



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

- + *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.
- + *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.
- + *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.
- + *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse <http://books.google.com>

tion et structure
musculaire

LANE MEDICAL LIBRARY OF
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR
PALO ALTO, CALIFORNIA

JUL 26 1963



Gift

LANE MEDICAL LIBRARY OF
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR
PALO ALTO, CALIFORNIA

THE UNIVERSITY OF
CALIFORNIA
FRED. ALDO, CALIFORNIA

Metzger

CONCOURS UNIVERSITAIRE DE 1873-1874.

Question de médecine. (Matières générales.)

MÉMOIRE COURONNÉ.

GÉNÉRATION

ET

STRUCTURE DU TISSU MUSCULAIRE,

PAR

LÉON FREDERICQ. 1851-1935.

ÉLÈVE DE L'UNIVERSITÉ DE GAND,
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES, PRÉPARATEUR DE PHYSIOLOGIE
ET D'ANATOMIE COMPARÉE A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

LANE LIBRARY, STANFORD UNIVERSITY

Bruxelles.

IMPRIMERIE DE TH. LESIGNE,

Rue de la Charité, 10, face de l'ancien.

1875

CONCOURS UNIVERSITAIRE DE 1873-1874.

Question de médecine. (Matières générales.)

MÉMOIRE COURONNÉ.

GÉNÉRATION

ET

STRUCTURE DU TISSU MUSCULAIRE,

PAR

LÉON, FREDERICQ, 1851-1935

ÉLÈVE DE L'UNIVERSITÉ DE GAND,
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES, PRÉPARATEUR DE PHYSIOLOGIE
ET D'ANATOMIE COMPARÉE A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

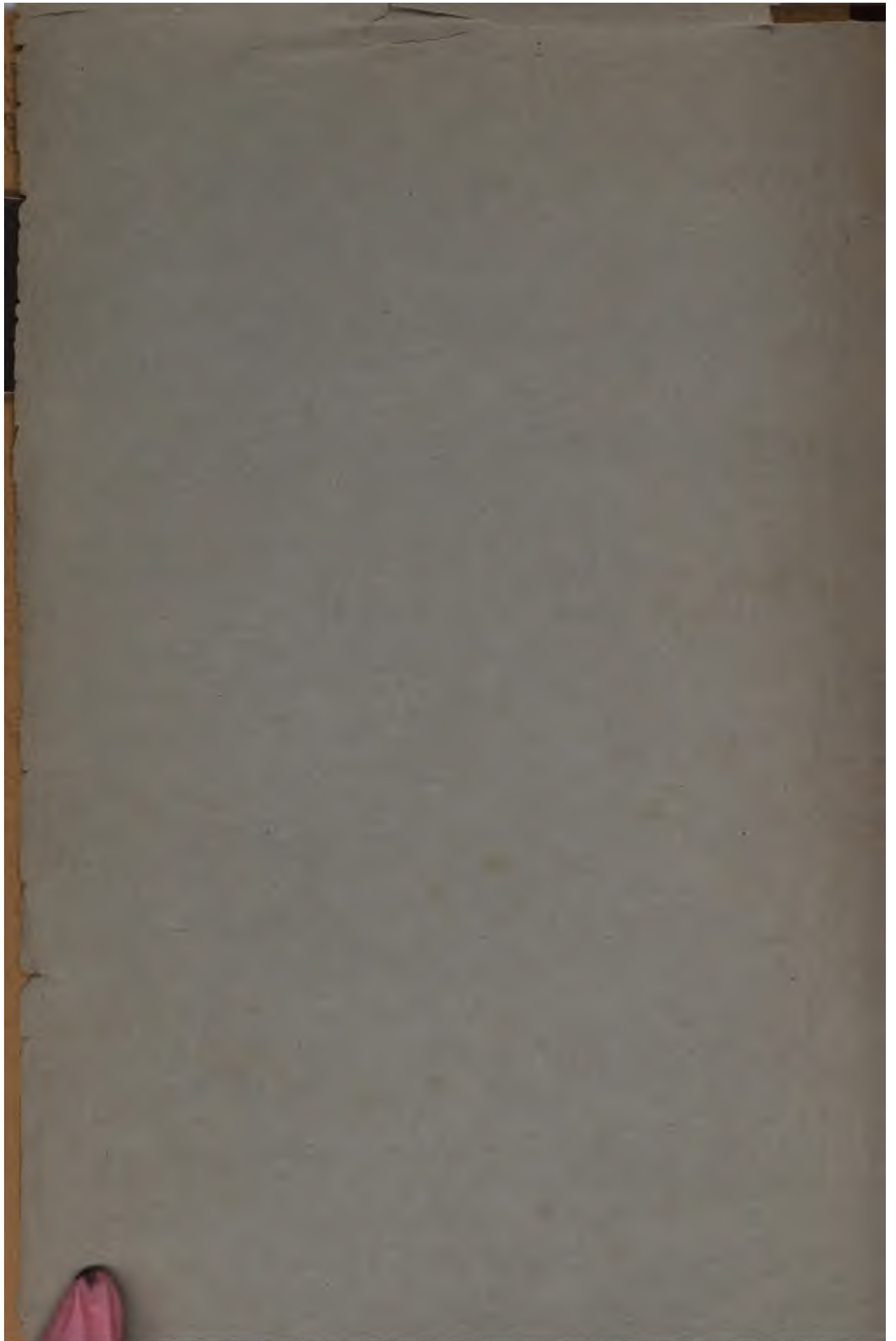
Bruxelles,

IMPRIMERIE DE TH. LESIGNE,

Rue de la Charité, 19, faub. de Louvain.

1875

LANE LIBRARY. STANFORD UNIVERSITY



GÉNÉRATION

ET

STRUCTURE DU TISSU MUSCULAIRE.

LANE MEDICAL LIBRARY OF
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR
PALO ALTO, CALIFORNIA

ÉNONCÉ DE LA QUESTION.

« Déterminer la génération et la structure du tissu musculaire. »



Scientia non est nisi universalium, singularium
non est scientia. (BACON.)

Bien que ce travail ait pour objet une question purement anatomique, la structure du tissu musculaire a été le sujet de trop de controverses pour qu'il soit possible d'en donner une définition histologique sans prendre du coup parti pour une école ou l'autre. C'est ce que je dois éviter au début de cette étude. Je me contenterai donc provisoirement de le caractériser par son principal attribut physiologique : la contractilité. Cette propriété que possèdent les muscles de se raccourcir dans une direction constante, sous l'influence d'une excitation extérieure, puis, l'irritation passée, de s'étendre de nouveau pour reprendre leur figure première, est bien différente de la contractilité du protoplasme. Celle-ci s'exerce indifféremment dans toutes les directions : l'amibe, le leucocyte, dans leurs mouvements variés,

ne passent pas, comme le muscle, par une série de phases toujours identiques. Leur forme se modifie constamment sans jamais reproduire la même image. J'aurai donc à m'occuper exclusivement des tissus qui offrent la contractilité spéciale musculaire. Depuis longtemps on y a établi deux groupes basés surtout sur leurs caractères anatomiques : le tissu musculaire strié et le tissu musculaire lisse.

PREMIÈRE PARTIE.

LE TISSU MUSCULAIRE STRIÉ.

Le tissu musculaire strié est ainsi nommé à cause des stries transversales que montrent ses éléments. Il constitue la majeure partie des muscles des vertébrés, et probablement la totalité de ceux des articulés. Les muscles striés ont été appelés aussi muscles de la vie animale ou volontaires, mais cette dénomination n'est pas rigoureusement exacte. Chez l'homme déjà, nous les rencontrons dans un organe entièrement soustrait à l'action de la volonté : le cœur. On a voulu y substituer celle de muscles à contraction rapide par opposition aux muscles lisses, dont les contractions chez l'homme ne sont jamais instantanées. Mais comme il existe des groupes entiers d'animaux qui ne possèdent que des muscles lisses, il vaut mieux conserver la dénomination anatomique de muscles striés.

La structure est essentiellement la même dans tous les muscles striés; aussi comprendrai-je dans une étude commune ceux des vertébrés et des articulés. Je reviendrai sur quelques particularités qu'offrent certains d'entre eux, notamment ceux du cœur. Leur mode de développement terminera la première partie.

§ 1^{er}.**Structure du tissu musculaire strié.**

Le tissu musculaire strié nous offre, comme derniers éléments visibles à l'œil nu, les fibres musculaires striées ou faisceaux primitifs. Ces fibres s'étendent parallèlement les unes aux autres suivant la longueur du muscle et sont réunies en faisceaux prismatiques, les faisceaux secondaires, de 0^{mm}5 à 1 millimètre de diamètre. Chaque faisceau secondaire en contient un nombre variable, 20 à 30 d'après Rouget. Les faisceaux secondaires se réunissent pour former les faisceaux tertiaires..., etc., dont se composent les muscles. Le muscle est entouré d'une gaine de tissu conjonctif, le périmysium externe (*vagina muscularis*), envoyant vers l'intérieur des cloisons anastomosées, de façon à former un système d'enveloppes autour des faisceaux de divers ordres. Cette disposition est décrite au long dans les traités d'anatomie. La charpente conjonctive sert encore de soutien aux vaisseaux et aux nerfs des muscles. Divers tissus entrent ainsi dans leur constitution. Leur véritable élément, la fibre musculaire, doit seul nous occuper.

La fibre striée offre une teinte variant du blanc au blanc rosé, mais elle est susceptible de revêtir toutes les couleurs de l'arc-en-ciel, suivant l'incidence de la lumière; elle est chez l'homme prismatique, se rapprochant plus ou moins de la forme cylindrique. Beaucoup d'invertébrés en possèdent qui sont aplaties comme des rubans. Chez les vertébrés, la coupe représente un polygone à angles arrondis. Le diamètre chez l'homme est en moyenne de 0^{mm}04 à 0^{mm}07 (Rouget). Il paraît augmenter sous l'influence de l'exercice. Dans certains cas d'hypertrophie musculaire, Auerbach trouva les fibres trois ou quatre fois plus larges qu'à l'état normal. Les muscles du corps qui ont à exécuter le plus d'efforts sont aussi ceux dont les éléments sont le mieux déve-

loppés. Les plus grosses fibres se rencontrent aux muscles des membres ($0^{\text{mm}}036$ à $0^{\text{mm}}07$); celles de la tête, surtout de la face, se distinguent par leur délicatesse ($0^{\text{mm}}011$ à $0^{\text{mm}}036$ — Kölliker). Mais leur diamètre dans un même muscle peut varier dans des limites assez larges. Auerbach trouva chez l'adulte, dans le deltoïde, pour la plupart une épaisseur de $0^{\text{mm}}058$ à $0^{\text{mm}}075$: quelques-unes allaient jusqu'à $0^{\text{mm}}086$, un très-petit nombre à $0^{\text{mm}}104$. Dans le biceps, la moyenne était de $0^{\text{mm}}048$ à $0^{\text{mm}}075$, le minimum $0^{\text{mm}}038$, le maximum à $0^{\text{mm}}092$.

Chez les oiseaux et les mammifères, les dimensions des fibres se rapprochent de ce qu'elles sont chez l'homme. Elles atteignent leur maximum d'épaisseur chez les amphibiens ($0^{\text{mm}}1$ à $0^{\text{mm}}2$) et chez les poissons ($0^{\text{mm}}25$ à $0^{\text{mm}}40$ — Rouget). Chez les articulés on observe de grandes variations.

On crut pendant longtemps que les fibres s'étendaient d'un point d'attache à l'autre, à travers toute la longueur du muscle. Rollett, le premier, décrivit chez l'homme, le bœuf, le lapin, la grenouille et la carpe, des fibres se terminant d'un côté librement, en pointe effilée vers l'intérieur du muscle, et de l'autre au tendon par une extrémité obtuse. Ces fibres étaient aussi nombreuses chez l'homme fait que chez l'enfant, chez le bœuf que chez le veau. Il était donc fort probable que c'était là une forme propre à l'élément adulte et ne représentait pas un état embryonnaire. C'est ce que vinrent confirmer les recherches de Weber, Herzig et Biesiadecky, Aeby, Krause. Ils trouvèrent qu'un grand nombre de fibres se terminent aux deux bouts dans le corps du muscle par une extrémité effilée, qui s'attache au périmysium interne. Krause va même plus loin : il n'admet pas que la longueur d'une fibre puisse dépasser 4 centimètres. Celles qui paraissent plus longues sont formées par l'accolement de deux fibres effilées. Ce n'est que dans les muscles de peu de longueur, comme ceux de la grenouille, que les éléments s'étendent d'une insertion tendineuse à l'autre. Les fibres musculaires ne sont donc pas des cylindres ou des prismes ayant partout même épaisseur ; mais elles ont la forme de fuseaux très-allongés. Ces particularités se

constatent facilement sur des fibres isolées dans toute leur longueur. A cet effet nous possédons un certain nombre de réactifs qui attaquent le tissu connectif du muscle et mettent ses éléments propres en liberté.

Rollett se servit de muscles bouillis et macérés ensuite dans la glycérine pendant vingt-quatre heures. Il indiqua aussi une autre méthode : Un fragment de muscle frais, renfermé dans un petit tube de verre soudé à la lampe, est exposé pendant dix minutes à une température de 120 à 140° centigrades au bain de sable. Le tube ayant été ensuite brisé, le muscle agité dans l'eau chaude se décompose en fibres isolées. Kühne a recommandé un procédé donnant également de bons résultats. On couvre le fond d'un verre à pied, de cristaux de chlorate de potassium légèrement humectés d'eau distillée. On ajoute quatre fois le volume d'acide nitrique pur et concentré; on agite vivement à l'aide d'une baguette, puis on porte le morceau de muscle dans ce mélange et on l'enterre sous les cristaux de chlorate. Au bout d'une demi-heure environ, on l'en retire et on le secoue énergiquement avec de l'eau dans un tube à réactif. Dans les cas favorables, les fibres s'isolent ainsi du premier coup; sinon, elles doivent être soumises de nouveau à l'action du chlorate. Von Wittich faisait bouillir le tissu dans un mélange de 200 centimètres cubes d'eau, 1 gramme d'acide nitrique et 1 gramme de chlorate de potassium. La potasse caustique à 35 p. % en solution dans l'eau, isole également les fibres au bout d'un quart d'heure à une demi-heure d'action. Frey cite comme conduisant au même but, la macération pendant vingt-quatre heures dans l'acide sulfurique à 1 p. % suivie d'une macération dans l'eau chaude pendant également vingt-quatre heures; puis, l'action prolongée pendant plusieurs heures de l'acide chlorhydrique fumant, dont les avantages dans les dissections délicates de muscles sont appréciés depuis longtemps par les anatomistes de scalpel. Enfin, je parviens sans peine, en disséquant à l'aide d'aiguilles, à isoler dans toute leur longueur les fibres de muscles de grenouille qui ont macéré pendant quelques heures seulement

dans un alcool assez concentré. Ce procédé a le grand avantage de ne pas altérer leur structure.

J'étudierai successivement le sarcolemme, les noyaux musculaires et le contenu contractile de la fibre. Les terminaisons nerveuses ne rentrant pas directement dans la question, seront passées sous silence. Elles ont fait le sujet d'une question de concours universitaire, il y a un petit nombre d'années.

Le sarcolemme (gaine primitive, myolemme) fut découvert par Schwann. Presque à la même époque, Bowman décrivit également l'enveloppe de la fibre musculaire sans avoir eu connaissance de la découverte de Schwann. Chez l'homme et les mammifères, cette membrane ne se voit pas en général de prime abord, à cause de son peu de développement et de sa transparence. Chez d'autres animaux, notamment chez beaucoup de poissons et d'articulés, elle est fort épaisse et sa face interne est parfois recouverte d'une matière molle granuleuse. Elle apparaît alors sous forme d'un bord large à double contour limitant de chaque côté la fibre musculaire. Une foule de moyens peuvent servir à la mettre en évidence. Si l'on dépose quelques fibres fraîches dans une goutte d'eau, le liquide passe par endosmose à travers le sarcolemme et le soulève au-dessus du contenu de la fibre, contre lequel il était l'instant d'auparavant étroitement pressé. La figure 9, planche 4, représente une fibre musculaire d'anatife commune avant et après ce traitement par l'eau. Si l'action de l'eau n'est pas trop rapide, on peut observer une disposition particulière qui prouve l'adhérence du sarcolemme à certaines parties du contenu strié de la fibre. Il se soulève au niveau de chaque strié et forme ainsi une série de creux et de reliefs (fig. 7, *a b*, pl. 4). Si à l'aide d'aiguilles on lacère, tire un petit fragment de muscle, il arrive fréquemment que le contenu strié se rompt : le sarcolemme plus résistant se voit alors sous forme d'une espèce de pont reliant les parties déchirées. Les acides fluidifient le contenu de la fibre et mettent son enveloppe en évidence. Suffisamment dilués, ils diviseront ce contenu en

une série de disques séparés plus ou moins nettement les uns des autres à l'intérieur du sarcolemme. Les alcalis exercent une action analogue. Si l'on examine une fibre sur laquelle on fait agir une solution concentrée de potasse (30 à 35 p. %), on voit le contenu du sarcolemme gagner rapidement en transparence et se gonfler au point de se trouver trop à l'étroit dans son intérieur, même le distendre de façon à le rompre en certains endroits. Une masse molle, semi-liquide, dans laquelle on n'aperçoit plus que des granulations moléculaires (interstitielle Körner de Kölliker), s'échappe par ces déchirures et par les extrémités des fibres. Enfin Bowman a cité un cas où la présence, à l'intérieur de la fibre, de vers semblables à des trichines, avait complètement fait disparaître le contenu, n'ayant respecté que l'enveloppe.

Le sarcolemme est une membrane homogène, anhiste, offrant parfois quelques traces d'une structure fibrillaire, très-élastique, étroitement appliquée contre la fibre musculaire dont elle suit tous les changements de forme pendant la contraction. Elle paraît en relation assez intime avec le tissu conjonctif du péri-mysium interne, et chez les insectes avec les trachées dont quelques-unes semblent s'y creuser un chemin (Beale). D'après les travaux de Rouget (1), Kühne (2), Krause (3), Margò (4), Engelmann (5), Arndt (6), etc., le sarcolemme se continuerait directement avec la gaine de Schwann de la fibre nerveuse qui anime le faisceau primitif. Ses propriétés chimiques le rapprochent du tissu élastique : l'eau, les acides, les alcalis, les solu-

(1) ROUGET, Comptes rendus, 1862, vol. LV, p. 548-551.

(2) KÜHNE, *Der Zusammenhang v. Nerv. u. Muskelfaser*. Virchow's Archiv. Bd XXIX, p. 207 et p. 433.

(3) KRAUSE, *Ueber d. Endigung d. Muskelnerven*. Zeitschrift für rationnelle medicin. Bd XVIII, pp. 136 et suivantes.

(4) MARGÒ, *Ueber d. Endigung der Nerven in d. quergestreif. en Muskelsubstanz*. Pest, 1862.

(5) ENGELMANN, *Untersuch. ü. d. Zusammenhaug v. Nerv. u. Muskelfaser*. Leipzig, 1863, p. 33... et *Jenäische Zeitschrift*, I, p. 322, et IV, p. 307.

(6) ARNDT, *Untersuchungen über die Endigung, etc.* Arch. f. mikrosk. Anatom. april 1873, Baud IX, p. 484.

tions de sels métalliques, ne paraissent pas l'altérer notablement. Il ne se colore pas par le carmin, la fuchsine, l'hématoxyline, le picro-carmin, l'acide picrique, etc. La teinture d'iode lui donne une teinte jaunâtre. Il n'est pas prouvé qu'il fournisse de la gélatine par la coction.

Le mode d'union du muscle au tendon a donné lieu à beaucoup de discussions parmi les histologistes. La plupart d'entre eux admettaient autrefois la continuité complète entre les fibrilles contractiles contenues à l'intérieur de la fibre musculaire et les fibrilles conjonctives du tendon. Kölliker montra le premier que certaines fibres se terminent d'une façon brusque, obtuse; et que là, il ne peut être question d'une transition insensible au tendon. Depuis les recherches de Weissmann, on est assez généralement d'avis qu'il y a simple contiguïté entre les fibres musculaires et la substance du tendon (1). C'est aussi mon opinion, mais je crois que Weissmann va trop loin quand il admet que le sarcolemme se termine là en cul de sac, et est reçu dans une dépression du faisceau tendineux, comme le gland dans sa cupule. Malgré toutes les solutions de potasse, je n'ai pu retrouver cette structure. J'ai étudié sous ce rapport le muscle du mollet de la grenouille verte. Un pareil muscle fortement tendu à l'aide d'épingles sur une planchette et plongé vivant dans l'alcool dilué, permettait facilement, au bout d'une couple d'heures, la séparation des différentes fibres jusqu'à leur insertion tendineuse (2).

J'ai employé pour l'éclairage tantôt la lumière polarisée, tantôt la lumière transmise ordinaire. J'ai pu m'assurer ainsi que les fibres musculaires offrent une assez grande diversité dans leur terminaison. Souvent le faisceau primitif strié conserve à peu près ses dimensions et s'insère sur un faisceau conjonctif de même épaisseur. (Kölliker en a figuré de pareils, fig. 115,

(1) Cependant Beale (*Bioplasm* 1872, p. 229, n° 268) et Wagener admettent encore la continuité directe des fibrilles conjonctives et musculaires.

(2) C'est également sur des fibres et des fibrilles obtenues de cette façon que j'ai étudié le strié transversal.

p. 215, *Éléments d'histologie humaine*, traduction Marc Sée, Paris 1868). Les fibrilles musculaires se terminent toutes en pointe au même niveau, et paraissent s'engrener entre les extrémités des fibrilles conjonctives. (Voir fig. 2, pl. I). Le sarcolemme se continue à la surface du faisceau conjonctif qui, à part le strié transversal et la différence de réfringence, offre exactement l'aspect d'un faisceau primitif musculaire. Les corpuscules conjonctifs y affectent la même disposition que les corpuscules musculaires. J'ai même trouvé des noyaux situés à la limite de séparation, appartenant pour une moitié au tendon, pour l'autre au faisceau musculaire. (Wagner cite des faits analogues.) Chez les insectes, Schrönn s'est également assuré, par l'emploi de la potasse, que le sarcolemme se continue avec le tendon chitinisé. Quelques fibres offrent à leurs extrémités une apparence hérissée, les divers groupes de fibrilles s'y terminant à des hauteurs différentes par des pointes effilées. (Voir fig. 1, pl. I.) Les noyaux m'ont toujours paru très-fréquents vers les extrémités des fibres (1).

Dans d'autres cas, peut-être plus fréquents ici, la fibre s'effile en pointe très-aiguë à son extrémité; le sarcolemme paraît alors complètement fermé, mais il ne s'en continue pas moins avec le tendon ou les fibrilles du périnysium.

Dans tous ces cas, il y avait donc séparation nette de la substance striée et de celle du tendon; transition insensible du sarcolemme au tendon ou au tissu conjonctif du périnysium.

Les noyaux musculaires. — A la face interne du sarcolemme, se trouvent appliqués des éléments nucléiformes, les noyaux ou corpuscules musculaires que l'on n'aperçoit généralement pas sans le secours de réactifs, et que les acides dilués, surtout l'acide acétique et mieux encore les matières colorantes (carmin, hématoxyline, etc.), font apparaître très-nettement. Ils sont

(1) Du Bois-Reymond a récemment signalé un mode de terminaison à facettes, des fibres de ce même muscle gastro-cnémien de grenouille.

espacés à des distances plus ou moins irrégulières et comme enchâssés dans une dépression de la substance musculaire. Auerbach en compte 10,000 à 18,000 par millimètre cube. La potasse caustique en solution concentrée gonfle rapidement le contenu contractile. Il sort par les extrémités rompues, entraînant souvent ces noyaux avec lui. Dans d'autres cas ils restent appliqués contre le sarcolemme. On peut les isoler en fendillant à la loupe des fibres en fibrilles. Welcker recommande dans ce but les muscles du protéé conservés dans l'alcool. On obtient ainsi des corps ovales, légèrement aplatis, à contours nets, de 0^{mm}020 à 0^{mm}25 de longueur et de 0^{mm}008 de largeur, d'une épaisseur égale au tiers ou au quart de la largeur, à contenu légèrement granuleux, offrant constamment un ou deux nucléoles arrondis, à éclat gras, de 0^{mm}003 de diamètre. En pratiquant une série de coupes, on peut s'assurer que les noyaux musculaires offrent la forme de lentilles allongées. Chacun d'eux est contenu dans une lacune fusiforme, formant à ses deux extrémités une vacuole conique contenant un liquide protoplasmique et des granulations. L'acide acétique, gonflant la substance musculaire, finit par faire disparaître ces vacuoles.

Chez l'homme et les mammifères, ces noyaux sont rarement logés à l'intérieur même de la substance musculaire, excepté dans les muscles du cœur, où c'est la règle (Harting). On les y rencontre également d'une façon constante dans certains muscles d'oiseaux, dans tous ceux des reptiles, batraciens et poissons. Chez les articulés les rapports sont différents. Ici nous trouvons également des noyaux isolés, mais très-fréquemment des séries parallèles de noyaux contenus dans des fentes longitudinales. On a, dans ces derniers temps, considéré une partie de ces éléments comme étant en relations avec la plaque terminale du nerf moteur. Nous ne comprendrons bien leur signification qu'après avoir étudié d'abord le contenu contractile du faisceau musculaire.

Le contenu du sarcolemme a donné lieu aux interprétations les plus diverses. La plupart des détails de structure admis par

les auteurs ont été attaqués et considérés tantôt, comme des produits artificiels dus à l'action des réactifs, tantôt comme résultant d'altérations survenant après la mort de la fibre musculaire. Il convient donc, pour éviter ce reproche, de s'adresser à des muscles entièrement frais. Les changements survenus par l'addition de substances chimiques ont certainement une grande valeur, mais ils doivent être soumis à un examen critique. Les observateurs les plus récents recommandent d'étudier seulement des muscles vivants, c'est-à-dire montrant encore des contractions énergiques. Ils les examinent dans la chambre humide pour éviter d'ajouter un liquide. Au lieu des chambres humides plus ou moins compliquées qui ont été proposées à cet effet, je me suis servi d'un petit appareil fort simple que chacun peut se préparer à l'instant. (Pl. 4, fig. 13.) Il suffit d'un porte-objet ordinaire, d'un verre à couvrir et d'un petit carré de papier Joseph de 2 à 3 centimètres de côté percé en son centre d'une fenêtre de 1 à 2 centimètres carrés de surface. Le petit cadre de papier, imbibé d'eau et appliqué sur le porte-objet, sert de rebord latéral à ma chambre humide qui se trouve fermée par le verre à couvrir. Je puis élever la hauteur de cette cellule en employant plusieurs doubles de papier. Elle se maintient humide pendant un temps assez long. Il suffit d'ailleurs, pour y renouveler l'humidité, de mouiller le papier en y déposant une gouttelette d'eau.

Un petit faisceau musculaire pris chez un animal vivant est rapidement lacéré à l'aide d'aiguilles sur la face inférieure du verre à couvrir. Je n'ajoute aucun liquide; les fibres baignent dans leur propre sérum et peuvent librement se contracter. Le verre à couvrir avec les fragments de muscle qui adhèrent à sa face inférieure est déposé sur le cadre de papier, de façon que la chambre humide soit exactement fermée. Examinés à un grossissement convenable (300 à 500 diamètres), ces faisceaux musculaires isolés par la dissection apparaissent comme des cylindres offrant un double strié longitudinal et transversal. Nous nous occuperons d'abord du premier.

Le strié longitudinal. — Les stries longitudinales se voient dans toute l'épaisseur de la fibre musculaire, à sa surface comme dans la profondeur. Elles offrent l'apparence de lignes très-déliçates, parallèles à l'axe de la fibre, et croisant par conséquent à angle droit les stries transversales obscures. Celles-ci se trouvent ainsi divisées suivant leur étendue en une série de points ou de bâtonnets. Les stries longitudinales sont beaucoup moins évidentes dans les zones transversales claires qui séparent les zones transversales obscures. On a même prétendu qu'elles n'y apparaissent qu'après la mort du muscle, que dans la fibre vivante elles étaient interrompues au niveau de chaque bande claire. Tous les muscles ne sont pas également avantageux pour leur étude. Elles se voient surtout bien chez ceux des articulés. Chez les larves de *Corethra plumicornis*, les fibres des muscles de la tête à l'état de repos offrent ce strié longitudinal à peine indiqué; mais dès que le muscle entre en contraction, on voit, avec la rapidité de l'éclair, les stries longitudinales s'accuser sur le passage de l'onde de contraction (Wagener et Merkel avaient également appelé l'attention sur ce phénomène) et diviser ainsi la fibre en un faisceau de filaments de 0^{mm}001 de diamètre environ. C'est la présence de ces fibrilles qui a fait donner à la fibre musculaire le nom de faisceau primitif. Parmi ces stries longitudinales, il en est quelques-unes dont les contours sont plus nettement accusés, qui peuvent même offrir une largeur appréciable. Elles paraissent ainsi séparer les fibrilles en groupes plus ou moins nombreux. (Voir plus loin.)

Ce sont elles qui, dans les muscles de grenouilles, contiennent les granulations nommées par Kölliker *interstitielle Körner*. Dans d'autres cas elles s'élargissent pour former une lacune renfermant un noyau, ou même un canal offrant toute une série de ces éléments. Si l'on essaie par la dissection à l'aide d'aiguilles de séparer un tel faisceau suivant la direction des stries longitudinales, on parvient dans beaucoup de cas à le décomposer en fibrilles. C'est ainsi que les muscles à aspect

vitreux de certains crustacés, notamment des palémons, enlevés rapidement au corps de l'animal vivant et lacérés dans leur propre sérum, se décomposent en un grand nombre de filaments rigides (Arndt).

Kölliker recommande les fibres musculaires des lamproies comme se prêtant bien à la division en fibrilles. De tels filaments ne sont pas des produits d'altération, de coagulation, se faisant sous l'influence de la dissection, mais existent préformés dans le faisceau primitif. Quand on isole quelques fibres d'un muscle vivant de grenouille, qu'on les dépose seulement dans leur sérum et les fendille à un grossissement de $\frac{3}{4}$, on obtient des fibrilles de moins de $0^{\text{m}}002$, très-extensibles et restant étendues. Ces fibrilles montrent clairement le strié transversal. On n'y observe pas de contractions; cependant elles n'ont pas l'immobilité de la mort, car la plus petite addition d'un liquide salin quelconque, fût-ce de la salive, les fait immédiatement se contracter en un peloton méconnaissable (Hensen).

Mais il existe toute une catégorie de muscles puissants et volumineux qui montrent les fibrilles striées d'une façon évidente et sans aucune préparation. Je veux parler des muscles jaunes du thorax des insectes. Ici les fibrilles ne sont pas maintenues étroitement pressées les unes contre les autres par le sarcolemme; cette membrane fait défaut. Elles sont séparées les unes des autres par une substance demi-liquide tenant en suspension un grand nombre de granulations, et sont lâchement maintenues en faisceaux par les trachées qui s'y ramifient. Il est impossible de nier ici la préexistence des fibrilles. Aussi, les adversaires de la théorie des fibrilles ont simplement nié la nature musculaire de ces éléments. Pour Kühne, les muscles thoraciques des insectes ont subi une métamorphose régressive; ils ont peut-être joué un certain rôle dans une période antérieure du développement; mais chez l'animal parfait, ils ne sont plus doués de la contractilité. C'est là une assertion toute gratuite. Il suffit d'examiner les insertions de ces muscles pour se convaincre que ce sont bien eux qui meuvent les ailes. Leur

masse remplit presque entièrement le thorax et est tout à fait proportionnée aux efforts énormes qu'ils doivent exécuter. Grünmach et Wagner ont d'ailleurs observé directement leurs contractions, en prenant soin d'empêcher l'évaporation. Ce qui, dans la plupart des fibres, paraît rendre la séparation des fibrilles difficile, c'est leur peu de consistance, leur fragilité. De plus, le sarcolemme les maintient étroitement pressées les unes contre les autres, et une matière unitive à grande cohésion pendant la vie semble encore les agglutiner. Dans les muscles jaunes, le sarcolemme manque, la matière unitive est liquide ou à peu près; il n'est donc pas étonnant que l'on parvienne à isoler les fibrilles. Tout ce qui augmente la consistance de ces dernières, tout ce qui diminue la cohésion de la substance qui les unit, favorise la division du faisceau primitif en fibrilles. C'est ce qui paraît se passer après la mort de la fibre musculaire. D'après Rouget, la substance unitive se liquéfierait; de plus, il est admis par un grand nombre d'histologistes que les fibrilles subissent à ce moment une espèce de coagulation et deviennent plus cohérentes. Aussitôt que la rigidité cadavérique commence à se produire dans les muscles de poissons, il suffit de rompre le sarcolemme et d'écartier en sens inverse, à l'aide d'aiguilles, les bords opposés du faisceau primitif, pour le décomposer en un grand nombre de fibrilles isolées. Ce qui prouve que ce sont bien les éléments propres de la substance contractile et non des produits artificiels, ce sont leurs dimensions constantes. Leur diamètre est d'environ $0^{\text{mm}}001$. Rouget a observé que chez les oiseaux et les mammifères morts de péritonite, la division du faisceau primitif en fibrilles peut être pratiquée moins de douze heures après la mort et avant l'apparition d'aucun signe de putréfaction. Toutes les extrémités rompues de faisceaux primitifs se présentent sous forme d'une espèce de pinceau ou balai composé de filaments dissociés, alors que, sur le faisceau intact, ils n'accusaient leur présence que par des stries très-fines. Hensen recommande à cet effet les muscles ayant acquis la rigidité cadavérique à l'abri de l'air et loin du contact du sang. Le

muscle psoas-iliaque des mammifères remplit surtout ces deux conditions. C'est dans les muscles masticateurs que l'on voit en premier lieu apparaître la division en fibrilles.

Nous possédons une série de réactifs paraissant agir d'une façon analogue à la rigidité cadavérique, soit en dissolvant la matière qui unit les fibrilles, soit plutôt en coagulant la substance même de ces dernières et augmentant leur consistance, ou peut-être en combinant ces deux actions : ici se rangent la simple macération ou la coction dans l'eau ou dans l'eau additionnée d'un peu de sublimé (Schwann); la macération dans les solutions d'acide chromique (Hannover); de bichromate de potassium, d'eau iodée (Lehmann); de nitrate de potassium (6 sur 1000, Reiser); dans la glycérine, l'éther, l'acide nitrique dilué ou concentré (Reiser). L'action de l'alcool, même passagère, dispose également à la division fibrillaire que j'obtiens facilement en lacérant les faisceaux primitifs à l'aide d'aiguilles. Rollett recommande le muscle hyoglosse de l'homme conservé pendant plusieurs mois dans l'alcool. L'acide chromique, le bichromate, l'alcool agissent probablement comme agents de déshydratation, coagulant la matière des fibrilles. Elles se ratatinent alors, augmentent de cohésion, et ne sont plus étroitement pressées les unes contre les autres.

Les fibrilles existent donc sur le muscle vivant : la rigidité cadavérique, les réactifs cités précédemment, ne font que les rendre plus apparentes. Tout en admettant l'existence des fibrilles, Engelmann a récemment prétendu que le strié longitudinal du muscle était un phénomène cadavérique. Une fibre musculaire jouissant de toute son activité vitale n'en montrerait aucune trace. Aux approches de la mort, au contraire, apparaîtraient des stries longitudinales très-pâles, souvent à des distances très-régulières, d'environ $0^{\text{mm}}001$; elles augmenteraient en largeur aux dépens des fibrilles qu'elles limitent et qui deviendraient plus étroites et plus réfringentes. L'apparition de ces stries s'expliquerait pour lui, non par le gonflement et l'éclaircissement d'une substance unissant transversalement les

fibrilles, mais par une coagulation, un ratatinement de ces éléments qui jusque-là étaient gonflés au point de se toucher exactement.

Nous reprendrons l'étude des fibrilles quand nous aurons appris à connaître plus en détail leurs éléments.

Le strié transversal. — Dans un faisceau primitif décomposé en fibrilles, à l'une de ses extrémités, il est facile de voir que ces dernières sont formées d'une alternance régulière de parties claires et obscures. Toutes les parties obscures des différentes fibrilles sont situées à la même hauteur et se correspondent exactement, de sorte que le strié transversal du faisceau lui-même en est le résultat. Chaque zone obscure ou claire de la fibre musculaire représente la somme de toutes les parties obscures ou claires des fibrilles. Les stries transversales existent dans toute l'épaisseur de la fibre musculaire et non à sa surface seulement, comme l'admettaient Weber, Berlin et Funke. On peut d'ailleurs s'en convaincre en examinant un faisceau primitif intact à un fort grossissement, et en faisant pénétrer successivement le foyer à des profondeurs différentes. Chaque strie obscure représente ainsi la tranche d'un disque transversal obscur, placé perpendiculairement à l'axe de la fibre et formé par les petites zones obscures de toutes les fibrilles. Ces stries sont espacées à des distances régulières dans toute la longueur de la fibre musculaire. Mais cet intervalle entre les stries varie suivant que le faisceau est à l'état de contraction ou de repos. Quand le muscle se contracte, se raccourcit, les stries transversales se rapprochent. A l'état physiologique ce raccourcissement n'est pas très-considérable, comme on peut déjà le conclure d'après le peu d'étendue des mouvements des points d'attache des muscles. Mais le raccourcissement observé à la suite de contractions provoquées artificiellement, peut aller jusqu'à 60 à 80 p. % (Engelmann) et même 80 à 90 p. % (E. Weber). Inversement, quand la contraction a cessé, le muscle subit un allongement, les stries s'écartent exactement de la

quantité dont elles s'étaient rapprochées, et la fibre revient au repos. On peut encore exagérer cet écartement des stries en exerçant des efforts mécaniques d'extension sur le muscle. Bowmann avait cru remarquer que la distance des stries offre des valeurs assez peu différentes pour les divers groupes de vertébrés et d'articulés (1). Hensen et Krause pensent pouvoir rapporter ces différences à l'état plus ou moins grand d'extension dans lequel se trouvent les fibres examinées. Pour eux, la hauteur du segment musculaire correspondant à une strie obscure est une constante, probablement en relation intime avec la contractilité. Ceci ne peut plus guère être admis. Dans les fibres des articulés, les stries sont notablement plus écartées que chez les vertébrés. Le plus grand écartement, $0^{\text{mm}}011$ (11μ) a été observé par Engelmann chez les muscles de l'abdomen de plusieurs insectes, notamment du *Telephorus melanurus*. Chez certains muscles d'araignées (*Trombidion?*), la distance allait à 10μ d'après Flögel. J'ai trouvé plusieurs fois 9μ dans les muscles des pattes d'insectes (Hydrophile, Eristalis tenax). Chez l'homme, Auerbach donne comme moyenne $3\mu6$, parfois 3μ . Sur un muscle coupé le raccourcissement allait jusqu'à $1\mu5$. C'est chez les chéloniens que le strié est le plus rapproché. Ces différences sont trop grandes pour pouvoir s'expliquer uniquement par des degrés différents d'extension. Mais ce qui paraît à peu près constant, c'est la largeur relative des zones transversales obscures et claires. Elles ont à peu près les mêmes dimensions chez tous les animaux à muscles striés. Les zones obscures, dans quelques cas, sont peut-être de $\frac{1}{7}$ plus larges que les zones claires (Engelmann).

(1) Cette distance est d'après Bowman de :

$\frac{1}{25200}$	de pouce anglais chez l'homme.	
$\frac{1}{10900}$	id.	les mammifères.
$\frac{1}{10400}$	id.	les oiseaux.
$\frac{1}{11500}$	id.	les reptiles.
$\frac{1}{11100}$	id.	les poissons.
$\frac{1}{2800}$	id.	les insectes.

N. B. La ligne anglaise = $2^{\text{mm}}4166$.

Quelle est la cause de ce strié transversal? Pour Schwann et pour beaucoup d'anciens observateurs, les fibrilles étaient moniliformes; leurs étranglements successifs se correspondant transversalement produisaient sur le faisceau entier l'impression de stries obscures. Les parties convexes des fibrilles constituaient les zones claires. Les vues les plus diverses furent émises sur la nature des fibrilles et la cause du strié transversal. Ces opinions, causées par l'imperfection des instruments, n'ont plus qu'un intérêt purement historique. Je ne parlerai que de la théorie des éléments charnus que l'on a opposée à celle des fibrilles.

Bowmann montra que dans certaines circonstances le contenu du sarcolemme se divise en disques transversaux, les stries obscures représentant pour lui sur le faisceau intact les plans de contact de ces disques. La double division du faisceau tantôt en disques, tantôt en fibrilles, le conduisit à formuler sa théorie des éléments charnus. Le contenu de la fibre musculaire était formé de petites particules égales, les éléments charnus (*sarcous elements*) se correspondant suivant deux directions, de façon à conduire à la formation de disques et de fibrilles. Chaque disque contenait un élément charnu de toutes les fibrilles. Inversement, une fibrille n'était qu'une série longitudinale d'éléments charnus empruntés à tous les disques. Le strié longitudinal du faisceau correspondait aux limites latérales des éléments charnus, le strié transversal à leurs extrémités. En divisant la fibre musculaire suivant l'un de ces systèmes de stries, on obtenait des fibrilles, suivant l'autre, des disques qui eux-mêmes étaient ultérieurement susceptibles de se diviser en éléments charnus: Sharpey, Carpenter, Queckett Hassal, adoptèrent les vues de Bowmann et considérèrent également les fibrilles comme des séries de particules charnues se touchant. Wharton Jones et Dobie montrèrent que les éléments charnus de Bowmann ne sont pas en contact suivant leur longueur, que les fibrilles offrent une alternance de parties foncées qui pour eux correspondent aux *sarcous elements*, et d'espaces clairs représentant une

substance unissante. Rollett vit que l'acide chlorhydrique (au millième agissant pendant 24 heures) et l'acide acétique (après 48 heures d'action) attaquent et dissolvent les zones transversales claires qu'il nomma *Zwischensubstanz*. Les zones obscures gonflées (*Hauptsubstanz*) deviennent libres, et le contenu de la fibre peut s'effeuiller en une série de disques que l'on voit rouler dans le champ du microscope comme des globules sanguins. D'après Reiser, l'acide phosphorique, les chlorures de calcium et de baryum, le carbonate de sodium, la soude et la potasse caustique isolent également les disques de la *Hauptsubstanz*. Frerichs observa le même phénomène par l'action du suc gastrique. Ces auteurs admirent en outre une seconde substance à propriétés chimiques différentes, unissant transversalement les éléments charnus. Enfin Margo chercha à établir leur existence sur des bases embryologiques (*Fleischkörnchen*). La théorie des éléments charnus résumait assez bien l'ensemble des connaissances sur les muscles striés. Aussi fut-elle adoptée par un grand nombre d'histologistes. Conformément aux conclusions de Rollett, de Haeckel et de Reiser, on se représentait assez généralement le contenu de la fibre musculaire comme formé de trois substances : les éléments charnus réunis par deux substances unissantes différentes, l'une longitudinale, l'autre transversale. Les fibrilles et les disques avaient à peu près même valeur et étaient tous deux des produits artificiels résultant de la dissolution de l'une ou de l'autre substance unissante. Cependant, comme Heule le faisait déjà remarquer dans son *Jahresbericht* de 1859, l'hypothèse des éléments charnus était au moins inutile. Si certains réactifs, tels que le sublimé, l'alcool, accentuent la division longitudinale en fibrilles, il ne s'ensuit pas nécessairement qu'il y ait eu dissolution d'une substance transversale. La préexistence des fibrilles rend également compte de ces phénomènes. Nous voyons en effet que ce sont précisément les réactifs qui augmentent la force de résistance de la fibre en totalité, qui permettent d'isoler facilement les fibrilles, ce qui s'explique parfaitement en admettant que ces

réactifs ont produit une augmentation de cohésion, une espèce de coagulation des fibrilles. Au contraire, les réactifs qui diminuent la solidité de la fibre, qui la dissolvent en totalité à la longue, sont ceux à l'aide desquels on obtient les disques. Ce ne sont que les parties les plus résistantes des fibrilles qui persistent les dernières. Si, par exemple, l'action de l'acide acétique est suffisamment prolongée, les disques de substance fondamentale finissent également par disparaître.

Les histologistes étaient ainsi partagés en deux camps au sujet de la structure des muscles, les défenseurs des fibrilles et les partisans des éléments charnus, quand l'étude plus approfondie du strié transversal est venue complètement changer la face de la question.

Les premiers observateurs paraissent ne pas avoir pris toutes les précautions nécessaires dans l'étude du strié transversal : les uns plaçaient les éléments charnus dans les zones claires, les autres dans les zones obscures ; leurs figures représentent les stries transversales tantôt comme de simples lignes, tantôt comme des bandes obscures égalant ou dépassant même en hauteur les zones claires. En effet, dans les circonstances ordinaires, les fibres musculaires donnent une image fort peu nette de leurs stries transversales. Cela tient à différentes causes. Les stries étant l'expression optique de disques vus sur leur tranche, il suffit que les plans de ces disques ne soient pas exactement parallèles à l'axe visuel pour que leurs contours deviennent incertains. Un fait bien connu de tous ceux qui travaillent au microscope, c'est que les objets réfringents, à surface convexe, qui paraissent obscurs quand ils sont vus exactement au point, deviennent clairs quand on élève légèrement le foyer (*voir* fig. 3, A. B. C., pl. 3); inversement, les parties claires deviennent obscures. Or, la plupart des fibres musculaires offrant une épaisseur considérable, toutes les parties des stries obscures ne peuvent être à la fois au foyer. Il n'y a que celles qui y sont exactement qui donnent une image obscure nette; celles qui sont situées au delà du foyer, paraissent lumineuses. Les zones

claires seront de même vues tantôt en clair, tantôt en sombre. De là, un jeu trompeur d'ombre et de lumière, quand on fait varier la position du foyer. A mesure que l'on fait monter ou descendre le tube du microscope, les stries obscures semblent se déplacer toutes dans un sens pour aller prendre la place des stries claires qui, elles également, changent de position. La confusion devient encore plus grande quand la préparation est éclairée obliquement. Enfin, dans un certain nombre de cas, le liquide qu'on ajoute à la préparation soulève le sarcolemme au niveau de chaque strie et donne ainsi une série d'images compliquant celles des stries de la substance contractile.

Il faut donc éviter tout froissement dans la dissection, s'adresser à des muscles à stries aussi écartées que possible, offrant une faible épaisseur de leurs faisceaux primitifs (1). La perfection à laquelle on est arrivé aujourd'hui dans la construction des lentilles permet d'examiner en détail des fibrilles isolées ou réunies en petit nombre. De plus, si le liquide est choisi convenablement et si l'on emploie un éclairage exactement central, la netteté de l'image ne laissera rien à désirer. Au lieu de bandes alternativement claires et foncées, on verra apparaître un système de stries beaucoup plus compliqué.

Leur étude approfondie a fait dans ces dernières années l'objet de travaux très-importants et a puissamment contribué à modifier les idées sur la structure de la fibre striée. L'emploi de la lumière polarisée, introduite surtout par Brücke dans l'histologie des muscles, a fait faire de grands progrès à cette question. Il convient donc que je décrive d'abord la méthode qu'il a employée.

Depuis longtemps les minéralogistes ont utilisé l'action qu'exercent les corps biréfringents sur le plan de la lumière polarisée, pour reconnaître les cristaux qui possèdent ces propriétés. Ils se servent d'une pince dont chaque branche porte une tourmaline taillée parallèlement à l'axe. Lorsque les axes

(1) Beaucoup de fibres musculaires d'insectes ont la forme de minces rubans aplatis et se prêtent merveilleusement à cette étude.

se croisent, les tourmalines ne laissent passer aucune lumière. Les substances inactives examinées entre les plaques croisées ne changent rien à l'obscurité du système. Au contraire, les corps biréfringents y apparaissent colorés de teintes variables suivant leur épaisseur, leur orientation et leurs axes optiques. Si l'on tourne alors les tourmalines de façon que leurs axes soient parallèles, on voit apparaître les couleurs complémentaires. En 1839, Boeck avait reconnu dans plusieurs tissus, notamment dans le tissu musculaire, la propriété d'apparaître éclairés sur le fond obscur obtenu par le croisement des tourmalines. Von Erlach examina des muscles entre deux prismes de Nicol, en colorant le champ visuel à l'aide de minces plaques de gypse : il reconnut également leur biréfringence. Brücke a poussé cette méthode à un haut degré de perfection, et ceux qui l'ont suivi, ont employé comme lui le champ obscur produit par l'entrecroisement de deux prismes de Nicol. Je me suis servi du nouvel appareil de polarisation de Hartnack (figuré par Frey, *Das Mikroskop*, 1871, p. 34, fig. 46 et 47). Le nicol inférieur ou polariseur se fixe sous la platine, sur le trajet des rayons destinés à éclairer l'objet. L'analyseur, également un nicol, est superposé à l'oculaire et peut tourner dans un tube fixe qui porte un cercle gradué. Un index fixé à l'oculaire sert à lire le degré de la rotation.

Cet appareil donne des images dont la netteté et l'éclat ne laissent rien à désirer avec les forts grossissements (objectif n° 9 à immersion de Hartnack), mais la lumière diffuse du jour ne suffit plus alors. J'emprunte l'éclairage à une lampe à pétrole munie d'une lentille plane-convexe pour rendre les rayons parallèles (lampe de Hartnack):

Un rayon de lumière ordinaire pénétrant dans un prisme de Nicol se divise en deux rayons polarisés dont les particules d'éther vibrent dans des plans respectivement perpendiculaires, appelés *plans de polarisation*. Mais il se passe ici un phénomène analogue à celui qui est offert par les tourmalines : l'un des rayons, l'ordinaire, est supprimé par réflexion; l'autre, le rayon

extraordinaire, traverse seul le prisme de Nicol (4). Le rayon lumineux venu du polariseur arrivant à l'analyseur s'y divise de nouveau en rayon ordinaire qui se perd, et en rayon extraordinaire qui passe en entier, quand les plans de polarisation des deux nicols sont exactement parallèles. Si nous tournons légèrement le nicol supérieur, ces plans feront un angle aigu et une partie de la lumière sera arrêtée. On démontre par une construction géométrique très-simple que la quantité de lumière qui parvient ainsi à l'œil de l'observateur décroît à mesure que l'angle que font les plans de polarisation augmente, pour devenir nulle quand cet angle égale 90 degrés. On obtient, en effet, un champ complètement obscur quand les plans de polarisation de l'analyseur et du polariseur se croisent à angle droit.

Plaçons sur la platine du microscope et sur le trajet des rayons venant du nicol inférieur un corps biréfringent à un seul axe optique, situé parallèlement au plan du porte-objet. Les vibrations des particules d'éther ne pourront se propager dans un tel corps que suivant deux directions, l'une parallèle, l'autre perpendiculaire à l'axe optique. Le plan de la lumière polarisée n'éprouvera donc aucune déviation dans les deux cas où l'axe optique du corps biréfringent sera parallèle ou perpendiculaire au plan de polarisation du nicol inférieur. Dans ces deux cas, les nicols se croisant, le corps biréfringent interposé ne changera rien à l'obscurité du système. Si, au contraire, ce corps se trouve orienté de façon que son axe optique fasse un angle avec les deux plans de polarisation, la lumière se divisera, suivant la loi du parallélogramme des forces, en deux rayons dont les vibrations s'exécutent pour l'un perpendiculairement, pour l'autre parallèlement à l'axe optique. Ces rayons ainsi modifiés, se présentant au nicol supérieur, n'y sont plus arrêtés. Une partie parviendra à l'œil de l'observateur et le corps biréfringent paraîtra éclairé sur le champ obscur. Le

(4) Ou le plan perpendiculairement auquel s'exécutent les vibrations; car on n'a pas encore résolu avec une certitude parfaite la question de savoir si les vibrations de la lumière polarisée sont parallèles ou perpendiculaires au plan de polarisation.

maximum de clarté sera obtenu quand son axe sera orienté à ± 45 degrés des deux plans de polarisation. Mais les deux rayons ordinaire et extraordinaire qui traversent le corps biréfringent s'y propagent avec des vitesses différentes. De cette différence de marche résultent des interférences affectant inégalement les rayons de réfrangibilité différente et produisant des phénomènes de coloration, lorsque l'épaisseur du corps biréfringent est suffisante. A mesure que celle-ci augmente, on voit apparaître successivement les couleurs des anneaux colorés de Newton.

Comme Brücke l'a montré, les fibres musculaires sont anisotropes; elles présentent justement au microscope de polarisation les propriétés d'un corps biréfringent dont l'axe optique unique coïncide avec l'axe de figure. Elles apparaissent vivement éclairées sur le champ obscur, quand leur direction n'est pas parallèle à l'un des plans de polarisation. Le maximum de clarté s'obtient quand elles font un angle de ± 45 degrés avec les deux plans de polarisation. La couleur blanche ou blanc jaunâtre est celle que l'on observe d'ordinaire, vu leur peu d'épaisseur. Là où plusieurs fibres à directions parallèles se recouvrent, leur action s'ajoute, il y a augmentation de clarté et apparition de couleurs (fig. 2, pl. 3). J'ai constaté qu'il y avait au contraire diminution de clarté ou obscurcissement complet au point d'entre-croisement de deux fibres ou plans de fibres à directions perpendiculaires. (Voir fig. 1, pl. 3.) En effet, le rayon qui était ordinaire dans la première fibre, devient extraordinaire dans la seconde, et réciproquement. Leur action se détruit, et il y a obscurité complète ou à peu près si les fibres ont même épaisseur. Enfin, il est facile de s'assurer, comme Brücke, que l'axe optique est unique et coïncide avec l'axe de figure. En effet, les rayons qui traversent la fibre parallèlement à sa longueur, s'y propagent comme dans une substance monoréfringente. Des tranches minces de fibres pratiquées perpendiculairement à l'axe longitudinal restent complètement invisibles sur le fond obscur. A mesure que la coupe est pratiquée plus obliquement,

elle se colore plus vivement. Le maximum de clarté est produit par des fibres vues de champ, quand leur axe est perpendiculaire à l'axe optique de l'instrument. Les fibres musculaires offrent donc une seule direction suivant laquelle leurs propriétés de biréfringence ne se manifestent pas; en d'autres termes, elles possèdent un axe optique qui coïncide avec leur axe de figure.

Mais toutes les parties du faisceau musculaire ne jouissent pas de la double réfraction. Examinées à un grossissement suffisant entre les prismes de Nicol croisés, elles offrent une alternance de bandes claires et obscures. Les bandes claires anisotropes correspondent précisément aux zones qui sont obscures à la lumière ordinaire. De même les bandes invisibles, noires à la lumière polarisée, sont les plus claires à la lumière ordinaire. Les disques correspondant aux éléments charnus des anciens observateurs, à la *Hauptsubstanz* de Rollett, sont donc anisotropes; la substance unissante, claire, *Zwischensubstanz* de Rollett, est isotrope. Dans la théorie des éléments charnus, ceux-ci étaient seuls biréfringents, les deux substances unissantes étaient monoréfringentes. Il est complètement inexact qu'en élevant le foyer on puisse faire paraître anisotropes les zones de substance unissante. Si les faisceaux primitifs très-épais offrent parfois ce phénomène, il est facile de se convaincre que cela dépend de ce que toutes les zones isotropes et anisotropes des différentes fibrilles ne se correspondent pas exactement, le foyer, en pénétrant à des profondeurs différentes, rencontre successivement des parties isotropes et anisotropes des fibrilles, sans qu'il soit possible d'admettre que les premières se transforment dans les secondes. Les fibrilles isolées montrent aussi bien que les fibres elles-mêmes cette alternance régulière de segments mono- et biréfringents. Si j'élève le foyer, l'image perd seulement de sa netteté, mais jamais les zones isotropes ne deviennent anisotropes, comme Rouget le prétendait. C'est là une preuve directe que les phénomènes de biréfringence sont réels ici, et ne sont pas produits au niveau des fentes qui séparent les fibrilles. C'est la matière elle-même des fibrilles qui est aniso-

trope : deux systèmes d'ondes lumineuses se propagent à son intérieur d'après des lois différentes et en interférant mutuellement. Tous ces phénomènes s'observent très-bien sur des fibres d'articulés simplement imprégnées de glycérine. (Voir les fig. 3, A, pl. 3, et 1 et 2, n° 3.) Mais dans les muscles de vertébrés, il devient indispensable de les rendre plus transparentes. Brücke les portait successivement dans l'alcool absolu, l'essence de térébenthine et le vernis de peintres (Dammarfirniss). Après les avoir également déshydratées dans l'alcool fort, je les laisse séjourner quelques instants dans l'essence de clous de girofle, et je les enferme finalement dans le baume de Canada.

En observant sur fond noir, les parties isotropes restent invisibles. Il peut être avantageux de les faire apparaître. Brücke colorait à cet effet le champ du microscope en interposant sur le trajet des rayons destinés à éclairer l'objet, une lamelle de mica orientée de façon à donner le maximum de clarté, c'est-à-dire dont l'axe optique fait un angle de ± 45 degrés avec les deux plans de polarisation. Il recommanda les lamelles donnant la teinte pourpre (teinte sensible, teinte de passage de Biot). Les zones de substance isotrope prennent alors cette teinte du fond ; les parties anisotropes changent la couleur du violet au bleu sur les fibres orientées, de façon que leur activité optique représente un épaissement de la plaque de mica, c'est-à-dire orientées parallèlement à l'axe optique de la plaque. Celles qui sont orientées perpendiculairement à cet axe agissent comme une diminution d'épaisseur, et la couleur de leurs zones anisotropes passe du rouge au jaune. J'ai employé des lamelles de gypse qui donnent des couleurs beaucoup plus vives que celles de mica. La teinte pourpre n'est pas indispensable. Les fonds colorés en rouge, violet, bleu intense, m'ont également donné des images splendides, mais la couleur que prennent les parties anisotropes tranche moins sur le fond. Les fibres qui, dans les azimuths actifs, se colorent en jaune sur fond pourpre, sont celles où l'on étudie le mieux les détails. (Voir fig. 1 et 2, pl. 2.) Brücke collait sa lamelle cristalline sur le porte-objet, et étalait les fibres muscu-

lares à sa surface. L'orientation relative des fibres musculaires et de la plaque de mica était constante. C'est là un inconvénient; car, dans une préparation, il n'y a qu'un petit nombre de fibres dirigées de façon à présenter le maximum d'effet, et ce ne sont pas toujours les plus favorables. Il peut aussi être utile d'examiner une même fibre à la lumière ordinaire et à la lumière polarisée. Enfin, la dissection devient très-difficile sur une substance aussi tendre que le gypse. C'est pourquoi j'ai trouvé préférable de séparer complètement la lamelle colorante de l'objet à examiner. Je me suis préparé quelques minces plaques formées chacune de deux porte-objets, entre lesquels sont collées, à l'aide de baume de Canada, des feuilles de gypse choisies parmi celles donnant les plus belles teintes. Cette plaque se dépose sur la platine, de façon que le gypse soit sur le trajet des rayons venant du miroir. Il suffit alors de superposer les préparations à examiner.

Les éléments de la substance anisotrope sont-ils positifs ou négatifs, agissent-ils à la façon du cristal de roche, ou à la façon de la tourmaline? Brücke est parvenu à résoudre cette question. Il a montré que les fibres musculaires examinées sur une plaque de quartz hyalin dont l'axe optique coïncide avec celui des fibres, agissent sur les rayons lumineux, comme le ferait un simple épaissement de la lame de quartz, et sont par conséquent positives comme le cristal de roche. Ce qui le prouve encore, c'est que celles au contraire qui font avec l'axe du cristal de roche un angle droit, agissent en sens inverse, comme si la plaque s'amincissait.

Brücke crut observer que les muscles d'un même animal (*Hydrophilus piceus*) peuvent présenter une grande diversité dans la disposition et la largeur des bandes anisotropes, ou, ce qui revient au même, des éléments charnus.

Il admit en conséquence que les éléments charnus sont eux-mêmes des groupes de particules plus petites qu'il nomma *disdiaclastes* (disdiaklasten); ces disdiaclastes seraient des corps biréfringents, de forme et de grandeur constantes, à axe optique

parallèle à la longueur des fibres. Ils seraient renfermés dans la substance isotrope et produiraient, par leur groupements divers, les changements d'aspect des éléments charnus. Brücke arriva à la même conclusion d'une autre façon, par l'examen des phénomènes de la contraction. Chaque élément charnu change alors de forme : il se raccourcit et s'épaissit. Mais une force agissant sur un corps solide pour produire de tels changements, devra étendre son action jusque sur les molécules isolées; les constantes optiques devront être changées, et il n'est pas admissible que le changement ait lieu de telle façon que le rayon extraordinaire et le rayon ordinaire, après avoir parcouru une même épaisseur dans la même direction, offrent de nouveau la même différence de marche qu'avant le changement de forme. Si, au contraire, les éléments charnus sont des groupes de petits corps solides, biréfringents, invariables dans leur forme pendant la contraction, mais changeant seulement de position (comme une compagnie de soldats), les constantes optiques ne seront pas changées, et les rayons devront montrer la même différence. Les variations de coloration du muscle pendant la contraction permettraient d'apprécier le changement des propriétés optiques. Toutes les observations de Brücke ont eu un résultat négatif : il n'a pu constater un changement de coloration qui ne s'expliquât pas complètement par les changements d'épaisseur de la couche traversée, ou par l'angle que les rayons, venant interférer, faisaient avec l'axe optique. La constitution moléculaire des éléments charnus ne changeant pas pendant la contraction, il en conclut qu'il faut admettre l'existence des disdiaclasses.

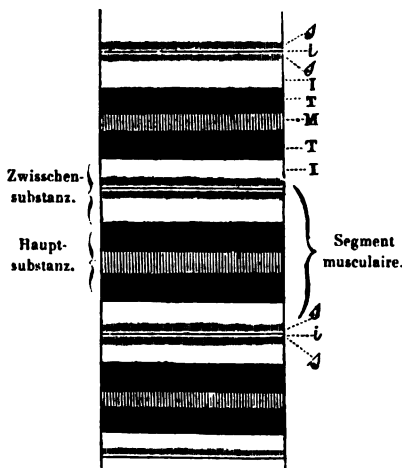
Si l'on verse de l'eau sur des muscles vivants de grenouilles ou de coléoptères, ils meurent rapidement. Les extrémités gonflent et le contenu sort du sarcolemme. Examine-t-on ces extrémités au microscope de polarisation, les prismes de Nicol étant croisés, on ne voit pas d'éléments charnus, mais un pointillé, un nuage gris d'argent épars dans le champ du microscope. Ce sont là sans doute les disdiaclasses, que l'eau a séparés les uns des autres sans les détruire. Le gonflement est ici différent de celui

que les acides et les alcalis occasionnent. Ceux-ci attaquent les disdiaclasses eux-mêmes et suppriment la double réfraction. La coction exerce la même action, mais plus lentement. La substance anisotrope perd alors également cette grande réfringence qui la rendait reconnaissable à la lumière ordinaire. Ces résultats furent attaqués par Martyn, Valentin et Rouget. Pour Valentin (cité par Rouget), la fibre musculaire tout entière est anisotrope. Les bandes inactives prenant la couleur pourpre du fond avaient, dans les muscles de grenouille, une épaisseur de $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{8}$ de millimètre, et s'observaient très-bien à un grossissement de 3 diamètres. Nous remarquons donc immédiatement que Valentin n'a pas eu ici sous les yeux le strié normal des muscles, mais sans doute, comme l'indique Rouget, des plissements étendus de fibres ou de groupes de fibres. Pour Valentin, les stries rouges, inactives, appartiennent également à une substance biréfringente, mais dont la section principale est parallèle à l'un des plans de polarisation. Presque toujours, en effet, elles perdent cette couleur rouge par la rotation dans le plan horizontal, et tandis qu'un certain nombre d'entre elles s'évanouissent par la rotation vers 90 degrés, d'autres apparaissent. Dans quelques cas rares, les stries rouges persistent dans toutes les orientations du faisceau; mais alors même il n'y a pas lieu d'admettre une substance mono-réfringente. Les plissements du faisceau dans le plan vertical, disposés de telle façon que les rayons polarisés traversent dans ce point la fibre parallèlement à l'axe, expliquent comment, à leur niveau, la couleur du fond n'est pas altérée. Il suffit dans ce cas d'incliner la préparation obliquement de haut en bas, pour voir apparaître une coloration nouvelle. Enfin, fréquemment la pression fait disparaître les bandes isotropes. Comme on le voit, il ne s'agit pas ici du strié normal du muscle, tel qu'on ne l'étudie qu'à de forts grossissements. Les remarques de Valentin sont exactes, mais elles ne peuvent s'appliquer qu'aux ondulations grossières et irrégulières qui s'observent sur un muscle, après la contraction, et n'atteignent nullement les faits observés par Brücke, qui sont d'un tout autre ordre.

Pour Rouget, la fibre tout entière est formée de substance isotrope. Si les bandes transversales obscures, correspondant aux éléments charnus des auteurs, polarisent la lumière, alors que les bandes pâles restent sans action sur elle, cela ne provient pas d'une différence de propriétés entre les substances des deux ordres de zones. Le faisceau primitif est, pour lui, formé de fibrilles complètement homogènes et monoréfringentes dans toute leur étendue. Les stries transversales ne correspondent pas à une différence de composition, mais sont le résultat de plissements que présentent toutes les fibrilles du faisceau à la même hauteur et à des distances régulières. La lumière, en rasant les bords des fibrilles au point où elles offrent ces changements de direction, se polarise; et les zones contenant ces plissements se colorent dans le champ pourpre du microscope de polarisation. Les zones où les fibrilles restent droites sont inactives dans la plupart des cas, mais peuvent aussi, suivant Rouget, devenir anisotropes si l'on fait varier la position du foyer. Ceci est inexact, comme je l'ai démontré plus haut. Rouget cite un certain nombre de faits où la double réfraction ne dépend pas de l'arrangement moléculaire, mais de la forme des surfaces. C'est ainsi que les bords libres des lames liquides faisant un angle de ± 45 degrés avec les sections principales des prismes de Nicol, polarisent les rayons qui les rasant dans leur transmission, et se colorent de bandes jaunes et bleues. Si la goutte est petite, à bords convexes, les phénomènes de polarisation envahissent toute sa surface. Une lame de gélatine, substance inactive par elle-même, apparaît en jaune ou en bleu, quand on a tracé à sa surface des systèmes de stries orientées sous un angle de ± 45 degrés avec les plans de polarisation. Ces lames modifient la marche des rayons lumineux d'une façon tout à fait indépendante de leur épaisseur et en rapport seulement avec les fentes, les fissures, les plis dont elles sont le siège. Rouget explique l'action différente qu'exercent sur la lumière les stries claires et les stries obscures, par une différence d'orientation des bords des fibrilles au niveau de ces deux ordres de zones. Mais il est

impossible de rapporter comme il le fait, le strié des fibres musculaires à un plissement des fibrilles. L'explication qu'il cherche à donner de leurs propriétés optiques perd donc toute base. En effet, les fibrilles isolées, examinées entre les prismes de Nicol, montrent la même alternance de parties isotropes et anisotropes que le faisceau lui-même. Les séparations entre les différentes zones dans le faisceau primitif sont d'ailleurs bien trop nettes pour pouvoir être rapportées à un plissement des éléments.

Rouget admet deux ordres de stries transversales. Les stries principales, celles qui se voient sur le faisceau primitif, sont causées par des ondulations de toutes les fibrilles. D'autres stries plus fines, se voyant parfois entre les premières, appartiennent aux fibrilles elles-mêmes. Chaque fibrille est, pour lui, formée par un ruban contourné en hélice sur lui-même, ruban au bord duquel correspondent les stries transversales obscures, tandis que les stries claires ne sont autre chose que les intervalles des tours de spire. « C'est une spirale élastique dont les tours, au moment de la contraction, se rapprochent exactement de la même façon que dans un ressort en hélice qui revient sur lui-même en vertu de son élasticité. » Barry voyait également des spirales, non-seulement dans les muscles, mais dans une foule d'organes, voire même à l'intérieur des globules sanguins. Ce sont là des hypothèses que les faits contredisent formellement. Chacun peut se convaincre que les stries des fibrilles sont exactement perpendiculaires à leur axe longitudinal; elles devraient, au contraire, si l'hypothèse de Rouget était exacte, être placées obliquement, comme le filet d'une vis. Si dans quelques cas on parvient à obtenir cette déviation des stries, on ne doit pas oublier que les fibrilles, pendant la vie, sont extrêmement délicates et altérables, que la moindre pression peut amener leur froissement dans une direction déterminée. Une foule de faits prouvent d'ailleurs, comme nous allons le voir à l'instant, que les zones claires et obscures sont réellement formées de substances différentes.



Fibre musculaire d'insecte à un grossissement de 1500.
Figure demi-schématique.

Si nous examinons une fibre musculaire à large strié, un muscle d'insecte par exemple, en prenant les précautions indiquées précédemment, nous reconnaissons facilement la *Hauptsubstanz* obscure, réfringente de Rollett, et la substance intermédiaire claire, toutes deux ayant même largeur à peu près. Mais ce qui frappe tout d'abord c'est une strie mince très-obscure (*s i s*) traversant la substance isotrope (*I I*) en son milieu. A l'aide de grossissements suffisants, on parvient dans certains cas à décomposer cette strie noire elle-même en une ligne obscure (*i*), séparée plus ou moins de chaque côté par une mince bordure claire de deux lignes latérales (*s s*). Enfin, la *Hauptsubstanz* (*T T*) offre le plus souvent, elle aussi, en son milieu, une bande un peu plus claire (*M*). Dans une fibre montrant à la fois toutes ces zones, nous aurons donc pour chaque strie des anciens observateurs, le système suivant (voir la figure ci-dessus et les figures de la planche 4, et la figure 3, planche 3) :

1° La strie mince (*i*) située au milieu de la substance intermédiaire; 2° une bande claire étroite; 3° une bande obscure étroite (*s*); 4° une bande claire large (*I*); 5° *T* une bande obscure; 6° *M* une bande obscure mais moins que la précédente, puis les mêmes zones en sens inverse; 7° (*T*); 8° (*I*); 9° (*s*); 10° une petite bande claire, et 11° la strie mince *i* qui recommence une nouvelle série, de sorte qu'il ne faut en réalité compter que 10 zones. Chacune d'elles se voyant à toute profondeur correspond donc à un disque occupant toute l'épaisseur de la fibre. Les larges stries obscures *T T* correspondant à la *Hauptsubstanz* de Rollett, portent généralement aujourd'hui en

Allemagne le nom de disques anisotropes, *disques transversaux* (*Querscheibe*). La partie médiane *M* plus claire a été nommée *disque Médian* (*Mittelscheibe*). Les parties claires de la substance intermédiaire de Rollett sont les *disques isotropes* ou la substance isotrope. La strie fine située dans la substance isotrope est le *disque intermédiaire* (*i*) d'Engelmann (*Zwischenscheibe*) ou la membrane transversale (*Quermembran* de Flögel et de Merkel, *Grundmembran* de Krause). Les petites zones obscures, souvent confondues avec le disque intermédiaire, sont les zones granuleuses de Flögel (*Körnerschicht*) ou *disques secondaires* (*s*) (*Nebenscheiben*) d'Engelmann.

J'appellerai, *segment musculaire* (*Muskelfach*), l'ensemble des parties se succédant d'un disque intermédiaire à l'autre. Chacun de ces segments comprend une strie des anciens observateurs, un disque de Bowman. J'étudierai successivement ces différentes parties.

Le disque intermédiaire (i) et les disques secondaires (s s). — La strie noire (*i*), située au milieu de la substance isotrope, s'aperçoit rarement isolée des stries secondaires (*s s*). Je n'ai jamais observé cette séparation sur des muscles de vertébrés. Ordinairement elles sont confondues en une seule bande, que Brücke avait déjà figurée comme anisotrope. (*Kleine Disdiaklastengruppen*. Fig. A, pl. I.) (1). Sa seconde figure de la planche I ne la montre pas. Elle existe cependant d'une façon constante sur tous les muscles. Mais diverses circonstances peuvent empêcher de la voir. Elle est moins transparente que les autres parties, et peut échapper à cause de son peu d'épaisseur sur des fibres dont toutes les parties de chaque disque ne se correspondent pas exactement. Cette bande étroite est extraordinairement nette dans les muscles d'articulés. Elle y est beaucoup plus obscure, plus réfringente que les disques transversaux. Chez les vertébrés elle a parfois passé inaperçue (Rollett ne l'a pas vue)

(1) BRÜCKE, *Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern*. Wien, 1858.

à cause de son peu de largeur (phénomène d'irradiation pour Engelmann.) Cependant plusieurs anciens observateurs, Wilson, Amici, l'avaient signalée; Kölliker, Rouget et Martyn la figurèrent également. Krause la décrivit sous le nom de *Grundmembran*; il reconnut qu'elle était anisotrope et offrait une grande résistance à l'action des réactifs; il la considéra comme une membrane en rapport avec le sarcolemme, tendue à la façon d'un diaphragme en travers de la fibre, qu'elle divise ainsi en une série de segments. La strie nouvelle (*Mittelscheibe*) décrite par Hensen n'est autre chose que la *Grundmembran* de Krause. Au moins cela est de toute évidence pour les figures qu'il donne des fibres d'abeille et de *Mysis*. Par une erreur assez singulière, il la crut isotrope, et considéra par contre la zone claire dans laquelle elle se trouve comme anisotrope. Plösz montra que les propriétés optiques de cette membrane sont moins altérées par l'action des acides que celles des disques transversaux. Ceux-ci perdent irrévocablement leur double réfringence par l'acide chlorhydrique. La membrane transversale, au contraire, après avoir été ainsi traitée recouvre ces propriétés optiques par l'action du baume de Canada ou de l'alcool (Krause, Merkel.) Mais c'est Flögel qui le premier parvint à décomposer la membrane de Krause en une strie médiane (*Querwand*) et deux stries latérales ou couches granuleuses (*Körnerschicht*.) Pour Merkel également, elle n'est pas simple, mais représente les deux extrémités des segments musculaires apposées bout à bout et séparées par un ciment (*Querwand*). Brücke paraît l'avoir vue également : sa figure 3, tab. II, montre dans la substance isotrope trois stries minces anisotropes qui doivent sans doute être rapportées au disque intermédiaire accompagné de ses deux disques secondaires. La composition complexe de la membrane de Krause a été vérifiée par Engelmann. Je l'ai moi-même constatée un petit nombre de fois d'une façon très-nette.

La strie intermédiaire (*Querwand*) de Flögel, *Zwischenscheibe* d'Engelmann, et pro parte : *Mittelscheibe* de Hensen chez les articulés, *Grundmembran* de Krause et de Plösz, *strie mince* de

Ranvier, *strie propre des fibrilles* de Rouget, se voit sous forme d'une strie linéaire obscure quand elle est vue exactement au point, devenant ligne claire limitée par des bords foncés quand on élève le foyer. De toutes les zones transversales, c'est à la fois la plus mince, la plus foncée et la plus réfringente. Elle polarise énergiquement la lumière, à condition qu'elle ait été rendue transparente par l'essence de térébenthine, de clous de girofle, etc. Son épaisseur absolue et relative est assez variable mais toujours fort petite. Elle est à son maximum chez l'écrevisse, *Musca*, *Hydrophilus*, *Telephorus*, etc., où elle représente le dixième de la substance isotrope (Engelmann). Ce disque intermédiaire du faisceau n'est que la somme de disques ou points plus petits se correspondant transversalement, et situés tous à la même hauteur dans les fibrilles, comme on peut le voir sur des muscles encore vivants, mais commençant à faiblir dans leurs contractions. Il apparaît alors comme une série de granulations correspondant chacune à une fibrille. L'eau, les solutions salines, l'alcool dilué, etc., exagèrent souvent cet aspect granuleux. J'ai observé assez souvent un glissement des fibrilles suivant l'axe de la fibre, dans des muscles se contractant encore. (Voir fig. 1 a, pl. 4.) Les disques intermédiaires des différents groupes de fibrilles ne se correspondent plus alors et paraissent brusquement interrompus au milieu de la fibre. Dans d'autres cas, le glissement n'est pas si complet, le disque au lieu d'être rompu est simplement tirailé. La surface n'est plus plane mais prend une forme de spirale, et les disques voisins suivent ces changements de forme. Les stries qui en sont l'expression optique à la surface du faisceau, peuvent alors conduire à des dessins très-variés. Le strié en forme de losanges, signalé autrefois par Leydig, paraît se rapporter à un phénomène de ce genre. Parfois les fibrilles me semblaient toutes avoir glissé les unes sur les autres, leur strié ne se correspondait plus du tout, et la surface de la fibre n'offrait plus que des zigzags et des dessins irréguliers (muscles des pattes des sauterelles.) Cependant sur le muscle vivant, les

granules qui forment le disque intermédiaire, paraissent adhérer assez solidement les uns aux autres par leurs bords latéraux. La membrane qu'ils forment ainsi, offre la plus grande résistance aux efforts mécaniques et aux réactifs chimiques. Elle est fort peu extensible. Si le muscle se raccourcit, les disques transversaux et la substance isotrope diminuent de hauteur et produisent une saillie latérale au niveau de chaque segment. Les disques intermédiaires ne suivent pas ces mouvements, et la fibre montre un retrait au niveau de chacun d'eux. Si, au contraire, la fibre est soumise à l'extension, la partie correspondant à chaque segment se creuse d'un sillon, et l'on voit les disques intermédiaires dépasser sous forme de rebord. Si l'extension est poussée trop loin, le disque, plane auparavant, se plissera plutôt que de se laisser comprimer. Les réactifs qui gonflent (alcalis, acide acétique étendu, acides lactique, formique chlorhydrique, chlorure de sodium 5 p. %) la substance musculaire par imbibition, ou ceux qui lui enlèvent au contraire ses éléments aqueux (alcool 60 p. % et au delà, solutions concentrées de chlorure de sodium), ont tout aussi peu d'action sur le disque intermédiaire, et produisent également les premiers des dépressions, les seconds des saillies de la surface aux limites de chaque segment musculaire. Mais si l'action de ces liquides se prolonge, les disques intermédiaires peuvent finir par s'imbiber également et par se mettre de niveau. Les liquides qui gonflent ainsi la substance de la fibre finissent par attaquer son contenu et par le rendre liquide. Souvent les disques intermédiaires survivent momentanément à la destruction des autres couches et se montrent isolés ou adhérant aux disques secondaires et à des fragments de substance isotrope. C'est là un des exemples de formation des disques de Bowman. Engelmann a également observé des cas de rupture mécanique de la fibre entre un disque secondaire et un disque intermédiaire et parfois mise en liberté complète de ce dernier isolé. Les disques intermédiaires paraissent en général adhérer assez fortement au sarcolemme. C'est ainsi que, sur des fibres muscu-

laires qui avaient été conservées dans l'alcool et que j'examinai ensuite dans l'eau, je voyais ces liquides pénétrer sous le sarcolemme et le séparer de la substance musculaire. On a de cette façon une série de saillies au niveau des disques transversaux, tandis que les disques intermédiaires restent adhérents au sarcolemme, produisant des dépressions visibles sur les bords de la fibre. Si l'imbibition continue, la tension du sarcolemme finit par surmonter l'adhérence et par le détacher en certains points des disques intermédiaires. On a peut être attaché trop d'importance à cette adhérence. Dans certains muscles, elle ne peut exister, le sarcolemme étant séparé de la substance striée par un épais manteau protoplasmique (crustacés.) Le picrocarmine d'annuaire (Bauvier), l'hématoxyline (Flugel), et l'acide hydropérique colorent d'une façon intense le disque intermédiaire ainsi que toutes les parties anisotropes des fibres, la matière colorante ne se fixant pas dans les zones isotropes.

En résumé, les disques terminaux offrent des propriétés optiques, mécaniques et chimiques les différenciant nettement, non-seulement de la substance isotrope qui les limite des deux côtés, mais aussi des autres disques anisotropes. Pendant la contraction, les différentes parties du segment musculaire subissent des changements de forme et de propriétés optiques, auxquels les disques terminaux ne semblent prendre aucune part. Ils servent comme de barrière aux évolutions des autres éléments à l'intérieur du segment musculaire. Il n'est donc pas étonnant que cette partie pour ainsi dire passive de la fibre ait été considérée comme membrane par Flugel, Meckel, Kraus et Smith.

Les disques terminaux (2), Les disques intermédiaires sont le plus souvent confondus avec le disque intermédiaire auquel ils communiquent leurs axes géométriques (3) par, dans certains cas, les appendices plus nettement en contact la substance musculaire par les axes striés, l'acide osmique (4) a été recommandé par Flugelmann. Ils présentent parfois parfois

l'origine d'aplatissement. Quand ils sont tendus, ils apparaissent souvent comme une série de granulations dont chacune correspond à une fibrille, d'où le nom de *saes granulosae* que Blegel leur a donné. Il n'est impossible d'admettre, avec Krause, que ce soient les les granulations interstitielles décrites depuis long temps. Aussi souvent, au contraire, les disques secondaires forment une couche entièrement homogène, continue. La figure (b) de pl. 4) montre une fibre musculaire de diptère (*Cyrtosia tenuis*) où ils se trouvent à une assez grande distance des disques interstitiels. Elle a été détrempée à un grossissement de 500, alors qu'elle était encore vivante. Au bout de quelques minutes, je m'aperçus à mon grand étonnement que les disques secondaires avaient disparu. Ils s'étaient probablement accolés au disque interstitiel. Les disques secondaires n'occupent donc pas une position fixe dans le segment musculaire. Il est probable que, pendant la contraction, ils subissent une évolution du même genre et vont renforcer l'obscurité de la série interstitielle. Dans les muscles des cuticules de l'Hydrophile, j'ai trouvé comme traces d'anneaux grandes différences dans le strié. Un très petit nombre de fibres montraient les disques secondaires nettement adhésifs des disques interstitiels (comme dans la fig. 5, pl. 4) et de chaque côté la substance isotrope en deux parties à peu près égales. Dans le plus grand nombre de cas, ils étaient appliqués contre le disque interstitiel et formaient avec lui une ligne obscure assez large. Mais chez quelques autres il n'y avait la qu'une série unique, délimitée. Ici les disques secondaires s'étaient probablement accolés aux disques très voisins, dont ils semblent d'ailleurs partager les propriétés optiques, physiques et mécaniques d'un côté à leur intérêt commun. Il me semble probable que ces différences d'aspect sont en relation avec des degrés différents de contraction ou de relâchement. D'après Krause, ces disques secondaires ne seraient pas des éléments constants du segment musculaire. En effet nous a donné quelques renseignements sur leurs propriétés. Ils se dissolvent après gentiment dans les acides étendus et les

alcalis, plus rapidement dans ces derniers. Par une macération de quelques heures à vingt-quatre heures dans une solution de chlorure de sodium à 5 p. %, on peut les isoler à l'état de granules animés du mouvement Brownien, et dont chacun correspond à une fibrille. Je doute que ces granules représentent bien les disques secondaires. Lorsqu'on brise une fibre en travers par des moyens mécaniques, le point de la cassure est le plus souvent situé entre les disques secondaires et les disques transversaux, auxquels adhère ordinairement une partie de la substance isotrope. C'est ce que j'ai pu vérifier plus d'une fois sur des fibres entières et sur des fibrilles isolées. (Voir fig. 3 B, pl. 3.) Engelmann fait observer que les disques secondaires paraissent fréquemment fusionnés avec le disque intermédiaire, alors que l'examen à la lumière polarisée les montre nettement séparés.

La substance isotrope I. Zwischensubstanz de Rollett. — Elle se montre sous forme d'une bande transparente, claire quand le foyer est exactement au point, obscure quand on l'élève légèrement. Autant le disque intermédiaire était solide et résistant, autant la zone isotrope paraît molle et impressionnable aux efforts mécaniques. C'est à son niveau que la fibre musculaire se rompt d'ordinaire. C'est par elle que commence la dissolution de la substance musculaire sous l'influence des acides et des alcalis. Elle doit être formée en grande partie d'eau, car j'ai constaté qu'elle disparaît complètement sur une fibre desséchée. En triant quelques préparations microscopiques, je plaçai par hasard sous le microscope une plaque sur laquelle j'avais préparé plusieurs semaines auparavant des fragments de muscles thoraciques d'insectes. Je me rappelai les avoir examinés sans ajouter de liquide et sans recouvrir d'un *Deckglass*. Aussi fus-je fort étonné de retrouver encore leur image. Des fibrilles isolées, il ne restait plus que les zones obscures correspondant aux éléments charnus, qui s'étaient desséchés, mais avaient conservé leur forme et leur réfringence et à un très-faible degré leur biréfringence. Les zones de substance intermédiaire avaient complètement disparu,

s'étant sans doute évaporées. Les agents déshydratants comme l'alcool réduisent la zone isotrope à la moitié ou même au tiers de son volume quand leur action est suffisamment prolongée. Elle augmente peu sous l'influence des alcalis et des acides étendus, ce qui parle également en faveur d'une faible contenance de matériaux solides, capables de se gonfler par imbibition (Engelmann). Kühne l'a considérée comme liquide et l'a identifiée avec le plasma musculaire obtenu à l'aide de muscles de grenouille congelés, coupés en fines tranches, puis dégelés, exprimés et filtrés. Engelmann fait observer avec raison que si la substance isotrope était réellement liquide dans toute son étendue, on devrait, en lacérant dans une solution de sel marin refroidie un fragment de muscle congelé, isoler en grand nombre les disques transversaux anisotropes, et comme ces disques sont, pour Kühne, formés par juxtaposition de prismes charnus, ils devraient eux-mêmes se décomposer en fragments réguliers par la dissection. Or, l'expérience démontre positivement qu'il n'y a là ni disques ni prismes charnus. Pour Kühne, le contenu de la fibre musculaire est un liquide tenant en suspension les prismes charnus disposés en séries transversales et longitudinales. Il a vu un ver nématode vivant (*Myorictes Weissmanni*) se mouvoir aussi librement à l'intérieur d'une fibre musculaire de grenouille que s'il s'était trouvé au sein d'un liquide. Mais à l'observation de Kühne, on peut en opposer une plus récente de Hensen. Lui aussi a observé le *Myorictes* se démenant à l'intérieur du sarcolemme, et le contenu ne lui a nullement fait l'impression d'un liquide, mais bien d'un corps de consistance de gelée. Kühne, en plaçant un muscle mince à fibres parallèles sur les électrodes d'une chaîne à courant constant, a vu, après la fermeture du courant, une série d'ondes se diriger dans toutes les fibres du pôle positif vers le pôle négatif. La partie du muscle située au pôle négatif gonflerait ainsi considérablement par un apport de matière au détriment des parties situées au pôle positif. Si l'on change le sens du courant, on observerait un renversement du phénomène. Kühne assimile ce phénomène aux

mouvements de liquides découverts par Porrett sous l'influence des courants galvaniques. Les changements rapides que présentent les fibres musculaires lors de la contraction ne lui semblent explicables que si l'on admet la fluidité complète de la masse musculaire. La façon dont ces changements se produisent me semble, au contraire, parler hautement en faveur de la préexistence des fibrilles à l'intérieur de la fibre vivante. J'ai toujours vu qu'il existe une liaison intime entre les mouvements des éléments des divers disques obscurs, situés sur une même ligne longitudinale. Cette union établit une solidarité d'action très-évidente pendant la contraction. Si la substance isotrope ne montre pas toujours sur le muscle vivant le strié longitudinal correspondant aux fibrilles, c'est que celles-ci y sont étroitement pressées les unes contre les autres. Lorsque les contractions deviennent moins énergiques, que la fibre est sur le point de mourir spontanément, les limites des fibrilles s'accusent plus nettement. D'après Rouget, la matière qui les unit se liquéfie; d'après Engelmann, les fibrilles de consistance très-molle sont pendant la vie en contact immédiat les unes avec les autres et déjà, à l'approche de la mort, deviennent le siège d'une espèce de retrait, de coagulation. Et c'est le liquide ainsi exprimé de leur substance qui se loge entre elles et fait apparaître leurs contours. D'après Wagener, Dönitz et Krause, la surface de la fibrille est durcie et fait office de membrane. On comprend très-bien alors que la substance isotrope puisse être liquide.

Les disques transversaux (Querscheiben), et le disque médian (Mittelscheibe). Sarcous elements, primitive particles, Fleischprismen, Muskelprismen, Fleischkörnchen, Hauptsubstanz, Muskelsubstanz. — Le milieu du segment musculaire est occupé par la zone obscure, anisotrope, correspondant à la *Hauptsubstanz* de Rollett et aux éléments charnus des auteurs. C'est la zone la plus large de toutes; elle représente toujours au moins la moitié de la hauteur du segment musculaire. La division en fibrilles y est souvent très-évidente et elle apparaît

alors comme formée de bâtonnets obscurs séparés par de fines stries claires longitudinales. Fréquemment elle offre en son milieu une bande un peu plus claire qui, examinée entre les prismes de Nicol croisés, paraît aussi moins anisotrope. La coloration par l'hématoxyline et l'acide hyperosmique donnent les mêmes différences. Flögel avait déjà fait remarquer que, dans les muscles, l'hématoxyline peut en quelque sorte remplacer l'emploi du microscope à polarisation. Plus une partie est biréfringente, plus elle absorbe la matière colorante. Si l'on élève légèrement le foyer du microscope, on observe un retournement des teintes, la substance isotrope devient obscure; au contraire, les disques intermédiaires apparaissent comme des lignes brillantes, les zones *TT* sont claires et offrent en leur milieu une zone *M* qui l'est moins et qui correspond au disque médian. En élevant le foyer du microscope, on obtient ainsi une image en tout comparable à celle que le muscle donnerait entre les prismes de Nicol croisés. (Voir les fig. 3 B et C, pl. 3, et 3 a et b, pl. 4). Quelques-unes des stries décrites par Hensen, sous le nom de *Mittelscheibe* chez les vertébrés, s'y rapportent probablement, et le nom de disque médian lui est resté. Le point admis par Schrönn au centre des éléments charnus représente peut-être ce disque moyen. Flögel, Dönitz, Wagener, Merkel et Engelmann l'on étudié en détail, mais sont arrivés à des résultats un peu différents. J'ai eu l'occasion de l'observer sur un grand nombre de fibres striées d'insectes, d'araignées, de crustacés (notamment d'anatife) et de vertébrés, mais je dois avouer qu'il ne m'a presque jamais offert d'image bien limitée. La teinte obscure des disques transversaux à contours si nettement définis du côté de la substance anisotrope passe, au contraire, le plus souvent par transition insensible, à la teinte plus claire du disque médian. Aussi Krause tient-il le disque médian pour le résultat d'un effet optique analogue à celui que présente le centre clair d'une gouttelette d'huile, et je serais presque tenté d'admettre cette interprétation, si Engelmann et Merkel n'avaient pas cité des faits positifs qui plaident en faveur de son existence

réelle. Par exemple, le disque médian devient très-apparent et plus obscur que les disques transversaux, qui pâlissent lorsqu'on traite des fibres vivantes par une solution en excès de chlorure de sodium à 5 p. %. Sur des muscles d'arthropodes tués dans l'alcool dilué ou morts spontanément depuis quelques jours dans de petits tubes exactement bouchés, le disque intermédiaire prendrait souvent la forme d'une strie obscure séparée de chaque côté du disque transversal adjacent par une ligne plus claire (1). Engelmann vit, sous l'influence d'une température élevée, le disque médian devenir de plus en plus foncé et apparaître alors comme une strie obscure entre les disques transversaux. Enfin, dans certains cas, la macération dans des solutions de chlorure de sodium à 10 p. % lui fournit des disques transversaux isolés.

Engelmann considère le disque médian comme plus mou, plus riche en eau que la substance des disques transversaux, ce qui me semble rationnel. Pour Merkel et Dönitz, au contraire, le disque médian devrait plutôt être comparé au disque intermédiaire. Il représenterait comme lui une membrane tendue en travers de la fibre.

La plupart des faits énumérés dans cette étude des stries transversales n'étaient pas encore connus, quand Heppner essaya de mettre en doute l'existence de deux substances, l'une claire isotrope, l'autre obscure anisotrope. Il n'admet qu'une strie noire correspondant aux *Quermembranen* de Krause (mon disque intermédiaire + disques secondaires). La lumière venue du miroir (plan) en éprouvant une réflexion totale à leur surface, produirait de chaque côté l'impression d'une zone claire, la zone isotrope (2). Ce qui prouve pour lui qu'il y a ici une illusion d'optique, c'est que les zones claires se déplacent quand on fait avancer la préparation dans le champ visuel. Aujourd'hui

(1) Dans certains cas, les disques intermédiaire, transversaux et médian différaient si peu en épaisseur et coloration que la fibre semblait à première vue offrir un strié uniforme, mais quatre fois plus serré qu'à l'état normal (ENGELMANN).

(2) C'est également l'explication que donne E. Klein dans son *Handbook of the physiological Laboratory*, 4873.

l'existence de zones claires et obscures à propriétés physiques, chimiques et optiques différentes ne se discute plus. Si Heppner a vu les zones claires se déplacer pour empiéter sur les zones obscures, c'est qu'il n'a pas pris toutes les précautions dont j'ai parlé antérieurement. Les parties de la fibre d'hydrophile où ces phénomènes se passaient n'étaient plus exactement au point; les parties situées au centre de sa figure ont au contraire l'aspect normal. J'ai d'ailleurs observé la séparation en zones claire et obscure sur des extrémités rompues de fibres où le disque intermédiaire avait été enlevé. (Voir fig. 3 B, pl. 3.) Ce qui ne pourrait avoir lieu si la zone claire ne devait cette apparence qu'à une réflexion de la lumière à la surface du disque intermédiaire.

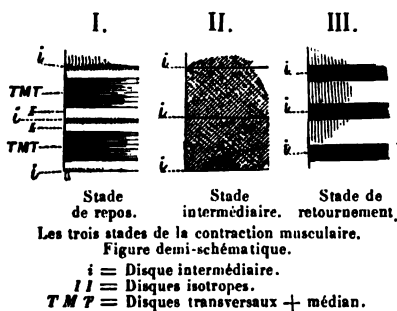
La description que j'ai donnée du contenu contractile du sarcolemme est bien celle de la fibre vivante au repos, comme le prouvent les changements qui surviennent quand elle se contracte. Ces changements sont très-intéressants à étudier, même au point de vue purement anatomique auquel je me place. On peut, dans certaines circonstances, observer les contractions des muscles en place dans les parties transparentes des articulés d'eau douce (*Corethra*, *Cyclops*, etc.) et surtout des crustacés marins (*Mysis*...), mais cette étude est entourée de nombreuses difficultés; de plus, les phénomènes se succèdent avec une trop grande rapidité pour qu'il soit possible de les analyser. Il est beaucoup plus facile d'enlever rapidement à un animal vivant (1) un fragment de muscle, l'étendre sans liquide sur un verre à couvrir et examiner à la chambre humide. On voit alors, dans les circonstances favorables, un mouvement ondulatoire de contraction parcourir la fibre en longueur. Ce mouvement offrant la rapidité de l'éclair au commencement, se ralentit peu à peu de façon à permettre l'observation. Enfin, quand la fibre musculaire est sur le point de mourir, certaines parties deviennent immobiles, les contractions se limitent à un petit nombre de segments toujours

(1) Quand il s'agit d'articulés, il est essentiel que l'animal soit récemment capturé. Il m'a été impossible d'observer ces contractions sur des lépidoptères pris au mois de décembre, pendant le sommeil d'hiver. (VANESSA Jo, V. *polychloros*.)

situés dans le voisinage d'une terminaison nerveuse. Ces segments eux-mêmes ne se contractent pas dans toute la largeur de la fibre : ce sont les parties immédiatement contiguës à l'entrée du nerf moteur qui persistent les dernières dans leurs mouvements. Nous voyons ainsi non-seulement que chaque segment musculaire, mais encore chaque élément compris entre deux disques intermédiaires, offre à lui seul toutes les qualités nécessaires à la contraction. Chaque segment de fibrille possède donc une certaine indépendance physiologique. Ces fibres qui ne se contractent plus que dans une partie de leur largeur se rencontrent fréquemment. Les fibrilles qui sont devenues rigides suivent alors plus ou moins les mouvements de celles qui se raccourcissent encore et présentent un aspect particulier, rappelant un phénomène de ce genre par lequel Dumas et Prévost s'étaient dans le temps laissé induire en erreur. Elles s'incurvent toutes vers l'endroit contracté et présentent des courbures ondulées en zigzag. Dans une fibre vivante, l'onde de contraction se propage dans les fibrilles suivant la longueur, atteignant successivement chacun de leurs segments. Mais elle peut également se propager latéralement, d'une fibrille à l'autre. Engelmann a observé que, sur des fibres entamées sur une partie de leur largeur par l'aiguille à disséquer, l'onde de contraction, après avoir dépassé l'entaille, reprenait ensuite dans toute la largeur du faisceau.

Tous les physiologistes admettaient autrefois avec Prévost et Dumas, R. Wagner, Heule, Valentin, etc., que la contraction musculaire dépendait d'un plissement en zigzag des fibres. E. Weber démontra le premier leur erreur. Il vit pendant la contraction la fibre se raccourcir et s'élargir en même temps que les stries transversales se rapprochaient. Étudions ce qui se passe dans chaque segment musculaire au niveau de ce raccourcissement. Le volume ne semble pas modifié sensiblement, comme on peut déjà en conclure par l'étude de la contraction du muscle en entier. Quant à la forme, les disques intermédiaires se rapprochent, le segment musculaire compris entre eux devient

à la fois moins haut et plus large; il peut même faire saillie latéralement lorsque la contraction est suffisamment forte, tandis que la région des disques intermédiaires suit ces mouvements d'une façon passive, comme nous l'apprennent les plissements du sarcolemme à leur niveau. Mais les changements des propriétés optiques sont surtout de nature à nous intéresser. Malgré toute l'attention que j'ai mise à les étudier dans les muscles des pattes de crabe, qui sont des objets très-favorables, je ne suis pas parvenu à me rendre un compte exact et détaillé des phénomènes qui se passent dans les différentes zones, lorsque l'onde de contraction parcourt rapidement la fibre en longueur. En partant du *stade de repos* (I *Ruhestadium*), caractérisé en ce que les disques anisotropes occupent le milieu du segment, tandis que la substance isotrope se trouve amassée à ses extrémités contre la membrane transversale ou disque intermédiaire, le premier changement survenant à l'approche de la contraction me paraît dû à un mélange des parties claires et obscures : le segment musculaire prend un ton grisâtre uniforme dans toute sa hauteur. C'est ce que Merkel et Engelmann ont appelé le *stade intermédiaire* (*Zwischenstadium*). Schäfer s'est donc complètement trompé quand il considère l'aspect homogène de la fibre comme correspondant au repos. Puis le milieu du segment musculaire devient extraordinairement brillant; au contraire, la région des disques intermédiaires et secondaires s'obscurcit tout à fait et donne au muscle un aspect strié caractéristique. C'est le stade de contraction complète, *stade de retournement* (*Umkehrungstadium*) des mêmes auteurs. On dirait que les parties claires se



sont rassemblées au centre du segment musculaire, tandis que les parties obscures, anisotropes, l'ont quitté pour aller se grouper aux extrémités. La contraction passée, les mêmes apparences se succèdent en sens inverse : stade intermé-

diaire puis stade de repos. Ces phénomènes de transposition des parties claires et obscures s'expliquent assez bien en admettant l'existence de particules biréfringentes solides de grandeur constante, les disdiaclasses de Brücke, enfermées dans chaque segment de fibrille, au sein d'une substance isotrope plus molle, plus aqueuse, pour ne pas dire liquide. Les disdiaclasses situés pendant le stade de repos au centre du segment où ils constituent les disques transversaux, quilteraient pendant le stade intermédiaire leur place pour se répandre uniformément dans la substance isotrope. Dans le stade de contraction complète, de retournement, ils se rassembleraient autour des disques intermédiaires tandis que la substance isotrope viendrait occuper le milieu du segment musculaire.

Les plis qu'offre dans certains cas le sarcolemme, au moment de la contraction, peuvent contribuer à produire cette obscurité. Sur les muscles de crustacés, où cette membrane, séparée des fibrilles de toute l'épaisseur du manteau protoplasmatique, n'offre pas ces dépressions, le stade de retournement n'en est pas moins très-net. Krause a donc tort de l'attribuer exclusivement aux changements de forme du sarcolemme. Des fragments enlevés à une fibre contractée, des fibrilles isolées, montrent la région des disques intermédiaires aussi foncée que des fibres encore pourvues de leur sarcolemme. Le grand raccourcissement du segment musculaire pouvant aller jusqu'aux neuf dixièmes, permet déjà de rejeter l'hypothèse de Krause. D'après lui, chaque segment de groupe de fibrilles (colonnette) représenterait un compartiment (*Muskelkästchen*) limité par des membranes latérales (*Seitenmembranen*) et des membranes terminales (*Grundmembranen*) (ces dernières correspondant aux disques intermédiaires) contenant un liquide isotrope (*Muskelkästchenflüssigkeit*), au milieu duquel se trouve suspendu un prisme solide, anisotrope, formé de baguettes de forme et de dimensions invariables. Ce prisme (*Muskelprisma*, *Muskelsktäbchen*) correspond au disque médian et aux disques transversaux réunis. Pendant l'état de repos, d'extension de la fibre, le prisme occupe le milieu du

compartiment, le liquide isotrope se trouve accumulé à ses extrémités. Le muscle se contracte-t-il, aussitôt le liquide isotrope passe à l'intérieur du prisme, sur les côtés et entre les baguettes, entre celles-ci et les membranes latérales, en même temps que les membranes terminales se rapprochent des bases du prisme. Le prisme de Krause mesure la hauteur de la substance anisotrope, c'est-à-dire au moins la moitié de la hauteur du segment musculaire. Le maximum de raccourcissement pendant la contraction ne pourrait donc aller au delà de la moitié de cette hauteur, ce qui est inexact. Krause n'explique d'ailleurs pas le phénomène du retournement des stries. Sa manière d'interpréter le phénomène de la contraction est à peu près celle qui est mise en avant par Merkel. Il admet également un changement de place de la substance anisotrope, mais le disque médian a pour lui la valeur d'une membrane immobile pendant la contraction. Les particules solides, anisotropes, les disdiaclasses de Brücke appliqués pendant le repos, sous forme de disques transversaux contre le disque médian, se mélangent d'abord à la substance molle isotrope (stade intermédiaire) pour se porter ensuite en majeure partie autour des disques intermédiaires pendant le stade de contraction complète (stade de retournement). L'examen à la lumière polarisée confirmerait, d'après Merkel, ce changement de place indiqué par la transposition des ombres. Il est très-difficile d'étudier les contractions des muscles vivants à la lumière polarisée, mais Flögel a imaginé une méthode qui permet d'obtenir des fibres tuées au moment de la contraction, sur lesquelles l'onde de contraction a été fixée. Il plonge les organes contenant les fibres vivantes, ou l'animal entier quand il s'agit de petits articulés, dans la solution d'acide hyperosmique à 1 p. % déjà employée par Hensen (Engelmann recommande de varier la concentration de 0.5 à 2 p. %), et les y laisse pendant une à deux heures. Il les lave ensuite, les conserve dans un alcool dont il augmente graduellement la force, et dissèque enfin dans une solution de baume de Canada. L'alcool pur ou dilué a été également employé par Merkel et par Engelmann. Comme l'acide

hyperosmique, il fournit des fibres offrant des renflements où le strié est beaucoup plus rapproché; il est donc fort probable que ce sont là des ondes de contraction que l'alcool, l'acide osmique ont fixées au passage. En effet, ces parties contractées ont le même aspect que les muscles qui se contractent activement; le milieu de chaque segment musculaire y est clair; au contraire, les zones des membranes intermédiaires sont obscures. On peut d'ailleurs, dans quelques circonstances, en choisissant ainsi un endroit contracté, suivre tous les changements que présentent les segments musculaires depuis l'état de relâchement complet correspondant aux parties les plus étroites jusqu'au stade de contraction complète, comprenant les segments de la partie la plus renflée. Le stade intermédiaire peut se voir sur une telle fibre. Les segments voisins de l'endroit contracté, ceux qui étaient sur le point de se contracter quand la fibre a été tuée, montrent un ton gris uniforme. De tels endroits examinés par Merkel à la lumière polarisée, ne lui fournirent que des résultats incertains, à raison de la trop grande épaisseur des fibres. Les zones des disques intermédiaires foncées, à la lumière ordinaire au niveau des segments contractés, apparaissaient entre les prismes de Nicol croisés, tantôt claires, tantôt obscures, le centre du segment prenant la teinte opposée, rien qu'en faisant varier très-légèrement la position du foyer de l'objectif. Des fibrilles isolées ou de petits fragments de fibre musculaire contractée se prêtent au contraire assez bien à l'examen. On voit alors clairement, d'après Merkel, que les parties obscures à la lumière ordinaire sont réellement biréfringentes, apparaissent claires sur un fond obscur. Les disques intermédiaires et les parties qui les avoisinent (*Endscheiben*) représentent une strie large, extrêmement claire, le disque médian une strie claire fort étroite; mais entre ces parties l'obscurité n'est pas complète, la substance isotrope amassée autour du disque intermédiaire contient donc encore une minime proportion de matière anisotrope. Des fibres teintes à l'hématoxyline conduisaient Merkel aux mêmes conclusions: ses disques terminaux se colorent en violet intense, tandis

que le reste prend une légère teinte grisâtre. Ces résultats sont en contradiction avec ceux de Flögel et d'Engelmann. Pour eux il n'y a pas transposition des parties isotropes et anisotropes, mais simplement changement de coloration; la substance isotrope, de claire qu'elle était, deviendrait obscure, l'anisotrope d'obscur deviendrait claire. Mais les propriétés de polarisation resteraient les mêmes, l'image de la fibre contractée vue entre les prismes de Nicol croisés ne différerait pas essentiellement de celle de la fibre au repos vue dans les mêmes circonstances. Il s'ensuit que la fibre contractée offrirait à peu près la même image à la lumière ordinaire et à la lumière polarisée : le milieu du segment serait clair, les extrémités obscures dans les deux cas. Engelmann admet, il est vrai, que pendant la contraction une partie du liquide isotrope passe dans la substance anisotrope pour la gonfler. Il cherche même ainsi à expliquer le mécanisme de la contraction. La substance anisotrope serait, dans chaque élément de fibrille, formée de bâtonnets allongés qui, pendant la contraction, absorberaient par imbibition une partie du liquide isotrope, et sous l'influence de ce gonflement, prendraient une forme plus arrondie, se raccourciraient et s'élargiraient.

J'ai obtenu plusieurs fois, chez des insectes, des ondes de contraction fixées à l'aide de l'alcool; je les ai examinées à la lumière polarisée. Comme Merkel, j'y ai vu le stade intermédiaire représenté par une teinte colorée uniforme (anisotrope), la même que prenaient les disques transversaux dans le stade de repos, mais plus faible. Mais le stade de retournement, de contraction complète, donne des images de stries si rapprochées les unes des autres, tellement déviées, qu'il m'a été malheureusement impossible de décider si c'étaient ici les parties claires ou obscures à la lumière ordinaire qui étaient biréfringentes. Je me trouve ainsi fort embarrassé entre les affirmations contradictoires de Flögel et Engelmann d'une part, de Merkel de l'autre. Les premiers seraient, d'après Merkel, arrivés à d'autres résultats, si, au lieu de consulter les images incertaines fournies par des fibres entières, ils s'étaient adressés à des fibrilles isolées. L'explication

de Merkel me semble la plus probable en raison de sa simplicité. Un changement réciproque de position des parties obscures et claires est bien plus facile à admettre qu'un changement complet de coloration que rien n'explique (1).

En résumé, le contenu contractile du sarcolemme représente un faisceau de fibrilles unies latéralement d'une façon assez solide dans certains muscles, séparées au contraire par une matière semi-liquide dans d'autres (muscles jaunes des insectes). Ces fibrilles sont divisées en segments égaux séparés par un disque mince (disque intermédiaire) obscur, semblant ne jouer qu'un rôle tout à fait passif pendant la contraction. Chaque segment comprend une matière très-molle, isotrope, dans laquelle se trouvent groupés des corpuscules solides, biréfringents, les disdiaclasses de Brücke dans un ordre variant suivant l'état de relâchement ou de contraction. Les différences de coloration qui sont le résultat de ces dispositions se correspondent dans toutes les fibrilles, et produisent ainsi l'apparence de stries transversales. Toutes les parties du segment musculaire comprises entre les disques inactifs prennent donc une part active à la contraction, et je ne puis admettre la distinction que Merkel, Krause, Engelmann, etc., veulent introduire en réservant pour la

(1) Récemment Schäfer a mis en avant une hypothèse fort embrouillée sur la structure du tissu musculaire strié et le processus de la contraction. La fibre striée est pour lui formée d'une substance fondamentale protoplasmique, obscure et biréfringente. A chaque segment musculaire correspond de plus une série transversale de baguettes longitudinales formées d'une seconde substance claire isotrope. Au repos les baguettes sont cylindriques dans toute leur étendue, le muscle paraît homogène, le strié longitudinal se voit seul. A l'état de faible tension, les extrémités des baguettes se renflent et forment de chaque côté une zone claire (la substance isotrope), leur tige s'amincit et laisse apercevoir entre les baguettes la substance fondamentale obscure (disques transverseaux + disque médian). (In the normal state of slight tension however, the rod heads make their appearance and with them the bright substance by which they are surrounded so that the *dim groundsubstance* now presents a transversely situated aspect.) Quand le muscle se contracte, les extrémités des baguettes gonflent encore plus aux dépens de leur corps et paraissent cette fois-ci obscures. La substance fondamentale que Schäfer a précédemment dit être obscure, se voit entre les tiges sous forme de bande brillante. (Shows alternate dark and light stripes; . . . the light stripes being mainly composed of the ground substance.) Il lui attribue ainsi des propriétés contradictoires. Schäfer paraît d'ailleurs ne pas avoir eu connaissance des travaux si remarquables parus en Allemagne dans ces dernières années.

substance anisotrope seule le nom de *substance musculaire contractile, active*, et en appelant la zone isotrope, *substance unissante inactive*. Le disque intermédiaire semble seul jouer un rôle passif, servir simplement à limiter les mouvements des parties obscures et claires contenues dans le segment musculaire.

Comme nous l'avons vu, chaque segment possède à lui seul tous les éléments nécessaires à la contraction. Nous sommes donc ainsi arrivé comme Bowman, mais d'une autre façon, à la conception physiologique et anatomique d'un élément charnu, LE SEGMENT DE FIBRILLE. Comme nous l'avons vu, leur partie isotrope est formée d'une substance très-molle, très-riche en eau. C'est ce qui a porté Dönitz, Wagener, Krause... à admettre autour des fibrilles une membrane d'enveloppe. Wagener aurait observé directement cette membrane, notamment dans les muscles à la période embryonnaire. D'après Arndt, leur surface serait seulement recouverte d'une espèce d'enduit en rapport avec le protoplasme et les noyaux interfibrillaires. Ce serait la voie par laquelle l'irritation du nerf moteur se transmettrait aux fibrilles (?)

Après avoir appris à connaître les fibrilles, il convient d'examiner les rapports qu'elles offrent entre elles et avec les parties non contractiles, que nous n'avons étudiées que d'une façon superficielle, c'est-à-dire, les noyaux musculaires et les granulations interstitielles.

Quand on décompose une fibre musculaire en fibrilles, on obtient des produits de division de deux catégories, comme Rouget et surtout Kölliker l'ont fait remarquer. Les plus nombreux ont un diamètre de $1^{\mu}3$ - $2^{\mu}5$ chez les mammifères, de $2-5^{\mu}$ dans les muscles de grenouille. Ils ne sont pas simples, mais peuvent être divisés ultérieurement en un petit nombre (3 à 5) de fibrilles d'une épaisseur constante, ne dépassant guère 1^{μ} . Les premiers ont été appelés par Kölliker *colonnettes musculaires* (*Muskelsäulchen*), les seconds sont de véritables *fibrilles élémentaires*. Les fibrilles et les colonnettes se rencontrent ensemble quand, à l'aide d'aiguilles, on dilacère une fibre

musculaire quelque temps après la mort. Ces colonnettes, ces groupes de fibrilles réunis par une matière intermédiaire homogène se rencontrent dans tous les muscles striés. Les muscles thoraciques des insectes ne sont pas formés de fibrilles isolées, mais bien de colonnettes séparées par une substance semi-liquide. Wagener a montré, en effet, que les fibrilles des auteurs pouvaient ici subir une division ultérieure en longueur. Mais c'est l'étude de la fibre envisagée sur une coupe transversale qui a surtout contribué à faire connaître ces rapports. De plus, la matière qui unit les fibrilles et les colonnettes forme à l'intérieur de la fibre musculaire un système qui ne peut être séparé de celui des corpuscules ou noyaux musculaires. Comme l'interprétation des images fournies par des coupes transversales a donné lieu à des controverses intéressantes, je suivrai à peu près l'ordre historique dans l'exposition de cette question.

Bowman décrit la coupe des fibres musculaires comme des polygones limités par le sarcolemme. Sur leur fond uniforme se voyait un grand nombre de points à bords obscurs, à centre clair, qu'il identifiait avec les *sarcous éléments* parsemés dans la substance unissante.

Plus tard Kölliker considéra également ces points brillants comme représentant la partie contractile du faisceau primitif. C'étaient pour lui les sections des fibrilles formant le faisceau primitif.

Leydig se chargea de réfuter l'opinion de Bowman et de Kölliker. Il fit remarquer que ces points, beaucoup trop peu nombreux, étaient séparés par de grands espaces de substance unissante. Sur des coupes obliques ces points devenaient des figures allongées, à bords dentelés. Enfin, en combinant les images fournies par des fibres vues de champ et sur des coupes, il montra que l'on avait affaire à un système de lacunes s'étendant en forme de canaux longitudinaux et transversaux au sein de la matière musculaire, qui, elle, constitue le fond des coupes décrites par Kölliker et Bowman. L'acide acétique révélait à leur intérieur des granulations disposées en séries; enfin ces canaux pouvaient devenir très-apparents par une accumulation de graisse. Pour Leydig, la substance contractile de la fibre musculaire était ainsi traversée en tous sens par un réseau de canaux anastomosés, en rapport avec les lacunes contenant les noyaux musculaires; il les compara au réseau des corpuscules conjonctifs. Il nia en même temps qu'il y eût aucune trace de coupes de fibrilles sur ces

surfaces de section. Reichert se déclara de l'avis de Leydig, et Kölliker lui-même reconnut bientôt son erreur. Il fit une étude approfondie de ces points brillants dont il avait méconnu la nature. Il vit que les fibrilles laissent entre elles des interstices longitudinaux occupés par des granules arrondis devenant très-évidents par l'action de l'eau. L'acide acétique, gonflant les fibrilles, comprime ces trainées de façon à les transformer en stries longues, très-fines, surtout visibles dans le voisinage des noyaux. Le sel de Glauber (3-7 p. %) a une action inverse : les fibrilles ratatinées, s'éloignent les unes des autres et augmentent ainsi l'étendue des interstices. Ceux-ci apparaissent alors comme des séries de vacuoles contenant les granulations interstitielles.

Les noyaux et les granulations résistent seuls à l'action de la potasse concentrée et peuvent être isolés par ce moyen. Elles sont encore reconnaissables au bout de vingt-quatre heures d'action. L'acide nitrique agissant à chaud et d'une façon prolongée les fait disparaître ; à froid il ne les altère pas. Elles se dissolvent dans l'alcool et l'éther, de même par une coction prolongée. Kölliker leur assigne des propriétés chimiques analogues à celles de la substance contractile elle-même. Il se demande si ces granulations ne sont pas des produits de désassimilation, les résidus d'actions chimiques très-intenses dont les muscles sont le siège. Il ne croit pas devoir les rapporter à une régénération des fibrilles. Tout en admettant les espaces interfibrillaires, Kölliker attaqua l'existence de ces lacunes anastomosées décrites par Leydig. Les figures étoilées et dentelées, coupes de canalicules de Leydig, sont pour lui des noyaux musculaires ratatinés. Enfin Kölliker crut avoir vu cette fois les coupes des fibrilles sous forme de petits points extrêmement rapprochés, ne laissant entre eux que des espaces étroits.

Rollett se rangea du côté de Leydig. Il démontra le premier sur des tranches minces de muscles séchés ou congelés, l'existence des coupes des fibrilles (ou plutôt colonnettes). Il vit les points correspondant aux lacunes de Leydig reliés les uns aux autres par de fines lignes obscures correspondant aux contours des groupes de fibrilles. L'acide acétique gonfle la matière des fibrilles, les lacunes s'atténuent, ne s'accusent plus alors que d'une façon discrète. En traitant ultérieurement ces mêmes coupes par une solution de sel marin, Rollett les vit reprendre complètement l'aspect qu'elles avaient au début. Le sel marin a donc une action inverse de celle de l'acide acétique, il produit le ratatinement des fibrilles. Rollett faisait bouillir un morceau de cœur de bœuf dans une solution de sel marin pendant dix minutes ; il le séchait ensuite pour en faire des coupes transversales. Il s'apercevait alors que les lacunes s'étaient consi-

dérablement élargies et prolongées de divers côtés, de façon à représenter un réseau anastomosé dans les mailles duquel se trouvent les coupes des fibrilles (colonnnettes évidemment). L'acide chlorhydrique étendu et l'acide acétique ramènent ces coupes à ce qu'elles étaient avant l'action du chlorure de sodium. Les stries longitudinales qui se voient sur un muscle frais vu de champ, représentent ces fentes et correspondent aux intervalles des colonnnettes, mais ne sont nullement l'expression du strié des fibrilles, qui est infiniment plus délicat. Les muscles du tronc traités par l'acide acétique montrent clairement la présence des noyaux sous le sarcolemme, entre lui et le contenu contractile de la fibre striée. Dans les muscles du cœur, les noyaux se rencontrent à toute profondeur, comme Donders l'avait déjà montré. Chez les amphibiens et les poissons, ils sont également situés à toute profondeur; ils occupent les nœuds de ce système de lacunes. Les muscles pectoraux du pigeon domestique offraient sous ce rapport deux catégories de fibres musculaires; les unes, de beaucoup les plus nombreuses, identiques à celles des muscles volontaires des mammifères, ne montrent les noyaux qu'à la surface sous le sarcolemme. D'autres, en plus petit nombre et beaucoup plus volumineuses (trois à quatre fois), donnent des coupes analogues à celles des muscles de grenouille; les noyaux y sont répandus à toute profondeur. Chez le poulet, la viande blanche offre les noyaux à l'intérieur, la viande rouge à l'extérieur de la masse contractile. Les autres oiseaux ont des coupes de fibres analogues à celles des muscles des mammifères.

La même année, Welcker décrivit également ce système de canaux; il le considéra comme jouant un rôle dans la distribution des sucs nourriciers. Les noyaux musculaires situés aux nœuds de ce système de canaux étaient les analogues des corpuscules conjonctifs. C'est lui qui leur donna le nom de *corpuscules musculaires* (*Muskelnkörperchen*).

Böttcher réussit à injecter ces lacunes. Voici son procédé. Il coupa sur des grenouilles vivantes le tendon du muscle gastronémien au-dessus de son point d'attache supérieur, et plaça l'animal dans un bocal avec de l'eau distillée tenant en suspension une forte quantité de carmin finement broyé. Il faut que le bout séparé du tendon plonge dans ce liquide qui forme une couche d'un demi-pouce de profondeur. Au bout de vingt-quatre heures les grains de carmin avaient pénétré dans le muscle et y remplissaient un système de canaux ramifiés. Ces canaux larges, souvent variqueux, offraient des parois délicates et s'élargissaient aux points où se trouvent les noyaux, de façon à y former des lacunes étoilées. Ce sont pour lui de véritables cellules à prolongements, les analogues des cellules conjonctives. Il les considéra d'ailleurs comme étant en communication

directe avec les corpuscules conjonctifs du tendon, ce que je crois être exact. Les parties du muscle où ce système se trouve oblitéré par le carmin tombent en gangrène et meurent. Il semble donc indispensable à la nutrition du muscle et aux échanges moléculaires dont il est le siège. Toute altération de ces cellules anastomosées exerce l'influence la plus fâcheuse sur les manifestations vitales de la substance contractile. Dans la myosite traumatique artificielle, leur multiplication excessive finit par devenir cause de la mort du muscle.

Weber considéra également les noyaux musculaires comme ayant la valeur de cellules analogues à celles du tissu conjonctif.

L'existence des corpuscules musculaires et du système des canalicules plasmatiques admise par Leydig, Reichert, Welcker, Böttcher, Weber, etc., fut attaquée par Margo, qui n'y vit que des produits artificiels. La dessiccation et l'imbibition consécutive à laquelle on soumet la substance musculaire produisaient des fentes et des crevasses, simulant un système de canaux analogues à ceux des corpuscules conjonctifs. D'autres fois ce seraient les éléments charnus qui, en s'agglutinant par le tranchant du rasoir, forment ces corps que l'on a pris pour des noyaux. Margo ne peut cependant nier dans les muscles de grenouille la présence évidente de noyaux à l'intérieur de la masse contractile de la fibre musculaire. Ce sont pour lui les restes des noyaux des sarcoplastes employés à former la fibre musculaire. Comme Rollett, il les a vus chez les amphibiens et les poissons, dans les muscles pectoraux du pigeon et du poulet, et dans le cœur des mammifères. Il n'y attache pas grande importance. Ces noyaux sont en partie destinés à disparaître. Certaines fibres musculaires n'en contiendraient plus du tout. Margo revient à l'ancienne opinion de Bowman. Les points brillants vus par ce dernier ne correspondent pas à des sections de canaux, mais bien à des coupes de particules contractiles, d'éléments charnus ou groupes de disdiaclasses. Les tranches minces obtenues sur les muscles gastronémiens de grenouille offrent des aspects très-variables, dépendant d'après lui de ce que la section a rencontré tantôt la substance unissante isotrope, tantôt les couches contenant les éléments charnus. Dans le premier cas la coupe d'une fibre offre à l'intérieur du polygone limité par le sarcolemme un fond entièrement homogène et transparent. Des coupes pratiquées aux limites des deux substances, offrent ce même fond uniforme dans lequel se trouvent répandus çà et là des points brillants, arrondis, peu nombreux. D'autres enfin montrent ces points en très-grand nombre. Ce sont celles où l'on a traversé la couche des éléments charnus.

Sczelkow, tout en ne réussissant pas dans les essais qu'il fit pour

injecter le système des corpuscules musculaires d'après la méthode de Böttcher, arriva aux mêmes conclusions d'une autre façon. Dans les fibres en dégénérescence graisseuse, les canaux plasmiques sont naturellement remplis de granules graisseux. Les sections de muscles desséchés puis imbibés de carmin offrent des objets très-favorables à cette étude. On voit les dernières ramifications de ces canalicules former sur la coupe un réseau dans les mailles duquel la substance contractile se trouve déposée. En résumé les corpuscules musculaires sont pour Sezelkow en tous points comparables aux corpuscules conjonctifs. Il admet leur prolifération dans les processus inflammatoires et leur participation à la formation des corpuscules du pus.

Franz Eilhard Schultze a figuré également sur des coupes transversales de fibres striées d'amphibiens des lacunes à prolongements étoilés contenant en leur milieu un noyau. Les fibrilles y sont représentées par de très-petits cercles pressés les uns contre les autres, s'écartant en certains endroits pour former ces canaux ramifiés.

Rouget décrit également en détail le système de corpuscules musculaires. D'après lui, la surface des coupes faites sur des muscles de grenouille frais et vivants ou sur des muscles desséchés puis ramollis dans l'eau additionnée de $\frac{1}{10}$ d'ammoniaque, se montre divisée en compartiments polygonaux ou triangulaires rattachés extérieurement au sarcolemme. Aux angles de jonction de ces polygones se montrent des taches noires étoilées : ce sont des orifices de canaux et de lacunes pleins d'un liquide qui est sans doute l'agent des échanges de nutrition. Ces canaux n'ont d'autre paroi qu'une espèce de plasma demi-solide qui constitue aussi les cloisons de séparation des cylindres primitifs. A ces divisions et à ces canaux correspondent les stries longitudinales les plus fortes et les granulations interstitielles de Kölliker. Ce sont les limites de séparation entre les cylindres primitifs qui composent le faisceau primitif. Ces cloisons et ces canaux sont en rapport avec les noyaux musculaires répandus dans la masse contractile et constituent une espèce de squelette plasmique souvent infiltré de granulations graisseuses, huileuses. Le squelette plasmique, qui pour Rouget n'est qu'une reproduction en miniature du perimysium interne du muscle lui-même, se continuerait avec le sarcolemme. Chacun de ces polygones ou sections de cylindres circonscrit à son tour une mosaïque à pièces polygonales séparées par des stries extrêmement fines. Ce sont là les vraies coupes de fibrilles (ou plutôt de colonnettes). Ces fibrilles, au lieu d'être disséminées dans une substance intermédiaire abondante, sont étroitement pressées les unes contre les autres, séparées seulement par de fines stries correspondant

parfaitement aux stries longitudinales les plus fines. Dans certains cas, ces polygones montrent une grande régularité dans leur agencement. La matière contractile devient entièrement transparente par l'ammoniaque et disparaît à la vue. Le squelette plasmatique avec ses canaux semble alors isolé complètement. D'après Rouget, « le faisceau primitif est constitué exactement sur le même plan que le muscle entier, sans autre différence que celle qui résulte de la délicatesse et de la ténuité de plus en plus accusées des parties. »

Cohnheim a décrit en détail la mosaïque qui se voit sur la coupe des fibres striées et qui porte aujourd'hui son nom (*Cohnheimer Felder*). Ses observations ont été faites sur des muscles encore capables de se contracter. En effet, Kühne a montré que le tissu musculaire strié peut subir la congélation sans perdre son excitabilité, si la température ne descend pas au dessous de -6 à -8° centigrades. Des coupes obtenues sur des muscles de grenouille refroidis à ce degré furent examinées dans la chambre humide à la face inférieure d'un verre à couvrir, avec addition de serum ou de chlorure de sodium 5 p. $\%$. On voit alors des disques sur lesquels le sarcolemme est représenté par un double contour manifeste. Ces disques sont séparés, les uns des autres par quelques tractus de tissu conjonctif fibrillaire. Ils sont formés de deux substances à propriétés physiques et chimiques différentes : l'une transparente, brillante, à contours très-nets, forme un réseau serré dont les mailles, en forme de triangles, de quadrilatères ou de pentagones, renferment dans leur intérieur la seconde substance qui est mate, peu transparente et très-réfringente. Les mailles du réseau semblent disposées sans aucun arrangement méthodique. Les petits champs en forme de triangles et de quadrilatères sont de beaucoup les plus nombreux; ils offrent des formes très-variées, sont réguliers, irréguliers, droits, etc. Les pentagones sont plus rares. Les côtés de ces figures sont droits, jamais courbes; ils ont $0^{\text{mm}}002$ de longueur dans les plus petits triangles, $0^{\text{mm}}003$ à $0^{\text{mm}}0035$ dans les quadrilatères. Les losanges ou les carrés ont $0^{\text{mm}}002$ à $0^{\text{mm}}003$ pour la petite diagonale et $0^{\text{mm}}004$ à $0^{\text{mm}}005$ pour la grande. La substance brillante forme autour de ces petits champs un liseré de moins de $0^{\text{mm}}001$ de diamètre. Dans quelques endroits il devient plus large, prend la forme d'un coin et conduit à des figures irrégulières pouvant atteindre $0^{\text{mm}}020$ de longueur et contenant fréquemment un noyau musculaire. Cette coupe musculaire offre une assez grande résistance aux réactifs; elle supporte pendant plus d'une heure l'action de l'eau distillée, elle se conserve pendant plusieurs jours dans les solutions de chlorure de sodium, de phosphate de sodium et de sucre. Les acides chlorhydrique et acétique dilués dissol-

vent les bordures de substance claire; en même temps les petits champs mats s'éclaircissent et gonflent de façon à se toucher par leurs contours. Les noyaux arrivent également en contact avec la mosaïque. L'acide chromique agit moins énergiquement; il fixe les contours et fournit après teinture au carmin des préparations à conserver; mais elles se troublent après quelque temps. Par le nitrate d'argent (0.2 à 0.25 p. %, agissant pendant quelques minutes — laver et exposer à la lumière) la substance unissante, brillante, reste complètement incolore; au contraire, les polygones de substance obscure deviennent bruns.

Cohnheim considère chacun des petits champs mats comme correspondant à la coupe d'un élément charnu qui représente donc un prisme droit à base de triangle, de quadrilatère et plus rarement de pentagone. La substance unissante lui paraît de consistance liquide; elle peut offrir par places, surtout aux intersections du système, des gouttelettes graisseuses: ce sont les granulations interstitielles de Kölliker. Les endroits élargis représentent des cavités renfermant les noyaux.

Chez l'homme et les mammifères cette mosaïque est plus régulière, à champs plus petits, tous triangles ou quadrilatères de 0^{mm}0015 à 0^{mm}0018 de côté. La substance unissante n'y présente pas des endroits élargis contenant les noyaux. On sait, en effet, que les muscles de la vie volontaire n'offrent ici de noyaux qu'immédiatement sous le sarcolemme.

Parmi les arthropodes, l'hydrophile (*H. Piceus*) montrait sur une coupe de muscle un grand nombre de carrés et de pentagones de 0^{mm}0018 à 0^{mm}004 de côté, peu de triangles, puis des noyaux isolés peu nombreux au centre du disque représentant la coupe. Chez l'écrevisse, chaque fibre a des dimensions énormes; les petits champs mats sont également fort développés (0^{mm}0035 à 0^{mm}007), souvent pentagonaux. La substance brillante intermédiaire est peu abondante, elle s'élargit par places pour enfermer des noyaux. On en trouve également sous le sarcolemme.

En ramollissant dans un liquide indifférent des tranches minces de muscles de grenouille séchés au préalable; j'ai vu assez facilement, au moins sur un certain nombre de fibres, le réseau décrit par Cohnheim. La teinture à l'hématoxyline m'a surtout fourni des images intéressantes. Les noyaux se colorent d'une façon intense, de même que les pièces de la mosaïque. On peut conserver ces préparations dans un mélange de glycérine et d'eau distillée.

Il est aujourd'hui démontré que les champs polygonaux ne répondent ni aux particules charnues ni aux fibrilles, mais à des groupes de ces éléments, aux colonnettes de Kölliker. Comme Cohnheim l'avait lui-même déjà fait remarquer, les dimensions des mailles du réseau sont plus fortes

que la largeur des fibrilles vues de champ. Le diamètre d'un des polygones dépasse de dix à trente fois chez l'écrevisse, de trois à cinq fois chez la grenouille et le lapin, le diamètre d'une fibrille. Kölliker a d'ailleurs fourni une preuve directe de l'exactitude de cette manière de voir. Il a constaté que les meilleures lentilles parvenaient à résoudre les polygones de Cohnheim, chez l'écrevisse surtout et aussi chez d'autres arthropodes et plusieurs vertébrés, en un certain nombre de petits cercles séparés par des espaces extrêmement petits. Ces cercles correspondent aux fibrilles qui, réunies à plusieurs, forment de petites colonnes prismatiques à base polygonale. Ce sont les coupes de ces colonnettes qui constituent les champs de Cohnheim. D'après G. Wagner on verrait également sur les muscles thoraciques des *Dytiscus* que chaque polygone se subdivise en champs plus petits. Les fibrilles des auteurs seraient ici de véritables colonnettes. Engelmann est aussi d'avis que les champs de Cohnheim correspondent à des coupes de fascicules de fibrilles et non à des fibrilles isolées. Mais pour lui, toutes les coupes décrites par Cohnheim et Kölliker n'auraient pas la même signification. Dans les surfaces de section traitées par l'acide acétique, les champs décrits par Cohnheim correspondraient véritablement à des fibrilles isolées. Les champs gonflés, trois, six, même dix fois leur grandeur par l'acide acétique, n'ont cependant que 0^{mm}002 de largeur. Or, les champs obtenus de muscles frais ont d'après Cohnheim et Kölliker déjà 0^{mm}002 à 0^{mm}005. Les premiers doivent donc être des coupes de fibrilles gonflées, les seconds des coupes de colonnettes. Engelmann a vu sur des coupes de muscles séchés et gelés, de très-petits cercles situés en grand nombre à des distances fort rapprochées. Ces petits cercles, véritables coupes de fibrilles, s'élargissent par l'action de l'acide acétique, s'étendent et produisent par pression réciproque des polygones limités par des lignes obscures correspondant entièrement aux figures de Cohnheim.

L'apparition de cette mosaïque sur une coupe de fibre striée serait pour Engelmann due à des altérations survenues après la mort du muscle, un véritable phénomène cadavérique. Dans le muscle vivant, la coupe devrait être entièrement uniforme, les fibrilles étant pressées étroitement les unes contre les autres sans matière unissante. En même temps que le muscle perd ses propriétés contractiles, une partie du liquide qui imbibait les fibrilles en serait exprimée et constituerait alors la substance unissante, formant le réseau polygonal de Cohnheim. Krause a cependant montré qu'on pouvait la voir sur la coupe optique d'une fibre striée vivante d'arthropode ou même de vertébré. Les lignes limitant les polygones sont pour lui l'expression optique de membranes latérales des compartiments musculaires.

En résumé, l'étude des coupes musculaires confirme pleinement l'existence des colonnettes de Kölliker, formées elles-mêmes d'un petit nombre de fibrilles élémentaires. Les stries longitudinales contenant les granulations interstitielles correspondent aux limites de séparation des colonnettes. Enfin ces joints s'élargissent en certains endroits pour former des canaux anastomosés et des lacunes étoilées ou fusiformes destinées à loger les noyaux et le protoplasme qui les entoure.

Quelle est la signification de ces corpuscules musculaires? Sont-ils les analogues des corpuscules conjonctifs? Possèdent-ils les caractères distinctifs de la cellule?

Autrefois, une membrane d'enveloppe, un noyau et un contenu protoplasmique étaient les éléments indispensables de toute cellule. On connaissait cependant un certain nombre d'exemples de cellules sans enveloppe. A la suite d'une campagne entreprise par Schultze, Brücke et Beale, il y a une douzaine d'années (1864), contre la membrane cellulaire, celle-ci fut généralement rayée de la définition de la cellule et considérée comme un élément accessoire. On a même montré que l'apparition d'une membrane autour du protoplasme cellulaire correspondait souvent à un stade de décrépitude de la vie cellulaire. Les cellules embryonnaires, où l'activité formatrice est à son plus haut degré, sont privées de membrane. Une masse de protoplasme ayant pour centre d'activité un noyau (1) suffit donc pour constituer une cellule.

C'est précisément ce que nous offrent les corpuscules musculaires. Le protoplasme cellulaire et le noyau descendent en général des mêmes parties d'une autre cellule. C'est encore le cas des noyaux musculaires. Comme nous le verrons plus loin,

(1) Il paraît même que la présence du noyau n'est pas toujours indispensable aux manifestations vitales du protoplasme. Il y aurait, d'après Haeckel, toute une série d'organismes inférieurs, les protistes, formés uniquement de petites masses albuminoïdes sans noyau. Haeckel réunit sous la dénomination commune de *plastides* deux groupes d'éléments distincts : 1° Les *cytodes*, plastides privés de noyau ; tels sont les protistes, l'œuf fécondé après que la vésicule germinative a disparu ; 2° les *cellules*, plastides nucléés. E. Van Beneden a adopté cette manière de voir, et Rollett confond même dans une définition commune le cytode et la cellule.

ils proviennent directement par voie de division des cellules embryonnaires. Enfin, une des manifestations les plus importantes de la vie cellulaire, c'est la reproduction, la multiplication cellulaire. A l'état physiologique les corpuscules musculaires possèdent incontestablement cette activité spéciale. On en trouve fréquemment d' accolés par deux et plus, qui témoignent d'une division récente. L'anatomie pathologique vient ici à notre secours. Elle nous montre les corpuscules musculaires susceptibles de subir les mêmes transformations que les corpuscules conjonctifs.

Dans la myosite traumatique, que l'on provoque artificiellement par l'introduction d'un séton, d'un éclat de bois ou l'excision d'une partie de muscle, il y a prolifération active, tant des corpuscules conjonctifs du périnysium interne que des corpuscules musculaires. Ceux-ci peuvent finir par remplacer complètement le contenu contractile du sarcolemme. Enfin, si l'irritation est suffisamment forte, le tissu passe à la suppuration; les corpuscules musculaires peuvent concourir à la production des globules de pus et à la formation d'un tissu conjonctif à caractères embryonnaires⁽¹⁾. Il en est de même dans une foule d'autres processus pathologiques, notamment la métamorphose graisseuse, les néoplasies. Dans les maladies infectieuses graves, le typhus abdominal et exanthématique (Waldeyer, Zenker), la fièvre récurrente (Popoff) et la fièvre puerpérale (Popoff), le tissu musculaire subit une altération analogue. Les corpuscules musculaires prolifèrent et donnent naissance à des éléments arrondis à noyaux, envahissant tout le contenu du sarcolemme.

Les corpuscules musculaires portent donc leur nom au même titre que les corpuscules conjonctifs. Ils possèdent les caractères anatomiques, embryologiques et physiologiques qui appartiennent à tout corps cellulaire.

La fibre musculaire nous apparaît à présent comme un faisceau de fibrilles en rapport avec un réseau de cellules analogues

(1) Tout ceci se rapporte à la théorie de l'inflammation parenchymateuse telle que l'entend Virchow. Le sujet demande de nouvelles recherches en présence des résultats auxquels sont arrivés Cohnheim, Samuel, etc.

aux corpuscules conjonctifs, le tout entouré d'une membrane élastique, le sarcolemme. Mais si les corpuscules musculaires sont les analogues des corpuscules conjonctifs, le faisceau musculaire primitif lui-même, tel que je le comprends, offre une ressemblance frappante de structure avec le faisceau conjonctif. J'ai souvent vu dans les tendons chaque faisceau musculaire s'insérer sur un faisceau tendineux de mêmes dimensions; le sarcolemme se continuait avec la membrane d'enveloppe du faisceau tendineux, les corpuscules musculaires paraissaient ne former qu'un système avec les corpuscules conjonctifs. Les deux tissus ont ici même aspect, même composition histologique: le strié transversal des fibrilles musculaires permet seul de les distinguer de celles des tendons. Il y a longtemps que l'on a signalé dans les tendons la même disposition générale des éléments que dans les muscles, la division en faisceaux de divers ordres, primaires, secondaires, tertiaires. Pour Axel Key et Retzius (1), le tissu conjonctif a, non-seulement dans les tendons, mais d'une façon générale, la signification de faisceaux fibrillaires enveloppés chacun d'une membrane parsemée de noyaux (*Häutchenzellen*). Le tissu conjonctif fibrillaire et le tissu musculaire strié offrent donc essentiellement la même structure: de part et d'autre une membrane d'enveloppe, un réseau de corpuscules à noyaux et entre ces cellules des fibrilles disposées en faisceau. Le rapprochement que j'établis ici entre le tissu conjonctif et le tissu musculaire a plus d'une fois été entrevu (2), mais n'a jamais été nettement formulé. C'est surtout l'étude du développement de

(1) AXEL KEY et RETZIUS. *Studien in der Nerven Anatomie*. Arch. für Mikr. Anatomie. Bd. IX. 1873.

(2) Voir: MAX SCHULTZE: *Ueber Muskelkörperchen*, etc., dans les archives de Reichert et Du Bois-Reymond, 1861, pp. 4 et suiv.

OTTO DEITERS: *Beitrag zur Histologie der quergestreiften Muskeln*. Arch. Reichert, 1864, pp. 393-424. A la page 414. « Es ergäbe sich demnach eine grössere Analogie zwischen den Binde-substanzen und dem quergestreiften Muskelgewebe, als man bisher annehmen konnte. »

ARNDT, *Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern*. Schulze's Archiv für Mikroskop. Anatomie, 1873. Bd IX. A la page 575: « Ich denke mir, wenn die Muskelzelle wirklich aus dem mittleren Keimblatte hervorgeht, sie wie alle abkömmlinge

ces tissus qui me permettra de mettre complètement en lumière leur étroite parenté.

Après m'être occupé de la fibre musculaire striée en général, je vais passer rapidement en revue les particularités qu'offrent certaines catégories de muscles.

Muscles blancs et rouges des vertébrés. — Ranvier a tout récemment montré que les muscles blancs (vaste interne du lapin) et rouges (demi-tendineux, lapin) diffèrent par certaines particularités physiologiques et anatomiques. Les fibres rouges se contractent plus lentement; leur strié transversal est moins régulier, formé de lignes brisées; les stries longitudinales sont très-apparentes; les noyaux disposés en séries longitudinales sont plus nombreux que dans les muscles blancs, et logés dans de petites dépressions creusées à la surface de la substance musculaire. Parfois ces noyaux sont situés dans l'intérieur de la fibre. Dans les fibres blanches, qui ont d'ailleurs mêmes dimensions, le strié transversal est très-net, le strié longitudinal est moins accusé, les noyaux sont épars. Il y a quelques années, Rollett a signalé des différences analogues dans les muscles des oiseaux, notamment du poulet. Les fibres rouges offriraient les noyaux à la surface, immédiatement sous le sarcolemme, comme dans les muscles des mammifères. Ils seraient au contraire répandus entre les fibrilles dans les fibres blanches.

D'après Leydig et Rouget, les muscles rouges des poissons (muscles de la ligne latérale de la perche) offrent des fibres musculaires, qui, elles-mêmes, se subdivisent en faisceaux ou colonnes plus petites, séparées par une substance granuleuse.

desselben zu Vorläufern der Binde substanz gehört. Es wohnt ihm die Tendenz inne, sich in solche umzubilden, etc. »

Enfin, G. R. WAGENER : *Ueber die quergestreifte Muskelfibrille*, Arch. für Mikroskopische Anatomie. Bd IX, 4873, page 717 : « Sie sind also Bündel wie die Bindegewebsfasern und die Fibrillen der Muskeln welche Beide wie die elastischen Fasern ihren Ursprung aus der Grundsubstanz der Riesenzellen herleiten. »

WAGENER appuie également sur l'analogie entre muscles et tendons dans son mémoire : *Die Entwicklung der Muskelfaser*, p. 10, dans *Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Wissenschaften zu Marburg*, 1869, Supplement Heft IV.

Ranvier observa également chez la raie des différences entre les muscles blancs et les petits faisceaux rouges situés sous la peau du dos. Les seconds offraient à la face profonde du sarcolemme un bien plus grand nombre de noyaux aplatis, occupant chacun le centre d'une plaque protoplasmique.

Les muscles du cœur. — Les muscles du cœur de l'homme et des mammifères sont formés d'un réseau de fibres striées, divisées et anastomosées de diverses façons (1). Cette disposition avait déjà été décrite par Leeuwenhoek; Kölliker la découvrit à nouveau. Il est facile de se convaincre que ces divisions sont réelles et ne sont pas produites artificiellement par la dissection, comme on a voulu le prétendre (Eberth). Elles se font ordinairement très-obliquement, parfois transversalement, un faisceau envoyant une branche d'anastomose qui s'accrole au faisceau voisin (Winkler). On arrive ainsi souvent à la formation de réseaux membraneux dans lesquels des fentes longitudinales indiquent la séparation en faisceaux primitifs. Chaque faisceau a essentiellement la même structure que dans les muscles de la vie volontaire. Le sarcolemme y est des plus délicats; on a même nié sa présence. Le strié longitudinal et le strié transversal sont peut-être un peu moins apparents que dans les muscles ordinaires. Il n'est cependant pas difficile d'obtenir la division en fibrilles et aussi en disques. Les granulations interstitielles (graisseuses?) sont très-abondantes; peut-être sont-elles en rapport avec l'énorme dépense de matériaux qui doit se faire dans un muscle se contractant d'une façon rythmique continue. L'acide acétique fait apparaître un grand nombre de noyaux espacés à des distances assez régulières. Schweigger-Seidel leur donne 0^{mm}014 en longueur et 0^{mm}007 en largeur. Je les ai ordinairement trouvés de trois à six fois plus longs que larges, offrant fréquemment la forme de bâtonnets. (Voir fig. 3, pl. 1.) Ils con-

(1) Des divisions ou des anastomoses de fibres striées ont été signalées également dans un certain nombre d'autres organes : langues de grenouille et de divers mammifères, cœurs lymphatiques, pénis des lépidoptères, etc.

tiennent ordinairement un à deux nucléoles réfringents et sont entourés d'une faible atmosphère de matière granuleuse, accumulée surtout à leurs deux pôles. Le tout est contenu dans une lacune fusiforme. Comme Donders l'a montré le premier, ils occupent ordinairement dans la fibre une position plus ou moins centrale. On trouve sur une section transversale, au milieu de la masse contractile du faisceau, un contour étoilé contenant un corps arrondi qui se colore par le carmin et l'hématoxyline. C'est la coupe du noyau et de la lacune qui étaient allongés sur une fibre vue de champ. Weissmann a découvert que la potasse en solution concentrée pouvait diviser une telle fibre en fragments assez réguliers contenant chacun un noyau. En conséquence il considéra les fibres du cœur comme formées de chaînes ou séries de cellules. Aeby et Eberth parvinrent, à l'aide de réactifs (potasse, nitrate d'argent, acide acétique) à démontrer les cloisons de séparation de ces cellules. Ces cloisons, je les ai vues sur des muscles frais sans le secours d'aucun réactif. Un petit fragment enlevé aux muscles papillaires (ventricule gauche) d'un cœur de jeune enfant, simplement lacéré dans un liquide indifférent (chlorure de sodium $\frac{1}{2}$ p. %), montre à des distances régulières des lignes transversales obscures, fortement réfringentes, parallèles au strié transversal, divisant ainsi la fibre vue de champ en une série de segments rectangulaires à grand axe dirigé suivant l'axe de la fibre. La fibre se brise fréquemment au niveau de ces lignes obscures. A première vue, on dirait une des stries transversales obscures qui se serait élargie et foncée. En effet, cette ligne-réfringente de démarcation est séparée des deux stries obscures qui l'avoisinent de chaque côté par une zone intermédiaire claire, de même largeur que celles qui séparent les stries transversales obscures dans les autres parties de la fibre. C'est sans doute ce qui a conduit Guido Wagner à considérer ces lignes obscures comme dues à un phénomène de contraction; c'est pour lui une onde de contraction fixée par la rigidité cadavérique. L'extrême régularité des distances auxquelles elles sont espacées rend déjà cette explication peu

probable. Si par l'acide acétique on fait apparaître les noyaux (fig. 3, pl. 1), on voit que chacun d'eux occupe le centre d'un des quadrilatères dont les grands côtés sont formés par les bords latéraux de la fibre, les petits, par les cloisons de séparation. Ce n'en est pas moins pour moi un abus de langage que d'appeler ces éléments des cellules, et de dire que les fibres du cœur se composent de séries de cellules à contenu strié. Évidemment il y a ici des éléments cellulaires : ce sont les noyaux constituant, avec le protoplasme qui les entoure, les corpuscules musculaires renfermés dans les lacunes de la substance striée. Mais les fibrilles striées comprises dans ces segments nucléés ne peuvent être considérées comme faisant partie de ces cellules, pas plus que dans un cartilage ou un os, la matière hyaline ou calcaire ne fait partie des cellules cartilagineuses ou des corpuscules osseux. Comme je le montrerai plus loin dans la partie embryologique, les cloisons terminales réfringentes représentent, non des contours cellulaires, mais les limites dans lesquelles s'est renfermée, pendant le développement des muscles du cœur, l'activité formatrice de chaque cellule embryonnaire. De ces cellules embryonnaires elles-mêmes, il ne reste que le noyau avec un peu de protoplasme, persistant sous forme de corpuscule musculaire. Le manteau de fibrilles striées qui l'entoure est une matière *qui a pris forme*, comme dit Beale; ce n'est pas plus une cellule ou une partie de cellule, que les fibrilles d'un faisceau conjonctif.

Les filaments dits de Purkinje. — Purkinje découvrit en 1845, sous l'endocarde du mouton, bœuf, porc et chevreuil, des filaments visibles à l'œil nu, offrant sous le microscope des éléments cellulaires et des fibrilles striées. Il entrevit leur nature musculieuse qui fut démontrée, quelques années plus tard, par Kölliker d'une façon directe. Kölliker réussit à observer leurs contractions. Comme je n'ai pas eu l'occasion d'étudier directement les filaments de Purkinje, je les décrirai d'après Max Lehnert, dont les résultats ont été confirmés de divers côtés. Je lui emprunte également une partie de la bibliographie relative à cette question.

Les filaments de Purkinje se rencontrent exclusivement et d'une façon constante chez les mammifères ongulés, (bœuf, mouton, chèvre, porc, cheval.) Les filaments décrits comme tels, par Aeby et Obermeyer, chez l'homme, une foule d'autres mammifères, d'oiseaux, de poissons et chez la grenouille, ne sont que des fibres musculaires ordinaires ayant subi certaines altérations artificielles. Les vrais filaments de Purkinje s'étudient le mieux chez le mouton et le bœuf. Ils forment dans les ventricules, sous l'endocarde, des ramifications visibles à l'œil nu, offrant l'aspect d'une arborisation vasculaire. Dans les grosses colonnes charnues, on les trouve à côté de la musculature ordinaire; ils forment à eux seuls les plus petites de ces colonnes. Il est facile d'observer leur continuation directe avec les muscles du cœur. A un faible grossissement, on les voit composés de tractus de fibrilles striées, entrecroisées et ramifiées, formant un véritable réseau dont les mailles sont occupées par des corpuscules nucléés, les granules de Purkinje et v. Hessling, (*Körner*). Ces corpuscules sont de véritables cellules sans membrane; elles offrent un, parfois deux noyaux plus arrondis que les noyaux musculaires, entourés de granulations jaunes ou brunâtres, le tout plongé dans un plasma hyalin, albumineux. Ces cellules sont séparées les unes des autres par les fibrilles musculaires striées, formant des faisceaux s'entrecroisant dans toutes les directions. On voit aussi des fibrilles isolées s'en détacher, passer à la surface du corpuscule pour rejoindre un autre faisceau. Lehnert est parvenu par pression à faire tomber les corpuscules nucléés hors des mailles du réseau, qui se montrait alors complètement vide et laissait clairement voir l'agencement des fibrilles. Là où ces filaments se continuent avec la musculature ordinaire, on voit les corpuscules nucléés devenir plus rares, les faisceaux fibrillaires prendre une direction parallèle, et passer ainsi insensiblement aux faisceaux musculaires du cœur. Les filaments de Purkinje jouissent d'ailleurs des propriétés chimiques des muscles ordinaires. Chez les animaux qui n'en possèdent pas, leur place est occupée par ces

derniers. Leur étude confirme une fois de plus l'existence indépendante des fibrilles.

Leydig et surtout Weissmann ont montré que la division des muscles du cœur, en segments correspondant chacun à un noyau, était des plus faciles chez les batraciens, les reptiles et les poissons. Les cellules striées des muscles du cœur, comme ils les appellent, sont ici fort minces et représentent des plaques fusiformes le plus souvent, parfois à trois prolongements et s'unissant obliquement pour former des faisceaux. Ceux-ci s'anastomosent en réseau. Chez les tritons, ces cellules offraient quatre prolongements. Leurs limites apparaissent en même temps que les noyaux par l'action de l'acide acétique. On les isole facilement par la potasse, puis par les réactifs préconisés par Reichert pour obtenir les muscles lisses : acides chlorhydrique, nitrique à 20 p. %. Parfois une simple dissection dans l'eau suffit. Les remarques faites à propos des prétendues cellules des muscles du cœur de l'homme sont entièrement applicables ici. Hyrtl a montré, chez les batraciens, que la substance musculaire du cœur était privée de vaisseaux.

Avant de passer à l'étude du développement embryonnaire, je dirai quelques mots de la croissance des muscles.

Si le muscle s'accroît en totalité avec l'âge, il en est de même de ses éléments, les faisceaux primitifs, dont le diamètre, chez l'adulte, est au moins cinq fois plus grand qu'à l'époque de la naissance. Cette augmentation de volume des fibres suffit-elle pour expliquer celle du muscle? N'y a-t-il pas aussi augmentation numérique, formation d'éléments nouveaux? C'est là une question sur laquelle les histologistes ne sont pas encore parvenus à s'accorder entièrement. Harting, loin de constater une formation d'éléments nouveaux, fut conduit à admettre qu'un certain nombre de fibres musculaires se détruisent avec l'âge : leur nombre irait en diminuant. Deiters considéra également l'accroissement du muscle comme suffisamment expliqué par l'accroissement de volume de ses éléments. Hepp trouva qu'il existe un rapport

constant entre l'épaisseur moyenne des fibres du biceps et l'épaisseur du biceps lui-même aux différents âges. Budge, au contraire, trouva chez les grenouilles âgées une augmentation notable (1) du nombre des fibres du gastronémien (comme 1 : 5). Il isolait les fibres à l'aide de la potasse et les comptait une à une. Ce procédé extrêmement long n'est peut-être pas à l'abri de tout reproche. Des fibres peuvent se rompre en deux ou plus de fragments sans qu'on s'en aperçoive. Cependant Schmitz et Weissmann sont arrivés aux mêmes conclusions. D'après Weissmann, l'augmentation numérique des fibres se fait par doublement en longueur des fibres anciennes. Les noyaux musculaires en sont les agents actifs : ils se multiplient de façon à former des colonnes longitudinales logées dans des fentes de la substance musculaire. Ces fentes, en s'accroissant, finissent par diviser la fibre ancienne en un certain nombre de fibres nouvelles. Ces résultats furent attaqués par Aeby et Waldeyer. Aeby conclut d'un très-grand nombre d'observations que les limites entre lesquelles le nombre des fibres du même muscle varie chez les différentes grenouilles aux différents âges, sont comme 1 : 1.4.

Les muscles semblent donc surtout s'accroître par augmentation du volume plutôt que du nombre de leurs éléments. La plupart de ceux-ci persisteraient toute la vie durant. Je n'ai jamais trouvé dans les muscles de grenouilles adultes des éléments témoignant d'une formation nouvelle de fibres (2). La

(1) Budge trouva les nombres suivants :

Une grenouille de 13 ^{mm} 00 longueur avait 4053 fibres.			
Id.	17 ^{mm} 00	id.	4747 id.
Id.	33 ^{mm} 75	id.	4925 id.
Id.	33 ^{mm} 85	id.	2274 id.
Id.	46 ^{mm} 00	id.	3434 id.
Id.	80 ^{mm} 00	id.	5744 id.

Une grenouille saine offrait 4462 fibres dans le gastronémien.

Une grenouille après une diète prolongée 3664 seulement.

(2) Cependant, d'après Weissmann, chez les grenouilles hibernantes, la plupart des fibres se détruiraient complètement et seraient remplacées par d'autres de formation nouvelle.

plupart des cas d'hypertrophie musculaire paraissent s'expliquer également par simple augmentation du diamètre des fibres. On sait d'ailleurs que ce sont les muscles des membres qui exécutent le plus de mouvements, qui offrent les fibres les plus volumineuses.

Les fibrilles ont le même diamètre à peu près chez le nouveau-né et chez l'adulte ; ce n'est donc pas par augmentation du diamètre mais bien du nombre des fibrilles que le faisceau primitif s'accroît. Comment se produisent ces nouvelles fibrilles ? Ici nous ne pouvons faire que des hypothèses. D'après L. Beale, le corpuscule musculaire serait animé d'un mouvement longitudinal pendant lequel il laisserait sur son passage une espèce de sillage protoplasmique, une strie granuleuse, se transformant en substance musculaire. Comme nous le verrons plus loin, les corpuscules musculaires sont les restes des cellules embryonnaires qui ont produit le faisceau primitif. Il paraît assez rationnel d'admettre que les nouvelles fibrilles continuent à se former de la même façon par leur intermédiaire. Mais il n'y a pas seulement augmentation du nombre des fibrilles dans chaque faisceau primitif, il y a en même temps allongement des fibrilles existantes. La hauteur des segments de fibrilles compris entre deux disques intermédiaires paraît à peu près constante chez une même espèce animale pendant toute la vie ; c'est donc par formation de nouveaux segments que la fibrille peut s'accroître. Les corpuscules musculaires, que j'ai souvent trouvés plus abondants aux extrémités des fibres, ne doivent pas être étrangers à cette production. Les éléments spéciaux (sarcoplastes), à l'aide desquels Margo explique l'accroissement et le développement des muscles, ne sont probablement que des corpuscules musculaires.

§ II.

Développement du tissu musculaire strié.

J'ai essayé de montrer que le tissu musculaire strié présente des analogies nombreuses avec les tissus de la substance conjonctive et spécialement avec le tissu conjonctif fibrillaire. Les éléments rentrant dans le cadre cellulaire : cellules du cartilage et des os, corpuscules conjonctifs et musculaires, ne forment qu'une bien faible partie de ces tissus. Par contre, ils offrent tous, comme caractère principal, un développement exagéré de matières fondamentales acquérant, dans leur stade le plus élevé d'organisation, la valeur de fibres, de membranes, etc., S'il fallait donc se baser uniquement sur des considérations de structure, je n'hésiterais pas à ranger dans une même grande classe le tissu musculaire et les tissus de la substance conjonctive qui tous (1) dérivent du feuillet moyen du blastoderme. L'étude de leur développement embryonnaire présente ici une importance capitale : c'est à elle de décider si la signification que j'ai attribuée au tissu musculaire est réelle. Le développement de ces tissus constitue encore un des points les plus obscurs de l'anatomie microscopique. La genèse du tissu musculaire strié surtout, a été envisagée à des points de vue entièrement différents par les histologistes. La théorie cellulaire, dans ce qu'elle avait d'étroit et d'absolu, paraît avoir exercé une grande influence sur la façon dont la plupart ont interprété les faits, de sorte que les nombreux matériaux accumulés depuis bientôt près de quarante ans, n'ont pour ainsi dire servi qu'à embrouiller de plus en plus

(1) His (*Untersuchungen über die erste anlage des Wirbelthierleibes* 1868, Leipzig) a récemment fait descendre les tissus musculaires strié et lisse de son *Archiblaste*, correspondant aux feuilletés supérieur et inférieur du blastoderme. Les tissus de la substance conjonctive et le sang dériveraient du *Parablaste* (feuillet moyen des auteurs). Tous les auteurs qui se sont occupés de ce point sont en opposition avec His quant à la descendance des tissus musculaires. Pour eux, les tissus musculaires et les tissus conjonctifs ont pour origine commune les éléments du feuillet moyen du blastoderme.

cette question difficile. Dans ce dédale d'opinions contradictoires, il nous reste heureusement un point certain. Tous les observateurs, ou presque tous, ont eu les mêmes objets sous les yeux ; tous les ont plus ou moins fidèlement reproduits par le dessin. Aussi les figures qui illustrent leurs travaux, serviront-elles plus que le texte à contrôler les résultats de mes propres recherches.

Trois catégories d'objets s'offrent pour l'étude du développement des muscles striés :

1° Les néoplasies musculaires. Elles sont si rares que c'est une véritable bonne fortune d'en rencontrer ;

2° Wäber, Deiters, von Wittich, Zenker, etc., ont étudié la régénération du tissu musculaire s'opérant après des pertes de substance. Les larves des batraciens anoures paraissent surtout offrir d'excellents objets d'étude, tant dans ce but que pour le développement proprement dit. Malheureusement, elles avaient subi leurs transformations à l'époque de l'ouverture du concours. On sait que les pattes articulées, notamment les grosses pinces fortement musclées des crustacés décapodes, repoussent facilement lorsqu'elles ont été arrachées. Il aurait été curieux d'étudier le processus de leur régénération, d'autant plus que le développement des muscles n'a fait, que je sache, l'objet d'aucune recherche chez les crustacés. Les crustacés marins que j'avais récoltés à cet effet ne fournirent pas d'objets satisfaisants. Leurs pattes de formation nouvelle étaient déjà trop avancées en développement ;

3° Mais les sujets les plus appropriés à cette étude sont assurément les embryons des vertébrés pris aux différentes périodes du développement. On n'a pas toujours sous la main une série suffisamment complète de fœtus de mammifères, encore moins de fœtus humains. Aussi la plupart des auteurs ont eu recours à des embryons de poulet. C'était un motif décisif pour choisir également cet objet. J'ai dû m'adresser à l'incubation artificielle(1), bien qu'il soit préférable de faire couver les œufs par des

(1) Les œufs, entourés d'ouate, étaient déposés dans une caisse à double paroi chauffée à l'eau. La température s'est maintenue sensiblement entre + 36° et + 40° centigrades.

poules. Comme dans ces circonstances le développement n'a pas toujours lieu d'une façon très-régulière, les indications de date que je donne ne doivent être admises qu'approximativement.

Les muscles ont été examinés autant que possible à l'état tout à fait frais, dans un liquide indifférent (solution de chlorure de sodium 0.5 pour % ou liquide amniotique de poulet). J'ai évité d'employer des réactifs, afin qu'on ne pût me reprocher d'avoir eu sous les yeux les produits d'altérations artificielles. La plupart des figures ont été dessinées à des grossissements de 400 à 500, exceptionnellements de 1000 diamètres avec les objectifs D et F de Zeiss, les oculaires 1, 2, 3. Je regrette beaucoup de n'avoir pu faire usage de la lumière polarisée. Mes recherches étaient terminées quand le microscope à polarisation a été mis à ma disposition.

Muscles volontaires. — Le développement des muscles de la vie volontaire a surtout été étudié par moi sur les pattes et les ailes d'embryons de poulet. Les muscles du dos ont moins été mis à contribution.

Vers la fin du sixième jour de l'incubation, les membres sont déjà visibles sous la forme de moignons obtus, très-courts. Examinés à un grossissement de $\frac{400}{1}$, ils se montrent entièrement composés de cellules plus ou moins fusionnées entre elles. On y voit, en effet, un blastème protoplasmique à granules, dont les plus gros atteignent les dimensions de nucléoles. Dans cette masse, se trouvent disséminés de nombreux noyaux arrondis ou ovaires, ou de forme légèrement différente. Ces noyaux, examinés exactement au point, offrent un fond clair, très-nettement limité par un bord foncé (fig. 3, pl. 5); ils contiennent un à deux corpuscules obscurs (nucléoles). Ils sont situés à quelque distance les uns des autres et paraissent en voie de prolifération très-active. On en voit d'allongés, offrant deux nucléoles; d'autres, accolés par deux et plus, témoignent d'une division récente. Rien ici ne semble établir l'existence de cellules distinctes, aucune trace de membranes cellulaires. Le protoplasme qui entoure les noyaux

paraît se confondre par les bords. Cette masse protoplasmatique à noyaux présente à peu près l'aspect des *myéloplaxes* figurés par les auteurs français dans la moelle des os (*ostéoclastes* de Kölliker). La première apparition du faisceau musculaire dans cette gangue cellulaire a été décrite par v. Holst, Deiters, F.-E. Schulze, Lockhart Clarke, sous la forme d'une fibrille unique. A côté d'elle s'en dépose une seconde, puis une troisième, et ainsi de suite. Ceci est entièrement conforme à ce que j'ai observé. (Voir fig. 2-4, pl. 5; fig. 3, pl. 6.) v. Holst, qui a vu le premier ces fibrilles, les considérait comme des cellules embryonnaires allongées. Quelques-unes lui parurent nucléées. Il est hors de doute pour moi que ces fibrilles n'offrent jamais de noyau. Si parfois elles se trouvent superposées à un noyau, l'énorme disproportion du volume ne permettra jamais d'admettre que le noyau appartienne au filament. En imprimant des mouvements plus ou moins étendus au miroir réflecteur, tout en variant son inclinaison, on voit les objets situés dans des plans différents se mouvoir en sens inverse dans le champ du microscope, et il est facile alors de s'assurer qu'il y a simple superposition.

Ce stade est des plus passagers. Les fibrilles croissent rapidement en nombre et forment dès la fin du huitième jour de petits groupes de trois, quatre, cinq et plus. Ces groupes sont disposés parallèlement les uns aux autres et espacés de façon à diviser ainsi la masse protoplasmatique en trainées longitudinales, parallèles, contenant chacune un certain nombre de noyaux. Un petit fragment de l'aile ou de la cuisse, disséqué à l'aide d'aiguilles dans une goutte de liquide amniotique ou d'un autre liquide indifférent (chlorure de sodium 0.5 p. ‰), montre alors dans certains endroits les trainées ou cordons protoplasmatiques isolés, tels que les figures 1, 2, 4, pl. 5, les représentent. Ces trainées contiennent un certain nombre de noyaux en voie de multiplication très-active, et offrent d'un côté une bordure de substance fibrillaire montrant déjà une alternance régulière de parties claires et foncées, correspondant au strié des muscles adultes. Les zones obscures sont un peu plus longues que les

zones claires ; mais en élevant légèrement le tube du microscope, on observe le renversement des teintes, les parties brillantes deviennent obscures et réciproquement. La largeur à laquelle ces stries sont espacées m'a semblé approximativement la même que dans des fibres entièrement développées. Ce strié est extrêmement délicat, la moindre pression sur le verre à couvrir, l'action des réactifs, notamment de l'acide chromique (0.5 p. %), le fait disparaître complètement. Si donc beaucoup de ces groupes de fibrilles apparaissent comme des filaments homogènes, je ne crois pas pouvoir en conclure qu'ils le sont réellement et n'ont pas perdu leur strié par une manipulation maladroite. Ces fibrilles paraissent adhérer assez lâchement à la masse de protoplasme. Elles peuvent s'en séparer complètement ou y rester attachées par une extrémité seulement. Elles se séparent également les unes des autres avec facilité, surtout à leurs extrémités. Je n'ai pu constater la membrane admise par G. Wagener autour de chacune de ces fibrilles, non plus que la formation du strié transversal par des étranglements successifs de cette membrane. La figure 1, pl. 5, montre à côté des éléments que je viens de décrire, des noyaux isolés entourés de lambeaux de protoplasme, en tout pareils à ceux qui produisent les fibrilles ; en outre, un certain nombre de cellules (fig. 1 a, pl. 5) régulièrement sphériques, contenant un noyau volumineux à nucléoles. Dans leur protoplasme se trouvent répandus environ de deux à vingt corpuscules très-réfringents, animés d'un mouvement Brownien des plus actifs. Ces cellules ne paraissent prendre aucune part à la formation des muscles.

Chacune de ces traînées protoplasmiques n'est pas destinée à se transformer directement en faisceau primitif strié, ainsi que l'ont admis plusieurs auteurs ; mais elle produit à sa surface, comme dépôt secondaire et en vertu de son activité formatrice (*Formative Thätigkeit* de Max Schultze), des fibrilles striées, qui, elles, formeront par leur réunion le faisceau primitif. Ces fibrilles apparaissent ordinairement sur un seul point du cordon à protoplasme nucléé ; de là, elles s'étendent à sa surface, mais restent

limitées à une partie du cylindre, de façon à produire le plus souvent des demi-gouttières de matière musculaire, contenant dans leur creux la masse granuleuse et les noyaux formateurs, ceux-ci continuant à se multiplier. Dans d'autres cas, les fibrilles naissent en plusieurs points de la surface à la fois. Les figures, 2 pl. 5, 3 pl. 6, en montrent des exemples. L'espace qui les sépare se comble bientôt également à l'aide de matière musculaire. Ce processus conduit également à la formation d'enveloppes striées, incomplètes, développées autour de groupes de noyaux entourés de protoplasme (4).

Plusieurs auteurs décrivent à cette époque des cylindres musculaires creux contenant dans leur intérieur un axe granuleux, nucléé. Je n'ose nier d'une façon absolue que le dépôt de matière striée ne puisse conduire parfois à des configurations de ce genre, mais je me suis convaincu que la plupart des fibres présentant cet aspect, étaient en réalité de simples gouttières fibrillaires, et non des cylindres fermés. Celui qui a vu une fois ces prétendus cylindres entraînés par un courant de liquide, rouler dans le champ du microscope, se présentant tantôt de face, tantôt de profil, deviendra extrêmement défiant au sujet de la nature cylindrique de ces éléments. La position dans laquelle nous les voyons de profil ne correspond pas à un état d'équilibre stable. On s'explique ainsi comment presque toutes ces gouttières se présentant de champ, montrent un axe granuleux à noyaux, débordé de chaque côté par des fibrilles striées, et peuvent alors être prises pour des cylindres (fig. 6, pl. 5, fig. 2 pl. 6). Remak avait déjà insisté sur cette cause d'erreur (*Entwicklungs geschichte*). Sa figure 7 *b* et *c.*, Tab. XI, est destinée à la rendre palpable. Des coupes transversales de faisceaux musculaires me semblaient devoir trancher la question. A cet effet, des fragments d'aile, de patte et des membres entiers d'embryons au douzième jour furent enfermés dans une goutte de solution

(4) Ce développement présente quelque analogie avec celui que Boll a décrit pour les fibrilles conjonctives, et Oscar Hertwig pour les fibrilles élastiques (cartilage réticulé de l'oreille).

épaisse de gomme arabique; quand la gomme eut acquis assez de consistance par la dessiccation, des tranches aussi minces que possible furent obtenues à l'aide du rasoir et ramollies dans un peu d'eau. Malheureusement, cette méthode ne tient pas tout ce qu'elle promet. A quoi reconnaître les fibres musculaires quand on examine une de ces tranches au microscope? Le strié transversal, ce guide qui permet de discerner à coup sûr les éléments véritablement musculaires de ceux qui n'en ont que l'apparence, nous fait complètement défaut ici. De plus, les fibrilles musculaires doivent nous apparaître sur des coupes comme un simple pointillé pouvant, dans beaucoup de cas, être confondu avec du protoplasme cellulaire modifié par la manipulation. Aussi n'est-ce qu'en faisant certaines réserves que je donne les coupes représentées figure 6, pl. 6, comme correspondant à mes gouttières musculaires de cette époque. Dans tous les cas, je n'ai rien vu qui pût être rapporté aux cylindres admis par les auteurs.

Si la forme de gouttières plus ou moins régulières est extrêmement fréquente du neuvième au dixième jour, on peut cependant rencontrer des fibres où le développement est légèrement différent. La masse des fibrilles peut affecter des formes assez variables; les noyaux avec leur protoplasme, au lieu de constituer un cordon continu et simple, sont souvent disposés par groupes isolés, répandus irrégulièrement en divers points du faisceau strié. La figure 1, planche 6, montre un ruban musculaire offrant sur une de ses faces les noyaux avec leur protoplasme; la figure 10, pl. 5, représente une fibre plus irrégulière encore. Une même fibre peut d'ailleurs se présenter sous des apparences très-variables dans ses diverses parties. Dans tous les cas, le développement ultérieur est le même. Les fibrilles croissent en nombre et en longueur à mesure que les noyaux se multiplient et que leur protoplasme diminue. Les nouvelles fibrilles se déposent surtout dans le fond des gouttières, qu'elles finissent par combler en entier, refoulant ainsi vers l'extérieur les noyaux et le protoplasme qui les entoure. Ces noyaux continuant à se mul-

tiplier, se répandent de chaque côté sur la surface du faisceau. On observe ainsi du douzième au quatorzième jour de très-longs faisceaux de matière musculaire striée, représentant des prismes pleins, à la surface desquels se trouvent accolés de distance en distance des renflements de protoplasme contenant un ou plusieurs noyaux allongés. Comme on le voit, nous sommes déjà très-près des fibres complètement développées. Le protoplasme de ces cellules m'a paru former autour du faisceau primitif un revêtement complet très-mince, premier indice probable du sarcolemme. Ces mêmes cellules, qui du côté de l'intérieur forment les fibrilles, déposeraient à leur surface externe la membrane d'enveloppe du faisceau primitif.

Beaucoup de ces fibres ne sont pas également avancées en développement dans toute leur étendue. Certaines parties d'un même faisceau offrent encore la forme de gouttière, alors que d'autres sont déjà prismatiques. On peut ainsi souvent, sur une même fibre, suivre toutes les phases du développement. A côté de ces éléments presque complètement développés, les membres des embryons du douzième au quatorzième jour en offrent encore d'autres en plus petit nombre (fig. 3, pl. 6), en tout semblables à ceux décrits pour le huitième et le neuvième jour. Il y a donc formation continue de nouvelles fibres. Une seule préparation en offre aux différents degrés du développement. Tous les auteurs qui admettent l'existence des cylindres creux dont il a été question précédemment, sont d'accord pour reconnaître qu'à cette époque nouvelle du développement, dans chaque faisceau primitif, les fibrilles sont au centre et les noyaux à l'extérieur; mais la plupart sont fort embarrassés pour expliquer ce renversement des rapports. Pour les uns l'axe granuleux se résorberait complètement, les noyaux qu'il contient disparaîtraient, et ceux qui apparaissent plus tard à la surface de la fibre viendraient du dehors, seraient d'une toute autre nature. Lockart Clarke donne cette explication comme probable. D'autres admettent l'identité entre les noyaux contenus primitivement à l'intérieur du cylindre et ceux que l'on trouve plus tard accolés

à sa surface extérieure. Ces noyaux parviennent à se frayer un passage à travers la masse des fibrilles et se font jour à l'extérieur. Enfin Rouget donne une troisième explication. Son faisceau embryonnaire ne persiste pas à l'état de tube creux, mais se fend en longueur en un certain nombre de paquets de fibrilles, chacun d'eux entraînant avec lui une portion de l'axe granuleux et des noyaux, qui deviennent ainsi extérieurs et se répandent à sa surface.

A cette période de l'incubation, la fibre musculaire embryonnaire est déjà une miniature complète de ce qu'elle sera plus tard : sarcolemme, noyaux, fibrilles striées, rien n'y manque. Le développement ultérieur se comprend sans difficulté, il consiste uniquement dans l'accroissement des parties existant déjà. Les fibrilles augmentent en nombre et en longueur, les noyaux se répartissent plus uniformément à leur surface, le sarcolemme acquiert une plus grande consistance et des caractères chimiques différents.

Je n'ai pu suivre ces transformations jusqu'à la naissance. Les deux séries d'œufs que j'ai employés pour ces recherches ont été attaqués du douzième au quinzième jour par des parasites végétaux. Des moisissures noires envahissaient la chambre à air, et par leur extension aux autres parties de l'œuf causaient la mort de l'embryon.

Développement des muscles du cœur. — Le cœur m'a offert un développement analogue à celui des muscles des extrémités. Vers la fin du deuxième jour et le commencement du troisième, le cœur est déjà reconnaissable à la couleur rouge du sang qu'il contient et aux contractions rythmiques décrites par Aristote. Il a la forme d'un tube courbé que l'on isole sans peine. Ce tube, déchiré à l'aide d'aiguilles, est agité dans quelques gouttes d'un liquide indifférent pour éloigner les cellules sanguines, puis étalé sur un porte-objet, dans une goutte du même liquide (ou dans une goutte de liquide amniotique fourni par des embryons plus avancés en développement). Examiné à un grossissement de $\frac{400}{7}$

(Zeiss D-3, F-2), il se montre composé des mêmes éléments que les muscles volontaires à la période correspondante : une masse granuleuse protoplasmique dans laquelle se trouvent plongés de nombreux noyaux. Ici également, les cellules embryonnaires paraissent s'être fusionnées. Bientôt apparaissent dans cette gangue cellulaire de courts filaments granuleux fortement réfringents, pareils à ceux qui sont décrits pour les muscles volontaires. Seulement, leur longueur n'excède jamais six à huit fois le diamètre du noyau. Vers le quatrième jour, la structure du cœur est nettement fibreuse, les filaments à extrémités atténuées se montrent en grand nombre entre les noyaux et s'entrecroisent en différentes directions, de façon à former une espèce de treillis. L'aspect granuleux prend une disposition plus régulière, correspondant au strié transversal. Chaque noyau, avec le protoplasme qui l'entoure, paraît agir comme centre de formation et se revêtir d'un dépôt de fibrilles.

On peut, en effet, isoler par une dissection délicate des corps fusiformes formés de fibrilles laissant entre elles une lacune occupée par un amas de protoplasme avec un noyau. Les extrémités libres des fibrilles font saillie aux deux pôles de ces corpuscules (4). Ce sont là sans doute les *sarcoplastes* de Margo.

A mesure que le développement avance, le protoplasme diminue autour de chaque noyau. Par contre, les fibrilles

(4) Si, en examinant ainsi un fragment du cœur, on fait monter ou descendre le tube du microscope, le foyer, après avoir traversé une certaine épaisseur de ce tissu musculaire, finit par rencontrer les grandes cellules du péricarde, qui se voient surtout bien sur les bords de la préparation où le péricarde déborde souvent. On peut l'apercevoir également à découvert par des espèces de fenêtres de la masse contractile. Ces cellules, formant une couche simple, sont grandes, arrondies ou légèrement polygonales par pression réciproque, à contenu homogène, noyau volumineux offrant un nucléole obscur. Quelques-unes, contenant deux noyaux, offrent à leur surface une ligne foncée transversale paraissant correspondre à un sillon de division imminente. Entre ces cellules et à leur surface se voient, en petit nombre, des globules très-réfringents, de diamètre inégal, gras probablement. Ces cellules peuvent se rencontrer isolées, nageant dans le liquide de la préparation ; elles sont alors exactement sphériques, elles ne paraissent pas posséder de paroi propre, car leur contenu se laisse facilement entamer. Un courant de liquide s'étant établi dans une de mes préparations, un groupe de noyaux vint heurter avec violence un fragment du péricarde dont les cellules furent immédiatement mises en déroute. Leur protoplasme s'effila dans le sens du courant et fut en partie entraîné.

augmentent en nombre, se pressent étroitement les unes contre les autres; le strié s'accroît de plus en plus. Chaque fibre striée est alors représentée par une série des corps fusiformes précédemment décrits. Les extrémités des fibrilles s'engrènent réciproquement.

Par suite des circonstances indiquées plus haut, le développement n'a pas été poursuivi ultérieurement.

En résumé, la première apparition du tissu musculaire strié a lieu dans un protoplasme à noyaux nombreux, provenant d'une fusion plus ou moins complète de cellules embryonnaires sans paroi, quelque chose d'analogue aux *myéoplaxes* des auteurs français, aux *cellules géantes (Riesenzellen)* de G. Wagener. Des fibrilles qui semblent de bonne heure striées, apparaissent à la surface de ces masses protoplasmiques nucléées. Elles s'accroissent de façon à former des faisceaux. A mesure que ceux-ci se développent, le protoplasme entourant les noyaux diminue. En même temps se dépose à la surface de ces faisceaux une membrane formant gaine. Le sarcolemme et les fibrilles paraissent donc être les produits de l'activité formatrice des cellules embryonnaires fusionnées, et nullement résulter d'une transformation directe de leur protoplasme.

Enfin, dans les faisceaux musculaires complètement développés, les noyaux persistent, entourés d'une minime atmosphère albuminoïde, sous le nom de *corpuscules musculaires*.

Cette description de la genèse du tissu musculaire strié est en opposition directe avec celles qu'en ont données la plupart des auteurs. Cependant, la contradiction n'est qu'apparente et je vais tâcher de montrer que si leurs interprétations diffèrent notablement de la mienne, leurs figures, au contraire, pourraient précisément servir à illustrer ma manière de voir :

Valentin est le premier qui ait étudié d'une façon sérieuse, le développement embryonnaire des muscles. Pendant plusieurs années on admit, d'après Schwann et lui, que la fibre musculaire représentait une série de cellules fusionnées qui s'étaient transformées directement en substance

contractile. Valentin a vu « bien avant l'apparition des fibres musculaires, les globules primitifs (cellules embryonnaires?) se disposer en séries, visibles surtout par une légère pression entre deux plaques de verre. Puis les globules se rapprochent, se touchent et semblent se fusionner par un point, de façon à produire une masse transparente. » Ainsi naissent des cordons souvent moniliformes. Bientôt toute division en segments disparaît et l'on a un corps transparent, nettement cylindrique. Ce cylindre s'épaissit, s'obscurcit jusque vers le sixième mois. *Alors commence à sa surface extérieure un dépôt de matière striée.* Chacun de ces cylindres, en se divisant en fibrilles, représente un faisceau primitif. D'autres globules, qui s'étaient insinués entre les premiers, forment le tissu connectif du muscle. Valentin admet donc, comme moi, une formation de fibrilles à la surface de cellules fusionnées.

Dans son célèbre ouvrage sur les tissus animaux et végétaux, le fondateur de l'histologie moderne, Schwann, admit également l'origine multicellulaire du faisceau primitif. Il rencontra dans des fœtus de porc, des cylindres offrant une paroi propre et contenant une masse granulée à nombreux noyaux, espacés à des distances assez régulières, devenant surtout évidents par l'addition d'acide acétique. (Fig. 1 c et fig. 2.) Dans certains endroits, ces cylindres semblent offrir des restes de division en segments transversaux, au centre de chacun desquels serait situé le noyau. Mais c'est principalement par analogie avec la formation de fibres creuses par soudure de cellules, dans les plantes, qu'il fut conduit à admettre un fusionnement longitudinal de cellules dont les membranes forment le sarcolemme du cylindre musculaire ainsi produit. Les cloisons transversales correspondant aux cellules primitives disparaîtraient bientôt. Le strié longitudinal et transversal apparaît plus tard. Schwann n'a eu sous les yeux que des faisceaux arrivés à un degré de développement assez avancé. Son travail ne peut être invoqué ni pour ni contre la thèse que je soutiens.

Pappenheim, Reichert, Günther, Bendz, Gerlach adoptèrent cette genèse dans le sens de Schwann. Pour eux le sarcolemme était bien la somme des membranes cellulaires, et la matière contractile se déposait de l'extérieur vers l'intérieur du cylindre musculaire, tout autour de l'axe granuleux à noyaux.

Van Kempen est du même avis d'après l'examen de fœtus de mouton. Des cellules à noyau, contenu finement granuleux et membrane, s'allongent, se fusionnent obliquement pour former des cylindres continus, par résorption des cloisons intermédiaires. La métamorphose de la substance granuleuse en fibres, *s'étend graduellement de la surface vers le*

centre du tube. Celui-ci forme donc une cellule secondaire provenant de la fusion de plusieurs cellules. La membrane cellulaire de cette cellule secondaire correspond à la gaine anhiste des faisceaux primitifs, et les fibrilles doivent être considérées comme des dépôts formés sur la face interne de cette membrane.

Cramer et Kölliker (dans ses premiers travaux seulement. Voir plus loin) confirmèrent également les vues de Schwann.

Kölliker vit dans les embryons de grenouille le faisceau primitif se former par métamorphose d'un agrégat de cellules disposées en série linéaire. Le sarcolemme est le résultat de la fusion de leurs membranes cellulaires. *Les fibrilles musculaires*, provenant d'une transformation du contenu cellulaire, *se déposent tout autour de la surface interne de la membrane cellulaire, ou seulement d'un côté.* Dans le premier cas, on voit les noyaux persister avec les corpuscules graisseux au centre du faisceau primitif, *dans le second, on les voit appliqués d'un côté seulement.*

Kölliker confirme donc l'apparition des fibrilles à la périphérie du cylindre primitif, et souvent d'un seul côté.

Il constata le même mode de développement dans les embryons humains (*Et. histol. hum.* trad., franç., 1856, pp. 217-222 fig. 107-108).

Les plus jeunes fibres observées par H. Cramer, dans les embryons de brachiens, se montraient remplies de granulations vitellines obscures, qui rendaient l'observation microscopique fort incertaine. Il les considère comme limitées par une membrane, à cause des légers étranglements qui les divisent en segments correspondant aux cellules de Schwann (tab. IV, fig. 37). Les granules se résorbent peu à peu, et dans les parties ainsi éclaircies apparaissent les fibrilles et les stries transversales (fig. 38.) Les fibrilles striées empiètent de plus en plus sur les granules vitellins, qui restent seulement sous forme de cordon central ou latéral. Enfin les derniers granules disparaissent et la fibre musculaire se montre comme chez l'adulte (fig. 39). Si l'on en excepte la membrane autour des cellules disposées en série, cette description et les figures qui l'accompagnent (fig. 38 et 39) correspondent assez bien à ma manière de voir. Il ne faut pas oublier d'ailleurs qu'à cette époque une membrane d'enveloppe était considérée comme l'élément indispensable de toute cellule.

Henle et d'autres se rangèrent plus spécialement du côté de Valentin, et considérèrent les fibrilles comme un dépôt secondaire à la surface d'un cylindre formé par des cellules disposées en série; et le sarcolemme comme une membrane résultant d'une fusion de cellules aplaties. Henle compare le sarcolemme à l'endothelium vasculaire.

L'origine multicellulaire de la fibre musculaire dans le sens de Schwann

resta classique pendant près de vingt ans. Cependant, d'autres vues s'étaient déjà produites. Reichert était revenu sur ses premiers résultats, dans un travail fait en commun avec von Holst sur le développement des muscles du poulet. D'après eux, les premiers rudiments des faisceaux primitifs se montrent dans les muscles du dos du quatrième au cinquième jour de l'incubation, et beaucoup plus tôt dans le cœur. *Dans une masse composée de cellules, de débris de cellules et de matière intercellulaire, se trouvent déposés à cette époque de minces filaments pleins, fortement réfringents, trahissant parfois en leur milieu la présence d'un noyau.* Deux jours plus tard, on trouve *ces fibrilles par groupes de deux ou trois, étroitement appliquées les unes contre les autres et toujours plongées dans la même gangue cellulaire.* Ils n'offrent plus de trace de noyau et se réunissent ultérieurement pour former les faisceaux primitifs. Ceux-ci, à leur tour, se groupent à côté les uns des autres par cinq, six ou plus, de sorte que la structure fibreuse du muscle est déjà reconnaissable à la loupe. La masse formatrice gélatineuse qui sépare les faisceaux primitifs et secondaires a les caractères d'un tissu conjonctif imparfaitement développé. Les faisceaux primitifs n'ont pas encore de gaine et ressemblent entièrement, à cette période, aux fibres volontaires décrites par von Holst chez les hirudinées. Elles montrent un interstice central rempli d'une matière organique analogue à celle qui les entoure à l'extérieur et parsemée de noyaux. Un système de stries transversales apparaît ensuite, en même temps que l'axe granuleux se résorbe. Enfin les fibrilles s'allongent et le tissu conjonctif interstitiel se condense sous forme de gaine primitive. Entièrement préoccupé de faire rentrer ces productions dans le cadre cellulaire, Reichert se croit autorisé à admettre la formation de ses fibrilles primitives par allongement et amincissement de cellules embryonnaires. C'est là une assertion toute gratuite. A part l'axe granuleux, il y a identité complète entre la description de Reichert et von Holst et la mienne. Une opinion analogue a été soutenue récemment. D'après J. Kunkel (*Larves de diptères, Volucelle*), l'élément primitif des muscles striés, chez les insectes, est également la fibrille naissant par allongement d'une cellule embryonnaire, dont le noyau disparaît. Le strié transversal apparaît ensuite. Le sarcolemme naît du tissu conjonctif environnant les fibrilles. Il considère les myoplastes et les sarcoplastes des auteurs comme des éléments conjonctifs destinés à produire le perimysium interne.

Weissmann admet également l'origine multicellulaire du faisceau primitif chez les insectes.

Suivant Leydig, chaque fibrille ne naîtrait pas isolément par allongement d'une cellule, mais le faisceau strié descendrait de plusieurs séries

longitudinales de cellules, chacune de ces séries se transformant en une colonne musculaire (groupe de fibrilles) (*Plagiostomes*.)

L'origine multicellulaire de la fibre musculaire fut bientôt attaquée de divers côtés, entre autres par Remak et par Kölliker, qui l'avait d'abord défendue.

Les premières recherches dans ce sens sont de Prevost et Lebert. Lebert, dans un second mémoire, modifia encore légèrement ses opinions. Le développement embryonnaire chez le poulet servit surtout de base à ce travail. Lebert a vu, dès le second jour de l'incubation, la substance du cœur offrir une matière granuleuse, parsemée de nombreux noyaux et de globules organoplastiques (cellules embryonnaires.) (Fig. 1, pl. 11.) Le troisième jour, les globules organoplastiques ont perdu leur enveloppe, et l'on voit apparaître au sein de la substance interglobulaire des corps particuliers, allongés, probablement formés de toutes pièces. Ce sont là les corps myogéniques (fig. 2), premiers rudiments de fibres musculaires. Ces corps myogéniques, à en juger d'après les figures de Lebert, me semblent être des cellules conjonctives. Il décrit, le quatrième jour, des faisceaux cylindriques s'entrecroisant, offrant des stries longitudinales, beaucoup de granules et des globules organoplastiques à leur intérieur (fig. 4). Il les fait descendre de ses corps myogéniques, à tort selon moi. Lebert avoue que la théorie cellulaire ne lui rend pas bien compte de leur première formation. Le cinquième, septième, huitième jour, la striation transversale s'accroît, les globules disparaissent de l'intérieur des faisceaux. Les fibrilles ont alors 0^m0012 en largeur et sont comme plongées dans une masse granuleuse. D'après les figures 4, 5, 6, 7, il paraît bien avoir figuré des fibrilles musculaires; distribuées dans un magma cellulaire, mais elles n'ont sans doute aucun rapport avec les corps myogéniques représentés figure 2. Le développement des muscles des membres, non-seulement chez le poulet, mais dans les autres classes des vertébrés, se ferait de la même façon. Ils descendraient également de corps myogéniques nés de toutes pièces dans un blastème riche en noyaux. Prenant les corps myogéniques de Lebert pour des cellules, on cite généralement son travail comme défendant l'origine unicellulaire du faisceau primitif. Pour moi il laisse la question indécise. Sa figure 22, tab. II, s'accorde assez bien avec ma manière de voir.

Remak décrivit le premier nettement, chez les Batraciens, l'origine unicellulaire de la fibre musculaire. A l'endroit que doivent occuper les muscles vertébraux, se voient des cellules nucléées, remplies de granulations vitellines. Chacune d'elles donnera, suivant Remak, naissance à un faisceau primitif. A cet effet, elles s'allongent, leur noyau se divise un

certain nombre de fois. Les noyaux résultant de cette multiplication se groupent au bord interne de la cellule, où ils forment un espèce de cordon entouré de granulations. Au côté opposé de la cellule, vers l'extérieur, se trouvent des granulations plus grossières. A la surface de cette partie extérieure de la cellule, mais probablement à l'intérieur de la membrane cellulaire, apparaît bientôt une couche mince, claire, homogène, striée en travers, formée de substance musculaire. L'apparition de ce strié transversal paraît être en rapport avec les mouvements de l'embryon, en est peut-être la conséquence. La bordure striée s'épaissit aux dépens de la couche granuleuse et atteint ainsi la zone occupée par les noyaux. Outre la membrane cellulaire, on voit apparaître à la surface du faisceau primitif ainsi formé, une couche mince, transparente, offrant de nouvelles séries de noyaux. Remak n'ose décider si c'est là une couche de tissu conjonctif, ou bien la membrane cellulaire considérablement épaissie. Les jeunes larves venant d'éclore montrent sur le même individu tous les stades du développement. Ces résultats ne sont pas incompatibles avec ceux auxquels je suis arrivé. Ses figures 7, 10, 11, 13, tab. XI (*Entwicklung der Wirbelthiere*, 1855), concordent en tous points avec les miennes. On y voit des cordons de protoplasme granuleux contenant de nombreux noyaux volumineux, adhérant à des faisceaux de fibrilles striées. La figure 7, qui représente l'une de ces formations sous ses différents aspects, montre comment de pareilles configurations ont pu être prises pour des cylindres creux, contenant les noyaux à l'intérieur. Remak considère ses cordons protoplasmiques à nombreux noyaux, comme des cellules allongées. Cela semble difficile à admettre. Sa figure 10, par exemple, représente au moins trois ou quatre cellules correspondant à autant de renflements protoplasmiques.

Kölliker, reniant son premier travail, adopta la théorie de Remak. D'autres, Max Schultze, Weissmann, Fr.-E. Schulze, Frey, Stricker, Gastaldi, C.-O. Weber, Zenker, se prononcèrent dans le même sens. Aujourd'hui, l'origine unicellulaire de la fibre musculaire est presque classique en Allemagne. Elle est soutenue dans les principaux grands traités d'histologie.

En résumé, pour Kölliker « le sarcolemme est l'enveloppe hypertrophiée de la cellule embryonnaire primitive, les noyaux sont les descendants du noyau unique qui s'est divisé un grand nombre de fois. Les fibrilles musculaires sont le contenu solidifié du tube primitif; elles se déposent dans beaucoup de cas du sarcolemme vers l'intérieur, mais peut-être aussi, dans d'autres, à la fois dans toute la profondeur du tube musculaire. » Il y a donc accord avec Remak. Les figures de Kölliker me sont aussi

favorables que l'étaient celles de Remak. La figure 126 (*Handbuch der gewebelehre*, 1867) montre des faisceaux de fibrilles auxquelles sont accolés des noyaux entourés de protoplasme. La figure 127 représente une masse protoplasmique allongée riche en noyaux; à sa surface s'est formée une couche épaisse de matière striée. Kölliker appelle cela une cellule. La figure 129, 2 a, montre très-clairement deux cellules fusionnées ou une cellule incomplètement divisée en deux, à la surface desquelles s'est déposée une seule fibrille (ou colonnette) déjà striée. — Dans le cœur, les cellules destinées à former les muscles prennent une forme étoilée au lieu de s'étendre en longueur. Les prolongements qu'elles envoient s'anastomosent et, par la transformation de leur contenu, constituent le réseau musculaire du cœur.

Max Schultze ne consacre que quelques lignes au développement des fibres musculaires dans son embryologie du *Petromyzon Planeri* : les muscles vertébraux offrent au début des corps allongés qu'il considère comme des cellules. Les granulations vitellines qui les remplissent empêchent d'y voir un noyau. Avant que les granulations aient disparu, ces corps se divisent en fibrilles primitives extrêmement délicates, striées transversalement dès le début. Il est difficile de rien conclure de ce court exposé et les figures n'ont pu m'éclairer davantage.

On cite généralement aussi le travail de F.-E. Schulze comme appuyant l'origine unicellulaire de la fibre musculaire. C'est peut-être à tort. Schulze a vu dans les larves de divers batraciens urodèles et anoures les cellules embryonnaires offrir une multiplication de leurs noyaux. A la périphérie de ces composés cellulaires allongés (*Zellencomplex*) sans membrane, apparaît toujours une seule fibrille striée. Cette fibrille, enclavée par trois de ses côtés dans le protoplasme cellulaire, n'est pas excrétée à la surface de celui-ci, mais appartiendrait à sa couche externe. Une seconde fibrille se dépose à côté de la première, parfois à une certaine distance. D'autres viennent successivement s'y ajouter, et il se forme ainsi des demi-gouttières de fibrilles contenant dans leur creux la masse protoplasmique à noyaux. Les fibrilles continuant à se former envahissent le cylindre entier. Les noyaux se multiplient, se placent entre les fibrilles ou entre celles-ci et le sarcolemme. Autour d'eux persiste un reste du protoplasme primitif. Il est difficile de décider, dit F.-E. Schulze, si ces masses allongées nucléées descendent d'une ou de plusieurs cellules embryonnaires. Il a vu chez *Bombinator igneus*, *Triton taeniatus* et *igneus*, ces cellules musculaires à un noyau, attachées déjà aux deux extrémités par des prolongements tendineux aux *septa* de la queue. Il en conclut que dans ce cas la fibre musculaire dérive d'une seule cellule embryon-

naire, mais il n'ose pas affirmer que ce soit là le cas pour tous les endroits où se forment ces fibres musculaires. Ces résultats sont entièrement conformes aux miens. S'il subsistait le moindre doute, il suffirait, pour le lever complètement, de jeter les yeux sur les nombreuses figures qui accompagnent le mémoire de F.-E. Schulze. Encore une fois, nous y voyons des revêtements de fibrilles striées se déposant à la surface de masses protoplasmiques richement nucléées. Le sarcolemme proviendrait d'un durcissement de la couche externe du protoplasme. Ses noyaux sont identiques à ceux de l'intérieur du faisceau.

Gastaldi a vu le cœur dans des embryons de poisson, d'oiseau et d'homme, formé de cellules à un noyau. Il avait la même composition chez les oiseaux au moment de l'éclosion. Mais au bout de peu de temps ces cellules s'allongeraient, leurs noyaux se multiplieraient et donneraient naissance à des fibres musculaires, de la façon décrite par Remak pour les fibres volontaires.

Fow Wilson décrit le développement des fibres musculaires des membres et du cœur dans la grenouille, le poulet, le mouton, l'homme, de la même façon que Remak et Kölliker. Le faisceau primitif se forme également pour lui par allongement d'une cellule embryonnaire dont les noyaux se multiplient. Sur l'un des côtés de cette masse de protoplasme se produit un dépôt de substance striée. La membrane cellulaire devient sarcolemme. Mais Fow Wilson fait remarquer avec raison que ce n'est plus là une cellule. Les noyaux se sont multipliés; il y a donc eu multiplication cellulaire; seulement les cellules filles sont restées fusionnées les unes avec les autres, ne se sont pas suffisamment séparées. L'opinion de Fow Wilson forme ainsi le trait d'union entre l'interprétation de Schwann-Valentin d'une part et celle de Remak-Kölliker de l'autre.

Stricker admet (lapin) également l'origine du faisceau primitif par allongement d'une cellule embryonnaire avec prolifération nucléaire. A sa surface apparaît un manteau de stries longitudinales. *Les premières traces de substance musculaire sont toujours fibrillaires; le strié transversal se voit par places et la transformation en substance musculaire se fait de la périphérie vers le centre.* Pour Stricker, le sarcolemme est probablement formé de petites cellules qui s'appliquent à la surface de la grande cellule musculaire; on admet assez généralement une origine semblable pour la gaine de Schwann des fibres nerveuses. La continuité de ces deux membranes rend une origine commune assez vraisemblable.

Frey décrit un développement analogue dans des fœtus humain et de

mouton. *Les stries musculaires apparaissent à la périphérie seulement.* Les fibres embryonnaires contiennent du glycogène, comme l'ont montré Cl. Bernard et Kühne. Le sarcolemme serait une membrane limitante élastique. Frey considère la question comme résolue entièrement en faveur de Remak-Kölliker.

Cependant les travaux modernes de Robin, Margo, Barry, Leydig, Van Kempen, Moritz, Lockart Clarke, Rouget, Braidwood, Wagener, Beale, Savory, Kunkel, sur le développement embryonnaire, de Max Lehnert sur les *filaments de Purkinje*, de Deiters, von Wittich, Peremeschko, Waldeyer, Aufrecht, etc., sur la régénération des muscles, contredisent formellement l'origine unicellulaire de la fibre musculaire.

Je vais analyser ces différents mémoires, et nous verrons que plusieurs d'entre eux arrivent à des conclusions fort analogues aux miennes.

Robin a vu chez le têtard de la grenouille (muscles vertébraux), des cellules sans paroi contenant un noyau et des granules vitellins et mélaniques se disposer en séries longitudinales parallèles à l'axe du corps. Chaque faisceau strié se forme ainsi aux dépens de quatre à cinq cellules embryonnaires se soudant de façon à constituer un cylindre. Les noyaux se multiplient par division (fig. 56 a) et se disposent dans l'axe de chaque cylindre en groupes de deux à quatre réunis les uns aux autres par des trainées de granules. En même temps se produit, *de la surface vers la profondeur des faisceaux, une substance contractile striée, divisée en fibrilles dès son origine*, formant une couche hyaline, périphérique, entourant comme une enveloppe cylindrique l'axe de noyaux et de granules. Ces derniers disparaissent peu à peu. Une partie de ce contenu granuleux, variable d'un animal à l'autre, est repoussée à la surface externe du cylindre, et souvent ce n'est qu'après son atrophie que l'on peut constater l'état strié de la couche contractile. Celle-ci augmente graduellement tant extérieurement que du côté de son centre, en englobant les noyaux qui s'y trouvent et amenant la résorption des granules. Les noyaux perdent leur nucléole, s'allongent en forme de bâtonnets à mesure qu'augmente le nombre des fibrilles et que l'animal grandit. Le sarcolemme se forme plus tard. Dès son apparition, c'est une pellicule hyaline, très-mince, résistant à l'eau et à l'acide acétique. Ce n'est pas un dérivé cellulaire. Il rentre dans ce que Robin appelle le groupe des parties de formation secondaire, telles que la gaine de la *notocorde* et la membrane propre des glandes. — Chez les oiseaux et les mammifères, les cellules formatrices sont seulement plus petites, à contenu plus finement granuleux. — Dans le cœur des batraciens, Robin a vu des cellules sans membrane se souder, leur surface se recouvrir de stries

superficielles, enfin des faisceaux anastomosés se former par leur transformation. Les figures de Robin ne montrent pas assez nettement la façon dont la substance striée se dépose, pour qu'il soit permis d'en rien conclure. Nous rencontrons cependant ici également des masses de protoplasme à noyaux résultant d'une fusion de cellules embryonnaires, se recouvrant à leur surface d'un dépôt de fibrilles striées.

Moritz a étudié sous la direction de Kupffer le développement des fibres de la vie volontaire chez des embryons de mouton. Il y distingue quatre stades : le premier stade montre une substance fondamentale et de nombreuses cellules allongées, arrondies ou pyriformes, à membrane et noyau. Deuxième stade. — Ces cellules deviennent fusiformes, envoyant à chaque pôle un long prolongement. Les prolongements de cellules voisines se soudent bout à bout ou latéralement par résorption de la paroi intermédiaire. Troisième stade. — Les filaments moniformes ainsi produits offrent bientôt ça et là, à leur périphérie, un strié longitudinal et un strié transversal, ce dernier ordinairement très-accentué. La transformation en fibrilles striées continue à marcher de la périphérie vers l'axe. Entre ces filaments se trouvent des cellules destinées en partie à se transformer plus tard aussi en substance musculaire, en partie à former le sarcolemme. Très-souvent on voit, d'après Moritz, à la surface d'une cellule, un ou deux filaments striés s'étendant bien loin au delà. Ceci est conforme à ce que j'ai vu chez le poulet. Seulement Moritz en donne une autre explication. Cela provient uniquement, pour lui, de ce que la transformation en matière striée a marché plus vite dans les fins prolongements cellulaires que dans la cellule elle-même. Je n'ai malheureusement pas eu sous les yeux les figures de Moritz. Dans le quatrième et dernier stade, les fibres s'élargissent, leur axe granuleux disparaît. Les nombreux faisceaux primitifs montrent à des distances régulières des lacunes longitudinales contenant de nombreux noyaux, et quelques cellules déposées au sein d'une substance fondamentale homogène. C'est pour Moritz l'origine du périmysium interne entourant les groupes de fibres. On y trouve deux formes de noyaux, les uns grands, allongés, peu nombreux, situés à l'intérieur des fibres ; les autres petits, obscurs, appartenant au sarcolemme et au tissu conjonctif.

Les opinions de Barry sont si excentriques que je ne m'y arrêterai pas.

Que dire des sarcoplastes de Margo ? Personne ne les a vus avant lui, personne après lui n'est venu confirmer leur existence. Dans un blastème homogène, chargé de noyaux, paraissant être un produit des cellules embryonnaires, se forment d'après lui des cellules à membrane, qui par division de leur noyau et endogénèse donnent naissance à des éléments cel-

lulaires spéciaux, les sarcoplastes (ils ont 0^{mm}0055 à 0^{mm}0110 de longueur chez le poulet, 0^{mm}0117 à 0^{mm}0147 chez la grenouille, 0^{mm}0058 à 0^{mm}0088 de largeur, un à deux noyaux de 0^{mm}0028 à 0^{mm}0035). Ils sont pourvus d'une membrane que l'acide acétique met en évidence. Ils subissent une métamorphose spéciale : des corpuscules réfringents très-petits, les disdiaclasses de Brücke se forment de la périphérie vers le centre, s'arrangent régulièrement et constituent par leur réunion les éléments charnus (0^{mm}0005 à 0^{mm}0007 de longueur) disposés sur sept à huit rangées transversales distantes de 0^{mm}0014 à 0^{mm}0016. Le noyau disparaît ensuite, au moins chez les mammifères ; il peut persister chez les autres vertébrés. La membrane se fusionne avec le contenu. Les sarcoplastes s'accroissent obliquement en une ou plusieurs séries pour former la fibre musculaire. Le sarcolemme naît dans une substance conjonctive homogène ou fibrillaire par une espèce de condensation, sous forme d'une membrane de revêtement élastique, et n'est pas un dépôt formé par les sarcoplastes fusionnés. Il y a donc une différence essentielle entre le sarcolemme et la matière contractile. L'accroissement de la fibre musculaire complète se fait par fusionnement avec de nouveaux sarcoplastes formés à ses extrémités. Ces sarcoplastes ont été vus par Margo chez des mammifères, oiseaux, batraciens, poissons, insectes et crustacés. Les filaments de Purkinje sont pour lui des groupes de sarcoplastes. Un des principaux résultats des recherches de Margo, si elles avaient été confirmées, aurait été la démonstration embryologique de l'existence des éléments charnus. J'ai vu très-nettement, avec la plupart des auteurs, la substance musculaire se déposer sous forme de fibrilles, et je n'ai rien rencontré chez le poulet (excepté dans les muscles du cœur) qui ressemblât aux sarcoplastes de Margo. Ce sont, pour Rouget et pour Kunkel, des cellules conjonctives ou des fragments de fibres musculaires striées. On sait que les éléments conjonctifs peuvent, dans certaines circonstances, présenter un strié transversal artificiel.

Margo et Barry sont les seuls que nous ayons rencontrés jusqu'ici qui soient en complet désaccord avec moi. Il me reste à examiner les travaux de Rouget, Braidwood, Beale, Lockart Clarke et Wagner, dont les figures aussi bien que l'interprétation se rapprochent extrêmement des miennes.

Pour Rouget, le faisceau primitif ne représente ni une cellule ni une série de cellules fusionnées. La matière contractile n'est pas un contenu de cellule. La première apparition du tissu des muscles volontaires a lieu chez le poulet sous forme de stries granuleuses linéaires, plongées dans une gangue demi-liquide, riche en noyaux. Ces fibrilles augmentent

de consistance et forment par leur groupement des cylindres creux, enfermant dans leur intérieur un certain nombre de noyaux et du mucus conjonctif; en même temps la matière unitive se condense en membranes à la surface de ces cylindres. Ceux-ci représentent les faisceaux secondaires des muscles; ils s'accroissent en épaisseur et largeur par adjonction de nouvelles couches corticales de fibrilles. Bientôt les noyaux de la cavité centrale s'écartent, des fissures parallèles à l'axe divisent la couche corticale en segments longitudinaux. La substance unitive se condensant sur les parois des fissures forme à chaque segment du cylindre un sarcolemme distinct. Le sarcolemme primitif, s'épaississant de son côté, se divise en lamelles et en fibres et devient un véritable périnysium. Le cylindre embryonnaire s'est transformé en faisceau secondaire dont les segments pourvus de sarcolemme représentent les faisceaux primitifs. Les noyaux qui occupaient l'axe central du cylindre se trouvent maintenant au point de jonction, dans l'épaisseur des cloisons du tissu conjonctif et à la périphérie des segments. Ceux-ci peuvent, à leur tour, se segmenter, et des générations plus ou moins nombreuses de faisceaux primitifs proviennent ainsi d'un seul cylindre embryonnaire. Les stries fibrillaires devenues fibrilles croissent en nombre, probablement par une segmentation analogue à celle des faisceaux eux-mêmes. Dans le cœur, les prétendues cellules ramifiées et anastomosées n'existent pas. Dès qu'on voit les battements du cœur, vers la trente-sixième heure, la tunique musculaire interposée aux grandes cellules du péricarde et de l'endocarde, forme un réseau complet, à mailles entrecroisées, analogue à ce que l'on observe fréquemment chez l'adulte dans les points les plus minces de la paroi des oreillettes. Ce réseau très-délicat, que la pression transforme en un magma confus, demi-liquide, est essentiellement constitué par des stries fibrillaires, granuleuses, pâles, empâtées dans une substance conjonctive homogène, parsemée de granules moléculaires, gras, brillants, et de noyaux nombreux et rapprochés. La substance conjonctive périphérique des trabécules du réseau se solidifie d'abord, enfermant les stries fibrillaires dans des espèces de gaines anhistes plus ou moins résistantes. A cette époque les fragments du réseau, dilacérés et munis de noyaux, présentent l'aspect des prétendues cellules musculaires ramifiées et anastomosées. Les trabécules du réseau se segmentent directement en faisceaux primitifs, caractérisés par un sarcolemme très-délicat, et présentent des noyaux plasmatiques aussi bien au centre qu'à la périphérie des faisceaux.

Braidwood a également observé le développement des fibres musculaires dans un blastème parsemé de cytotlastes. Des fibrilles se condensent

dans le blastème tandis que les noyaux se disposent en séries élégantes autour desquelles se placent ces fibrilles. La future fibre musculaire ainsi formée s'accroît par adjonction de couches successives latérales.

Pour Beale, les fibrilles musculaires sont un produit (*formed material*) de l'activité du protoplasme (bioplasme) cellulaire (1). Tout au début du développement, les masses de bioplasme (protoplasme vivant avec noyaux) qui formeront le tissu musculaire se divisent successivement de façon à se disposer en séries. A la surface extérieure de ces traînées protoplasmiques, se produit une matière extrêmement délicate (*formed material*), qui augmente peu à peu de consistance et se montre contractile. Le strié longitudinal s'accuse le premier, le strié transversal apparaît peu après. La fibre s'accroît en diamètre par adjonction de nouvelles parties contractiles, se déposant de l'extérieur vers l'intérieur, les parties formées les premières étant repoussées vers l'extérieur. Les fibres présentent alors des aspects assez variés. Beaucoup sont fusiformes, offrent une couche extérieure de substance contractile formant une gaine s'épaississant graduellement autour d'une masse centrale de bioplasme. Dans d'autres, la matière germinale existe en amas isolés appliqués contre la substance contractile. Beale admet alors que ces petites masses de protoplasme se meuvent le long de la substance musculaire, laissant à chaque voyage derrière elles une strie protoplasmique qui se transforme en matière formée, en fibrilles. (Pl. 5, fig. 3, *Bioplasm*, 1872.)

D'après Savory, on observe d'abord chez les mammifères un blastème à noyaux libres. Ceux-ci se disposent en rangées autour desquelles se forment des bordures longitudinales claires. A mesure que les cylindres ainsi formés s'accroissent, les noyaux contenus dans leur intérieur se résolvent en granulations; en même temps, les parois musculaires du cylindre s'affaissent, s'accolent de façon à fermer complètement le canal central. Les stries commencent à apparaître et se propagent de l'extérieur vers l'intérieur. Les noyaux voisins s'accolent à la surface extérieure de ces fibres et finissent par y disparaître.

(1) On sait que Beale admet dans tous les tissus deux catégories d'éléments bien distincts : 1° les parties vivantes, actives, capables de prolifération (protoplasme vivant et noyaux), qu'il appelle *germinat matter*, *bioplasm*. Leur destinée est de produire la seconde catégorie de substances, les parties qui ont pris forme (*formed material*); 2° ces dernières n'ont plus la plasticité de la matière germinale, elles ne subissent plus de transformations actives. Beale n'est pas éloigné de les considérer comme dépourvues de vie. Il y range les membranes cellulaires, les matières fondamentales du cartilage, des os, les fibrilles conjonctives, élastiques et aussi les fibrilles musculaires. Dans les muscles, il admet que les noyaux seuls avec l'amas de protoplasme qui les entoure sont encore capables de manifestations vitales. Ce sont eux qui président à la formation de nouvelles particules musculaires.

Lockhart Clarke a étudié la genèse du tissu musculaire strié chez l'homme, les mammifères et les oiseaux. Le développement a surtout été décrit par lui avec le plus grand soin chez le poulet. Le quatrième jour de l'incubation, le tissu des muscles volontaires se compose d'un blastème granuleux, semi-fluide, à granules de grandeur variable, les plus grands comparables à des nucléoles, contenant un très-grand nombre de noyaux libres à un, à deux nucléoles, de forme arrondie, et des fibres nucléées dont une partie paraît appartenir au tissu conjonctif. Ces fibres se composent de noyaux disposés en séries, très-régulières (parfois irrégulières), dont les intervalles sont comblés par des trainées granuleuses provenant d'une condensation du blastème environnant. Lockhart Clarke admet que ces trainées sont le résultat de la soudure de prolongements formés aux deux pôles de chaque noyau. Ces noyaux offriraient alors, souvent, l'aspect de corps fusiformes se soudant bout à bout ou obliquement les uns aux autres. Dans les muscles du tronc, ils sont disposés plus irrégulièrement. Sur l'un des côtés de la colonne ainsi produite, se dépose extérieurement une bordure nettement définie; une seconde bordure isole la fibre du côté opposée. Vers la fin du sixième jour, les muscles du tronc offrent en grand nombre une seconde catégorie de fibres différentes par le développement et la forme; elles proviennent d'une fibrillation du blastème (*These new structures originate in a fibrillation of the blastema between the densely crowded nuclei*) séparant les noyaux. Ces fibrilles, unies aux noyaux par des masses de protoplasme condensé, offrent des configurations variées: parfois les noyaux entourés de protoplasme s'appliquent contre elles en forme de grappe, parfois ces masses de protoplasme rappellent l'aspect de fibres musculaires lisses mais à plusieurs noyaux. Les fibrilles sont parallèles ou s'entrecroisent de mille manières. Ces fibrilles s'accroissent par de nouveaux dépôts et montrent déjà en certains endroits un strié transversal. Bientôt les noyaux et les fibrilles se disposent de façon à former des cylindres plus ou moins réguliers, contenant un axe central granuleux à noyaux nombreux, espacés parfois à des distances régulières, d'autres fois distribués au hasard. Cet axe granuleux est destiné à disparaître, il s'effile, se résorbe, et la fibre acquiert une structure fibrillaire striée dans toute son épaisseur. Lockhart Clarke est tenté d'admettre que les noyaux se résolvent en granulations. Dans certains cas, ils lui ont paru se frayer un chemin à travers les fibrilles pour apparaître à la surface de la fibre musculaire. Les muscles du cœur subissent un développement analogue, seulement les fibrilles musculaires y forment réseau. Cette description peut s'appliquer également aux muscles des autres vertébrés, à part quelques détails.

Lockart Clarke n'ose se prononcer sur la question de savoir si la substance contractile est le résultat d'une excrétion cellulaire. Il lui semble probable que la matière contractile est un produit de l'activité cellulaire, formé à la façon des membranes des cellules. Comme on le voit, son interprétation se rapproche assez de celle de Beale. Quelques-unes de ses figures offrent une grande ressemblance avec les miennes. (Voyez *Quarterly Journal of microscopic science*, 1862 et 1863. Pl. XI, vol. II, fig. 10, 14. Pl. I, 18 A, 20, etc.)

G. Wagener a vu la substance du cœur composée chez l'embryon de grandes plaques protoplasmiques à noyaux nombreux (*Riesenzellen*). Dans cette substance se différencient bientôt des fibrilles réfringentes, homogènes; plus tard apparaît le strié transversal sous forme de fines lignes. Les recherches de Wagener ont ceci de particulier qu'il a reconnu à ces fibrilles une enveloppe transparente et un contenu contractile. Il ne peut admettre que les fibres du cœur représentent des séries de cellules, comme le veulent Eberth et Schweigger-Seidel. Le sarcolemme provient d'une mince couche protoplasmique restée à la surface des faisceaux de fibrilles. Wagener a décrit un peu différemment la genèse des muscles du dos chez le poulet. Il a employé des embryons frais ou macérés dans l'acide nitrique, dilué ou concentré. Les lames musculaires lui ont montré une couche de bâtonnets homogènes, parallèles à l'axe du corps, intercalés entre deux couches de protoplasme clair, presque homogène, contenant un grand nombre de noyaux à nucléoles. Ces bâtonnets sont fibrillaires et entourés d'une gaine anhiste. Ils augmentent en nombre et forment bientôt une couche épaisse, mais ils ne restent pas homogènes; des granules se déposent entre les fibrilles, les noyaux embryonnaires voisins prolifèrent activement et s'insinuent en grand nombre, comme des coins, entre les groupes de fibrilles, qu'ils divisent ainsi en un certain nombre de faisceaux. Si l'on essaie, à l'aide d'aiguilles, de les isoler, on obtient des cylindres fibrillaires offrant déjà quelques traces de strié transversal, et à la surface desquels adhèrent comme des baies, les noyaux embryonnaires entourés de protoplasme. Le faisceau peut également offrir à son intérieur des granulations et des noyaux et représenter soit un cylindre creux, soit une gouttière. Les noyaux s'appliquent plus étroitement contre la surface des fibres; ils persistent chez l'élément adulte, sous le nom de *corpuscules musculaires*. Enfin les fibrilles envahissent peu à peu la lacune centrale qui finit par disparaître. Le sarcolemme est formé par les noyaux embryonnaires, il se continue avec le tendon. Wagener appuie sur l'analogie de développement entre les tendons et les muscles.

Pas plus que les auteurs cités en dernier lieu, Wagener n'a pu constater une formation de fibres musculaires par transformation directe d'une ou de plusieurs cellules déterminées. Il y a, au contraire, une production diffuse de fibrilles due à l'activité de masses de protoplasme richement nucléées, où toute individualité cellulaire a disparu. Ces résultats concordent donc entièrement avec ceux auxquels je suis arrivé moi-même.

Les filaments de Purkinje paraissent bien, comme nous l'avons vu, appartenir au tissu musculaire. D'après Lehnert ils se montrent d'abord, chez l'embryon, formés d'une substance fondamentale homogène ou finement granuleuse, offrant un grand nombre de noyaux à double contour et un ou plusieurs nucléoles. Dans cette masse apparaissent des contours fibrillaires obscurs, la divisant en segments correspondant aux granulations connues depuis longtemps. Les fibrilles sont d'abord isolées, non striées, mais d'autres se déposent à côté des premières, la situation transversale apparaît, et la matière musculaire continue à empiéter sur le protoplasme entourant les noyaux. Des amas pigmentaires s'amassent autour de ceux-ci.

Les auteurs qui se sont occupés de la régénération des muscles sont arrivés également à des résultats analogues aux miens. Le point de départ de la néoplasie semble être les éléments du tissu conjonctif et les noyaux musculaires, qui prolifèrent de façon à produire un tissu analogue à celui des granulations, tissu conjonctif à caractères embryonnaires, formé de protoplasme et de noyaux entre lesquels se déposent les fibrilles striées. Le tissu conjonctif se montre ainsi capable de produire du tissu musculaire.

Chez le lapin, d'après C. O. Weber, la lésion du tissu musculaire a pour effet de faire proliférer activement tous les éléments cellulaires du tissu environnant : noyaux musculaires et corpuscules conjonctifs; ceci conduit à la formation d'un tissu conjonctif indifférent. Si l'irritation a été considérable il peut y avoir suppuration. Les cellules qui formeront du tissu musculaire, offrent un protoplasme granuleux à noyau, et ne paraissent pas limitées par une membrane distincte. Leur protoplasme s'allonge, les noyaux se multiplient et conduisent à des masses granuleuses allongées richement nucléées, à la surface desquelles se dépose d'un côté ou de deux à la fois, de la substance musculaire striée. Ainsi se produisent des cylindres analogues à ceux que l'on connaît chez les embryons. Les anciens noyaux ont leur part dans la formation du nouveau sarcolemme.

D'après Hoffmann, Aufrecht, Peremeschko, etc., les noyaux musculaires joueraient un rôle important dans cette régénération.

Nous devons au regretté Deiters un travail accompagné de nombreuses figures sur la régénération des muscles de la queue du têtard de grenouille après perte de substance. Il est arrivé à peu près aux mêmes conclusions que moi. A la suite de la mutilation, les éléments fusiformes et étoilés du tissu conjonctif subissent une prolifération active, leurs noyaux se multiplient. A leur surface, en dehors de la membrane cellulaire, apparaît une bordure de la largeur d'une fibrille musculaire et offrant le même strié (1). A côté de ces fibrilles s'en déposent d'autres dépassant ordinairement par leurs extrémités les bouts de la cellule, mais toujours situées à l'extérieur; en effet, par certaines manœuvres on peut séparer en entier la cellule de la fibrille qui lui est accolée et à laquelle elle reste parfois attachée par une extrémité. La cellule elle-même n'est jamais striée. Les formes ainsi obtenues croissent en longueur et largeur et donnent lieu à toutes espèces de figures, dont un certain nombre sont connues depuis longtemps et ont donné lieu à des opinions très-diverses. La masse striée peut se déposer à divers endroits de la cellule et finir par l'englober. Parfois le noyau ne se multiplie pas; d'autres fois, au contraire, la cellule s'allonge excessivement avec multiplication des noyaux. Ce sont ces formes qui paraissent avoir fait naître l'opinion que la fibre musculaire correspond à une seule cellule allongée. Le cas de beaucoup le plus fréquent est celui où plusieurs cellules concourent à la formation d'un faisceau primitif. On les voit alors accolées à sa surface de divers côtés. La masse, en apparence entièrement semblable à un faisceau primitif, peut être divisée en provinces dont chacune offre une ou plusieurs cellules comme matrice. On peut même rencontrer des endroits où les différentes provinces ont un autre aspect, offrent des fibrilles de longueur inégale.

Les cellules du tissu conjonctif donneraient ainsi naissance au tissu musculaire par une excrétion se faisant à la surface extérieure de la membrane. Sauf la membrane cellulaire, tout ceci se rapporte assez bien à ce que j'ai vu. Les figures de Deiters offrent la plus grande concordance avec les miennes, ainsi qu'avec celles de F.-E. Schulze, qui a étudié les mêmes objets que lui.

Waldeyer admet avec von Wittich et Zenker le perimysium interne comme matrice du tissu musculaire se régénérant après excision des parties de muscle. Les cellules conjonctives prolifèrent activement. Le protoplasme des cellules acquiert en partie la valeur d'une substance inter-

(1) Deiters croit avoir vu des fibrilles non striées dans un petit nombre de cas. Ce stade paraît être des plus passagers.

cellulaire peu différenciée et reste en partie comme manteau cellulaire autour des noyaux. Ces cellules ne sont pas distinctement séparées les unes des autres, mais sont reliées par des trainées protoplasmiques longitudinales. Une partie de ce tissu est destinée à donner naissance au tissu conjonctif cicatriciel, une autre aux muscles. Dans le premier cas, la substance intercellulaire encore albumineuse devient collagène en se transformant en fibrilles. Le protoplasme diminue autour des noyaux, se transformant de plus en plus en matière intercellulaire, de sorte que les cellules s'isolent les unes des autres, s'atrophient et finissent par représenter les corpuscules conjonctifs. Si, au contraire, de nouveaux muscles doivent se former, les cellules augmentent de volume, leurs communications longitudinales s'élargissent, leurs noyaux se multiplient. Une série fusiforme de ces cellules donne naissance à un jeune faisceau primitif. La substance intercellulaire peu abondante se transforme en tissu conjonctif du perimysium interne; elle se condense ainsi sous forme d'une membrane homogène à la surface du jeune faisceau primitif. Ce qui a surtout fixé l'attention de Waldeyer, c'est le fait de la transformation du tissu conjonctif en tissu musculaire. Les détails de cette transformation sont représentés plutôt d'après des vues théoriques que des observations directes. Je ne puis admettre l'opposition que Waldeyer cherche à établir entre le développement du tissu musculaire et celui du tissu conjonctif. Dans les deux cas il y a pour moi dépôt à la surface d'un protoplasme à noyaux, de fibrilles musculaires d'un côté, de fibrilles conjonctives de l'autre. Dans les deux cas, le protoplasme situé autour des noyaux diminue graduellement à mesure que les fibrilles croissent en nombre. Ce qui en reste persiste autour des noyaux dans le tissu complètement développé, comme corpuscules musculaires et conjonctifs.

Les tissus musculaire et conjonctif peuvent donc se remplacer mutuellement. Le développement, assez rare il est vrai, de tumeurs contenant du tissu musculaire strié loin de tout voisinage musculaire en est encore une preuve (1).

Ainsi, les résultats auxquels je suis arrivé, sont en grande partie conformes à ceux de Deiters, de Rouget, de Lockart Clarke, de Beale, de Wagener, etc., et ne sont qu'en contradiction apparente avec les données fournies par les autres auteurs. Comme j'ai essayé de le montrer dans l'exposé qui

(1) C'est ainsi que nous devons à Virchow un cas de myome de l'ovaire.

Billroth a décrit une tumeur cystique du testicule contenant des fibres musculaires striées.

précède, les mêmes objets ont été vus et figurés à peu près de la même manière, mais interprétés différemment par le plus grand nombre des auteurs qui ont étudié le développement des muscles. Presque tous se sont exclusivement préoccupés de faire rentrer le tissu musculaire dans le cadre des productions cellulaires. De là ces discussions interminables et infructueuses pour savoir si le faisceau primitif strié doit être considéré comme une cellule embryonnaire unique, hypertrophiée, ou s'il représente plusieurs cellules fusionnées longitudinalement. Pour moi, le faisceau primitif est d'une nature plus complexe, il se compose de deux catégories d'éléments bien distincts. Les uns, les noyaux ou corpuscules musculaires avec leur protoplasme, descendent directement d'une multiplication de cellules embryonnaires; ils offrent les caractères anatomiques, physiologiques et embryologiques de tout corps cellulaire, et doivent être considérés comme tels aux mêmes titres que les corpuscules du tissu conjonctif. La matière contractile, au contraire, dont la nature fibrillaire est démontrée par le développement, a une tout autre origine. Elle ne provient pas d'une métamorphose directe des cellules embryonnaires; mais elle a été formée à la surface et en dehors de celles-ci. Les fibrilles musculaires ne doivent pas plus être rangées dans la classe des éléments cellulaires que les fibrilles conjonctives.

Dans la première période du développement des muscles, nous avons rencontré des noyaux entourés de protoplasme et représentant des cellules embryonnaires fusionnées. A la périphérie de ces masses albuminoïdes apparaît un dépôt fibrillaire de matière contractile. Ce dépôt se développe en sens inverse des cellules, il s'accroît en épaisseur à mesure que le protoplasme de celles-là diminue. Dans la fibre musculaire complète, la masse puissante des fibrilles étreint de tous côtés les noyaux de ces cellules, autour desquels ne persiste qu'une minime atmosphère protoplasmique. J'ai été frappé de l'étroite ressemblance, de l'identité presque complète que présente la fibrille musculaire avec la fibrille conjonctive, au point de vue du développement. Je

me range à l'opinion généralement admise aujourd'hui de Beale, de M. Schultze et de Boll, d'après l'examen que j'ai fait du tissu tendineux des membres aux différentes périodes de l'incubation dans l'embryon du poulet. Comme les muscles, les tendons se montrent au début uniquement composés de cellules embryonnaires sans paroi, pressées les unes contre les autres au point de se fusionner. A la périphérie de ces cellules commencent bientôt à se déposer des fibrilles conjonctives, nées aux dépens du protoplasme cellulaire en vertu de son activité formatrice. La substance qui subit la transformation en fibrilles collagènes empiète de plus en plus sur le protoplasme des cellules embryonnaires, à mesure que le développement avance. Les noyaux, et autour d'eux un reste de protoplasme embryonnaire, échappent à cette transformation et constituent en cet état les corpuscules conjonctifs. Comme on le voit, le parallélisme, au point de vue du développement, est complet.

Les fibrilles musculaires qui se développent à la périphérie des cellules sont-elles, comme le veut Rouget, de la matière intercellulaire dans le sens qu'y attachait Virchow? Il est difficile de l'admettre. Sont-elles excrétées par les cellules à leur surface (Deiters), ou doit-on y voir, avec Beale et Clarke, les produits d'une transformation des couches extérieures du protoplasme cellulaire? Nos connaissances sur la nature et l'origine des substances appelées autrefois *intercellulaires*, *fondamentales*, sont peut-être encore trop vagues pour trancher définitivement cette question.

D'après Virchow, les tissus conjonctifs étaient composés pour la majeure partie de substance intercellulaire dans le sens d'une espèce de précipité solidifié entre les cellules. La matière chondrigène du cartilage hyalin était comme le prototype d'une substance fondamentale sans structure, servant de point de départ pour les autres. Max Schultze a montré qu'ici la matière intercellulaire est dès le début formée directement par le protoplasme des cellules. Il admit, en outre, ainsi que Boll, un mode de développement analogue pour le tissu conjonctif. Leurs

fibrilles tireraient leur origine du protoplasme des cellules embryonnaires fusionnées, dont les noyaux restent comme corpuscules conjonctifs. Beale est arrivé à des conclusions analogues pour le tissu conjonctif, ainsi que pour les tissus osseux et cartilagineux. Pour lui, leurs matières fondamentales (*formed material*) se produisent également par transformation d'une partie de son bioplasme ou matière germinale, qui n'est autre chose que du protoplasme cellulaire. La signification analogue du tissu osseux a surtout été établie par les recherches de Waldeyer. Il me semble probable que la substance musculaire naît de la même façon. Elle nous offre dans son développement absolument les mêmes apparences que la substance conjonctive fibrillaire. Les cellules conjonctives peuvent d'ailleurs, comme nous l'avons vu plus haut, dans certaines circonstances, servir à la régénération du tissu musculaire. Leur protoplasme, au lieu de produire comme d'ordinaire des fibrilles conjonctives, se condense alors en fibrilles musculaires.

Le schéma des tissus conjonctifs établi par Virchow et modifié d'après les travaux de Schultze, de Beale, de Waldeyer et de Boll, devrait donc s'élargir pour admettre également le tissu musculaire. Tous ces tissus formés par le feuillet moyen du blastoderme se rangeraient ainsi dans une même classe établie sur des bases embryologiques.

SECONDE PARTIE.

LE TISSU MUSCULAIRE LISSE.

Si les muscles striés constituent un des tissus les mieux caractérisés au point de vue histologique, il en est tout autrement des muscles lisses, dont l'étude était autrefois entourée de beaucoup d'obscurité. Leur coloration plus pâle (4) se confond assez souvent avec celle du tissu conjonctif environnant, qui masque leur présence. Les contractions y sont beaucoup moins apparentes, elle se font d'une manière lente et durable, en dehors de l'action de la volonté (excepté dans la vessie).

Examinons au microscope la tunique musculaire de l'intestin de la grenouille ou du côlon du lapin, que l'on enlève facilement avec une pince, sous forme de minces pellicules, surtout après macération dans l'acide acétique dilué. L'acide a fait apparaître un grand nombre de noyaux allongés, en forme de bâtonnets, les uns placés tous parallèlement à la largeur de l'intestin, les autres transversalement. Sur les bords de la préparation, mais surtout par la dissection, on voit que les deux tuniques musculaires sont formées de fibres allongées offrant chacune un certain nombre de ces noyaux espacés à des distances assez régulières. Pendant longtemps ces fibres furent plus au moins confondues avec

(4) Dans l'estomac musculéux des oiseaux, elles offrent par exception une coloration rouge foncé.

certaines formes de tissu conjonctif auxquelles on attribuait également la propriété de se contracter.

C'est à Kölliker que revient l'honneur d'avoir le premier nettement défini le tissu musculaire lisse et assigné son rang dans la série des tissus. Dans tous les organes des vertébrés où s'observent ces contractions lentes, involontaires, il réussit à démontrer la présence d'éléments allongés, fusiformes, contenant un noyau. Il leur donna le nom de *fibres-cellules contractiles* (*contractile Faserzellen*). Ces cellules elles-mêmes, s'accolant obliquement ou bout à bout, forment par leur union les faisceaux allongés, qui ne sont autres que les fibres nucléées dont j'ai parlé. Les faisceaux, à leur tour, sont soutenus et unis par une espèce de *perimysium* conjonctif peu abondant et très-délicat, comme on le voit sur des coupes transversales. D'après Rouget, ce tissu conjonctif formerait autour de chaque corde musculaire une gaine complète, une espèce de sarcolemme. Dans l'intestin ces faisceaux ou cordes musculaires s'étendent parallèlement les uns aux autres sans se diviser. Dans la vessie leur direction est très-variable : ils se divisent et s'anastomosent en forme de réseau. Les fibres-cellules des tuniques vasculaires n'offrent pas toujours cette forme allongée; elles sont unies les unes aux autres par un ciment, peu abondant, que Soboroff a récemment étudié. Une veine fraîche, traitée pendant vingt-quatre heures par une solution de 0.5 à 0.3 p. % de chlorure d'or, puis enfermée dans la gélatine et durcie dans l'alcool, permet aisément de faire des coupes minces sur lesquelles l'or a fait apparaître la substance unitive sous forme d'un réseau de mailles obscures, arrondies, d'une épaisseur de 0^{mm}005. Cette substance intermédiaire s'altère par l'eau bouillante (1). Elle est également attaquée par l'ébullition dans l'acide acétique, par l'action de la potasse caustique

(1) Robinski (*Die Kittsubstanz auf Reaction des argentum nitricum*, pp. 202 et 203, 1874, *Reichert und Du Bois's Archiv.*) a attaqué l'existence de ce ciment, qui n'est pour lui que l'expression optique des surfaces de contact des fibres-cellules devenant plus apparentes quand on a coloré celles-ci par le nitrate d'argent. Cette opinion n'a trouvé d'écho chez aucun histologiste.

en solution concentrée, ce qui isole ainsi les éléments les uns des autres. Kölliker s'était aussi servi de l'acide acétique (2 à 5 p. % action prolongée) pour décomposer les faisceaux des muscles lisses en cellules (1). Nous possédons aujourd'hui d'autres moyens plus faciles et plus sûrs. L'action du bichromate de potassium en solution, de la liqueur de Müller, donne de bons résultats. La macération dans l'acide chlorhydrique, mais surtout nitrique (Reichert et Paulsen) au vingtième ou dans un mélange des deux (acide chloronitrique au cinquième pendant six à vingt-quatre heures), permet au bout d'un à trois jours d'obtenir en grand nombre, par simple agitation du tissu, les fibres-cellules isolées. Reichert proposa ce traitement par l'acide nitrique comme moyen de reconnaître les fibres lisses partout où elles se rencontrent. Elles offrent en effet, alors, l'aspect caractéristique de rubans fusiformes plissés transversalement en zigzag comme des banderoles.

Les fibres-cellules (2) sont des éléments allongés, fusiformes,

(1) Moleschott recommande la macération de petits fragments du tissu pendant cinq à dix minutes dans un mélange d'un volume d'acide acétique (1.70 poids spéc.) avec nonante-neuf d'eau distillée.

(2) Les fibres-cellules ont :

D'APRÈS MOLESCHOTT.

Dans l'intestin humain :				
Couche longitudinale, une	longueur de	0 ^{mm} .423 à 0.333,		moyenne 0.249.
Id. transversale,	id.	0 ^{mm} .417 0.380,	—	0.244.
Intestin du chien :				
Couche longitudinale,	id.	0 ^{mm} .40 0.32,	—	0.250.
Id. transversale,	id.	0 ^{mm} .20 0.405,	—	0.249.

D'APRÈS EYLAND.

	longueur.	largeur.
Intestin humain	0 ^{mm} .20 et	0.004-007.
Id. de lapin	0 ^{mm} .24	0.003.
Id. de cochon d'Inde	0 ^{mm} .26	0.003.
Vessie urinaire de l'homme	0 ^{mm} .47	0.004.
Artères du cerveau	0 ^{mm} .06	» »
Veine ombilicale	0 ^{mm} .44	» »
Artère poplitée	0 ^{mm} .09	0.006.

D'APRÈS AEBY.

Dans l'ovaire, une longueur de 0.0322 à 0.0806, moyenne 0.0508.

de dimensions assez variables (0^{mm}.03 à 0.200 et 0.300). On a beaucoup discuté autrefois sur leur véritable forme. On croyait qu'elles étaient aplaties. Ce serait là, d'après Schwalbe, une illusion causée par l'emploi des acides. Elles sont en réalité arrondies, mais les moyens employés pour les isoler, les fendent suivant la longueur en deux ou plusieurs plaques dont l'une seulement offre le noyau à sa surface. Sur une section transversale du tissu congelé, les coupes des fibres apparaissent comme autant de cercles plus ou moins déformés par pression réciproque. Dans la vessie, on rencontre de ces fibres à plusieurs prolongements qui seraient, d'après Beale, en rapport avec des fibrilles élastiques; enfin dans les petites artères on en trouve dont les deux extrémités se rejoignent pour entourer complètement le vaisseau à la façon d'une bague. Elles ne paraissent pas offrir de membrane, si ce n'est peut-être dans l'utérus gravide. Dans quelques cas, la couche périphérique se montre sur une coupe transversale un peu différente de la substance interne, mais il n'y a cependant pas de limites nettes (Arnold et Schwalbe).

Nous avons à considérer :

- 1° La matière même de la fibre ou partie contractile;
- 2° Le noyau;
- 3° Le protoplasme et les granules qui l'entourent.

La substance des fibres lisses est claire, transparente, d'une biréfringence faible (4) et diffuse. Elle ne se colore pas par le carmin, mais bien par le chlorure d'or, le nitrate d'argent, les acides picrique et chromique. C'est même là un excellent moyen d'établir le diagnostic d'avec le tissu conjonctif. Si l'on traite successivement un organe contenant à la fois des muscles lisses et des fibres conjonctives, d'abord par l'acide chromique ou picrique, puis par du carmin (Schwarz), on voit tous les noyaux ainsi que le tissu conjonctif se teindre vivement en rouge, la substance des fibres lisses en jaune.

Les fibres-cellules présentent à l'état frais un strié longitudinal

(4) D'après Brücke, elle contiendrait les disdiaclasses, mais non groupés en éléments charnus.

très-délicat, paraissant être l'expression d'une structure fibrillaire. Leurs extrémités offrent, en effet, une grande tendance à se fendiller en filaments parallèles. L'action de l'acide chlorotriclique au cinquième, suivie d'une macération dans l'eau pendant vingt-quatre heures, permet d'isoler ces fibrilles. Enfin, une section transversale montre leur coupe sous forme d'un pointillé arrondi. D'après Rouget, les fibres-cellules s'uniraient les unes aux autres pour former les cordes musculaires, par l'engrènement réciproque des extrémités de ces fibrilles.

D'après Heidenhain, la substance des fibres lisses paraîtrait au contraire homogène pendant la vie, offrant seulement quelques stries granuleuses. Après la mort, il y aurait une espèce de coagulation et formation de grumeaux obscurs au sein d'une substance claire peu réfringente.

Pour Krause, la fibre lisse est, comme la fibre striée, formée de compartiments musculaires séparés par des membranes transversales. On trouverait sur une fibre-cellule six à huit stries transversales espacées à des distances de $0^{\text{mm}}018$. On peut lui objecter que les stries transversales n'offrent ici aucune régularité, aucune constance. Elles paraissent accidentelles et dues à des phénomènes de contraction, souvent aussi à des plissements de la surface survenant sous l'influence des réactifs.

Le noyau est ordinairement unique; on peut cependant en rencontrer deux, trois, même quatre dans la même fibre. Il a une forme ovale allongée. Sous l'influence de l'acide acétique il devient bâtonnoïde ou fusiforme, et se contourne parfois en spirale. On peut s'assurer sur des coupes transversales qu'il est arrondi et occupe assez souvent une position centrale. Il offre en moyenne une longueur de $0^{\text{mm}}015$ - $0^{\text{mm}}022$, une largeur de $0^{\text{mm}}002$ - $0^{\text{mm}}003$ (1). Ses contours ne deviennent évidents que par l'acide chromique à 0.01 p. %, l'acide acétique 1 p. %, etc. (également par le chlorure d'or, mais le contenu devient alors

(1) Les noyaux ont, d'après Aeby, dans l'ovaire $0^{\text{mm}}012\frac{1}{2}$ long et $0^{\text{mm}}0032$ large; d'après Krause, chez le lapin $0^{\text{mm}}0105$ à $0^{\text{mm}}015\frac{1}{4}$; d'après Moleschott dans l'estomac humain, 0.020 et 0.003.

granuleux). Il apparaît également d'une façon très-nette par les matières colorantes, telles que l'hématoxyline, le carmin.

D'après Frankenhauser et von Hessling, on rencontre d'une façon constante deux à quatre nucléoles ayant un diamètre de $0^{\text{mm}}001$ à $0^{\text{mm}}002$. L'acide acétique masque leur présence. Le noyau contient en outre des granulations réfringentes qui, d'après Eimer, manqueraient dans le voisinage immédiat du nucléole (action du chlorure d'or). Les relations nerveuses du noyau décrites par Frankenhäuser, Lippmann et Arnold, ont été niées par Engelmann, Tolotschinoff, etc.

Le noyau est entouré d'une minime atmosphère protoplasmique à granules volumineux, surtout accumulés aux deux pôles. Le tout paraît contenu dans une lacune fusiforme. J'ai vu que l'hématoxyline colorait très-légèrement la substance musculaire. Celle-ci laissait un espace longitudinal clair, atténué à ses extrémités, contenant le noyau et les granules teints en violet intense. L'analogie avec les corpuscules des muscles striés est ici évidente. En résumé, les fibres-cellules de Kölliker sont formées d'une matière contractile, paraissant fibrillaire, creusée en son centre d'une lacune renfermant un, rarement plusieurs corpuscules musculaires.

Nous ne possédons que des données vagues sur le mode d'accroissement des fibres lisses. De nouvelles fibres paraissent se former dans l'utérus pendant la grossesse, en même temps que les anciennes s'hypertrophient. Un grand nombre de ces éléments subissent la dégénérescence graisseuse après l'accouchement. Les néoplasmes formés de ce tissu ne sont pas rares (fibromyomes utérins).

Embryologie. — Les fibres lisses étant considérées comme des cellules, leur embryologie était trop simple pour occuper beaucoup les histologistes. Pour Kölliker et pour tous ceux qui l'ont suivi, les fibres-cellules sont produites directement par l'allongement de cellules embryonnaires dérivées du feuillet moyen du blastoderme. G. Wagener a dans ces derniers temps montré que

leur développement est un peu plus compliqué. Il les a vus prendre naissance aux dépens d'éléments en tout semblables à ceux qui forment les muscles striés, c'est-à-dire dans un blastème résultant de la fusion de cellules embryonnaires, offrant de nombreux noyaux enfermés au sein d'une masse protoplasmique. Voici comment se forme chacune de ces fibres cellulaires. Sur l'un des côtés du noyau apparaît un bâtonnet fibrillaire, lequel s'accroît graduellement par adjonction de nouvelles fibrilles, de façon à constituer une lamelle de fibrilles. Celle-ci est recourbée en gouttière et effilée à ses extrémités. Le noyau avec le protoplasme embryonnaire occupe le creux. Le manteau contractile s'accroissant finit par entourer complètement le noyau. De cette façon, celui-ci se trouve emprisonné dans la lacune centrale de la fibre lisse. C'est là un développement que l'on peut rapprocher de celui que nous offrent les muscles striés, surtout les muscles du cœur. Les fibres-cellules de Kölliker ne portent donc pas leur nom à juste titre. Le noyau avec le protoplasme qui l'entoure a seul la valeur d'une cellule, c'est l'analogue des corpuscules des muscles striés. Au contraire la matière contractile, la substance fibrillaire semble un produit de son activité formatrice. Dans aucun cas on ne peut comparer cette matière à un protoplasme ou contenu cellulaire.

Les muscles lisses nous conduisent ainsi aux mêmes conclusions que les muscles striés. Comme eux ils offrent deux catégories d'éléments distincts : d'une part des enveloppes fusiformes de substance musculaire fibreuse, de l'autre les cellules formatrices de cette matière contractile.

Dans la plupart des tissus de la substance conjonctive et dans les muscles striés, à l'exception de ceux du cœur, il est impossible de déterminer les limites dans lesquelles s'est renfermée l'activité formatrice de chaque cellule, de chaque corpuscule. Nous rencontrons des faisceaux fibrillaires à la surface desquels se trouvent disséminés des noyaux avec protoplasme. Les fibrilles sont des produits de l'activité du protoplasme nucléé, mais celle-ci s'exerce pour ainsi dire d'une façon collective, sans qu'il

soit possible de dire quelles sont les parties qu'a fournies chaque cellule.

Dans les muscles du cœur et les muscles lisses, au contraire, le développement nous a montré chaque noyau comme représentant un centre spécial d'activité, dont les limites sont encore visibles chez l'animal adulte, et ont été prises à tort pour des limites de cellules.

Les tissus de la substance conjonctive offrent des exemples analogues. Dans le tissu cartilagineux, la sphère d'action de chaque cellule peut être décelée à l'aide de réactifs. Chaque cellule cartilagineuse se montre, comme chaque noyau de muscle lisse, entourée d'une enveloppe spéciale, de matière chondrigène dans le premier cas, de matière musculaire dans le second.

En résumé, les tissus musculaires strié et lisse sont formés, chez les vertébrés et les articulés, de deux catégories d'éléments distincts :

1° De masses fibrillaires douées de contractilité. Elles ne représentent ni des cellules, ni des parties de cellules, et sont entièrement comparables par leur genèse aux matière fondamentales des tissus conjonctifs;

2° De véritables cellules à protoplasme et noyau, contenues dans des lacunes de la substance contractile. Ce sont les analogues anatomiques et physiologiques des corpuscules conjonctifs.

On peut y ajouter comme éléments accessoires des membranes élastiques ou conjonctives.

THÈSES.



I.

Les muscles striés ont essentiellement même structure chez les vertébrés et les articulés.

II.

Les fibres striées sont des faisceaux de fibrilles.

III.

Les fibrilles elles-mêmes sont divisées en segments longitudinaux égaux, par des membranes transversales restant passives pendant la contraction. Chaque segment de fibrille comprend deux substances, l'une claire, molle, aqueuse, isotrope, l'autre plus solide, obscure et anisotrope. Toutes les fibrilles offrant une alternance de parties obscures et claires à des hauteurs correspondantes, le strié de la fibre elle-même en est le résultat

IV.

Pendant l'état de relâchement, de repos, la matière anisotrope se trouve amassée au centre du segment de fibrille, la matière isotrope à ses extrémités. Les rapports sont probablement inverses pendant la contraction.

V.


Le faisceau primitif musculaire présente une grande analogie de structure avec le faisceau tendineux sur lequel il s'insère.

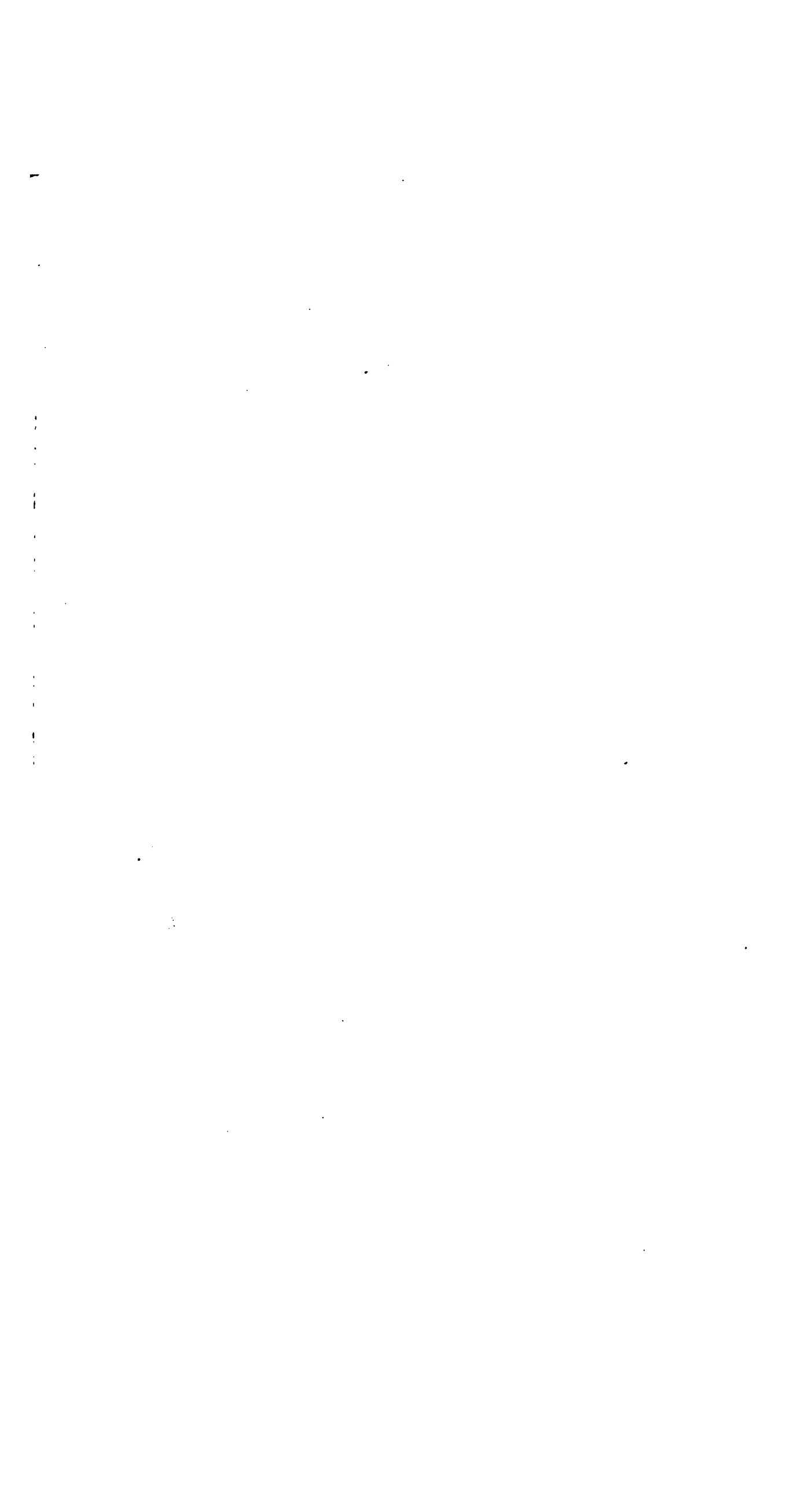
VI.

La première apparition du faisceau primitif musculaire chez l'embryon du poulet, a lieu sous forme de fibrilles striées, déposées à la surface de masses protoplasmiques riches en noyaux, provenant d'un fusionnement de cellules embryonnaires. Ces noyaux persistent plus tard comme corpuscules musculaires.

VII.

Le parallélisme est complet au point de vue anatomique et embryologique entre le faisceau musculaire strié et le faisceau tendineux. Les fibrilles musculaires ont même signification que les fibrilles tendineuses. Les noyaux musculaires sont des productions cellulaires dont la destinée est comparable à celle des corpuscules conjonctifs.





NOTICE BIBLIOGRAPHIQUE.



MUSCLÉS STRIÉS.

Parmi les travaux sur la terminaison des nerfs moteurs, je n'ai cité que ceux qui traitent en même temps de la structure du tissu musculaire.

La lettre **D** indique les mémoires sur le développement des muscles.

Les passages indiqués se rapportent aux noms cités dans le cours de ce travail.

A

- CH. AEBY. *Ueber die Beziehungen der Faserzellen zum Alter des Muskels. Henle u. Pfeufer's Zeitschrift f. rati. Medicin. 3^o Rhe, Bd 44, p. 482.*
Ueber die Bedeutung der Purkinje'schen Fäden. Henle u. Pfeufer's Zeits. 3^o Rhe, Bd 47, p. 495.
- ARNDT. *Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd 9, Hft 3, april 1873, p. 484, tafel XIX-XXI.*
- AUBERT. *Ueber die eigenthümliche Structur der Thoraxmuskeln der Insecten. Zeits. f. ration. Zoologie. Bd IV, p. 389.*
- AUERBACH. *Ein Fall von wahrer Muskelhypertrophie. Arch. f. patholog. Anatomie. Bd. 53, p. 234.*
- D** AUFRECHT. *Ueber die Genese d. Bindegew. nebst einige Bemerkungen über die Neubildung quergestreiften Muskelfaser, etc. Arch. f. path. Anatomie. Bd 44, p. 480, 4860.*

B

- M. BARRY. *On Fibre. Philosoph. Transactions. 1842, p. 1, p. 89.*
Addit. observ. on Fibre London, Edimb. and Dublin philos. Magas. Sept. 1842.
Ibid. August. 1852, p. 81.
Froriep's Neue Notizen. Bd 23, n^o 503, p. 281.
Ibid. Bd 22, n^o 468, p. 81.
- D** *Müller's Archiv. 1850, pp. 529 et suiv.*

- A. BAUR. *Ueber den Bau der Chitinsehne am Kiefer des Flusskrebeses. Reichert u. Du Bois's Archiv.* 1860, p. 143.
- L. BEALE. *On the structure of the sarcolemma of striped muscle and of the exact relation of the nerves, etc. Quarterly Journal of microscopic science.* 1864, p. 94, 2 tab.
Ibid. 1865, januar, p. 88, n° 47.
Bioplasm. 1872, pp. 212 et suiv.
- BENDZ. *Handbog i den almindelige Anatomie Kjöbenhavn,* p. 384.
- BERLIN. *Arch. f. holländische Beiträge zur natur- und Heilkunde Utrecht.* Bd 1, Hft 5, p. 445, *Ueber die quergestreiften Muskelfasern.*
- BILLROTH. *Beiträge zur pathologische histologie. Hodencystoid. Virchow's Archiv. f. patholog. Anatomie.* Bd 8, taf. VII, fig. 1.
Ibid. Bd IX, *Myoma cysticum.*
- C. BOECK. *Verhandl. d. Skandinav. Naturforsch.* In Götheborg, 1839, und in Copenhagen, 1840, p. 107, n° 303. (*Müller's Arch.* 1844.)
- A. BÜTTCHER. *Ueber Ernährung und Zerfall der Muskelfasern. Virchow's Archiv. f. pathol. Anatomie.* Bd 13, 1858, pp. 227-256, taf. V, fig. 1-4.
- BIESIADECKY et HERZIG. *Die Verschiedenen Formen der quergestreiften Muskelfasern. Wiener Sitzungsberichte.* Bd 30, p. 73.
Ibid. Bd 33, p. 146.
- W. BOWMAN. *On the minute structure and movements of voluntary muscle. Philosophical transactions.* Part II for 1840, p. 263. — Part I for 1841. — Plates.
Froriep's Neue Notizen. 1844, n° 366, p. 212.
Muscle and Muscular motion dans Todd's Cyclopædia of Anatomy. 1847, London, vol. 3, p. 508, fig. 289-286.
- BRAIDWOOD. *On the develop. of striped muscular fibre in the vertebrata. British and foreign medic. chirurg. Rev.* April 1866, p. 447.
- BRUCH. *Zeits. f. wiss. Zoologie.* Bd 6, p. 498.
- E. BRÜCKE. *Ueber die Todtenstarre. Sitzungsberichte der Mathematisch Naturwissenschaftliche Classe der Kaiserliche Akademie der Wissenschafte.* Wien, Bd 4, p. 246.
Untersuchungen über den Ban der Muskelfasern mit Hilfe des Polarisirten Lichte. Denkschrifte der Math. natur. Cl. der Kais. Ak. Bd 15. — Tiré à part, 1859.
Muskelfasern im polarisirten Lichte dans Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben d. Mensch. u. der Thiere. Leipzig, 1874, ch. VI, p. 170, 1^{er} Buch.
- BUDGE. *Archiv. f. physiolog. Heilkunde Neu. Folge.* 1858, Bd 2, Hft 4, p. 72.
Moleschott's Untersuchungen. Bd 6, p. 40.
Virchow's Archiv. Bd 17, 1859, p. 496.
Zeits. f. rat. Medicin. Bd 2, 3^{te} reihe, p. 305.
Lehrbuch der Physiologie. 8^{te} édit., p. 488.

C

- CAARPENTER. *Manual of Physiology.* London, 1846.
- COHNHEIM. *Ueber den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern.* Virchow's Archiv. f. path. Anat. Bd. 34, p. 606, 1865.
- COLBERG. *Deutsche Klinik.* 1864, n° 49.
- F. CRAMER. *Ueber das Verhalten der quergestreiften Muskelfasern bei traumat. Entzündung.* Inaugural dissertation. Frankfurt am Mein, 1870.
- H. CRAMER. *Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies.* Muller's Archiv. 1848, taf. IV, fig. 37 à 39.

D

- G.-A. DAGOTT. *Ueber d. Regeneration quergest. Muskeln.* 1869, Königsberg.
- O. DEITERS. *De incremento musculorum observationes. Dissertatio inauguralis.* Bonn, 1856.
- D. *Beitrag zur Histologie der quergest. Muskeln.* Reichert u. Du Bois's Arch. 1864, pp. 393 à 424, taf. X.
- DOBIE. *On the minute structure and mode of contraction of voluntary muscular fibre.* Annals of natural history. Februar 1848.
- DONDERS. *Mikroskop. und Mikrochemische Untersuchungen thierischen Gewebe.* Holländ. Beitr. Bd I, Hft 4, 1846, pp. 39-74.
- Onderzoekingen betrekkelijk den bouw van het menschelijk hart.* Nederl. Lancet. Ser. III, jaargang I, p. 556.
- Physiologie des Menschen.* Traduit du néerlandais par F.-W. Theile. Bd I, Leipzig, 1856, p. 23, fig. 10.
- W. DÖNITZ. *Beitr. zur Kenntniss der quergest. Muskelfasern,* pp. 434 à 446. Reichert u. Du Bois's Archiv. 1874, taf. XII. Arch. f. Physiol. 1872, p. 434.

E

- EBERTH. *Die Elemente der quergest. Muskeln.* Virchow's Arch. f. pat. Anat. Bd. 37, pp. 400 à 424.
- TH.-W. ENGELMANN. *Proces-verbaal der Koninklijke Akademie van Wetenschappen.* Afdeeling Natuurkunde, 30 dec. 1874, n° 6.
- Ibid.* 27 januari 1873, n° 7.
- Tageblatt der 45^o Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte.* Leipzig, 1872.
- Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz.* Pfüger's Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd 7, Hft. 4, p. 33, taf. III, januar 1873.

- Die Thätige Muskelsubstanz. Ibid. Bd 7, Hft 2-3, februar 1873, taf. III, pp. 455 et suiv.*
- E. VON ERLACH. *Mikroskopische Beobachtungen über organische Elementartheile bei polaris. Lichte. Müller's Arch. 1847, tab. XVI, fig. , p. 313.*

F

- FICK. *Anheftung der Muskelfaser an d. Sehne. Müller's Archiv. 1856, pp. 425 et suiv.*
- FIEDLER. *Ueber die Kernwucherung bei den Muskeln in der Trichinen Krankheit. Virch. Arch. f. path. Anat. Bd 30, p. 460, c. figg.*
- J.-H.-L. FLÖGEL. *Ueber die quergest. Muskeln der Milben. Schultze's Arch. f. mikroskop. Anat. Bd 8, Hft 4, 1874, nov., pp. 69-80, taf. III.*
- FÖRSTER. *Handbuch der pathol. Anat., 1855, 2^e Aufl., v. I., p. 339. Virch. Archiv. f. pathol. Anat. Bd 8, p. 538. Ibid. Bd 12, p. 204.*
- FOW WILSON. *On the development of striated muscular fibre. Philosophical Transactions. P. 404, 1866.*
- FREICHS. *Wagner's Handwörterb. der Physiologie. Article Verdauung. Bd 3, abth. 1, p. 658, fig. 69.*
- FREY. *Lehrb. der Histol. 3^e édit., trad. française, 1874, p. 360, §§ 472-473.*
- FUNKE. *Lehrb. der Physiol. Leipzig, 1855, p. 545. Müller's Physiologie. Bd 2, abth. 4, p. 34.*

G

- GASTALDI. *Neue Untersuchungen über die Muskulatur des Herzens. Würzburger Naturwiss. Zeit. Bd. 3, p. 6, 1862.*
- GERLACH. *Handb. der allgemeine und specielle Gewebelehre des menschlich. Körpers. 2^e auflage, Mainz 8^o, 1853, et Mainz 1848, p. 400 et suiv.*
- E. GRÜNMACHER. *Ueber die Structur der quergest. Muskelfaser bei den Insecten. Inaugural dissertation. Berlin, 1872, 44 pages. Ueber die Erste Entwicklung der Muskelsystemes. Jahresbericht der Schlesische Gesellschaft. 1852, p. 426.*
- GÜNSBURG. *Studien sur specielle Pathologie. P. 38. Untersuchungen über die Entwicklung, etc. 1854, p. 4.*
- GÜNTHER. *Lehrb. der allgemeine Physiol. Leipzig, p. 369.*
- CARL GÜSSENBAUER. *Ueber die Veränderungen des quergest. Muskelgewebes bei der traumat. Entzündung. P. 404. Langenbeck's Archiv. f. Klinische chirurgie. Bd 12, 1874, taf. XVII.*

H

- HARTING. *Recherches micrométriques sur le développement des tissus et des organes du corps humain, etc.* Utrecht, 1845.
Het mikroskop. 1854, §§ 120 et suiv., §§ 174 et suiv.
- HENLE. *Allgemeine Anatomie.* Leipzig, 1844, p. 602.
- HASSAL. *Mikroskop. Anatomie.* Trad. par Kohlschütter, pp. 242-245.
- HENSEN. *Arbeiten aus der Kieler Physiolog. Institut* 1868. Kiel 1869. *Ueber ein neues Structurverhältniss der quergest. Muskelfaser.*
Ibid. Nachtrag und Nachträgliche Bemerkungen über die Struktur der quergest. Muskeln.
Centralblatt f. d. medic. Wissenschafte. 1868, n° 853.
- L. HEPP. *Die patholog. Veränderungen der Muskelfaser. Inaugural Dissertation.* Zürich, 1853, pp. 23 et suiv.
- C.-L. HEPPNER. *Ueber ein eigenthümliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfasern.* *Schultze's Arch. f. mikrosk. Anatomie.* Bd V, Hft 4, 1869, p. 136, taf. IX.
- V. HESSLING. *Ueber die Purkinje'schen Fäden.*
Schleiden u. Froriep's Notizen. Bd 9, p. 4, n° 477.
Histolog. Mittheilungen. Zeits. f. wissenschaftliche Zoologie. Bd 5, pp. 489 et suiv.
- HOFFMANN. *Ueber Neubildung quergest. Muskelfasern insbes. Im Typhus abdom.* *Virch. Arch. f. pathol. Anatomie.* Bd 40, p. 505.
- HOYER. *Mikroskop. Untersuchungen über die Zunge des Frosches.* Taf. 14.
Reichert u. Du Bois's Arch.
- HYRTL. *Ueber Gefäßlose Herzen.* *Wiener Sitzungsberichte.* 33 Bd, p. 572.

J

- JACQUEMIN. *Isis.* 1835, p. 473.
- JANOVITCH TCHAINSKI. *Ueber die Entzündliche Veränderungen der Muskelfaser. Stud. aus dem Institute f. experim. pathol. in Wien von S. Trocker.* 1870, p. 86, Wien.
- JAHRESBERICHTE (CANSTATT'S) über die Fortschritte und Leistungen... et les autres Jahresberichte (de HENLE, de REICHERT, dans les Archives de Müller, etc.).
- JORDAN. *Müller's Archiv.* 1834, p. 428.

K

- KEFERSTEIN. *Ueber den feineren Bau der quergest. Muskeln von Petromyson marinus,* p. 548. *Müller's Arch.* 1859.

- KILIAN. *Zeitsch. f. rat. medic.* Bd 8 et 9.
- KÖLLIKER. *Annales des sciences naturelles. Zoologie.* 1846, t. VI, p. 93.
Note sur le développement des tissus chez les batraciens.
Mikrosk. Anat. 1850, II, p. 253, § 79 : *Entwicklung des Muskelsystems*, fig. 75.
Ibid Vom Muskelsysteme. Pp. 198-224, fig. 62-65.
 ■ *Handb. der Gewebe.* 5^e édit., 1867, pp. 175-178, § 81. *Entwicklung der Muskeln und Sehnen.* (Voyez fig. 127 et 129.)
Ibid pp. 44 et 42. *Ibid. Muskelgewebe.*
 ■ *Entwicklung der Muskelfaser der Batrachier.* *Zeits. f. wissensch. Zoologie.* Bd 9, pp. 441 et suiv., 1858.
Einige Bemerkungen über... und den Bau der Muskeln. *Zeits. f. wiss. Zool.* 1856, p. 343.
Ueber die Cohnheim'schen Felder der Muskel querschnitte. *Zeits. f. wiss. Zool.* 1866, Bd 16, p. 374.
 (Anastomoses des muscles du cœur de grenouille). *Zeits. f. wiss. Zool.* Bd 1, p. 245.
Bemerkung z. d. Bau der Muskelfaser. *Zeits. f. wiss. Zool.* Bd 8, pp. 313 et suiv.
- W. KRAUSE. *Die Quertlinien der Muskelfasern in physiolog. Hinsicht.* *Zeits. f. Biologie.* Bd 5, p. 414, 1869.
Ibid. Bd 6, p. 453, 1870.
Notiz zu dem Aufsatz über die Quertlinien der Muskelfaser. *Zeits. f. Biologie.* 1871, Bd 7, Hft 4, p. 104.
Ueber die Endigung der Muskelnerven. *Henle u. Pfeufer's Zeits. f. rat. med.* 3^{te} Rhe. Bd 20, p. 4.
Ibid. Bd 18, p. 156.
Ibid. Bd 34, p. 94.
Ibid. Bd 33, pp. 265 et 270, 1868.
Die motorischen Endplatten der quergest. Muskelfasern. Hannover, 1869, 192 p., 4 taf. et 77 holzschn.
Göttingen gelehrten Anzeigen. 1865, stück II, p. 436.
Ueber den Bau der quergest. Muskelfaser. *Göttinger Nachrichten.* 1868, n^{os} 47 et 48, 20 august.
Die Contraction der Muskelfaser. *Pflüger's Arch. f. d. gesammte Physiol.* Bd 48, Hft 10-11, juin 1873, p. 508.
- W. KÜHNE. *Untersuchungen über Beweg. u. Veränder. der contractilen Substanzen.* *Reichert u. Du Bois's Arch.* 1859, pp. 564-642 et 748-835, taf. XVII.
Ueber sogenannte idiomusculäre Contraction. *Ibid.* p. 418.
Ueber das Porretsche Phänomen am Muskel. *Ibid.* 1860, p. 542.
Eine Lebende Nematode in einer lebenden Muskelfaser beobachtet. *Virch. Arch.* Bd 26, p. 222. Holzschnitt.
 ■ *Entwicklung der Muskelspindeln.* *Virch. Arch.* Bd 28, p. 528, c. tab.
Ueber den Farbestoff der Muskeln. *Virch. Arch.* Bd. 33, p. 79.
Ueber die Peripher. Endorganen der motor. Nerven. P. 32, unmerk.
Lehrb. der Physiol. Chemie. 1868, p. 278.

Stricker's Handb. der Lehre von den Geweben. 1868, livraison I, p. 449.

- KUNDEL. *Sur le développement des fibres musculaires striées chez les insectes.* Comptes rendus, LXXV, n° 6.

L

- LAMBL. *Aus. d. Spital im Prag.* Th. I, 1860.
- LANGERHAUS. *Zur histologie des Herzens.* *Virch. Arch.* 1873, Bd 58, pp. 65-83, taf. I.
- LAURENT. *Annales françaises et étrangères d'anatomie et de physiologie.* 1837, janvier 28.
- LAUTH. *L'Institut.* 1834, nos 57-70-73 (tendons et muscles.)
- LEBERT. *Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire en général dans les diverses classes d'animaux.* *Annales des sciences naturelles.* Tome XI, 1849, 3^e série : Zoologie, pp. 348-382.
- LEHMAN. *Physiolog. Chemie.* Bd. III, 2^e aufl., Leipzig, 1853, pp. 66 et 68-72.
- M. LEHNERT. *Ueber die Purkinje'schen Fäden.* *Arch. f. mikroskop. Anatomie.* Bd IV, pp. 27-44, taf. III, 1868.
- LEYDIG. *Beiträge z. Anatomie der Haien u. Rochen.* Pp. 77 et suiv.
- *Vom Bau des thierischen Körpers.* Pp. 70 et suiv.
- Ueber Tastkörperchen u. Muskelstructur.* *Müller's Arch.* 1856, p. 450.
- Lehrb. der Histol. des Menschen u. d. Thiere.* Frankfurt, 1857, p. 48.
- Ibid.* Trad. par Labillome. 1866, Paris, ch. IV, p. 42.
- Müller's Archiv.* 1853, pp. 5 et suiv.
- Daphniden.* 1860, pp. 32-50.
- Zeits. f. wiss. Zoologie.* Bd III, p. 302. — Muscles ramifiés de Branchipus.
- J. VON LIEBIG. *Annalen der Chemie u. Pharmacie.* Bd 73, p. 425.
- LOCKHART CLARKE. *On the development of striped muscular fibre in man, mammalia and birds.* *Quarterly Journal of microscopic science.* Oct. 1862, n° VIII, pp. 222-234.
- Ibid.* Janv. 1863, pp. 4-9, tabul.
- Proceedings of the Royal Society.* N° 48, vol. XI, 1862.

M

- MACNAMARA. *Striped muscle.* 1866.
- MANDL. *Anatomie microscopique.* Paris, fol. 4838.
- MANTEGAZZA. *Degli innesti animali.* P. 24, 1864.

- TH. MARGO. *Neue Unters. über die Entwicklung, den Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfaser. Sitzungsab. d. Kais. Akademie d. Wiss. Math. Naturwissenschaftliche Classe. Bd 36, p. 249, Wien, 1859. — Et Denkschriften, vol. XX, taf. I-V, pp. 1-73. Édité à part chez Gérold, Vienne. Moleschott's Beiträge. Vol. VII, p. 665.*
- E. MARTINI. *Beitrag z. pathol. Histol. der quergest. Muskelfaser. Arch. f. Klin. Medic. Bd IV, p. 505.*
- S. MARTYN. *On the anatomy of muscular fibre. C. Tabulis. ds Beale's Arch. of medicin. 1862, april, p. 227.*
- MASLOWSKY. *Ueber die Neubildung u. d. Heilung des quergest. Muskelgewebes, etc. Wiener medic. Wochenschrift, 1868.*
- MAYER. *Müller's Arch. 1856, p. 244. Monatsschrift der Ärzte des Rheinlandes und Westphalen. Juni 1848, p. 347.*
- F. MERKEL. *Vorläuf. Mittheil. über d. quergest. Muskelgewebe. Göttinger Nachricht. No 21, 1874. Der quergestreifte Muskel. Schultz's Archiv. f. mikr. Anatomie. Bd VIII, p. 244. Der Contractions Vorgang im polarisirten Lichte. Ibid. Bd IX, Hft II, pp. 293-307, taf. XV, 1873, januar.*
- L. MEYER. *Ein Fall v. allgem. progress. Muskelatrophie. Virchow's Archiv. Bd 27, p. 444.*
- E. MONTGOMERY. *Zur Frage über die Structur und Contraction quergest. Muskelfasern. Centralb. f. d. medic. wiss. No 44, 1870.*
- CH. MOREL. *Développement et structure du système musculaire. Thèse de Paris, in-4°, 1857.*
- E. MORITZ. *Untersuchungen über die Entwicklung der quergest. Muskelfasern. Inaugural dissertation. Dorpat, 1860, c. tab.*
- MULDER. *Versuch einer allgem. physiol. Chemie. Trad. du néerlandais de Moleschott. Heidelberg, 1844-1851, p. 640. Chemische Untersuchungen. Trad. Dr A. Völker. 1848, Frankfurt. a. M. Funke's Atlas zur Lehman's Physiol. Chemie. Bd XV. Göttinger Nachrichten. Februar 1858.*
- MUNK.

N

- NEUMANN. *Ueber die von Zenker beschriebenen Veränderungen der quergest. Muskeln an Typhusleichen. Arch. der Heilkunde. 1868, Bd IX. Muskelverletzungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd IV, 1868.*

O

- OBERMEYER. *De filamentis Purkinianis. Diss. inauguralis.* Berolini, 1866.
Ueber die Structur und Textur der Purkinje'schen Fäden. Reich.
Arch. f. Anat. u. Physiol. Pp. 245 et 358, taf. VIII-XI.

P

- PAGENSTECHEB. *Beitrag s. Anat. der Milben.* I, p. 7, taf. I, fig. 6.
- PAPPENHEIM. *Zur Kenntniss der verdauung im gesunden und Kranken Zustande.*
 Breslau, 1839, p. III.
- PAULI. *Commentatio de Vulneribus sanandis.* Göttingue, 1825, p. 88.
- PAULSEN. *Observationes microchemicae circa nonnullas animalium telas.*
 Dorpati, 1848.
- P. PEREMESCHKO. *Die Entwicklung der quergest. Muskelfas. aus Muskelkernen.*
Virch. Arch. Bd 27, p. 116, c. tab.
- PETROWSKI. *Zur Frage über das Wachsthum der Muskelfaser und der Muskeln
 beim Frosch. Centralblatt f. d. med. Wiss.* 1873, n° 49,
 4^{er} novembre.
- P. PLÓSZ. *Ueber die Beschaffenheit der doppelbrechenden Substanzen der
 quergest. Muskelfaser. Hoppe Seiler's Medic. chemische Unter-
 suchungen.* 1874, Hft 4, p. 510.
- L. POPOFF. *Zur Pathol. der quergest. Muskelfaser. Vortäuf. Mittheilung. Cen-
 tralblatt f. d. med. Wiss.* 1873, n° 44, pp. 690-693.
- PRÉVOST ET DUMAS. *Mémoire sur les phénomènes qui accompagnent la contraction de
 la fibre musculaire.* Acad. des Sciences, 18 août 1823.
- PRÉVOST ET LEBERT. *Mémoire sur la formation des organes de la circulation et du sang
 dans les batraciens. Annales des Sciences naturelles.* Troisième
 série, 1844, avril, mai, octobre.
- PURKINJE. *Müller's Arch.* 1845, p. 294.

Q

- QUEKETT. *A Pratical Treatise on the use of the microscope.* London, 1848.

R

- RANVIER. *Note sur la structure intime du tissu musculaire, dans Frey, Traité
 d'Histologie, etc.* Troisième édition. Trad. Spillmann, annoté
 par Ranvier. Paris, 1874, pp. 366-368.
Comptes rendus, 1873. *Muscles rouges et blancs.*

- TH. STEPHAN. *Die Kernähnlichen Gebilde des Muskelprimivbündels. Inaugural Dissertation.* Erlangen, 1860.
Henle u. Pfeuffer's Zeit. f. rat. med. III^e Reihe, Bd X, p. 204.
- STRICKER. *Entwicklung der Einfachen Geweben. dans Handb.* Cap. 38.

T

- TICINUS. *De fibrae muscularis forma et structura.* Lips., 1836.
- TERGAST. *Ueber das Verhalten von Nerv und Muskelfaser. Schultze's Archiv. f. mikr. Anat.* 1872.

V

- VALENTIN. *Historiae evolutionis systematis muscularis protusio.* Wratislaviae, 1832.
- *Zur Entwicklung der Gewebe..... des Muskel..... Systems. Müll. Arch.* 1840, pp. 194, 236.
- *Article Gewebe des menschl. und thier. Körpers, dans Wagner Handwrtb. d. Physiol.* Braunschweig, 1842, Bd I, p. 752, 5^e livraison.
- Encyclop. Wortenb. der med. Wiss.* Berlin, 1840, pp. 208 et suiv.
- Die doppelbrechende Eigenschaften der Embryonalgewebe. Schultze's Arch. f. mikr. Anatomie.* Bd VII.
- E. M. VAN KEMPEN. *Manuel d'anatomie générale.* Louvain, 1860, fig. 79.
- E. VERNON. *Zur Insertionsweise der Muskelfasern. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der wissenschafte Math. Naturw. Classe.* Bd 57, abth. 4, p. 63.
- VINER ELLIS. *Proceedings of the Royal Society.* 1856, vol. VIII, n^o 22, p. 212.
- VIRCHOW. *Virchow's Archiv.* 1854, p. 426, et 1852, pp. 264, 343.
- VOGLER. *Beitrag z. Kenntniss der Opilioniden. Inaugural dissertation.* Zürich, 1860.

W

- WACHSMUTH. *Muskelatrophie. Zeits. f. rat. medic. Neue Folge.* Bd VII, Hft 4, p. 50.
- R. WAGNER. *Ueber die Anwendung histologischer Charaktere auf die Zoolog. Systematik. Müller's Arch.* 1835, p. 344, taf. V, fig. 49.
- G.-R. WAGENER. *Die Entwicklung der Muskelfaser. Schriften der Gesellschaft zur Beforderung der gesammten Naturwissenschaft zu Marburg.* 1869, Supplementheft IV, 3 taf., 24 pages, Marburg et Leipzig.

- Sitzungsberichte. Ibid, n° 2, 1872. Ueber die Querstreifen der Muskeln.*
- Ibid, n° 8, 1872. Ueber Einige Erscheinungen an den Muskeln lebender Thiere.*
- *Ibid, 1872. Entwicklung der Muskelfaser.*
- Ibid, n° 40, 1872. Ueber die quergestreiften Muskeln des Herzens. Ueber die quergestreifte Muskelfibrille. Arch. f. mikr. Anat. Bd IX, Hft IV, pp. 713-725, juli 1873.*
- WALDEYER. *Ueber die Veränder. der querg. Muskeln bei der Entzündung und den Typhusprocess, etc. Virchow's Arch. Bd 34, Hft 4, p. 473. taf. X, 1865. Aussi dans Centralblatt f. d. med. Wiss. 1865, p. 97.*
- E. WEBER. *Handwörterb. der Physiologie. Article Muskelbewegung. Bd III, abth. II, pp. 64 et suiv.*
- C.-O. WEBER. *Makroglossie und Neubildung quergest. Muskelfasern. Virchow's Arch. Bd VII, p. 415. Ibid. Bd XV, p. 465. Ibid. Bd XXXIX, p. 246. Ueber Neubildung quergest. Muskelf. Ueber die Regeneration quergest. Muskelfas. Centralblatt f. d. med. Wissenschafte. 1863, n° 34. Vorläufige Mittheilung.*
- WEDL. *Grundzüge der patholog. Histologie. Pp. 227-229.*
- A. WEISSMANN. *Ueber die Musculatur des Herzens beim Menschen und in der Thierreihe. Reichert und Du Bois's Arch. 1864, pp. 41-63, taf. I-III. Ueber die Verbindung der Muskelfaser mit ihren Anhaltspunkten. Henle u. Pfeufer's Zeitschr. f. rat. Med. Bd. XII, p. 426. c. tab., 1861. Ibid. 3^e Reihe, Bd XXIII, p. 26. Zur Histol. der Muskeln. Ibid. Bd XV, p. 60, c. tab. et p. 279. Nachtrag c. figg. Ueber die Zweier Typen contractilen Gewebes. Ibid. Bd X, pp. 263-285, 1860. Ueber das Wachsen der querg. Muskeln nach Beobachtungen an Frosche.*
- WELCKER. *Die Kernähnlichen Gebilde der quergest. Muskelfaser und die Frage nach der Existenz eines plasmatischen Gefässsystem der Muskeln. Henle u. Pfeufer's Zeits. f. rat. Medic. Bd XVIII, p. 225, Bd X, p. 228.*
- WHARTON JONES. *Annales de chim. et phys. T. X, série 3, 1844, p. 414.*
- WIEDERHOLD. *Ueber Trichinen. Virchow's Arch. Bd 33, p. 545.*
- WILL. *Einige Worte über Entstehung der Querstreifen der Muskeln. P. 353, p. 365, Arch. Muller, 1843.*
- F.-N. WINKLER. *Beiträge z. Kenntniss der Herzmuskulatur. Reichert's Archiv. 1865, taf. V, fig. 7, p. 275. Scheiden und Theilung der Primitiven Muskelbündel im Herzen. Reichert's Arch. 1867, p. 221, taf. VIII.*
- WILSON. *Manual of Anatomy. 3^e édit., p. 40.*

- VON WITTICH. *Beiträge z. histol. der quergest. Muskeln. Königsberger medic. Jahrbücher. Bd III, Nr 4, p. 46, 1864.*
- WUTZER. *Ueber die Möglichkeit der Bildung von Muskelfasern durch patholog. Prozesse. 1834, p. 451.*

Z


- ZELLINSKY. *De telis quibusdam collam edentibus. Dorpat, 1852.*
- F.-A. ZENKER. *Ueber die Veränderungen der willkürlichen Muskeln im Typhus abdominalis nebst. Exkurs über die pathol. Neubildung quergest. Muskelgewebes. Leipzig, Vogler, 1874, 5^e taf.*

MUSCLES LISSES.

Liste des ouvrages auxquels se rapportent les citations faites dans le texte.

- CH. AEBY. *Ueber glatte Muskelfasern im ovarium und mesovarium. Reichert's Arch. 1859, pp. 675-677.*
Die glatten Muskelfasern in den Eirstöcken der Wirbelthiere. 1862, taf. XIV^B, fig. 1-5.
- ARNOLD. *Das Gewebe der organischen Muskeln. Cap. IV, Stricker's Handb. Das Gewebe der organischen Muskeln. Gr. in-8^o, 22 p., 4 taf., Leipzig, 1869. (On y trouvera une notice bibliographique étendue.)*
- E BRUCKE. *Ueber ein in der Darmschleimhaut aufgefundenes Muskelsystem. Februarheft 1854 der Sitzungsberichte der Math. Naturwiss. Classe der Akademie der W. z. Wien.*
Zeitschrift der Gesellschaft der Aertze zu Wien. 1854, aprilheft.
- C.-J. EBERTH. *Zur Kenntniss der Verbreitung glatter Muskeln. Zeits. f. wiss. Zool. Bd XII, p. 360, cum tabulis.*
- W. ENGELMANN. *Zur Physiol. des Ureters. Arch. f. Physiol. Bd II, p. 243.*
- EYLANDT. *Observationes microscop. de musculis organicis in hominis cute obviis. Diss. inaug. Dorpati, 1850, c. tabulis.*
- L. FASCE. *Observations microscopiques sur la couche musculaire sous-muqueuse de l'intestin des mammifères. Journal de la Physiol. Tome I, p. 623, pl. XVIII.*
- FRANKENHAUSER. *Die Nerven der Gebärmutter und ihre Endiaunq in den glatten Muskelfasern, 1867.*
- R. HEIDENHAIN. *Studien des physiologischen Instituts zu Breslau. P. 199, c. tab.*
- H. HERTZ. *Zur Structur der glatten Muskelfasern und ihre Nervenendigung*

- in einem weichen Uterusmyom. *Virch. Arch. f. pathol. Anat.* Bd 46, p. 230.
- HILJAN. *Die structur des Uterus. Zeits. f. rat. Med.* Bd VIII, p. 53.
Ibid. Bd. IX, p. 4.
- HANEK. *De textura et structura lienis.* 1852, Dorpat.
- KÖLLIKER. *Histolog. Unters. über den Bau und die Verbreitung der glatten Muskeln. Mittheilungen der Züricher Naturforscher Gesells.* No 42, p. 48, 4847.
Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln. Von Siebold und Kolliker's Zeits. f. wissenc. Zoologie. Leipzig, 1848, Bd 1, pp. 48-88.
Ibid. 1851, pp. 406 et 233.
Würzburger Verhandlung. Bd. IV, pp. 52 et suiv.
- W. KRAUSE. *Henle u. Pfeuffer's Zeits. f. rat. Med.* 8^o Rhe, Bd 21, p. 94.
- LEYDIG. *Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane. Zeits. f. wiss. Zoologie.* Bd II, pp. 4-45.
- J. LISTER. *Observ. on the contract. tissue of iris. Journal of microscopic Science.* No 1, p. 8.
- H. LIPPMANN. *Die Nerven der organischen Muskeln. Inaugural Dissertation.* Berlin, 1869.
- H. LUSCHKA. *Die organ. Muskeln innerhalb verschieden. Falten des menschlichen Bauchfelles. Reichert u. Du Bois's Archiv.* 1862, p. 202.
- MAYER. *Anatom. Unters. über das Auge der Cetaceen.* Bonn, 1852.
- MAZONN. *Glatte Muskelfasern. Müller's Arch.* 1854, pp. 25 et suiv.
- G. MEISSNER. *Ueber das Verhalten der muskulösen Faserzellen im contrahirten Zustande. Zeits. f. rat. Medic.* 1868, Bd II, Hft 3.
- G.-H. MEYER. *De musculis in ductibus efferentibus glandularum. Dissert. inaug.* Berol., 1837.
- MOLESCHOTT. *Ein Beitrag zur Kenntniss der glatten Muskeln. Dessen Unters. zur Naturl. der Menschen und der Thiere.* Bd VI, p. 380.
- PAULSEN. *Observationes microchemicae circa nonnullas animalium telas.* 1848, pp. 46 et suiv.
- PISO BORME. *Moleschott's Unters.* Bd IX, 1860.
- B. REICHERT. *Die glatten Muskelfasern in den Blutgefäßswandungen. Müller's Arch.* 1849, pp. 517-522, taf. VIII, fig. 4.3.
- R. REMAK. *Ueber Gefäßwandungen. Müller's Arch.* 1850.
Ueber den Bau und den Zusammenhang der Muskelfasern. Wiener-Sitzungsberichte. Bd. 44, 2^o abth., p. 445.
- VON RECKLINGHAUSEN. *Deutsche Klinik.* 1864, no 29.
- G. SCHWALBE. *Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anatom.* Bd IV, p. 392.
- SOBOROFF. *Gold als reactif f. d. glatt. Muskeln. Journal f. norm. u. pathol. histol., Pharm. und Klinische medic.*
- STANNIUS. *Göttinger Nachrichten.* 1834, 48.

- TREITZ. *Prager Vierteljahrschrift*, p. 443.
VIRCHOW. *Archiv*. Bd 30, p. 468.
G.-R. WAGENER. *Die Entwicklung der Muskelfaser* IV, 1869, Leipzig.
C.-R. WALTHER. *Nonnullis de musculus laevibus dissert. Marburg*. Lipsiæ, 1851.
WELCHER U. SCHWEIGGERTEICHEL. *Verbreitung grenzen der quergest. und glatten Muskelfas. im menschlichen Schlund. Virchow's Arch.* P. 455, XXI.
- 

EXPLICATION DES PLANCHES.

TOUTES LES FIGURES ONT ÉTÉ DESSINÉES D'APRÈS NATURE.

Planche 1.

- FIG. 1 et 2. — *Rana esculenta*. Faisceaux primitifs musculaires à leur union avec des faisceaux tendineux de même épaisseur. Prép. à l'alcool.
- FIG. 3. — Fragment obtenu par dissection des muscles papillaires du ventricule gauche d'un enfant de deux ans. Action de l'acide acétique.

Planche 2.

- FIG. 1. — Fragment obtenu en fendillant en longueur un faisceau primitif strié. Gastrocnémien de *Rana esculenta*. Action successive de l'alcool, de l'essence de clous de girofle et du baume de Canada dissous dans le chloroforme. Examiné à la lumière polarisée, en interposant une lamelle de mica donnant une teinte un peu différente de celle dite *de passage*.
- FIG. 2. — Fibrilles et colonnettes obtenues en fendillant un fais. pr. strié. *Rana esculenta*. Comme pour la figure précédente, mais l'orientation est différente. Plaque de mica donnant un fond bleu.
- FIG. 3. — *Hydrophilus piceus*. Fibre musculaire en forme de ruban (cuisses postérieures). A la lumière polarisée, fond obscur.

Planche 3.

- FIG. 1 et 2. — Fibres musculaires d'*Hydrophilus piceus* à un grossissement modéré. La croix + indique la direction des plans de polarisations (sections principales) de l'analyseur et du polariseur. Le point d'entrecroisement de deux fibres est obscur. Au contraire, là où deux fibres à direction à peu près parallèle se recouvrent, il y a augmentation d'effet et éclaircissement.
-

FIG. 3. — Fragment de fibre musculaire d'Hydrophile.

- i* = Disque intermédiaire.
- ss* = Disques secondaires.
- II* = Substance isotrope.
- TT* = Disques transversaux.
- M* = Disque médian.

La fibre s'est brisée entre les disques transversal et secondaire, au niveau de la substance isotrope.

La même fibre est vue : en *A* à la lumière polarisée, en *B* à la lumière transmise ordinaire, l'objectif étant précisément au point, l'éclairage central, et en *C* le foyer de l'objectif ayant été légèrement élevé.

Planche 4. — Fibres musculaires d'articulés.

La plupart étaient encore vivantes, au moment où elles ont été dessinées. — Les lettres ont la même signification que dans la planche précédente.

FIG. 4, *a, b*. — Fibres musculaires de la patte. *Mouche domestique*. Dans la fibre *a*, les fibrilles ont glissé les unes sur les autres, les disques ne se correspondent plus dans toute la largeur; la fibre *a* montre de fines trachées. (Chambre humide.)

FIG. 2. — *Locusta viridissima* L. Patte. (Ch. humide.)

FIG. 3. — *Dytiscus marginalis* L. La même fibre vue exactement au point en *a*, et en élevant le foyer (*b*).

FIG. 4. — *Dytiscus marginalis* L. Fibre étroite ayant légèrement subi l'action de l'eau.

FIG. 5. — *Eristalis tenax* L. Fibre musculaire de la cuisse montrant en *a* les disques secondaires nettement séparés du disque intermédiaire. En *b* la même fibre examinée quelques minutes plus tard (les disques secondaires ont disparu). (Chambre humide.)

FIG. 6. — *Carcinus moenas*. Fibre musculaire de patte.

FIG. 7, *a, b*. — *Dytiscus marginalis* L. Action de l'eau sur le sarcolemme. Adhérence du sarcolemme aux disques intermédiaires.

FIG. 8. — *Anatifa laevis* L. Fibre musculaire de l'adducteur des valves montrant une terminaison nerveuse et le manteau protoplasmatique situé sous le sarcolemme.

FIG. 9. — *Anatifa*. Fibre musculaire du pédicelle intacte (*a*) traitée par l'eau (*b*).

FIG. 10. — *Anatifa*. Fibres musculaires de la base des branchies. (Ch. humide.)

FIG. 11. — *Anatifa*. Adducteur des valves.

FIG. 12. — Deux fibres musculaires d'*Eristalis tenax* Linné, l'une *B* vue exactement au point, l'autre *A* se trouvant sur un plan inférieur à celui du foyer.

FIG. 13. — La chambre humide préparée extemporanément à l'aide d'un petit cadre de papier buvard.

Planches 5 et 6.

Développement du tissu musculaire chez le poulet. (Voir la description, pp. 77-83).

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
Avant-Propos.	4
Généralités.	3

PREMIÈRE PARTIE.

TISSU MUSCULAIRE STRIÉ	5
§ I ^{er} . — <i>Structure du tissu musculaire strié</i>	6
Forme et dimensions des fibres striées.	6
Sarcolemme	9
Union de la fibre au tendon	41
Noyaux musculaires.	42
Contenu contractile du sarcolemme.	43
Strié longitudinal.	45
Strié transversal à l'état de repos et de contraction	49
Rapports des noyaux et des fibrilles étudiés sur des coupes transversales	55
Noyaux musculaires.	64
Muscles blancs et rouges.	67
Muscles du cœur	68
Filaments de Purkinje.	70
Croissance des muscles	72
§ II. — <i>Développement du tissu musculaire strié</i>	75
Muscles volontaires du poulet	77
Muscles du cœur du poulet.	83
Aperçu historique de la question du développement des fibres striées.	85

DEUXIÈME PARTIE.

MUSCLES LISSES	406
Conclusion.	413
Thèses.	444
Notice bibliographique sur les muscles striés	447
Liste d'ouvrages sur les muscles lisses	430
Explication des planches.	433

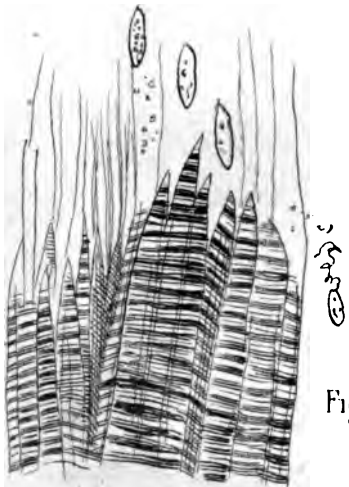


Fig. 1.

Gastrocnémien de Grenouille
Syst. à immersion N° 9.
Hartnack.

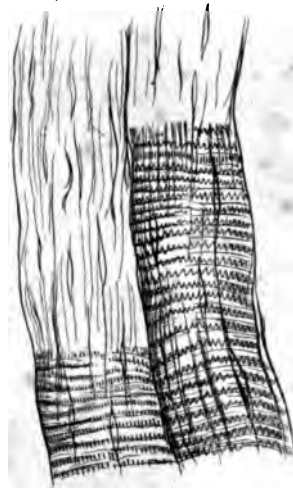


Fig. 2.

Gastrocnémien de Grenouille
Objectif D Zeiss.

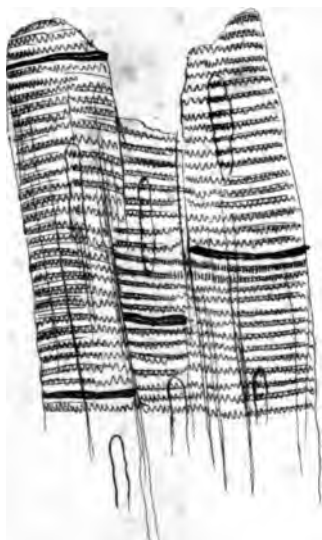


Fig. 3

Zeiss D.
Après action de l'ac. acétique (2 p. C^t)
Muscles papillaires du ventricule gauche
d'un enfant de 2 ans.

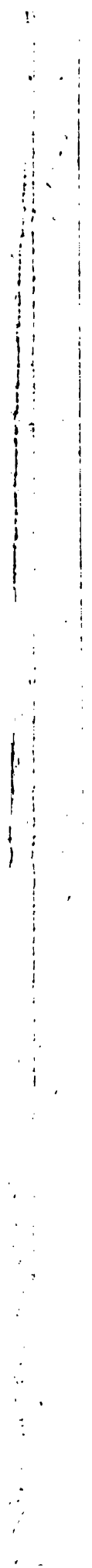
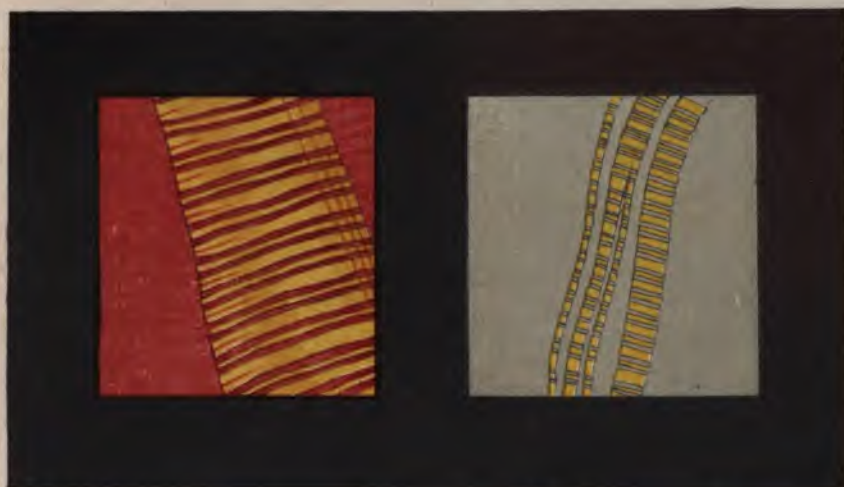


Fig. 1.

Fig. 2.

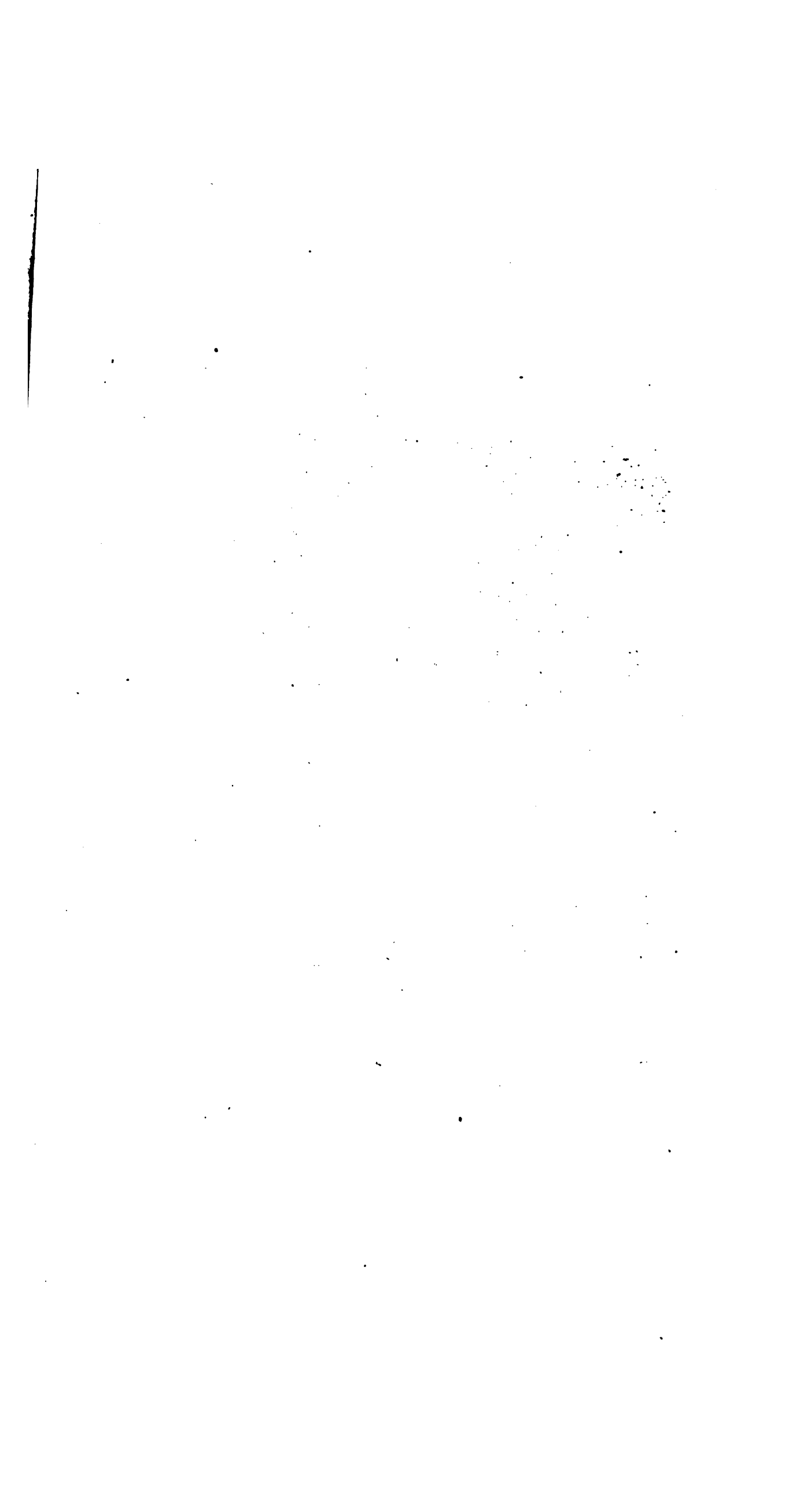


Rana esculenta (Objectif à immersion N.º 9 Hartnack)



Objectif à immersion N.º 9 Hartnack.

Fig. 3. *Hydrophilus piceus*.





Objectif N° 4 Hartnack.

Fig. 1.

Hydrophilus piceus.



Objectif N° 4 Hartnack.

Fig. 2.



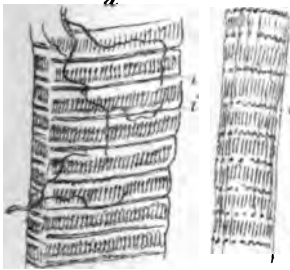
Hydrophilus piceus

Objectif à immersion N° 9 Hartnack.

Fig. 3

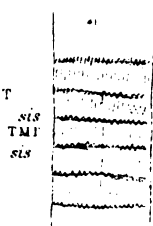


Fig. 1.



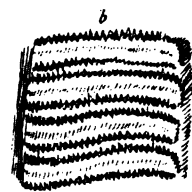
Musca (paille)

Fig. 2.

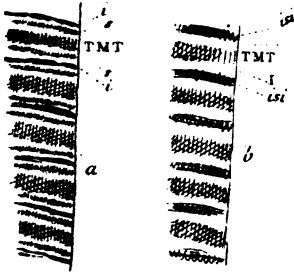


locusta viridissima

Fig. 3.



Action de l'eau
Fig. 4



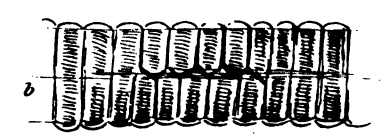
*Diptère (Eristalis tenax)
Cuisse.*

Fig. 5



Crabe (Carcinus moenas)

Fig. 6.



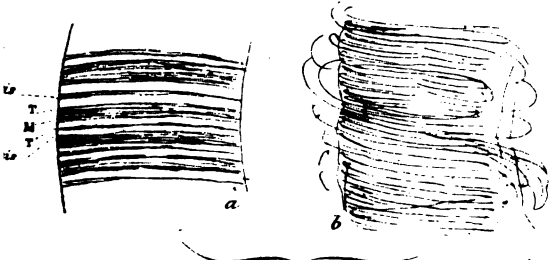
Action de l'eau sur le sarcolemme
Dytiscus marginalis.

Fig. 7



*Anatife (adducteur
des valves)*

Fig. 8.



Anatife fibre musculaire du pédicule

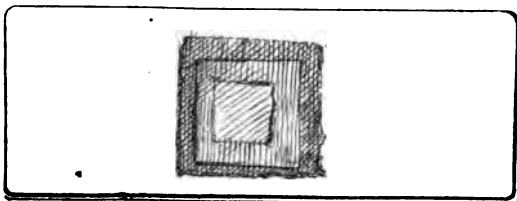
Fig. 9.



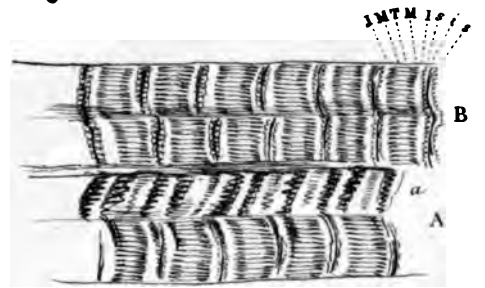
*Anatife muscles de la
base des branchies.*

Fig. 10.

Fig. 11.
*Anatife adducteur
des valves.*

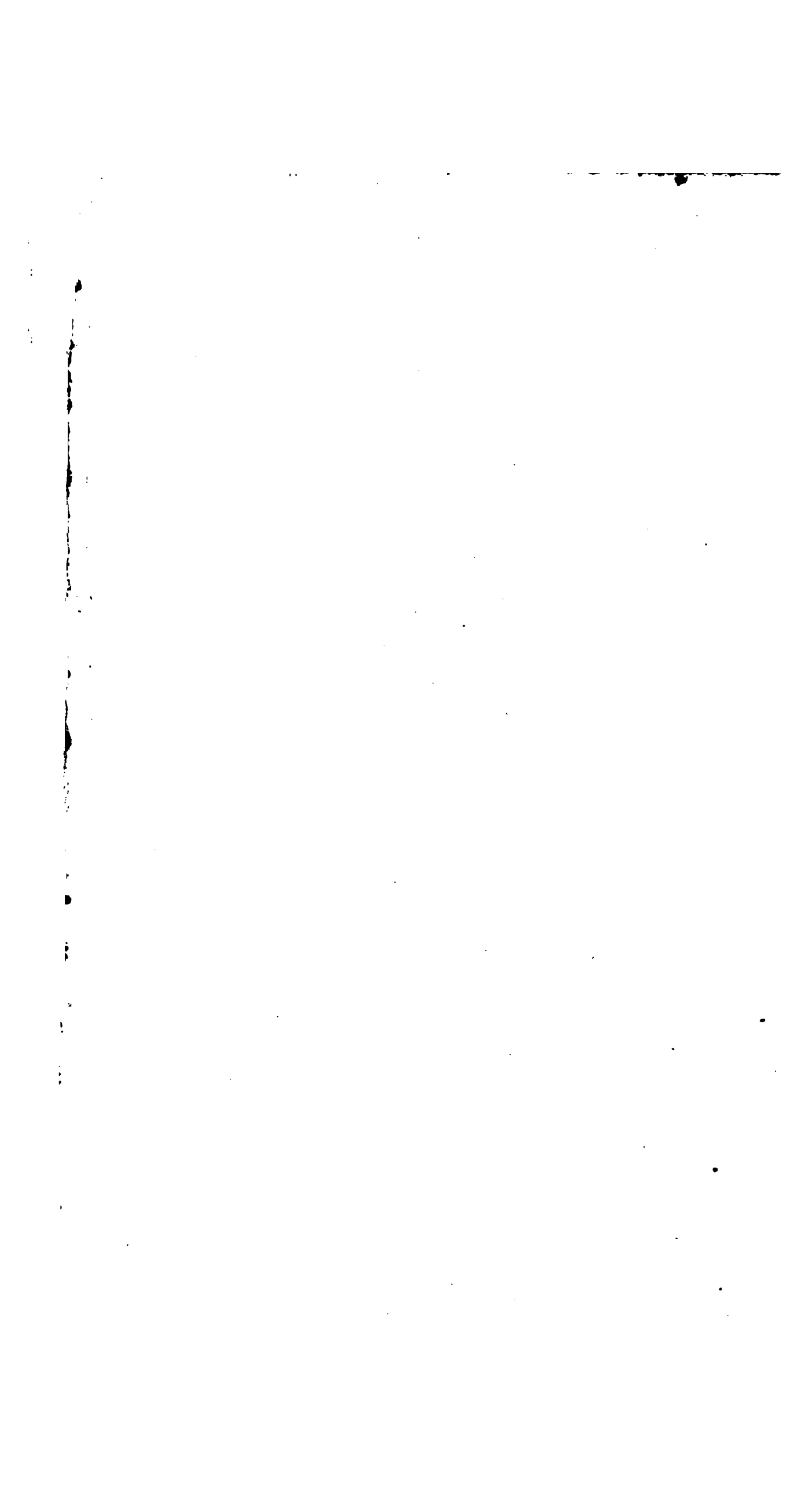


Chambre humide. Fig. 13.

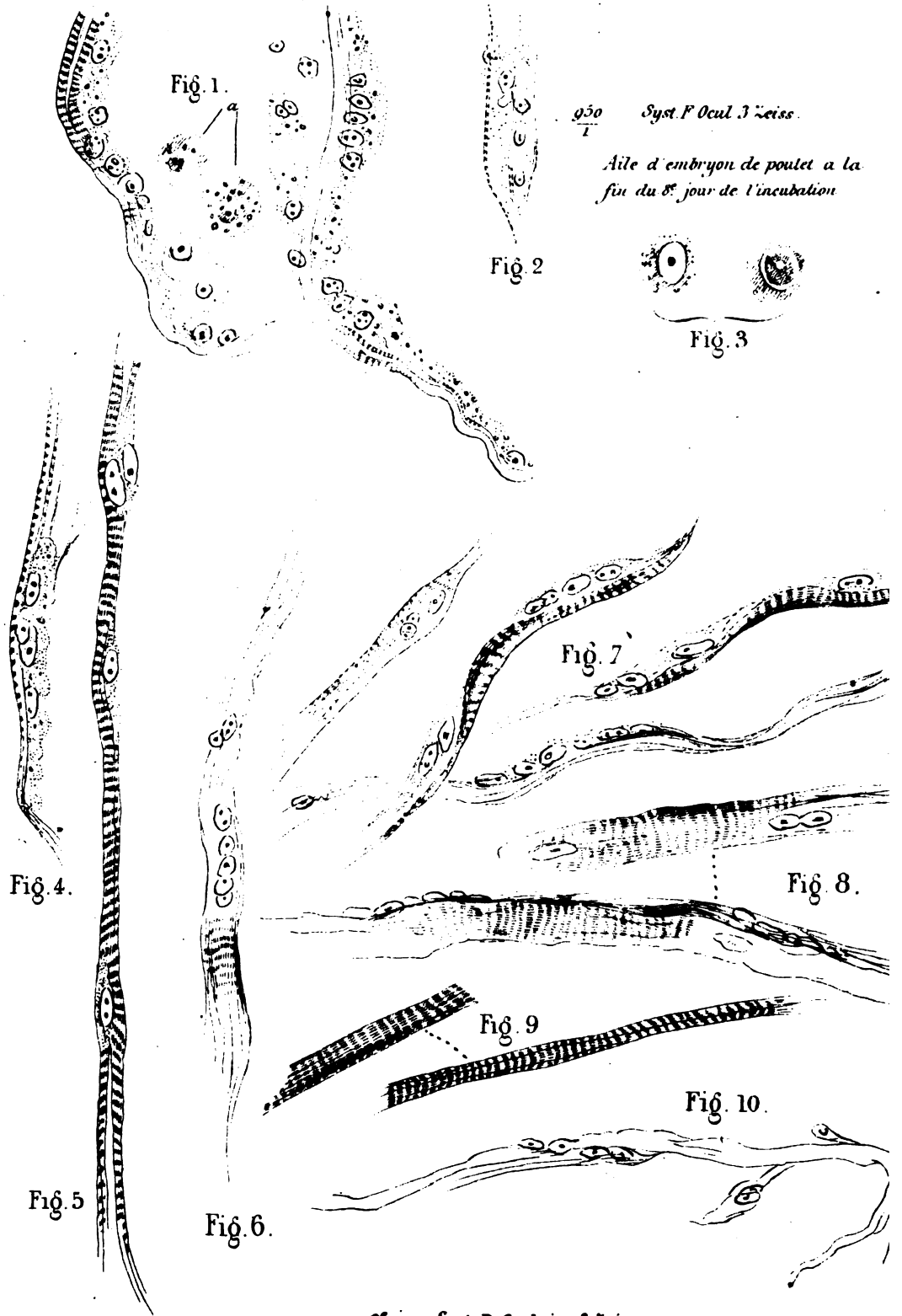


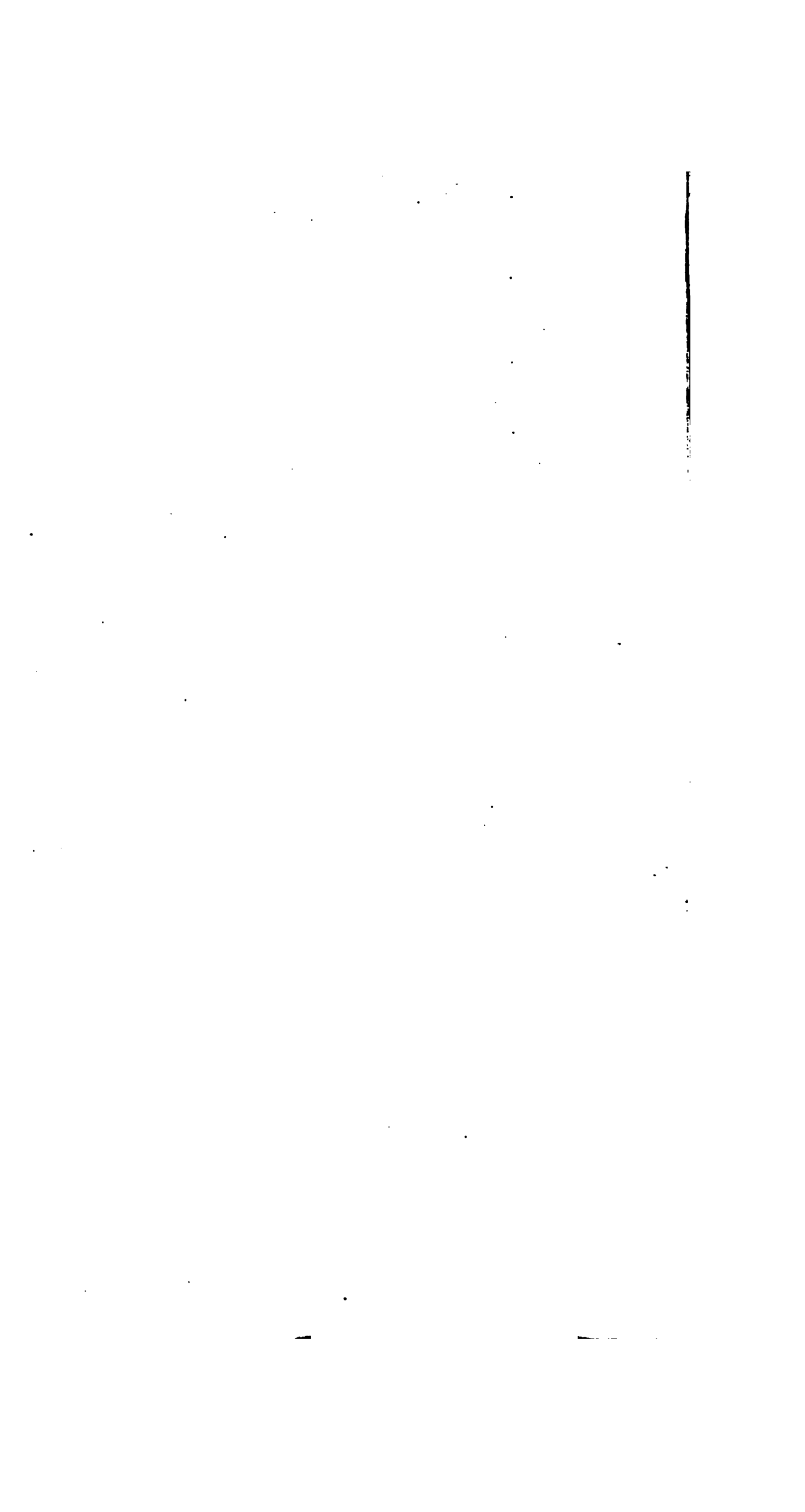
*Diptère (Eristalis tenax)
Cuisse.*

Fig. 12



Développement des muscles des extrémités chez le Poulet.





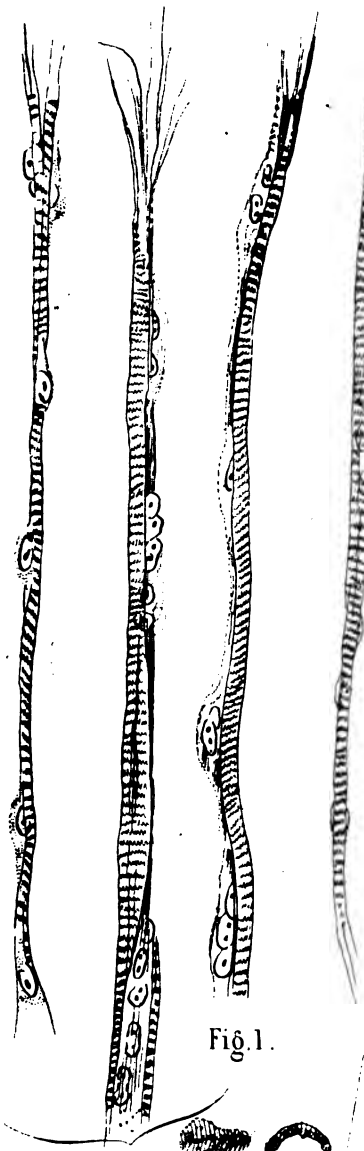


Fig. 1.

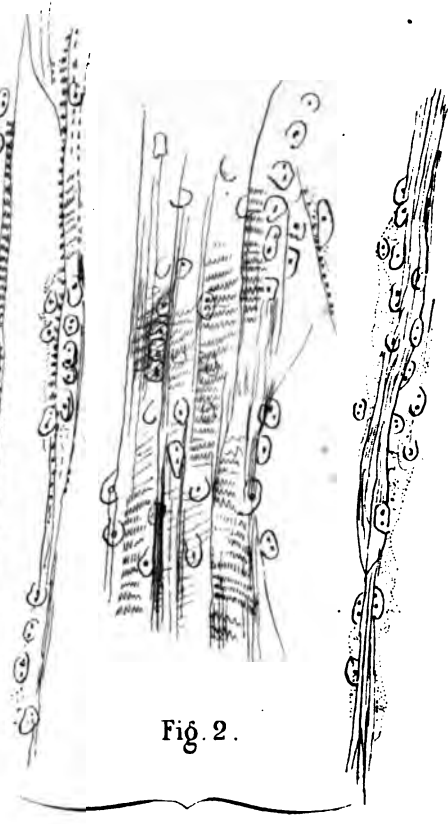


Fig. 2.

Commencement du 12^e jour

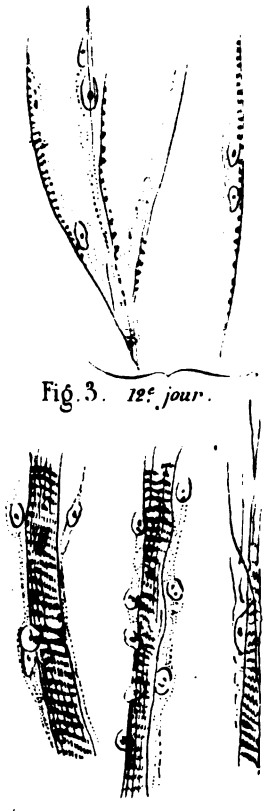


Fig. 3. 12^e jour.

Fig. 4. 12^e jour

Developpement des muscles du coeur chez le Poulet.



10^e jour de l'incubation.

Fig. 6.

12^e jour

Fig. 5.

12^e jour

muscles de la cuisse

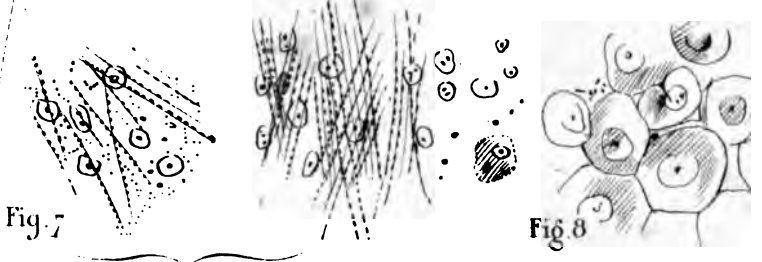


Fig. 7

Fin du 4^e jour

Fig. 8

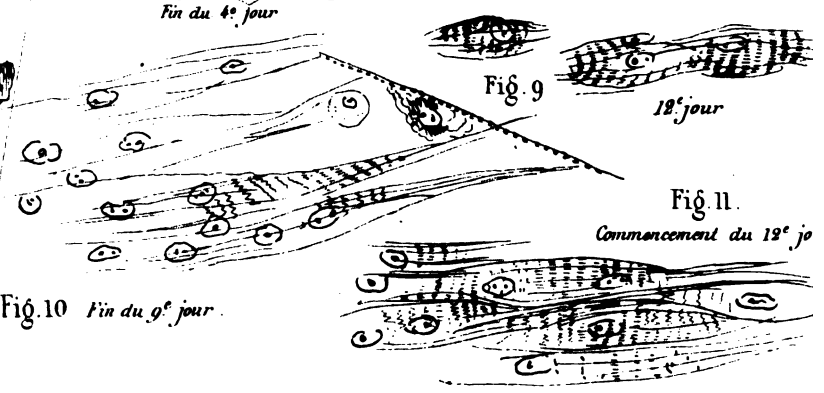


Fig. 9

12^e jour

Fig. 10 Fin du 9^e jour.

Fig. 11.

Commencement du 13^e jour

Objectifs D et F de Zeiss Oculaires 2 et 3

