les seules fibres conscientes (centripètes et centrifuges), et laisserait intactes les fibres excito-motrices, centripètes et centrifuges. — Cette théorie est tout à fait abandonnée, pour plusieurs motifs, dont le principal est qu'il n'y a pas deux espèces de fibres centrifuges périphériques, destinées p. ex. à un seul muscle.

2^{me} SECTION. — MOELLE ALLONGÉE ET MESOCÉPHALE.

Au point de vue physiologique, il convient de considérer ensemble la moelle allongée, la protubérance, les pédoncules cérébraux, les tubercules quadrijumeaux, les couches optiques. Ce que nous savons du fonctionnement des couches optiques nous engage à les rattacher à ces parties plutôt qu'aux hémisphères, ce que du reste les anatomistes font depuis longtemps en se basant sur des considérations embryologiques. Nous appliquerons le nom de « mésocéphale » à l'ensemble de ces parties qui sont situées au-dessus de la moelle épinière, (moelle allongée, protubérance, pédoncules cérébraux, tubercules quadrijumeaux et couches optiques). — Enfin, au point de vue physiologique, le cervelet se rattache tout naturellement au mésocéphale.

Nous retrouvons dans ces parties (moelle allongée, protubérance, pédoncules cérébraux, tubercules quadrijumeaux, couches optiques) les propriétés fondamentales de la moelle épinière. Des innervations, les unes conscientes, les autres inconscientes, sont simplement conduites à travers ces organes : *rôle conducteur*. Il y a de plus à y considérer de nombreux centres pour des mouvements réflexes : *centres nerveux* de la moelle allongée et du mésocéphale.

L'expérimentation physiologique sur les parties en question est d'une difficulté extrême, parce que des éléments nerveux servant à des fonctions très-hétérogènes sont accumulés sur un petit espace, sans délimitation anatomique bien nette. La moindre blessure intéresse ordinairement plusieurs centres réflexes, puis des voies conductrices réflexes, tant descendantes que remontantes, et souvent encore des voies conductrices conscientes, provenant des hémisphères cérébraux. Les troubles observés après une opération ou une excitation en ces lieux sont donc ordinairement complexes, et leur analyse presque impossible.

Nous allons successivement considérer la moelle allongée et mésocéphale comme « conducteur » d'innervations conscientes, comme siège de « centres nerveux » et comme conducteur de réflexes.

Anatomie. — La moelle allongée et le mésocéphale sont une modification de l'extrémité supérieure de la moelle, avec complication plus grande des parties constituantes. A la suite de la déhiscence de la moelle au niveau du quatrième ventricule, la substance grise est rejetée à la surface dorsale, et la substance blanche constitue la partie ventrale du mésocéphale. Plus haut, la présence des tubercules quadrijumeaux referme le canal central, au niveau de l'aqueduc de Sylvius. En somme donc, la substance grise est reléguée en un *étage dorsal*, et la substance blanche en un *étage ventral*, du mésocéphale. Celle-là coiffe la substance blanche, d'où son nom « *de calotte* » de l'étage ventral. — Aujourd'hui, nous devons distinguer un troisième étage, composé lui aussi de fibres longitudinales, l'*étage intermédiaire*. Ce dernier renferme les conducteurs conscients centripètes, alors que l'étage ventral renferme les conducteurs conscients centrifuges.

ÉTAGE DORSAL. SUBSTANCE GRISE. — Le fait que la moelle allongée et le mésocéphale renferment de nombreux centres réflexes trouve son expression anatomique dans un *développement considérable de la substance grise*, et dans la *disposition réticulée* d'une grande partie de la substance blanche, dont la signification est la suivante. A l'exception des faisceaux pyramidaux de la moelle (qui se prolongent directement dans l'étage ventral), des cordons postérieurs (qui se prolongent indirectement dans

l'étage intermédiaire), du faisceau cérébelleux et du faisceau de Gowers, les faisceaux médullaires pénètrent dans l'étage dorsal, et s'y résolvent, depuis la moelle allongée, en un réseau des plus compliqués, parsemé de cellules. De longitudinales, les fibres deviennent transversales, s'éparpillent entre d'autres fibres longitudinales et transversales. Les centripètes se terminent par « articulation » contre des cellules d'autres neurones, cellules qui constituent des « centres réflexes » et dont les axones sont les voies centrifuges pour ces mêmes réflexes.

Dans le mésocéphale la substance grise est donc « réticulée », ou plutôt réticulée à un degré plus prononcé que celle de la substance grise de la moelle.

Le résultat global de cette disposition réticulée de l'étage supérieur, dit « réflexe » (MEYNER), est de mettre en un rapport physiologique des fibres venues d'endroits très divers. En vertu d'elle, un petit groupe de cellules nerveuses peut être l'aboutissant de fibres centripètes diverses, et il peut à son tour innerver une foule de muscles périphériques.

Par endroits cependant, on trouve dans la substance réticulée des faisceaux plus

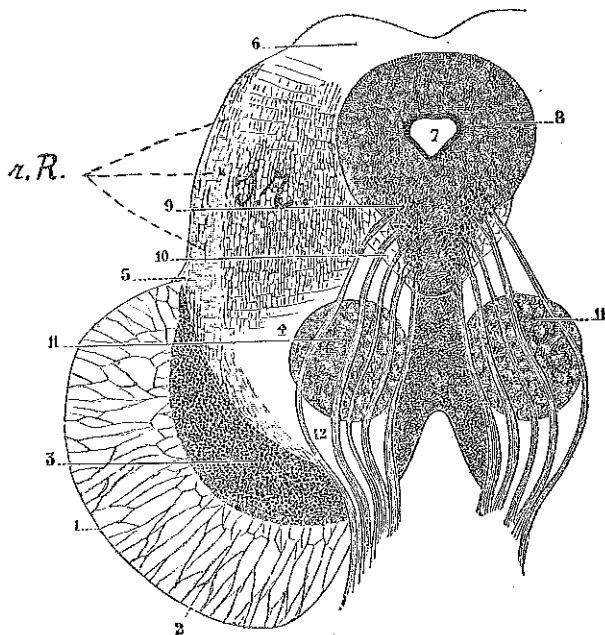


Fig. 192. — Coupe transversale à travers le mésocéphale, au niveau des tubercules quadrigémeaux (6) postérieurs. 7, canal central; 8, manteau de substance grise qui l'entoure, avec le noyau d'origine (9) du n. oculomoteur commun (12); s. r., substance réticulée de l'étage dorsal; r. R. couche du ruban de REIL ou étage intermédiaire; 10, faisceau-longitudinal postérieur; 11, noyau rouge du pédoncule cérébelleux supérieur; 3, substance noire de SOEMMERING; 1, 2, pied pédonculaire ou étage ventral (d'après TESTUT).

considérables de fibres longitudinales. Ce sont des fibres centrifuges et centripètes servant à des réflexes d'ordre supérieur. De ce nombre est notamment le faisceau *longitudinal postérieur* (10, fig. 192), situé dans toute l'étendue du mésocéphale au devant du noyau de substance grise moins riche en fibres myéliniques qui entoure le canal central. Ce faisceau est une grande voie réflexe, centripète et centrifuge, conduisant aux centres réflexes d'ordre supérieur, notamment aux tubercules quadrigémeaux, des fibres centripètes (ascendantes) venant (directement ou indirectement) des nerfs sensi-

bles les plus divers, et conduisant d'autre part des fibres centrifuges (descendantes) vers le bas du névraxe, qui s'articulent notamment avec les neurones moteurs périphériques (des nerfs cérébraux et des nerfs spinaux). La plus grande partie des fibres descendantes (motrices) sortent d'un noyau (un pour chaque côté) situé contre la ligne médiane en avant du noyau de l'oculomoteur commun, dans la couche optique. Vers le bas, le faisceau l. p. pénètre dans les divers cordons médullaires, surtout dans les faisceaux fondamentaux (réflexes aussi), et dans la substance gélatineuse de ROLANDO, par des fibres ascendantes, qui s'épuisent au niveau du noyau de l'oculomoteur commun (MEYNERT, MAYSER, VAN GEHUCHTEN, MAHAIM, CASAL).

Les noyaux d'origine des nerfs moteurs crâniens, situés dans l'étage dorsal, sont des amas plus denses de cellules, dont les axones constituent les fibres de ces nerfs; ils sont la prolongation des cornes antérieures de la moelle épinière.

Les prétendus *noyaux d'origine des nerfs crâniens sensibles* sont des endroits riches en cellules dans lesquels les fibres de ces nerfs se terminent et s'arborescent. En pénétrant dans la substance cérébrale, ces fibres (à l'exception de celles des n. optique et olfactif) se comportent en somme comme les fibres des racines spinales postérieures. Elles se bifurquent, une bifurcation étant ascendante, l'autre descendante (réflexe), les deux émettant de nombreuses collatérales. Dans les prétendus noyaux d'origine, elles s'articulent contre des cellules de neurones dont les uns vont vers la périphérie (voies réflexes), et dont les autres (conscients) remontent vers le cerveau, en se joignant au ruban de REIL (voir plus bas).

ÉTAGE VENTRAL DU MÉSOCÉPHALE, APPELÉ AUSSI PIED PÉDONCULAIRE. — Le pied du pédoncule cérébral (1, fig. 192) est constitué en majeure partie de fibres longitudinales ayant leurs cellules d'origine dans l'écorce cérébrale dite motrice. Ce sont les voies motrices corticales, conscientes, volontaires si l'on veut. Après lésion dans leur continuité, ou après destruction de leurs territoires corticaux d'origine, ces fibres subissent la dégénérescence secondaire descendante. Dans le pied pédonculaire, nous distinguons trois faisceaux de fibres.

1° Les trois cinquièmes moyens (2) fig. 193) sont les fibres pyramidales de la moelle, qui descendent dans la moelle. Leur origine corticale est la région rolandique, l'écorce motrice pour les extrémités (circonvolutions frontale et pariétale ascendante, et pied de la 3^{me} frontale).

2° Le cinquième interne (1) est composé de fibres absolument homologues aux f. pyramidales; seulement elles sont destinées aux noyaux d'origine des nerfs moteurs crâniens. Ce faisceau s'épuise donc dans le mésocéphale; ses fibres passent la ligne médiane et vont s'articuler avec les neurones moteurs des nerfs crâniens (n. oculomoteurs, facial, hypoglosse, etc.); elles proviennent des centres corticaux moteurs pour la face, la bouche.

3° Le cinquième externe (3) du pied pédonculaire est composé de fibres corticoprotubérantielles (DÉJÉRINE, FLECHSIG), issues de l'écorce rolandique et du lobe temporal, qui ne descendent pas plus bas que la protubérance. Elles s'arborescent contre les nombreuses cellules nerveuses qui parsèment dans la protubérance le pied pédonculaire, cellules dont les axones passent la ligne médiane, et par le bras cérébelleux moyen se rendent dans le cervelet. C'est là la voie motrice cérébelleuse des anatomistes.

ÉTAGE MOYEN. — Le ruban de REIL, fig. 192, r. R., composé de fibres sensiblement parallèles, constitue un étage plus ou moins moyen, intermédiaire entre les deux précédents. C'est la grande voie sensible, centrifète consciente, du mésocéphale. Vers le haut, ces fibres (ou les neurones qui les continuent) vont se terminer, s'arborescent, dans l'écorce cérébrale « tactile, » qui est précisément la même que l'écorce motrice pour les extrémités et la face (écorce rolandique, etc.). Toutes ces fibres sont ascendantes; leurs cellules sont vers le bas. De plus, la plupart se sont entrecroisées dans la couche interolivaire.

Dans sa partie ventrale, médiane, celle qui est intermédiaire entre l'étage dorsal et l'étage ventral (adossée à la substance noire de SOEMMERING (3, fig. 192), le ruban

de REIL est la continuation directe de la couche interolivaire, et par son intermédiaire, la continuation indirecte et croisée du cordon postérieur. Ces fibres subissent la dégénérescence secondaire ascendante à la suite de lésions des noyaux de la *clava*, intercalés dans les cordons postérieurs au niveau de la moelle allongée (HOMÉN, KAHLER et PICK, P. MEYER, DÉJERINE, etc.).

La partie latérale du ruban de REIL (fig. 193, r. R), — latérale par rapport à l'étage dorsal, mais dorsale par rapport à la partie précédente — conduit vers le cerveau les voies sensibles des nerfs crâniens (trijumeau, acoustique, etc.). Ce sont également des axones de neurones centraux, articulés avec des neurones

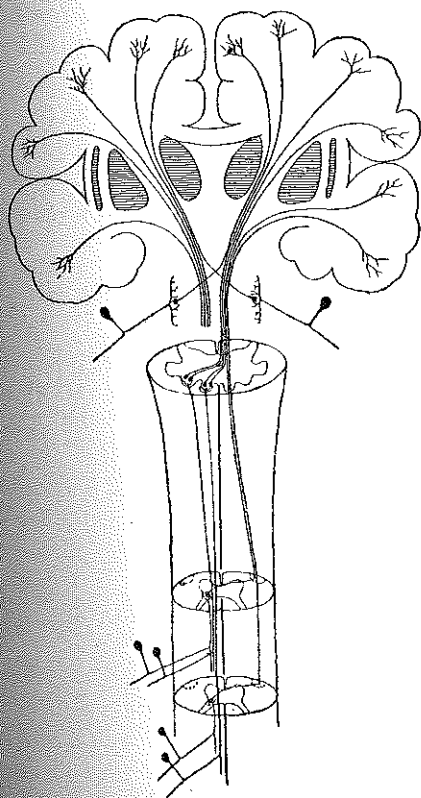


Fig. 193.

Schéma montrant la disposition et le mode de superposition des neurones sensitifs. Le neurone périphérique est toujours direct. Le neurone central est toujours croisé. (VAN GEHUCHTEN).

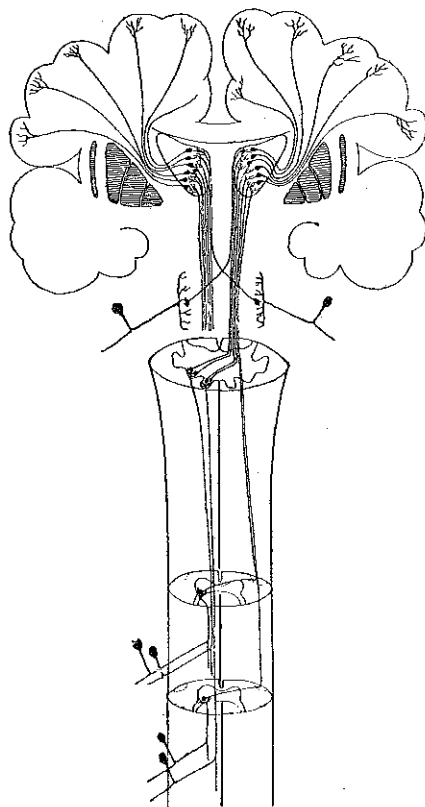


Fig. 194.

Schéma montrant la disposition et le mode de superposition des neurones de la voie sensitive tactile avec interruption de cette voie dans la couche optique. (VAN GEHUCHTEN).

périphériques dans les soi-disant noyaux d'origine des nerfs sensibles crâniens. Ces fibres sont donc homologues de celles qui constituent la partie ventrale du ruban de REIL. Comme celles-ci, elles se sont entrecroisées avant de se joindre au ruban de REIL.

Jusque tout récemment, on décrivait le faisceau médullaire de GOWERS comme se prolongeant supérieurement dans le faisceau de REIL et gagnant avec lui les

hémisphères cérébraux. Et comme à son origine médullaire il est composé surtout d'axones (de neurones centraux) dont les cellules se trouvent dans la moitié opposée de la moelle (fig. 182, p. 403), on tenait là une seconde voie sensible, hémisphérique, mais croisée déjà dans la moelle épinière, telle enfin que les données expérimentales (p. 410) semblaient l'exiger — alors que la voie sensible des cordons postérieurs ne s'entrecroise que dans la moelle allongée. Mais d'après les recherches récentes concordantes de LÖWENTHAL, AUERBACH, MOTT, PATRICK et HOCHÉ, le faisceau de GOWERS reste dans le mésocéphale indépendant du ruban de REIL, placé latéralement à ce dernier, et par le pédoncule cérébelleux supérieur se rend dans le cervelet. En réalité, il constitue une seconde partie du faisceau cérébelleux médullaire, ainsi que MEYNERT et d'autres l'avaient dit. — Nous avons ainsi une double voie centripète cérébelleuse, mi-partie réflexe, mi-partie consciente, ainsi que nous le verrons à propos du cervelet. Ajoutons toutefois que d'après VAN GEHUCHTEN, une partie du faisceau de GOWERS se rendrait dans l'hémisphère cérébral.

Tout le long du mésocéphale, les fibres du ruban de REIL émettent des collatérales (réflexes), en grand nombre surtout au niveau des tubercules 4-jumeaux, centres réflexes d'ordre supérieur. Le ruban passant dans le voisinage de ces centres, les collatérales en question n'ont pas un long chemin à parcourir pour arriver à destination. La portion latérale du ruban de REIL semble même se terminer en majeure partie dans les tubercules postérieurs : ce sont des fibres continuant les voies acoustiques.

En ce qui regarde les voies sensibles hémisphériques, une question beaucoup controversée est celle de savoir si les fibres du ruban de REIL sont toutes interrompues dans la couche optique, ou bien si une partie au moins d'entre elles gagnent directement leur aboutissant cortical, conformément au schéma de la fig. 193.

Il semble bien prouvé aujourd'hui (recherches de DÉJÉRINE, VON MONAKOW, MAHAIM, HÖSEL, etc.) qu'une partie au moins de ces fibres, sinon toutes, s'arborescent dans la couche optique (dans ses noyaux latéral et ventral), au contact de cellules dont les axones prolongent ces voies (à travers la couronne rayonnante notamment) jusque dans l'écorce cérébrale. La fig. 194 représente schématiquement ces fibres, en opposition avec le schéma de la fig. 193. D'ailleurs FLECHSIG, le défenseur de l'autre manière de voir, a fini par reconnaître qu'une partie au moins des fibres du ruban de REIL s'arborescent dans la couche optique.

LE MÉSOCÉPHALE COMME CONDUCTEUR DES INNERVATIONS

CONSCIENTES, CENTRIFUGES ET CENTRIPÈTES.

a) Pour ce qui est des *voies conscientes centrifuges, volontaires*, la section d'un pied pédonculaire paralyse complètement toute la moitié opposée du corps. La séparation des pyramides sur la ligne médiane et la section transversale d'une pyramide abaissent la motilité dans les deux moitiés du corps, sans la paralyser nulle part (SCHIFF, VULPIAN, PHILIPPEAUX, LABORDE, etc.).

L'anatomie, guidée par l'étude du développement et des dégénérescences consécutives à des lésions du système nerveux, nous a fourni des renseignements plus complets sur les voies conductrices volontaires dans le mésocéphale.

Celles qui descendent de l'écorce cérébrale « motrice » jusque dans la moelle épinière — fibres pyramidales issues de l'écorce cérébrale « motrice » —, passent par le tiers moyen de la capsule interne (voir plus loin « cerveau »), constituent la grosse part du pied pédonculaire, les deux tiers moyens (2, fig. 195), et dans les pyramides de la moelle allongée, la plupart s'entrecroisent et vont constituer le faisceau pyramidal (croisé) du cordon latéral; une plus petite par-

tie descend non croisée dans le cordon antérieur (faisceau pyramidal direct), et s'entrecroise le long de la moelle, en pénétrant dans la substance grise.

Les voies conscientes centrifuges des nerfs (moteurs) crâniens descendent de même de l'écorce « motrice » à travers le tiers moyen de la capsule interne, vont constituer le faisceau médian du pied pédonculaire (1, fig. 195), et vont se rendre (en se croisant) dans les noyaux d'origine des nerfs moteurs crâniens.

Le faisceau externe (3, fig. 195) du pied pédonculaire est composé de fibres descendant de l'écorce cérébrale (temporale et rolandique), qui dans la protubérance s'arborescent au contact de cellules nerveuses dont les axones passent la ligne médiane et se rendent dans l'hémisphère cérébelleux du côté opposé. Les anatomistes y voient une seconde voie motrice descendant du cerveau, mais détournée à travers le cervelet. Elle expliquerait le résultat différent (voir plus haut), selon qu'on sectionne les voies pyramidales au-dessus ou au-dessous de la protubérance.

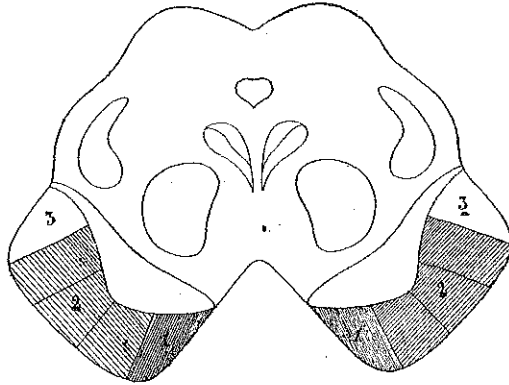


Fig. 195. — Constitution du pied pédonculaire.

b) Les *voies conscientes centripètes* (sensibles) sont dans le mésocéphale noyées dans la masse de l'étage dorsal, à l'abri de tout essai d'expérimentation. Signalons cependant que la section longitudinale, aussi bien que la section transversale du bulbe, affaiblit la sensibilité dans les deux moitiés du corps. La section transversale d'un pédoncule cérébral anesthésie la moitié opposée du corps. Les voies sensibles s'entrecroisent donc partiellement dans le mésocéphale, ce qui est d'accord avec l'anatomie.

C'est surtout l'anatomie et l'étude des dégénérescences consécutives aux lésions du système nerveux qui ont fini par faire quelque lumière ici. La grande voie mésocéphalique des innervations centripètes vers le cerveau est la conche du ruban de REIL (FLECHSIG, EDINGER, BEEHTEREW, MONAKOW, DÉJERINE, etc.). Ce faisceau de fibres (fig. 192, r. R. et les fig. 193 et 194), situé dans une position intermédiaire entre l'étage dorsal et le ventral, se dégage peu à peu de bas en haut à partir de la moelle allongée et du mésocéphale. Il recueille d'abord des voies sensibles croisées venues de la moelle épinière, des cordons postérieurs (interrompues dans les noyaux bulbaires du cordon de GOLL et du cordon de BURDACH). Il se renforce ensuite de fibres croisées venues des nerfs crâniens sensibles, du nerf acoustique, du n. trijumeau etc. C'est le grand collecteur des voies centripètes vers le cerveau. Son atrophie détermine une hémianesthésie, dans la moitié opposée du corps (DÉJERINE, etc.). Vers le haut, ces faisceaux passent, a) les uns — voies acoustiques — (portion latérale) à travers les tubercules 4jumeaux postérieurs, puis par les bras conjonctifs et la partie

postérieure de la capsule interne, dans l'écorce cérébrale; *b*) les autres (portion ventrale) gagnent la couche optique, où elles s'arborisent en partie au moins; puis leurs continuations gagnent l'écorce cérébrale tactile, à travers la partie postérieure de la capsule interne.

CENTRES RÉFLEXES ET AUTOMATIQUES DANS LA MOELLE ALLONGÉE ET DANS LE MÉSOCÉPHALE.

La moelle allongée et le mésocéphale renferment d'abord des CENTRES RÉFLEXES ÉLÉMENTAIRES, D'ORDRE INFÉRIEUR, dans les noyaux d'origine des nerfs moteurs crâniens.

Une importance très-grande doit être attachée AUX CENTRES RÉFLEXES D'ORDRE SUPÉRIEUR, présidant à des mouvements réflexes compliqués, et ayant sous leur dépendance les centres réflexes élémentaires, tant mésocéphaliques que spinaux. En nombre considérable, ils président aux fonctions les plus importantes de la vie animale. — Nous savons déjà que chez les mammifères, pour peu qu'un acte réflexe dans les extrémités (vie de relation) soit compliqué et coordonné, il suppose l'intervention de la moelle allongée ou du mésocéphale; c'est-à-dire que le centre supérieur de ce réflexe se trouve en ces endroits. D'un autre côté, les mouvements réflexes si importants dans les organes viscéraux (de la vie de nutrition), ont à peu près tous des centres dominants dans ces mêmes régions. — Plusieurs de ces centres réflexes agissent aussi en l'absence de toute excitation venant de la périphérie; on les dit *centres automatiques*, ou plutôt réflexes et automatiques, car tous peuvent être activés par des influences nerveuses centripètes. Ces centres automatiques peuvent agir d'une manière continue, *tonique*, ou bien avec des intermittences, ordinairement régulières, c'est-à-dire d'une manière *rythmique*. Nous envisagerons *l'automatisme*, tant *tonique* que *rythmique*, à propos des cas en particulier.

Ces centres d'ordre supérieur ne sont pas parfaitement délimités, à cause de la grande complication des parties auxquelles l'expérimentation doit s'adresser. Le plus souvent nous devons nous borner à dire que l'action centrale en question se passe entre telles limites du système nerveux central.

I. Centres mésocéphaliques réflexes (et automatiques) pour les organes viscéraux. — 1° *Centre respiratoire*. Il est *réflexe*, *automatique* et *rythmique* (voyez page 172 et suivantes). Après section des deux nerfs pneumogastriques au haut du cou, toutes les fibres centripètes venant des poumons, des bronches et du larynx sont coupées, et néanmoins les mouvements respiratoires continuent encore, avec un rythme légèrement altéré, mais régulier. On a coupé de plus la plupart des autres nerfs centripètes sans arrêter l'innervation rythmique des muscles respiratoires. Déjà LEGALLOIS avait reconnu que le centre respiratoire qui agit ainsi doit se trouver dans la moelle allongée. Il trouva que si on détache la moelle allongée des parties situées au devant d'elle (vers le cerveau), les mouvements respiratoires continuent à se produire dans le tronc, et que la séparation de la moelle allongée d'avec la moelle proprement dite laisse persister les mouvements respiratoires de la face.

FLOURENS, en allant à la recherche de ce centre (à la suite de GALIEN et

de LAGALLOIS), découvrit que la blessure bilatérale d'une partie bien déterminée du quatrième ventricule (de la substance réticulée de l'étage dorsal), dans le voisinage du noyau d'origine du nerf vague, contre la ligne médiane, à quelques lignes au-dessus du noyau d'origine du n. glosso-pharyngien, foudroie l'animal à sang chaud, en arrêtant brusquement tout mouvement respiratoire, de manière à produire l'asphyxie rapide (« *neud vital* » de FLOURENS).

Le centre respiratoire de la moelle allongée est donc automatique; il innerve les mouvements respiratoires sans qu'il soit sollicité par d'autres parties du système nerveux. Mais en réalité, il est continuellement influencé par toutes sortes d'innervations qui y aboutissent. C'est ainsi que les centres psychiques exercent une influence sur lui: nous pouvons à volonté suspendre ou précipiter la respiration, mais seulement dans une certaine mesure. Il est de plus un centre réflexe: les excitations des nerfs pneumogastrique, trijumeau, optique, acoustique, et des nerfs sensibles de la peau, se réfléchissent par son intermédiaire sur les muscles de la respiration, et règlent continuellement les innervations que le centre à lui seul produirait. Certains de ces réflexes exercent même une véritable influence d'arrêt: le nerf trijumeau, excité dans le nez, suspend la respiration. Nous renvoyons aux pages 173 et suivantes pour de plus amples détails sur ces réflexes respiratoires.

La question de l'AUTOMATISME DE LA MOELLE se présente pour la première fois à propos du centre respiratoire. Ce centre innerve donc encore régulièrement les muscles de la respiration sans l'intervention des nerfs centripètes, après section du pneumogastrique et de presque tous les nerfs centripètes, notamment après une double section de la moelle, l'une au-dessus du centre respiratoire, l'autre en dessous de l'émission des nerfs respiratoires centrifuges. Sans être sollicité par des influences extérieures, il lance vers la périphérie des innervations motrices (voyez toutefois à la page 175 les réserves faites par MARCKWALD et SCHPILOFF).

Si nous allons au fond des choses, cet « automatisme » se rapproche singulièrement des réflexes proprement dits. En précipitant la ventilation pulmonaire artificielle, nous enlevons presque tout l'anhydride carbonique au sang, et nous saturons d'oxygène; le sang qui retourne par les veines est encore rouge, artériel. Dans ces circonstances, le centre respiratoire n'agit plus, il y a *apnée* (p. 178). C'est donc l'absence relative de l'oxygène et la présence en une certaine proportion de CO_2 dans le centre respiratoire, dans ses liquides interstitiels, qui en sollicite l'activité. Généralement, les centres ne sont excités que par une innervation amenée par une fibre nerveuse. Ici l'excitation est produite par une certaine composition chimique des liquides nourriciers lymphatiques qui baignent les cellules nerveuses. Il est clair qu'au point de vue de la vie cellulaire, ces liquides interstitiels sont quelque chose d'extérieur à la cellule nerveuse, au même titre que l'état fonctionnel d'une fibre nerveuse affectant avec elle un rapport de contiguïté. — Il y a d'ailleurs de nombreux exemples de ce genre. Tous les centres réflexes de la moelle allongée et du mésocéphale, et même ceux de la moelle épinière, peuvent être excités si le sang devient brusquement veineux, ou bien si la circulation est brusquement supprimée (convulsions générales dans ces circonstances; voyez page 177); c'est surtout le cas pour les centres vaso-moteurs. Les centres sécrétoires, pour la sueur, logés dans la moelle et dans la moelle allongée, entrent en activité lorsque la température du sang s'élève. Nous savons que l'excitabilité des nerfs augmente quand leur nutrition normale est arrêtée brusquement, et qu'ensuite seulement elle diminue et disparaît. Cette propriété paraît être générale pour tout le système nerveux. Nous savons « qu'excitabilité augmentée » est synonyme d'« excitation faible », mais continue.

Quant à la question de savoir pourquoi le centre respiratoire n'envoie des innervations centrifuges qu'avec intermittence, nous en sommes réduits à cet égard à des hypothèses trop vagues pour être exposées ici. La périodicité de l'activité, le rythme, paraît propre à un grand nombre d'organes nerveux (centres nerveux) et musculaires (pointe du cœur, uretère, etc.).

La section transversale d'un cordon latéral de la moelle au cou supprime les mouvements respiratoires de ce seul côté (SCHIFF). Après la division de la moelle allongée suivant la ligne médiane, les mouvements respiratoires continuent d'une manière synchrones; le synchronisme disparaît si on coupe un nerf vague (suppression de l'influence centripète qu'exerce le nerf vague sur le centre respiratoire). On suppose donc en ces lieux un centre respiratoire double, les deux moitiés étant reliées fonctionnellement. Cependant, après section sagittale de la moelle allongée sur la ligne médiane, une excitation d'un seul nerf trijumeau dans le nez influence (dans le sens de l'arrêt) les deux côtés respiratoires.

CHRISTIANI signale dans le plancher du 3^{me} ventricule un centre inspiratoire, par lequel les excitations des nerfs optique et acoustique se réfléchissent sur les muscles respiratoires. Après extirpation de ce centre (suppression des réflexes inspiratoires provoqués par les nerfs optique et acoustique), on peut démontrer dans les tubercules quadrijumeaux antérieurs un centre expiratoire. Enfin, les tubercules quadrijumeaux postérieurs renferment une partie qui joue le rôle de centre inspiratoire (MARTIN et BOOKER). — Tous ces faits ont plus ou moins ébranlé l'opinion suivant laquelle il y aurait dans la moelle allongée un centre respiratoire unique. LÉON FREDERICQ a encore démontré que l'empoisonnement par le chloral supprime les réflexes inspiratoires, et ne laisse persister que les réflexes expiratoires. Il semble donc que dans tous les cas il faudrait admettre un (ou plusieurs) centre expiratoire distinct du (ou de plusieurs) centre inspiratoire; le chloral paralyserait seulement le dernier. La section pratiquée par FLOURENS intéresserait un carrefour par lequel passent les fibres provenant de diverses parties du système nerveux, et qui toutes contribuent à innover les mouvements respiratoires.

On a démontré (P. ROKITANSKY, SCHROFF, LANGENDORFF, WERTHEIMER) qu'après section de la moelle cervicale contre la moelle allongée, l'animal peut encore exécuter quelques mouvements respiratoires rythmiques, soit spontanément, soit par action réflexe, après une excitation de la peau. Cela s'observe surtout chez des animaux nouveaux-nés empoisonnés par la strychnine. Le (ou les) centre dans la moelle allongée est donc d'ordre supérieur; il a sous sa dépendance des centres respiratoires élémentaires, situés dans la moelle épinière, et représentés par les noyaux d'origine des nerfs respiratoires centrifuges. Normalement, ces centres élémentaires n'agissent guère que s'ils sont sollicités par celui de la moelle allongée.

2^o *Centre vaso-moteur.* Voyez première partie, pages 126 et suivantes. Le centre d'ordre supérieur (un vaso-constricteur et un vaso-dilatateur), situé dans le mésocéphale, en arrière des tubercules quadrijumeaux (OWSJANIKOW), règle l'activité des centres d'ordre inférieur échelonnés dans la moelle épinière. Il est lui-même influencé par le cerveau. Le centre vaso-constricteur est tonique, c'est-à-dire innerve d'une manière continue les nerfs vaso-constricteurs. Cette activité tonique est en partie de nature réflexe, en partie automatique, au même titre que celle du centre respiratoire : la vénosité du sang et l'absence de sang l'excitent fortement.

Les fibres centrifuges qui en partent passent dès leur origine la ligne médiane, et descendent par le cordon latéral du côté opposé (LUDWIG et THURY).

3^o *Centres cardiaques* de la moelle allongée (voyez pages 122 et suiv.). Le cœur a un centre automatique dans sa substance même. Ceux qui sont situés

dans la moelle allongée (noyaux d'origine du n. vago-spinal et des n. accélérateurs du cœur) semblent n'agir d'ordinaire sur le cœur que par action réflexe.

4° La piqûre diabétique (voir page 271) ne doit pas être interprétée dans le sens d'un centre pour la formation du sucre dans le foie; l'effet de cette piqûre est probablement dû à ce qu'on détruit un centre vaso-constricteur du foie, ou plutôt à ce qu'on excite un centre vaso-dilatateur, car l'effet de la piqûre se dissipe en quelques heures.

5° Un centre d'ordre supérieur pour la sécrétion de la sueur paraît exister dans la moelle allongée; il a sous sa dépendance les centres sudoripares d'ordre inférieur, situés dans la moelle épinière (sueur du tronc et des extrémités) et dans le mésocéphale (sueur de la tête). Il est activé directement par la nicotine, le camphre, l'acétate d'ammoniaque, par une augmentation de la température du sang, etc. La muscarine l'excite aussi, mais elle agit plus fortement sur les appareils sécréteurs périphériques. — Des centres analogues existent dans la moelle allongée pour la sécrétion de la salive et des larmes.

6° La moelle allongée et le mésocéphale renferment des centres pour l'éternuement, la toux, la succion, la mastication, le vomissement et la déglutition.

Des centres élémentaires pour la contraction de chaque muscle pharyngien sont donnés dans les noyaux d'origine du nerf vago-spinal et du grand sympathique. Les nerfs sensibles de ces muscles étant (par exception) distincts de leurs nerfs moteurs, CHAUVÉAU a pu démontrer ici un exemple de réflexe absolument élémentaire: l'excitation faible d'un de ces nerfs sensibles provoque d'abord une contraction du seul muscle correspondant; si on renforce l'excitation, on voit entrer en action les autres muscles du pharynx, et même ceux des extrémités. — La déglutition pharyngée dans son ensemble suppose l'existence d'un centre d'ordre supérieur, situé vers le même niveau, mais comprenant notamment les noyaux d'origine des nerfs vagues. — La déglutition normale est bilatérale, tandis que le réflexe élémentaire peut se borner à un seul côté.

La déglutition n'est volontaire que dans son premier temps, celui qui se passe dans la bouche (DONDERS). La constriction du pharynx et de l'œsophage est un acte réflexe, qui ne suit le premier temps que si ce dernier amène dans l'isthme du gosier un corps quelconque, bol alimentaire, ou un liquide comme la salive. Nous pouvons exécuter le premier temps à volonté et à vide aussi souvent que nous le voulons. Mais après 3-5 déglutitions successives à vide, il ne reste plus dans la bouche suffisamment de salive pour exciter la muqueuse de l'isthme du gosier; alors le second temps ne suit plus le premier. On supprime de même le second acte, réflexe, de la déglutition, on le rend impossible, en insensibilisant le gosier par la cocaïne. Les otiatristes font avaler un peu d'eau chaque fois qu'ils veulent ouvrir le pavillon de la trompe d'Eustache par une déglutition pharyngienne. — Le mouvement péristaltique qui se propage le long de l'œsophage jusque dans l'estomac ne se transmet pas par continuité à travers la paroi de l'œsophage. Si, sur l'animal vivant, on divise ce tube transversalement en plusieurs sections, ceux-ci se contractent régulièrement de haut en bas, dans leur succession normale. Une excitation centripète part donc de l'isthme du gosier probablement (nerfs glossopharyngien et vague), et va activer le centre de la déglutition dans la moelle allongée; ce dernier innerve successivement et dans un ordre déterminé, les diverses fibres musculaires de l'œsophage. — Le mécanisme nerveux de la déglutition a été récemment bien étudié par KRONCKER et ses élèves FALK et MELTZER (voyez aussi les pages 251 et 252).

II. Centres mésocéphaliques pour les innervations réflexes dans le domaine des muscles de la vie de relation. — Le mésocéphale,

compris dans l'extension que nous lui avons donnée (protubérance, pédoncules cérébraux, tubercules quadrijumeaux, couches optiques, cervelet), préside à des innervations réflexes très importantes dans le domaine des muscles de la vie de relation. Quelques uns de ces réflexes, avons nous dit, sont très simples, élémentaires; leurs centres sont constitués par des parties de substance grise très restreinte, p. ex. le noyau d'origine d'un nerf moteur de l'œil, celui du facial etc. D'autres innervations de ce genre exigent le concours harmonique de la plupart des parties du mésocéphale. Ces derniers réflexes, souvent très compliqués, s'exécutent encore après enlèvement des hémisphères cérébraux (organe de la conscience), c'est-à-dire en qualité de réflexes véritables. Les uns sont exclusivement réflexes; les autres peuvent être innervés par la volonté, ou bien la volonté peut les modifier, les modérer ou même les enrayer. Dans leur ensemble ils ont pour résultat l'équilibration du corps dans la station, dans la marche etc., et la coordination de tous les mouvements dits volontaires des extrémités, etc.

1° REFLEXES OCULAIRES. a) *Réflexe pupillaire* à la lumière, exclusivement réflexe et élémentaire (voir plus loin, tubercules quadrijumeaux).

b) *Le clignotement*. Une excitation des fibres centripètes du nerf trijumeau, terminées dans la cornée, la conjonctive et la peau des environs de l'œil, se réfléchit sur le nerf facial. C'est un second exemple de réflexe élémentaire, dont le centre (le noyau du facial) est dans le mésocéphale. Il est toujours bilatéral. La volonté peut innerver ce mouvement, même d'un seul côté.

c) *Mouvements de l'œil*. Voyez plus loin tubercules quadrijumeaux.

2° **Coordination des mouvements des extrémités et de tout le corps.** — Un animal privé des hémisphères cérébraux (organe de la conscience) se tient en équilibre sur les pieds; couché sur le dos, il se redresse prestement; excité, il marche, vole etc. Mais en l'examinant de plus près, on reconnaît que ces mouvements ne s'exécutent ni dans les mêmes circonstances, ni de la même manière que chez l'animal intact.

Ils ne s'exécutent plus dans les mêmes circonstances. Généralement, l'animal privé de ses hémisphères ne se meut que s'il lui arrive des excitations de la périphérie: excitation d'un nerf sensible périphérique, pincement, par dessiccation d'une partie du corps, par la fatigue due à la station etc., ou bien s'il est poussé par un besoin naturel, faim, soif (excitation de nerfs viscéraux). Il ne se meut plus dans les circonstances où normalement il est poussé par une activité hémisphérique. C'est ainsi qu'il n'est plus mis en mouvement par la vue, ou plutôt par la reconnaissance visuelle de son maître, d'animaux de son espèce, du réservoir de son manger, du fouet connu, etc, toutes conditions qui supposent une activité psychique, la représentation psychique d'un objet ou d'un être, la reconnaissance ou la mémoire. Un tel animal est une machine réflexe très compliquée, n'agissant que sous l'influence d'excitations périphériques diverses; les excitations volontaires, hémisphériques, de ces mêmes mouvements et actions lui ont été enlevées avec les hémisphères cérébraux.

Ils n'exécutent plus ces mouvements de la même manière. — La fine graduation des mouvements en vue d'un but à atteindre, au milieu des circonstances extérieures infiniment variées, fait défaut en grande partie, en tant que

l'exécution de ces mouvements suppose l'intervention consciente de sensations. Toutefois, beaucoup d'innervations centripètes continuent à régler ces mouvements d'une manière inconsciente. De ce nombre sont notamment celles du sens de l'équilibre, fournies par le vestibule de l'oreille. Leur intervention est en somme intacte : couché sur le dos, l'animal se redresse, se tient en équilibre. Les sensations profondes des membres sont en partie au moins dans le même cas. Mais la coordination plus exacte de ces mouvements, en tant qu'elle dépend p. ex. des sensations tactiles (et en général des sensations conscientes), semble faire défaut en grande partie. Poussé par la faim, l'animal mutilé se meut, paraît chercher, pousse la bouche en avant, vers la terre ; mais il ne parvient pas à saisir convenablement son manger ni à le manier dans la bouche. Un corps poussé dans la gorge est avalé, la déglutition pharyngée, purement réflexe, étant conservée. — L'animal mutilé ne semble plus faire les distinctions gustatives (celles-ci n'interviennent dans les mouvements volontaires qu'en passant par les hémisphères). Il évite des obstacles, mais d'une manière maladroite (perte de la mémoire tactile) etc., etc.

Toute trace de mémoire semble avoir disparue avec les hémisphères cérébraux.

Les mouvements (tours d'adresse, etc.) qui sont le résultat de l'éducation disparaissent totalement avec les hémisphères. Le chien habitué à donner la patte etc., ne le fait plus. — Chez l'homme, toutes les actions qui sont le résultat de l'éducation, disparaissent à la suite de certaines lésions hémisphériques.

Les excitations des nerfs des organes des sens supérieurs, vue, ouïe etc. passent en majeure partie par les centres psychiques. Leur intervention dans les mouvements volontaires se perd presque complètement avec les hémisphères cérébraux. Toutefois sous ce rapport il y a des différences notables du haut vers le bas de l'échelle des vertébrés. Le mammifère ne semble plus « voir » après l'extirpation des hémisphères cérébraux, tandis que le réflexe pupillaire sous l'influence d'une excitation de la rétine persiste. Le pigeon écervelé au contraire évite, en volant, des obstacles par la vue. Il réagit lorsqu'on produit un bruit très fort. La grenouille écervelée, en sautant, évite des obstacles. Il est plus que douteux que ces animaux mutilés aient encore des sensations visuelles. Nous devons nous figurer que les excitations du nerf optique régissent les mouvements de leur corps sans passer par l'écorce cérébrale, à la manière des réflexes, à peu près comme chez nous les innervations du sens de l'équilibre régissent ces mêmes mouvements.

Dans l'évolution phylogénétique, les hémisphères cérébraux sont des organes cérébraux développés en dernier lieu. Ils sont le résultat d'une plus grande spécialisation dans les fonctions nerveuses centrales. La conscience, à l'origine obtuse et plus ou moins répandue dans tout le système nerveux central, s'est localisée de plus en plus dans les hémisphères cérébraux. Les fonctions nerveuses qui s'exécutent de préférence dans le milieu interne de notre corps, dans des conditions simples et peu variables, à l'abri des conditions extérieures, par ex. les contractions du cœur, les mouvements dans les vaisseaux, et en général dans les organes viscéraux, restent plus ou moins soustraits à l'organe de la conscience ; tandis que les mouvements produits par les muscles de la vie de relation, dont l'exécution suppose l'intervention incessante de renseignements multiples venus de la périphérie, sont plus ou moins influencés par cet organe, phylogénétiquement nouveau. Après enlèvement des hémisphères cérébraux, ces mouvements continuent, il est vrai, à s'exécuter par les centres moteurs primordiaux ; mais leur coordination plus exacte (d'autant plus compliquée que l'animal est plus élevé dans l'échelle) est pour une part le fait des hémisphères cérébraux. — La

conscience, en même temps qu'elle s'est développée, spécialisée, est devenue l'apanage exclusif de cet organe central, phylogénétiquement venu en dernier lieu.

D'ailleurs à la naissance, beaucoup de vertébrés, y compris l'homme, sont à peu près dans le cas de l'animal écervelé. Au moins les fibres motrices des hémisphères ne sont pas encore myélinisées, et ne fonctionnent pas : les hémisphères n'interviennent guère dans les mouvements exécutés à ce moment.

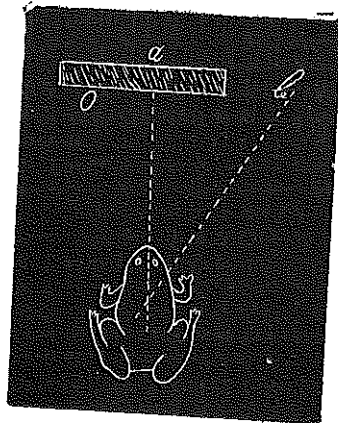


Fig. 196.

Vers le bas de l'échelle animale, certains mouvements incombent plus exclusivement que chez les vertébrés supérieurs aux centres mésocéphaliques. Plus on descend dans l'échelle, et moins sont apparentes les conséquences de l'ablation des deux hémisphères cérébraux. Ceux-ci du reste, font en réalité défaut chez les poissons, et sont encore rudimentaires chez les Batraciens.

Une grenouille sans hémisphères cérébraux

et au repos ressemble à s'y méprendre à l'animal sain. Mais elle ne saisit plus de proie, et mourrait de faim si on ne lui mettait les aliments dans la gorge. On peut la tenir ainsi en vie pendant une et même deux années. Elle reste sur place, à moins qu'on ne l'excite; dans ce cas elle saute, puis reste de nouveau en repos. Mise sur une table, elle s'en va quelquefois après un certain temps : la dessiccation de la peau est ici pro-

bablement l'excitant extérieur. Mise sur le dos, elle se retourne lestement; dans l'eau, elle nage régulièrement jusqu'à ce qu'elle butte contre un corps résistant, auquel elle s'accroche, puis reste au repos. Excitée, la grenouille saute généralement droit devant elle; mais si on la place devant un obstacle *a*, fig. 196, elle l'évite ordinairement en passant à droite ou à gauche, par exemple dans la direction *b* (GOLTZ).

L'observation de grenouilles auxquelles on a enlevé des parties de plus en plus déclives du mésocéphale et de la moelle allongée permet de déterminer plus ou moins

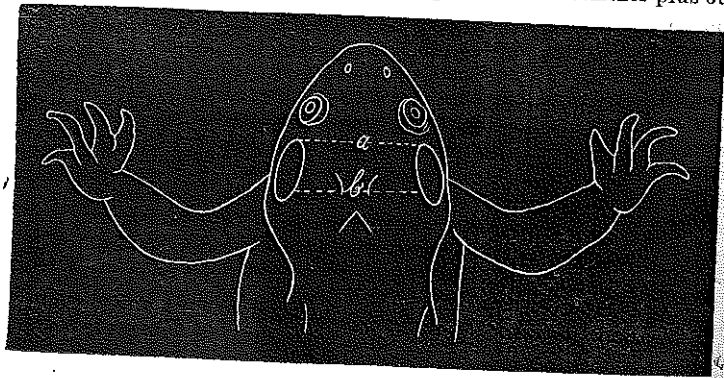


Fig. 197.

la valeur relative de ces parties comme centres nerveux. Les résultats ainsi obtenus ne sauraient toutefois être appliqués d'une façon absolue aux mammifères supérieurs. — Pour ce qui est des modes opératoires, on peut ouvrir le crâne et enlever les parties. On peut se contenter aussi de pratiquer des sections transversales à travers les téguments et les os. Une incision *a*, au niveau des bords antérieurs des deux tympons (fig. 197), sépare les hémisphères cérébraux (fig. 198, Hc). Un peu plus

en arrière (b fig. 197) elle sépare en outre les lobes optiques (*L. opt.* fig. 198) et les couches optiques rudimentaires. Plus en arrière encore, au niveau d'une ligne transversale qui joint les bords postérieurs des deux tympans (fig. 194), l'incision sépare la moelle allongée de la moelle épinière.

— Après résection des hémisphères, tous les réflexes s'exécutent facilement: en temps de frai, le mâle embrasse la femelle avec persistance; l'animal fait entendre un coassement réflexe chaque fois qu'on lui tiraille la peau du dos. La grenouille exécute même des mouvements coordonnés qu'elle ne semble guère avoir exécutés à l'état normal, car mise sur la main qu'on retourne doucement, elle grimpe avec une certaine agilité d'un côté sur l'autre. La main exécute-t-elle un mouvement plus brusque, ou la voit sauter comme un animal intact. L'expérience est assez remarquable si au lieu de la main, on tourne (dans le sens des flèches, fig. 199) une planche supportant l'animal; ce dernier exécute alors les exercices acrobatiques représentés d'après GOLTZ dans la fig. 199.

Enlevons quelque chose de plus, c'est-à-dire les lobes optiques. La grenouille se tient encore parfaitement sur ses pattes, se redresse si on la place sur le dos; excitée, elle ne saute plus, mais rampe comme un crapaud; elle n'essaye plus de passer d'un côté sur l'autre de la main qu'on tourne, mais tombe lourdement à terre. — Si nous enlevons encore la moelle allongée et le cervelet, l'animal ne se redresse plus quand on le couche sur le dos, ne se déplace plus quand on l'excite; mais il donne à tous ses membres la position ramassée qu'on connaît à une grenouille intacte, et dont nous avons parlé à propos du tonus musculaire, à la page 423. En temps de frai, le tronc embrasse toujours la femelle ou le doigt qu'on lui présente; ce dernier réflexe se produit même dans un segment composé seulement des membres antérieurs (et de la moelle correspondante).

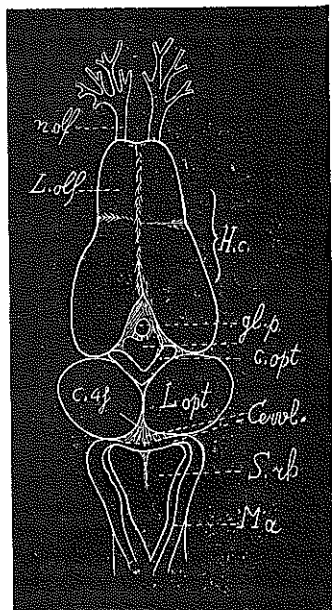


Fig. 198. — Système nerveux central de la grenouille. *n. olf.*, nerf olfactif; *L. olf.*, lobe olfactif; *H. c.*, hémisphères cérébraux; *gl. p.*, glande pinéale; *C. opt.*, couches optiques; *L. opt.*, lobes optiques (tubercules quadrijumeaux); *Cerul.*, cervelet; *S. rh.*, sinus rhomboïdal (1^{re} ventricule); *M. a.*, moelle allongée.

Un pigeon ou une poule privée de ses hémisphères cérébraux, avec conservation du mésocéphale, y compris les lobes optiques (tubercules quadrijumeaux), se comporte à peu près comme une grenouille dans les mêmes circonstances. C'est du reste une opération que ces animaux supportent remarquablement bien. Le pigeon se tient droit sur les jambes, fait quelques pas, puis reste immobile, la tête retirée ou même cachée sous les ailes; souvent il fait la toilette de son plumage. Après des heures de repos, quelquefois en apparence spontanément, ou quand un bruit se produit, et surtout quand il a été touché, il se remet à marcher, souvent comme s'il voulait se sauver. Jeté en l'air, il s'envole au loin comme un pigeon normal, évite des obstacles en volant, et se pose avec précaution sur le bord saillant d'une table ou d'un banc. Mais il ne descend jamais d'une chaise; en tombant, il bat bien un peu des ailes, puis tombe par terre; il reste sur le doigt comme un faucon dressé, ne craignant plus les chiens, etc. Quelquefois il piquotte comme s'il voulait manger, mais il mourrait de faim à côté de sa nourriture. Il avale tout ce qu'on lui met dans la bouche, et peut ainsi être conservé en vie pendant des mois et même pendant une année. — Si par

hasard on a enlevé aussi les lobes optiques, l'animal ne se tient plus en équilibre, ne sait plus voler, bat tout au plus avec les ailes si on le jette en l'air, et meurt dans les premiers jours.

L'ablation des hémisphères cérébraux est peu praticable chez les mammifères adultes; la plupart du temps ils meurent aussitôt, probablement à la suite de fortes hémorragies. On a cependant réussi (GOLTZ) dans cette tentative,

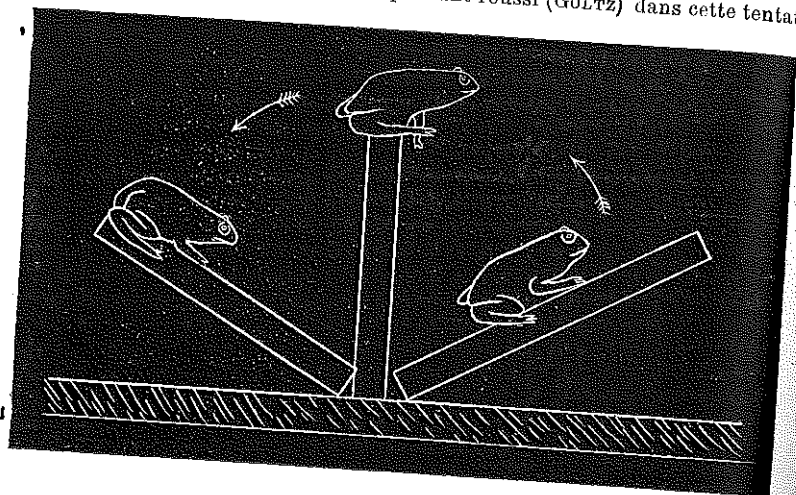


Fig. 199.

en faisant l'opération en plusieurs temps, successivement, chaque fois après guérison de la première intervention. Les animaux se comportent à peu près comme les animaux sans cerveau.

Le chien de GOLTZ, privé de la presque totalité de ses hémisphères, semblait privé de mémoire, et était incapable de rechercher les objets nécessaires à ses besoins. Mais il se tenait debout et marchait. Il réagissait aux excitations du dehors (pression, lumière, bruit) comme un chien normal. Soulevé brusquement du sol, il se mettait en rage, criait et essayait de mordre. Quand il était privé de nourriture, tout son corps était agité. Une fois la faim satisfaite, il se calmait. — C'est en somme l'état dans lequel se trouve l'enfant nouveau-né, dont les hémisphères (à fibres non myélinisées) ne fonctionnent pas encore.

On a cherché aussi à pénétrer la signification fonctionnelle des diverses parties du mésocéphale en les excitant isolément, et en les extirpant sans toucher aux autres parties de l'encéphale. Nous allons énumérer pour chacun de ces organes les résultats obtenus de cette manière. En général, les symptômes observés dans ces circonstances sont complexes et difficiles à interpréter. Ils sont le résultat de phénomènes paralytiques (dus à l'enlèvement de certaines parties) et irritatifs (traumatiques), les premiers étant plus ou moins permanents, les derniers passagers. Toutefois, le fait d'être passager ne prouve pas toujours qu'un symptôme est de nature irritative. Particulièrement une paralysie motrice, due à l'enlèvement ou à la section d'une partie, peut disparaître parce que d'autres parties centrales peuvent, après quelque temps, suppléer plus ou moins celles qui font défaut.

Cette activité vicariante, nous la trouverons très développée dans les hémisphères cérébraux.

Des symptômes observés ainsi sont les suivants :

1° *Des paralysies motrices.* Elles sont rarement complètes. Une contraction musculaire ne se produit plus dans une certaine combinaison, parce que l'organe central réflexe ou les conducteurs centripètes qui l'excitent ont été détruits. Mais le même muscle peut encore se contracter dans d'autres combinaisons, sous l'influence d'autres centres réflexes, ou par une excitation volontaire, venue de l'écorce cérébrale. Cette particularité est précisément inhérente à la notion des centres réflexes d'ordre supérieur, ayant sous leur hégémonie les centres d'ordre inférieur, élémentaires.

2° *Des anesthésies,* ou paralysies sensibles. L'analyse des sensations étant difficile chez les animaux, on conçoit l'obscurité qui doit régner à cet égard. De plus, selon toutes les apparences, une excitation d'une fibre centripète se subdivise dans le mésocéphale : en partie elle est lancée dans une voie consciente, allant vers l'écorce cérébrale, en partie elle est déviée (par le système des fibres collatérales) vers des centres réflexes : l'un de ces effets de la même excitation peut être aboli, alors que l'autre persiste.

Voilà pour les phénomènes paralytiques. Les phénomènes d'excitation traumatique sont les suivants.

5° *De la douleur :* cris de l'animal, mouvements.

4° *Des contractures,* toujours passagères. Elles résultent de l'excitation d'éléments centripètes, rarement d'éléments centrifuges.

5° *Mouvements forcés,* l'animal voulant mouvoir son corps ou ses membres se déplace toujours dans le même sens, à l'instar d'une machine déclanchée. Ils semblent résulter de l'excitation traumatique, et sont passagers et variables.

Cervelet. — *Anatomie.* — D'une manière générale, le cervelet est une masse volumineuse de substance grise, dans laquelle se rendent de nombreuses fibres centripètes (par rapport au cervelet) et dont partent de nombreuses fibres centrifuges. Le système des cellules nerveuses y est extrêmement développé, tant pour ce qui regarde leur quantité que pour la complication des cellules en particulier. Elles reproduisent du reste les deux types distingués dans la moelle épinière. Les unes ont un axone très long, qui sort de l'organe par les masses blanches émergentes. Les autres ont des axones plus ou moins courts, qui se ramifient encore dans le cervelet : cellules d'association, mettant en rapport des innervations très nombreuses. Les cellules dites de PURKINJE (p. 400 fig. 180, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7), localisées dans une couche moyenne de l'écorce cérébelleuse, se sont de tout temps imposées à l'attention par leur volume et par la richesse des arborisations de leurs prolongements à protoplasme. Elles ont un axone *f. n.* qui émet des collatérales (*c*), encore dans l'écorce cérébelleuse.

La figure 180, p. 400 montre des connexions remarquables de ces cellules de PURKINJE avec des fibres nerveuses. *g* sont deux cellules de la couche externe, dite moléculaire, de l'écorce du cervelet. Le prolongement cylindrique *n* de cette cellule, très long, émet des collatérales dont les arborisations terminales entourent les cellules de PURKINJE à la manière d'une corbeille. Les mêmes cellules de PURKINJE s'articulent d'autre part avec les arborisations terminales de fibres (*f*) venues d'une autre source. C'est là un exemple bien clair démontrant qu'une même cellule nerveuse peut être excitée par différentes fibres nerveuses.

Les masses blanches du cervelet, composées de fibres qui entrent ou sortent du cervelet ainsi que de nombreuses fibres d'association, constituent notamment les trois pédoncules cérébelleux.

Le BRAS CÉRÉBELLEUX INFÉRIEUR est composé de fibres ascendantes (centripètes) et

descendantes (centrifuges). — Les *ascendantes* viennent de la moelle épinière (faisceau cérébelleux direct) et de la moelle allongée (noyaux du faisceau de GOLL et de celui du faisceau de BURDACH), les unes directes, les autres croisées. En fait de voies centripètes des nerfs crâniens, il renferme notamment beaucoup de fibres du nerf acoustique (branche vestibulaire). La plupart de ces fibres se rendent (CAJAL, VAN GERUCHTEN) dans l'écorce cérébelleuse, et s'articulent avec les cellules de PURKINJE. — Les *descendantes* se rendent dans la moitié antérieure des cordons fondamentaux (MARCHI, THOMAS), et s'articulent avec les cellules motrices des cornes antérieures. Certaines d'entre elles se rendent dans l'olive (du mésocéphale) du côté opposé (CAJAL), et dans l'olive du même côté (KOELLIKER).

Le BRAS CÉRÉBELLEUX MOYEN renferme beaucoup de fibres ponto-cérébelleuses, nées des cellules du pont, du côté opposé. Ces cellules du pont d'autre part sont l'aboutissant des fibres cortico-protubérantielles, qui constituent le faisceau latéral (3 fig. 195, p. 435) du pied pédonculaire. Ces fibres sont donc centripètes par rapport à l'écorce cérébelleuse. — Certaines autres fibres de ce bras seraient centrifuges par rapport au cervelet : issues des cellules de PURKINJE, elles descendraient par le cordon latéral de la moelle.

Le BRAS CÉRÉBELLEUX SUPÉRIEUR est des plus controversés. Ses fibres sortent notamment de l'olive cérébelleuse et gagnent le noyau rouge (de ce bras) ainsi que la couche optique du côté opposé. Elles seraient descendantes (vers le cervelet) d'après MONAKOW et MAJAIN, et ascendantes d'après MARCHI, MINGAZZINI et CAJAL. — Dans tous les cas, le bras supérieur conduit vers le cervelet tout ou partie des fibres du cordon de GOLL, qui toutes sont centripètes par rapport au cervelet.

En résumé, le cervelet reçoit donc de la périphérie (mésocéphale, moelle épinière) des fibres centripètes, et envoie vers les mêmes parties des fibres centrifuges. De l'écorce cérébrale (du côté opposé), il reçoit des fibres centrifuges par rapport au cerveau, et selon toutes les apparences il envoie dans les hémisphères des fibres ascendantes. — Dans les cas d'atrophie d'un hémisphère cérébrale, l'hémisphère cérébelleux du côté opposé s'atrophie secondairement, ce qui se comprend, puisque tous les liens cérébelleux-cérébraux sont croisés.

Le cervelet intervient puissamment dans l'équilibration du corps et dans la coordination des mouvements dits volontaires de tout le corps. Telle est la conclusion de toutes les expériences sur le cervelet, depuis les premières, faites par FLOURENS. Cette fonction du cervelet est tellement évidente, qu'on veut souvent y voir le *centre exclusif de la coordination des mouvements volontaires*. Les expériences ont été faites sur le pigeon (où elles sont très faciles) par FLOURENS; puis sur le pigeon et d'autres animaux, par une foule d'auteurs (1) qui en somme arrivent tous aux mêmes résultats expérimentaux.

Après *ablation de tout le cervelet* ou de grandes portions de l'organe, chez le chien, l'animal présente une espèce d'*ataxie cérébelleuse*, comparable à l'*ataxie médullaire* (voyez page 412). Tous les mouvements volontaires, la marche, la course, le saut, l'action de tendre la patte, ceux de la tête pour saisir la nourriture, sont désordonnés. Dans la marche, le chien se meut par bonds irréguliers; il ne sait plus s'arrêter brusquement; il y a chute de la tête. Debout, il oscille, tient ses membres écartés (pour élargir sa base de sustentation). La natation, la mastication, l'action de se gratter, ne sont guère modifiées. — Le cervelet exerce donc son action régulatrice sur les mouvements dits volontaires, moins ou

(1) SCHIFF, LONGET, VULPIAN, LUSSANA, LUCIANI, BORGHIERINI, ALBERTONI, CYON, BECHTEREV, RUSSELL, FERRIER, TURNER etc.

pas du tout sur les mouvements automatiques. — Ces troubles diminuent à la longue, mais ne disparaissent jamais complètement, surtout si l'ablation de l'organe a été complète; et si l'ataxie diminue notablement, c'est que l'ablation a été incomplète. Elle est moins prononcée, et surtout plus passagère, si on enlève une partie seulement du cervelet.

Comme effet primaire de la lésion, il ne semble pas y avoir de diminution de la force musculaire; la sensibilité (tactile?) des membres semble ne pas être abolie. Toutefois, lorsqu'on bande les yeux à l'animal mutilé, privé qu'il est des yeux pour se renseigner sur la position de ses membres dans l'espace, après quelques tentatives absolument vaines de locomotion, il se couche et on ne parvient plus à le mettre en mouvement; on peut alors donner aux membres les positions les plus anormales sans qu'il les corrige. Il y a résolution des membres, une espèce de paralysie sensitivo-motrice.

Il n'y a ni mouvements forcés, ni strabisme, ni nystagmus (mouvements oscillatoires des yeux), sinon comme effets irritatifs du traumatisme, et absolument passagers.

Par contre, on observe des mouvements forcés de tout le corps et des déviations oculaires et du nystagmus (qui sont également des mouvements forcés) à la suite des *lésions unilatérales du cervelet*, et cela d'autant plus qu'on se rapproche davantage des bras cérébelleux, surtout du moyen. L'animal se roule autour de son axe antéro-postérieur (vers le côté opposé à la lésion). Au repos, il se couche du côté du mouvement forcé; les yeux restent déviés. — Ces symptômes sont en grande partie passagers; en partie, ils semblent résulter d'une excitation (passagère).

Après extirpation du vermis, les troubles moteurs persistants sont analogues à ceux résultant de l'extirpation totale; ils intéressent les deux moitiés du corps, et surtout les extrémités postérieures (THOMAS).

Après une extirpation unilatérale, les troubles moteurs durables se bornent donc, d'après LUCIANI, à la moitié du corps homonyme à l'extirpation.

La plupart des troubles moteurs résultant de l'extirpation, totale ou partielle, du cervelet, disparaissent à la longue, les innervations manquantes sont compensées par d'autres. Cette compensation semble devoir être mise sur le compte des hémisphères cérébraux surtout, car elle ne se produit plus si en même temps on enlève les zones dites motrices des hémisphères cérébraux (LUCIANI).

Les troubles passagers consistent donc en des mouvements forcés divers et en des positions forcées que prend tout le corps. Il peut y avoir de l'agitation des cris plaintifs, etc.

Quant aux troubles durables, ils consistent en une maladresse des mouvements exécutés, dans l'ataxie cérébelleuse. LUCIANI a analysé cette ataxie cérébelleuse de la manière suivante.

Il admet que le cervelet exerce sur les muscles une action continue ou sthénique, qui en augmente la tension à l'état de repos. L'enlèvement d'un hémisphère cérébelleux diminue ce tonus musculaire, y produit une *atonie*, en vertu de laquelle les muscles actifs (du côté opéré) sont plus flasques et ont une tendance à se relâcher trop tôt, et mal à propos.

Mais le cervelet exerce sur les muscles volontaires (du même côté) une seconde action, à l'occasion de chaque innervation motrice; il en augmenterait l'énergie contractile. Après ablation d'un hémisphère cérébelleux, les mouvements volontaires seraient moins énergiques que normalement. C'est ce que LUCIANI appelle *asthénie*, la cause principale (simultanément avec l'atonie), de l'*astasie* cérébelleuse (c'est-à-dire de la difficulté de se tenir debout), et de l'*ataxie* cérébelleuse (c'est-à-dire du désordre dans les mouvements exécutés). — L'*astasie* et l'*ataxie* résultent donc des lésions cérébelleuses, tandis que les lésions des hémisphères cérébraux produisent, comme troubles moteurs, de la parésie et de la paralysie.

L'*excitation du cervelet* provoque de même des mouvements forcés des yeux, de la tête et même de tout le corps. FERRIER signale l'élévation ou l'abaissement des yeux et de la tête, suivant qu'il place les électrodes excitatrices (courant induit) à la partie supérieure ou postérieure du vermis. L'excitation des lobes latéraux provoque des mouvements combinés des yeux vers le côté excité (effet non croisé). Les mouvements oculaires sont accompagnés de mouvement pupillaires, surtout de resserrement. — Si à l'exemple de HIRZIG on fait passer un courant électrique à travers la région du cervelet humain, il se produit du vertige; ordinairement l'individu tombe du côté du pôle positif. Il lui semble que les objets ou son corps inclinent d'un côté, et c'est en prétendant se redresser qu'il tombe.

On a eu l'occasion d'observer chez l'homme des destructions plus ou moins étendues du cervelet. Tout comme lors des expériences chez les animaux, les troubles moteurs sont en majeure partie passagers; ils consistent en une espèce d'*ataxie*, accompagnée de vertiges, et souvent de douleurs occipitales.

L'accord entre les auteurs cesse lorsqu'ils essayent de pénétrer davantage et d'analyser les symptômes occasionnés par l'ablation ou par l'excitation du cervelet.

Tout d'abord, il ne faut pas oublier les nombreuses voies d'innervation centripète, venant de la périphérie, et que le bras cérébelleux inférieur et le supérieur amènent au cervelet. C'est ainsi qu'une continuation des cordons postérieurs de la moelle, puis le faisceau médullaire cérébelleux, et une forte continuation du nerf vestibulaire gagnent le cervelet par le bras inférieur; par le bras supérieur, le faisceau médullaire de GOWERS se rend dans le cervelet. Le nerf vestibulaire y amène les innervations du sens de l'équilibre, et les fibres provenant de la moelle une foule d'innervations centripètes, notamment celles du sens musculaire (?).

On doit se figurer que ces innervations centripètes interviennent dans l'équilibration de tout le corps; leur suppression par lésion cérébelleuse doit altérer cette équilibration à peu près comme lors des lésions périphériques des mêmes voies d'innervation (lésions du labyrinthe de l'oreille et *ataxie* résultant des lésions des cordons postérieurs de la moelle).

Si nous tenons compte de la structure et des connexions anatomiques de la masse cérébelleuse, nous devons y voir un système annexé au système moteur cérébro-spinal, une station en quelque sorte dérivée des innervations motrices volontaires. D'après LUCIANI, ce système, bilatéral, agit surtout directement, sur la moitié homonyme du corps, chaque moitié pouvant cependant agir sur les deux moitiés du corps, une partie pouvant plus ou moins suppléer à l'autre. Les hémisphères cérébraux, eux aussi en disposition bilatérale, exercent leur action surtout sur la moitié opposée du corps, mais peuvent aussi (en cas de suppléance) agir chacun sur la moitié homonyme.

Quant aux voies (centrifuges) par lesquelles le cervelet influence les mouvements

volontaires des extrémités, ce sont probablement les nombreuses fibres descendantes que le bras cérébelleux inférieur conduit vers la moelle.

Cette coordination des mouvements innervés par l'organe de la volonté est d'ailleurs soustraite à la conscience. Mais aussi les innervations (centripètes) du sens de l'équilibre sont inconscientes, et celles du sens musculaire le sont dans une très forte mesure. L'équilibration du corps et la coordination des mouvements volontaires sont en quelque sorte des actions réflexes, dont le centre principal, d'ordre supérieur, serait le cervelet — tout comme la régulation de la marche par les réflexes tendineux est un acte réflexe dont le centre se trouve dans la moelle.

Les mouvements oculaires, surtout les rotations autour de l'axe visuel, interviennent dans l'orientation de la tête et du corps, et cela d'une manière réflexe, sous l'influence d'excitations du nerf vestibulaire (voir plus loin « sens de l'équilibre »). Ils doivent donc apparaître, avec les caractères de mouvements forcés, dans les excitations et les paralysies unilatérales de l'organe nerveux central de l'équilibre.

Les liens nombreux (croisés) entre le cervelet et les hémisphères cérébraux restent encore très obscurs au point de vue physiologique. Rappelons notamment la voie motrice très détournée que les anatomistes décrivent depuis l'écorce cérébrale jusque dans la protubérance, et de là par le bras cérébelleux moyen dans l'hémisphère cérébelleux du côté opposé (et de là dans la moelle épinière). Nous avons d'autre part les fibres nombreuses du bras cérébelleux supérieur, les unes ascendantes, les autres descendantes, qui relie l'hémisphère cérébelleux à l'hémisphère cérébral du côté opposé. — Les hémiatrophies cérébrales produisent toujours, comme effet secondaire, un degré très appréciable d'atrophie de l'hémisphère cérébelleux du côté opposé.

Les poissons osseux, excellents nageurs et équilibristes dans l'eau, ont un cervelet énorme comparativement à celui des poissons vivant dans la vase (Cyclostomes, Dipnoïques). Très mince chez les reptiles terrestres, le cervelet est relativement gros chez le crocodile, reptile aquatique (EDINGER). Toutefois, son extirpation chez les poissons ne trouble guère leur équilibre (STEINER). Chez la grenouille, l'effet de cette extirpation est presque nul.

Les lésions des pédoncules cérébelleux produisent des troubles moteurs ayant les caractères des *mouvements forcés*.

La section du *pédoncule supérieur* produit une courbure de la colonne vertébrale en arc ouvert vers le côté lésé, et un mouvement de manège vers le même côté.

L'incision du *pédoncule moyen* fait tourner l'animal sur lui-même, autour de l'axe longitudinal du corps, le plus souvent du côté de la lésion, d'autres fois du côté opposé (probablement selon la partie du pédoncule lésé). L'incision longitudinale de la protubérance (lésion des fibres du pédoncule moyen) produit les mêmes mouvements forcés.

Les lésions du *pédoncule inférieur* produisent des mouvements de manège vers le côté lésé.

PROTUBÉRANCE, PÉDONCULES CÉRÉBRAUX. — 1° **La section transversale d'un pédoncule cérébral** provoque comme effet immédiat, d'excitation traumatique, des manifestations de douleur et des convulsions dans la moitié opposée du corps (excitation de toutes les voies conscientes, centripètes et centrifuges, de la moitié opposée du corps, fibres pyramidales et partie médiane du ruban de REIL). En même temps l'animal tombe du côté opposé, et bientôt on observe que toute la moitié opposée du corps est paralysée et anesthésiée. — En cas de section incomplète surtout, il se produit des mouvements

forcés, notamment des mouvements de manège. Dans le *mouvement de manège*, l'animal, essayant de se sauver, suit toujours et dans la même direction la circonférence d'un cercle. Il peut aussi *tourner autour du train postérieur fixe, comme une aiguille de montre*. Il y a ensuite le *mouvement de rotation de tout le corps* autour d'un axe soit antéro-postérieur, soit transversal (culbute).

Tous ces mouvements peuvent se présenter l'un à la suite de l'autre, et sont la plupart du temps passagers; ils semblent donc résulter de différences de degré du même trouble, et ordinairement être des manifestations de l'irritation traumatique. Souvent le mouvement dans un sens est remplacé ensuite par celui en sens opposé; cela paraît indiquer que l'effet immédiat d'une lésion est d'exciter momentanément certaines voies nerveuses, qui bientôt seront paralysées (par la section). Les contradictions entre les auteurs sur le sens du mouvement ou de la déviation après telle ou telle lésion ont donc plusieurs raisons. — On a observé de ces mouvements forcés après des lésions de la moelle allongée, des pédoncules cérébelleux, du cervelet, des pédoncules cérébraux, des couches optiques et même du corps strié.

A la suite des lésions de diverses parties du mésocéphale, on peut observer des mouvements forcés chez l'homme avec conservation des fonctions psychiques. Le malade déclare avoir la sensation d'une chute imminente sur un côté; pour l'empêcher, il se jette de l'autre côté et tombe. Cela démontre l'intervention d'un élément sensoriel dans la production de ces mouvements forcés.

Un exemple de mouvement forcé important en clinique est la *déviation conjuguée de la tête et des yeux*: yeux et tête tournés du même côté latéral, les bras pouvant l'être du côté opposé. Il s'agit de lésions aux environs ou plutôt dans la couche optique; le pédoncule cérébral est peut-être intéressé.

La section incomplète d'un *pédoncule cérébral* produit un mouvement de manège dont la concavité est ordinairement du côté non opéré. — Le même effet a été obtenu par la section transversale d'une *couche optique*; il se pourrait que la section du pédoncule sous-jacent en fût la cause. Le mouvement est renversé selon qu'on incise un peu plus en avant ou en arrière.

2° Les incisions et les excisions de la protubérance occasionnent, comme effet immédiat, des manifestations de douleur et des convulsions diverses. Quelque temps après la section, on observe divers phénomènes de paralysie et d'insensibilité, et de plus des mouvements forcés, de manège. Une section transversale, c'est-à-dire intéressant les fibres longitudinales, produit les mêmes effets paralytiques que celle du pédoncule cérébral. Les manifestations de douleur semblent tenir en partie à la lésion de la racine sensitive du n. trijumeau. Une section longitudinale intéresse les fibres du pédoncule cérébelleux moyen; elle a en somme les mêmes effets que la section de ce bras lui-même.

Lorsqu'on soupçonne chez l'homme une lésion du mésocéphale, il est important de constater s'il y a oui ou non des paralysies ou des anesthésies alternantes, de la face d'un côté, du tronc et des membres de l'autre côté. Cette lésion peut en effet intéresser les nerfs crâniens (facial, oculo-moteurs) du même côté (ou leurs noyaux d'origine), et dans les voies pyramidales, non croisées encore, les nerfs spinaux du côté opposé.

Centre convulsif. — La substance grise du mésocéphale est particulièrement sensible à certaines excitations. Si le sang devient brusquement veineux, ou si la circulation cérébrale est interrompue tout d'un coup (strangulation, hémorrhagie foudroyante, ligature des deux artères carotides et des deux artères sous clavières, etc.), tous les centres nerveux de la moelle allongée et de la protubérance sont fortement excités (avant de cesser tout à fait leur fonctionnement), même après enlèvement des hémisphères, aussi longtemps que la moelle allongée et la protubérance sont intactes. Des excitations électriques de la protubérance, l'empoisonnement par la picrotoxine, ont le même effet. Nous savons déjà que les centres vaso-moteur et respiratoire sont fortement excités dans ces circonstances. Les centres pour l'innervation des muscles volontaires ne font pas exception sous ce rapport : on observe des convulsions générales plus ou moins épileptiformes. Cette dernière observation a fait naître la notion, assurément fort extraordinaire, d'un *centre convulsif* dans la moelle allongée (NORNÄGEL). Il semble plus plausible d'admettre qu'il s'agit là d'excitations désordonnées d'une foule de centres ou plutôt d'une foule d'éléments qui interviennent dans la coordination des mouvements volontaires, et qui concourent en ce lieu. Il serait absurde d'admettre un centre pour une fonction qui n'existe pas normalement. Il y a là une excitation violente, désordonnée, comparable à celle de la substance grise de la moelle dans l'empoisonnement par la strychnine. Du reste, l'excitation violente d'autres parties du système nerveux central, notamment de l'écorce cérébrale, peut aussi provoquer des convulsions générales.

TUBERCULES QUADRIJUMEAUX. — Le niveau des tubercules quadrijumeaux, comprenant d'abord les tubercules eux-mêmes, leur substance grise, ainsi que la substance réticulée sous jacente (voyez la fig. 192, p. 143) constitue des centres pour des actions réflexes multiples, les uns élémentaires — en tant qu'ils dépendent du noyau de l'oculo-moteur commun (situé au devant de l'aqueduc 9), les autres compliqués, d'ordre supérieur. La région des tubercules est aboutissant pour une foule d'innervations centripètes, qui viennent agir sur ces centres réflexes. De ce nombre sont celles des nerfs optiques, qui dans leur marche vers l'écorce occipitale, passent par le tubercule antérieur. Le cordon de REIL (fig. 192, r. R), grand collecteur des innervations centripètes allant vers l'écorce cérébrale, passe dans le voisinage immédiat des tubercules, et en partie traverse leur masse, ou au moins ses fibres envoient de nombreuses collatérales aux tubercules; il y amène ainsi des voies sensibles (croisées) venues des cordons postérieurs de la moelle, probablement des fibres du trijumeau, et certainement (au tubercule postérieur) des fibres venues du nerf acoustique opposé.

Le faisceau longitudinal postérieur, grande voie conductrice réflexe du mésocéphale, y amène des fibres centripètes de la moelle et de tous les nerfs sensibles crâniens. D'autre part, le même faisceau reçoit ici des fibres centrifuges qui s'entrecroisent et dans leur trajet descendant vers la moelle (vers les faisceaux fondamentaux) donnent des collatérales aux noyaux de l'oculo-moteur commun, du pathétique, et de l'oculomoteur externe. Ce sont les voies centripètes et centrifuges pour les innervations réflexes très compliquées, dont les centres (d'ordre supérieur) se trouvent dans les tubercules ou à leur niveau, actes réflexes sur les muscles de la vie de relation qui ont été exposés en majeure partie aux pages 440 et suivantes. On peut dire que les tubercules reçoivent des voies centripètes de toute la surface du corps, y compris surtout des fibres des n. optique et acoustique.

Les tubercules sont d'autre part reliés aux hémisphères cérébraux par les bras conjonctivaux, à fibres les unes remontantes, les autres descendantes.

A cause de l'extrême complication et de la petitesse des parties en cause, à leur grand resserrement, les extirpations et surtout les excitations tentées en ces lieux ont fatalement porté le plus souvent sur des parties physiologiquement hétérogènes, notamment sur des parties sous-jacentes.

Les tubercules quadrijumeaux comme lieu de passage des Voies optiques. — L'enlèvement des tubercules antérieurs produit la *cécité complète* des deux yeux, avec dilatation maximale et immobilité des deux pupilles. La destruction des tubercules d'un côté occasionne chez le lapin et le pigeon (animaux à entrecroisement complet des nerfs optiques) une cécité de l'œil du côté opposé; l'extirpation bilatérale, une cécité absolue (FLOURENS, LONGET, SCHIFF etc.). Chez le chien (à entrecroisement incomplet des n. optiques), l'extirpation unilatérale produit seulement la cécité d'une moitié (du côté de l'opération) de l'une et de l'autre rétine (hémianopie, voir pl. loin). Il est à supposer que chez tous les animaux à entrecroisement incomplet des nerfs optiques dans le chiasma, l'extirpation des tubercules d'un côté n'abolit la vision sur aucun œil, mais la diminue dans les deux (c'est-à-dire l'abolit dans les deux portions opposées des deux champs visuels), tout comme chez le chien.

La région des tubercules quadrijumeaux comme siège de centres réflexes. — Nous avons en premier lieu un centre élémentaire, celui du *réflexe rétino-pupillaire*. L'éclairage de la rétine provoque une contraction du sphincter de la pupille de l'un et l'autre œil (égale pour les deux). C'est donc un réflexe bilatéral. La voie centripète est le nerf optique, la voie centrifuge le nerf oculo-moteur, ou plutôt des fibres de ce nerf qui naissent de la tête du noyau de l'oculo-moteur. Cette partie du noyau en est l'organe central. Le réflexe rétino-pupillaire persiste après enlèvement des hémisphères cérébraux, et chez l'homme, dans les paralysies des hémisphères cérébraux. — C'est en intéressant le noyau d'origine du n. oculo-moteur commun que l'ablation des tubercules quadrijumeaux produit la dilatation et l'immobilité de la pupille.

GUDDEN conclut d'expériences de dégénérescence des fibres de l'appareil nerveux optique que les voies centripètes de ce réflexe diffèrent des fibres optiques proprement dites par leur fort calibre. Elles vont aboutir au tubercule antérieur du côté opposé (effet croisé). Les fibres optiques, plus minces, ne feraient que passer sur les tubercules dans leur marche vers l'écorce. — On pourrait citer ces fibres rétino-pupillaires comme un exemple de fibres purement excito-motrices, dans le sens de MARSHALL HALL. N'oublions pas toutefois qu'il s'agit là, non pas de fibres d'un véritable nerf périphérique, mais de fibres inter-centrales. D'après HIRSCHBERG et UHTHOFF, ces fibres aboutiraient au *ganglion habenulae*, qui serait un centre réflexe pour les mouvements de l'iris. Il est à remarquer que ce ganglion se trouve dans le voisinage immédiat de la tête du noyau de l'oculo-moteur commun, tête qui donne précisément naissance aux fibres pupillo-motrices.

Mouvements des yeux. — Le niveau des tubercules quadrijumeaux préside comme centre aux mouvements très variés des yeux. Les excitations du nerf vestibulaire produisent de ces mouvements en qualité de réflexes purs, notamment des rotations autour de l'axe oculaire antéro-postérieur. Ils sont destinés à assurer l'orientation et l'équilibre de la tête dans l'espace (voyez plus loin, sens de l'équilibre.)

Les mouvements de latéralité, d'élévation d'abaissement et de convergence des yeux sont toujours bilatéraux. Ils sont innervés par des mécanismes réflexes, localisés dans les corps quadrijumeaux et dans leur voisinage immédiat. Néanmoins, la volonté exerce sur eux une influence assez grande. — Les

excitations de la périphérie rétinienne provoquent des mouvements de latéralité des yeux, dont le but est de faire tomber les images de l'objet éclairant sur les deux fossettes centrales des rétines. Ces mouvements peuvent être exécutés volontairement; habituellement ils ont dans une très forte mesure les allures de mouvements réflexes,

Le mouvement de latéralité des deux yeux se produit chaque fois que des parties périphériques homonymes des deux rétines sont excitées par la lumière. L'excitation de parties hétéronymes au contraire produit des mouvements de convergence ou de divergence. — D'après des observations pathologiques, il y aurait un centre de la convergence distinct de celui de latéralité. La convergence peut être paralysée, alors que les mouvements de latéralité persistent. Cette paralysie de la convergence n'est donc pas due à une paralysie des droits internes, puisque dans le regard à droite p. ex. le m. droit interne gauche agit normalement. Les noyaux d'origine des nerfs oculomoteurs, centres réflexes élémentaires, se trouvent donc sous l'hégémonie de centres d'ordre supérieur (de convergence, de mouvements de latéralité) qui se trouvent dans leur voisinage, mais dont ils sont distincts.

Des excitations électriques portées en différents endroits des tubercules quadrijumeaux antérieurs produisent, chez des animaux, des mouvements combinés très divers des deux yeux, accompagnés de mouvements pupillaires. Si ces excitations sont fortes (étendues aux parties sousjacentes), elles produisent des mouvements des extrémités et des manifestations de douleur.

L'excitation électrique des tubercules quadrijumeaux, surtout de l'antérieur (chez des chiens, lapins), a donné aux mains d'Adamück des mouvements combinés des yeux, variés selon l'endroit excité. Celle d'un tubercule antérieur produit une rotation des deux yeux vers le côté opposé. Une excitation portée entre les deux tubercules antérieurs fait converger les yeux. Il n'est toutefois pas prouvé dans quelle mesure ces mouvements sont dus à l'excitation des tubercules ou des noyaux d'origine des nerfs oculomoteurs sous-jacents, attendu que l'excitation de ces seuls noyaux, en divers endroits de leur longueur, provoque des mouvements oculaires très variés (HENSEN et VOELKERS).

Une forte excitation des tubercules quadrijumeaux, s'étendant probablement jusqu'à la substance réticulée sousjacente (calotte du pédoncule) provoque, en même temps que des rotations oculaires, des mouvements divers du corps et des extrémités, ainsi que des manifestations de douleur. Les manifestations de douleur se conçoivent, attendu que la couche du ruban de Reil, avant tout sensible, est absolument adjacente aux tubercules. Pour ce qui est des mouvements du tronc et des extrémités, rien ne prouve qu'ils ne soient pas dus à l'excitation des pieds pédonculaires.

COUCHES OPTIQUES. — On a essayé d'éclaircir les fonctions des couches optiques en les excitant, en les sectionnant et en les détruisant partiellement (NOTHNAGEL, LABORDE et A. LEMOINE, etc., etc.). Vu la profonde situation de l'organe, et ses connexions intimes avec les organes environnants, l'expérimentation y est des plus difficiles; elle intéresse facilement d'autres parties. En fait, les expériences n'ont fourni que des résultats peu nombreux et surtout d'une interprétation difficile.

L'observation la plus constante, après les extirpations, est celle d'un *trouble visuel*. Le nerf optique passant à la surface de la partie postérieure (pulvinar)