



100









FACULDADE DE MEDICINA  
DE SÃO PAULO  
LABORATORIO DE ANATOMIA  
*Collecção Vol.  
n° 5 Fetting*



LECONS

SUR

# LA PHYSIOLOGIE

ET

## L'ANATOMIE COMPARÉE

### DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

---

PARIS. — IMPRIMERIE E. MARTINET, RUE MIGNON, 2.

---

LEÇONS  
SUR  
LA PHYSIOLOGIE  
L'ANATOMIE COMPARÉE  
DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

FAITES A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

PAR

× **H. MILNE EDWARDS**, 4

C<sup>m</sup>.L.H.; C<sup>m</sup>.R.; C.O.M.P.; C.L.N.; C.E.P.; C.G.

Doyen de la Faculté des sciences de Paris, Professeur honoraire au Muséum;

Membre de l'Institut (Académie des sciences);  
des Sociétés royales de Londres et d'Édimbourg; des Académies de Stockholm,  
de Saint-Petersbourg, de Berlin, de Königsberg, de Copenhague, d'Amsterdam, de Bruxelles,  
de Vienne, de Hongrie, de Bavière, de Turin, de Bologne et de Naples;  
de la Société des Curieux de la nature de l'Allemagne;  
de la Société hollandaise des sciences; de l'Académie Américaine;

De la Société des Naturalistes de Moscou;  
des Sociétés des sciences d'Upsal, de Göttingue, de Munich, de Göteborg,  
de Liège, de Somerset, de Montréal, de l'île Maurice; des Sociétés Linnéenne et Zoologique de Londres;  
des Académies des sciences naturelles de Philadelphie et de San-Francisco;  
du Lycéum de New-York;  
des Sociétés Entomologiques de France et de Londres; des Sociétés Anthropologiques de Paris  
et de Londres; des Sociétés Ethnologiques d'Angleterre et d'Amérique;  
de l'Institut historique du Brésil;

De l'Académie de Médecine de Paris;  
des Sociétés médico-chirurgicale de Londres, médicales d'Édimbourg, de Suède et de Bruges;  
de la Société des Pharmaciens de l'Allemagne septentrionale;

Des Sociétés d'Agriculture de France, de New-York, d'Albany, etc.

TOME TREIZIÈME

FONCTIONS DE RELATION (suite)

Actions nerveuses excito-motrices; — Animaux électriques;

Fonctions mentales.

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

BOULEVARD SAINT-GERMAIN, EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

1878-1879





LEÇONS  
SUR  
LA PHYSIOLOGIE  
ET  
L'ANATOMIE COMPARÉE  
DE L'HOMME ET DES ANIMAUX



---

CENT VINGT ET UNIÈME LEÇON

ACTIONS NERVEUSES EXCITO-MOTRICES. — Considérations générales sur les fonctions excito-motrices. — Mouvements autochthones et mouvements induits. — Classification de ces derniers en mouvements volontaires, mouvements automatiques, etc. — Circonstances qui influent sur le développement de la névrité ou force nerveuse. — Rôle des nerfs rachidiens dans la production des mouvements induits. — Fonctions excito-motrices des racines antérieures des nerfs rachidiens. — Détermination des nerfs excito-moteurs céphaliques. — Propriétés des nerfs des Animaux invertébrés. — Fonctions spéciales du cylindre-axe, etc. — Foyers trophiques. — Atrophie et régénération des fibres nerveuses coupées. — Direction suivant laquelle la névrité se propage dans ces nerfs. — Expériences sur leur soudure bout à bout. — Mode de transmission de la force nerveuse dans ces conducteurs. — Hypothèses relatives aux courants nerveux. — Vitesse de propagation de l'action excito-motrice.

§ 1 — Les principales fonctions du système nerveux ou des instruments physiologiques qui en tiennent lieu chez les Animaux les plus inférieurs sont de trois sortes : les fonctions sensitives, les fonctions excito-motrices et les fonctions mentales.

Considérations  
préliminaires.

Nous avons déjà étudié la sensibilité, considérée sous le rapport de ses agents et de ses modes de manifestation ; aujourd'hui, en nous plaçant au même point de vue, nous étudierons la puissance excito-motrice, c'est-à-dire la force vitale qui met en jeu les organes du mouvement.

Nous avons vu dans une autre partie de ce cours que presque tous les mouvements propres des Êtres animés résultent d'un rapprochement temporaire de deux parties vivantes qui reprennent ensuite leur position primitive. Ces deux points se comportent comme si, momentanément, ils étaient attirés l'un vers l'autre par une force invisible, puis abandonnés à eux-mêmes, et l'aptitude à faire varier ainsi la distance qui les sépare constitue la faculté désignée sous le nom de *contractilité* (1).

Chez les Animaux les plus inférieurs elle paraît appartenir en commun à toutes les molécules organisées et douées de vie ; mais elle est alors faible et lente à s'exercer. La matière vivante connue sous le nom de *sarcodé* nous offre le spectacle de ce phénomène obscur, et les mouvements plus vifs effectués par les cils vibratiles se présentent avec des caractères analogues (2) ; mais, lorsque la contractilité acquiert plus de puissance, elle devient la propriété d'un tissu spécial, le tissu musculaire, qui est constitué par des fibres susceptibles de se raccourcir rapidement ou de se relâcher de même et d'exercer ainsi des tractions ou des pressions sur les parties de l'économie avec lesquelles elles sont en connexion (3). Or certaines fibres musculaires, de même que le tissu contractile et en apparence homogène du corps de divers Animaux inférieurs, des Planaires par exemple, sont aptes à effectuer, dans la position relative de leurs molécules constitutives, des changements de cet ordre sans

(1) Voy. t. X, p. 462 et suiv.

(2) Voy. t. X, p. 442.

(3) Voy. tome X, page 446 et suivantes.

y être sollicitées par aucune puissance étrangère appréciable, tandis qu'ailleurs nous voyons un degré de plus dans la division du travail physiologique accompli par l'appareil moteur : la motilité, ou aptitude à effectuer une contraction devient distincte de la faculté de provoquer ou de déterminer l'exercice de la faculté de contraction, et celle-ci ne se manifeste que sous l'influence d'un stimulant de provenance étrangère, qui peut être un *irritant* ou agent physique tel que l'électricité, ou un *stimulant vital* développé en dehors du muscle et fourni par le système nerveux (1).

Il y a donc chez les Êtres animés deux sortes de mouvements musculaires, que je distinguerai sous les noms de *mouvements autochthones* (2) et de *mouvements induits*, parce que les premiers sont dus essentiellement au travail accompli par un agent qui est à la fois le générateur de la force mo-

Mou-  
vements  
auto-  
chthones et  
mou-  
vements  
induits.

(1) Afin d'éviter les périphrases, tout en mettant dans le langage physiologique la précision nécessaire pour l'analyse des phénomènes nerveux, j'emploie d'une manière générale le mot *excitant* pour désigner tous les agents qui sont aptes à activer le travail vital dont résulte la manifestation d'une force nerveuse, et j'applique l'expression *stimulant physiologique*, ou même, par abréviation, *stimulant*, aux excitants qui ont pour source un phénomène biologique du même ordre, c'est-à-dire une manifestation de la névrité et qui activent ou développent le travail producteur de la motricité, tandis que je fais usage du mot *irritant* pour désigner les agents de nature différente, soit mécaniques, thermiques, électriques ou chimiques. En restreignant de la sorte l'acception de cette dernière expression, le mot *irritabilité* signi-

fie l'aptitude à provoquer le développement d'une force excito-motrice sous l'influence d'un excitant dont l'origine n'est pas le travail vital accompli par le système nerveux ou par d'autres agents vivants.

(2) Cette expression, employée dans le sens que je lui donne ici, est, je n'en disconviens pas, fort critiquable : car tout mouvement musculaire a sa source dans les fibres charnues qui le produisent, et aucun de ces mouvements n'est complètement indépendant de l'influence du système nerveux. Mais, faute d'un mot meilleur, j'ai cru pouvoir m'en servir pour désigner les mouvements qui, d'ordinaire, sont une conséquence du seul fait du développement de la motilité, quand cette force atteint un certain degré de puissance, et qui ne dépendent pas de l'action exercée sur elle par une force étrangère qui la met en jeu, ainsi que cela a lieu pour les

trice et le dispensateur, l'utilisateur de cette force, tandis que les seconds dépendent de deux agents distincts, dont l'un, le tissu musculaire, alimenté par le fluide nourricier, produit la puissance; l'autre, dont la nature est très-différente, met cette force en liberté, la rend active et en règle la dépense. Ce dernier pouvoir physiologique est développé par le système nerveux et constitue le stimulant vital qui est désigné sous les noms de *motricité* ou de *force excito-motrice*.

Les battements du cœur, dont l'étude nous a occupés dans une des premières leçons de ce cours, sont des mouvements autochthones; car, pour les exécuter, cet organe, placé dans les conditions nécessaires à l'entretien de la vie, se suffit à lui-même et peut continuer à battre après avoir été séparé du reste du corps (1). Chez les Insectes il y a même des muscles qui paraissent manquer complètement de nerfs et dont les moindres fragments continuent pendant fort longtemps à se contracter d'une manière rythmique après avoir été détachés de l'organe dont ils faisaient partie (2). Les mouvements produits par le jeu des muscles de l'appareil de la locomotion sont au contraire des mouvements induits, car, dans l'état normal de l'économie animale, la motilité ou puissance motrice produite par le travail phy-

mouvements induits, c'est-à-dire provoqués normalement par un stimulant physiologique étranger au muscle, tel que la force nerveuse excito-motrice mise en action par la volonté, par des sensations ou par d'autres influences plus ou moins analogues.

(1) Voy. tome IV, pages 141 et suivantes.

(2) Ce fait a été constaté par

M. Faivre chez les Dytiques. Des fragments extrêmement petits de la tunique musculaire du vaisseau dorsal de ces insectes peuvent continuer à se contracter de la sorte pendant plus de trois quarts d'heure; examinés sous un microscope dont le pouvoir amplifiant était de 500, ils ne montraient aucun indice de l'existence de nerfs dans leur substance (a).

(a) Faivre, *Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez le Dytique* (*Ann. des sciences nat.*, 1862, série 4, t. XVII, p. 358).



siologique dont ces muscles sont le siège s'y accumule et y reste à l'état latent jusqu'à ce qu'une autre force étrangère à ces organes vienne la mettre en jeu. La puissance stimulante qui détermine cet effet peut être un agent mécanique ou chimique (1), un agent physique tel que l'électricité (2), un changement brusque de température (3), ou la névrité, c'est-à-dire une force vitale développée par le système

(1) Le mode d'action des irritants chimiques a été étudié avec beaucoup de soin par M. Eckhard, par M. Kühne et par plusieurs autres expérimentateurs (a). Cette action est en général plus marquée de la part des substances acides que de la part des bases; elle résulte tantôt de la désorganisation d'un point du tissu nerveux, comme lors de l'application d'un caustique, tantôt de la soustraction d'une partie de l'eau contenue dans la substance de ce tissu et nécessaire à son fonctionnement normal. Ainsi le sel marin, qui est un irritant énergique, met en jeu la puissance excito-motrice en enlevant au nerf une partie de son eau; car, en rendant au tissu de cet organe une certaine quantité de ce liquide, on peut faire cesser les contractions musculaires provoquées de la sorte (b). L'influence de l'eau interstitiale sur l'excitabilité des nerfs est mise

également en évidence par les effets de l'évaporation de ce liquide lorsque ces organes sont exposés à l'air.

Ainsi, le fait seul de la dessiccation d'un nerf suffit pour le rendre inexcitable; il est susceptible de retrouver ses propriétés physiologiques lorsque par l'imbibition il a repris la quantité d'eau nécessaire à l'exercice de ses fonctions (c).

(2) Voy. t. X, p. 465 et suivantes. On trouve dans l'un des ouvrages de M. Cl. Bernard beaucoup de détails relativement au mode d'emploi de l'électricité comme stimulant dans les expériences sur les nerfs (d).

(3) L'influence de la réfrigération sur l'excitabilité des nerfs de l'Homme a été étudiée attentivement par Waller et par quelques autres physiologistes (e). Au sujet de l'influence de la chaleur sur cette propriété nerveuse, je citerai particulièrement les recherches expérimentales de

(a) Eckhard, *Die chemische Reizung der motorischen Froschnerven* (*Zeitschrift für ration. Medicin*, 1851, t. I, p. 303).

— Kühne, *Sur l'irritation chimique des nerfs et des muscles* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1859, t. XLVIII, p. 406 et 476).

— Buchner, *Zur Nervenreizung* (*Zeitschrift für Biologie*, t. X, p. 37).

(b) Cl. Bernard, *Leçons sur les propriétés des tissus vivants*, 1860, p. 269.

(c) Harless, *Ueber Nerven* (*Henle et Meissner's Bericht*, 1859, p. 444).

— Cl. Bernard, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, 1858, t. I, p. 187.

(d) Cl. Bernard, *Leçons sur le système nerveux*, t. I, p. 142 et suiv.

(e) Waller, *On the sensory, motory and vaso-motory symptoms resulting from the refrigeration of the ulnar Nerve* (*Proceed. Roy. Soc. of London*, 1861, t. XI, p. 436).

— Weir Mitchell, *Les lésions des nerfs*, p. 55.

nerveux. Ici nous n'avons pas à nous occuper de ce que l'on pourrait appeler les excitants accidentels de la contractilité musculaire : nous les avons passés en revue dans une autre partie de ce cours et il me suffira d'ajouter que toute lésion ou autre changement dans l'état moléculaire du tissu nerveux a ordinairement pour effet d'augmenter en premier lieu l'excitabilité de la partie affectée, puis d'affaiblir cette propriété, ou même d'en déterminer l'extinction, soit temporaire seulement, soit permanente (1). Mais il nous faut étudier attentivement le stimulant physiologique de l'action musculaire, ou, en d'autres mots, la force nerveuse excito-motrice.

Force  
excito-  
motrice

§ 2. — L'exercice de ce pouvoir provocateur de la contraction musculaire, de même que toutes les autres manifestations de la *névrité* ou force déployée par le système nerveux est subordonnée à certaines conditions biologiques. Elle est dépendante de ce que l'on peut appeler la vie locale des organites qui en sont le siège (2) et elle y est subordonnée

M. Rosenthal, de M. Schelske et de M. Afanasiëff (a).

(1) L'ammoniaque fait exception à la règle ordinaire relative au mode d'action des agents destructeurs ou simplement modificateurs du tissu nerveux : cet alcali détermine directement la mort de la partie sans en exalter préalablement l'excitabilité. Cela dépend probablement de la grande rapidité de son action désorganisatrice (b).

(2) L'excitabilité des nerfs persiste pendant un temps plus ou moins long après l'extinction de la vie générale de l'Animal. Chez les Batraciens par exemple, la propriété excito-motrice, soit de ces organes, soit de la moelle épinière, peut être mise en jeu par l'électricité plusieurs heures après la mort apparente de l'individu ; mais elle s'éteint plus rapidement que la contractibilité musculaire (c).

(a) Rosenthal, voy. Afanasiëff, *Op. cit.*

— Schelske, *Ueber die Veränderungen der Erregbarkeit der Nerven durch die Wärme*, 1860.

— Afanasiëff, *Untersuchungen über den Einfluss der Wärme und der Kälte auf die Reizbarkeit der motorischen Froschnerven* (*Archiv für Anatomie und Physiol.*, 1865, p. 691).

(b) Hermann, *Eléments de physiologie*, p. 314.

(c) Faivre, *Recherches sur les modifications qu'éprouvent après la mort chez la Grenouille les propriétés des nerfs, etc.* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1860, T.I. p. 673).

à un certain mode d'arrangement moléculaire de la substance constitutive du tissu nerveux, car la désorganisation de ce tissu l'arrête dans la partie altérée de la sorte soit mécaniquement ou chimiquement, soit pathologiquement, et elle est liée d'une manière non moins intime à l'accomplissement du travail nutritif dont ce tissu est le siège. Ainsi elle s'éteint là où le fluide nourricier cesse d'arriver (2)

(2) Des expériences relatives aux conséquences de l'interruption du passage du sang dans l'aorte abdominale chez les Lapins, faites par Stenon, médecin danois du XVII<sup>e</sup> siècle, prouvent que la suspension de la circulation dans les membres postérieurs y détermine la paralysie musculaire, et Valli constata, vers la fin du siècle dernier, que la ligature de l'artère nourricière de la patte, rend plus ou moins promptement le nerf correspondant indifférent à l'excitation électrique (a).

Les effets locaux de l'interruption de la circulation dans une partie circonscrite du système nerveux ont été très-bien mis en évidence par des expériences de Flourens, qui en injectant dans telle ou telle artère des poudres très-fines (la poudre de lycopode par exemple) détermina l'obstruction des capillaires dans la partie où ces vaisseaux se ramifient (b). Ces expériences ont été

répétées par plusieurs physiologistes, et M. Vulpian a bien expliqué la signification des faits constatés de de la sorte (c).

Comme contre-épreuve de cette expérience, je citerai les faits suivants, dont la constatation est due à M. Brown-Sequard. Lorsque chez un Mammifère la circulation est interrompue dans un membre dont le nerf a été divisé, les propriétés vitales du tronçon inférieur de ce nerf disparaissent avant que la contractilité musculaire ne se soit éteinte; mais on peut les rétablir même après une demi-heure de mort apparente, en rétablissant le cours du sang (d). Il est également à noter que l'interruption du cours du sang dans une partie de l'organisme n'exerce pas la même influence paralysante sur les fibres nerveuses sensibles et qu'elle cause parfois dans les parties où celles-ci se distribuent des douleurs extrêmement vives.

(a) Valli, *Leçons sur l'électricité animale*, 1792.

(b) Flourens, *Note touchant l'action de diverses substances injectées dans les artères* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1847, t. XXIV, p. 907). — Nouvelle note (*Op. cit.*, 1849, t. XXIX, p. 40).

(c) Vulpian, *Sur la durée de la persistance des propriétés des muscles, des nerfs et de la moelle épinière, après l'interruption du cours du sang dans ces organes* (*Gaz. hebdom. de méd.*, 1861, p. 411 et suiv.).

— Panum, *Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie der Embolie, Transfusion und Blut Menge* (*Vierordt's Archiv*, 1864).

— Feltz, *Étude critique et expérimentale sur les embolies capillaires*, 1868, p. 106 et suiv.

(d) Brown-Sequard, *Experimental Researches*, p. 3.

et elle disparaît de même dans les parties où ce fluide ne possède plus ses propriétés vivifiantes, soit par suite du manque d'oxygène ou de la présence de certaines matières toxiques, soit par toute autre cause. Diverses expériences de M. Brown-Sequard dont j'ai eu l'occasion de parler dans une des premières leçons de ce cours (1) mettent très-bien en évidence la grande importance du rôle du sang dans le fonctionnement du système nerveux et, comme preuve de la nécessité de l'action du sang vermeil, c'est-à-dire du sang chargé d'oxygène, sur la substance nerveuse pour l'entretien de l'activité physiologique de celle-ci, je rappellerai également les expériences de Bichat sur les effets différents de la circulation du sang veineux ou du sang artériel dans l'encéphale des Mammifères (2). Il me serait facile de citer un grand nombre d'autres faits également propres à prouver que le développement de toute force nerveuse est intimement lié à l'accomplissement des phénomènes de la combustion physiologique dont le tissu nerveux est le siège (3) ;

(1) Voy. t. I, p. 323.

(2) Voy. t. I, p. 361.

(3) Ainsi, l'activité fonctionnelle des nerfs est accompagnée d'un dégagement de chaleur. M. Helmholtz a cherché inutilement à s'en assurer (a). Mais d'autres expérimentateurs sont parvenus à le constater, notamment M. Oehl, M. Valentin et M. Schiff (b). Ce dernier physiologiste, avec une petite pile thermo-électrique et en prenant certaines précautions

pour éviter les causes d'erreur dues au refroidissement cadavérique, a observé une augmentation de température dans les nerfs de divers Mammifères, chaque fois qu'il excitait ces organes, soit mécaniquement, soit à l'aide de courants interrompus ou de courants induits. Ce changement de température se manifeste dans toute la longueur du nerf irrité.

Le développement de la motricité paraît être également accompagné

(a) Helmholtz, *Ueber die Wärme-entwicklung bei der Muskelaction* (Müller's Archiv, 1848, p. 144).

(b) Valentin, *Ueber Wärmeentwicklung während der Nerventätigkeit* (Arch. für Pathol. Anat., 1863, t. XXVIII, p. 1).

— Oehl, *De l'augmentation de la température des nerfs au moment où ils sont excités* (Gaz. méd., 1866, p. 225).

— Schiff, *Recherches sur l'échauffement des nerfs et des centres nerveux à la suite des irritations sensorielles et sensitives* (Arch. de physiol., 1869, t. II, p. 157).

mais en ce moment il me semble inutile d'insister davantage sur cette vérité, qui deviendra de plus en plus manifeste à mesure que nous avancerons dans l'étude du travail accompli par chacune des parties constitutives du système nerveux.

La quantité de névrité ou, en d'autres termes, la grandeur de la puissance nerveuse développée dans l'organisme de l'Être vivant dépend de plusieurs circonstances, parmi lesquelles je signalerai en premier lieu la masse de l'appareil producteur de cette force spéciale. Chacune des molécules constitutives du tissu nerveux semble être apte à faire, dans les conditions ordinaires, une certaine quantité de travail et la multiplicité de ces molécules augmente dans une certaine proportion la somme des produits de ce genre particulier d'activité physiologique ; de sorte que, toutes choses supposées égales d'ailleurs, la somme de force développée dans cet appareil sera d'autant plus élevée que celui-ci sera plus volumineux. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer entre eux, sous ce double rapport, les Animaux inférieurs et les Animaux de plus en plus parfaits. Chez les premiers le système nerveux est plus ou moins rudimentaire et les facultés dont cet appareil est l'agent sont faibles et obscures,

de changements chimiques, soit dans la substance nerveuse elle-même, soit dans les matières en dissolution ou en suspension, dans les liquides dont ce tissu est imprégné. Ainsi M. Liebreich a trouvé que les matières azotées ou phosphorées, auxquelles il donne le nom de *protagon*, sont consommées plus rapidement dans le tissu des nerfs en activité que

dans le nerf qui est en repos (*a*). Je dois ajouter cependant que M. Hermann, dont les observations corroborent les résultats généraux dont je viens de parler, n'est arrivé qu'à des résultats négatifs en cherchant à constater une consommation d'oxygène ou une production d'acide carbonique dans ces circonstances (*b*).

(*a*) O. Liebreich, *Ueber die chemische Beschaffenheit der Gehirnssubstanz* (Ann. d. Chem. und Pharm., 1865, t. CXXXIV. p. 29).

(*b*) Hermann, *Ueber die Stoffwechsel der Muskeln*, 1867. — *Éléments de physiologie*, p. 306.

tandis que chez les espèces de mieux en mieux douées, quant à l'ensemble de ces mêmes facultés, l'anatomie nous apprend que l'importance matérielle du système nerveux grandit de plus en plus (1).

Mais un même nombre de molécules nerveuses peut, en un temps donné, effectuer peu ou beaucoup de travail ; les inégalités que l'on constate dans leur puissance productive de force physiologique, dépendent en partie de leur nature propre (2), en partie des conditions dans lesquelles leur activité s'exerce. Ainsi, tout ce qui ralentit la combustion vitale dans la substance nerveuse tend à affaiblir les propriétés dynamiques de ce tissu : chez les diverses espèces animales

(1) Voy. t. XI, p. 149 et suiv.

(2) Ainsi le degré d'excitabilité peut varier dans les diverses parties d'un même nerf (a), et M. Budge a trouvé que même en certains points, qu'il appelle des nœuds, cette propriété fait presque entièrement défaut (b). C'est à leur extrémité centrale que les fibres motrices des nerfs sciatiques sont le plus excitables. Des différences analogues ont été constatées dans le degré de sensibilité d'un même nerf (c), et il me paraît probable que ces inégalités locales dans le degré d'excitabilité de ces divers conducteurs dépendent en majeure partie de deux choses, savoir : 1° de l'épaisseur plus ou moins grande de leurs tuniques membraneuses ; 2° de leur degré de vascularité et de la quantité de liquides conducteurs contenus dans leur substance. Nous

savons d'ailleurs que les vaisseaux sanguins capillaires situés entre les fibres élémentaires des nerfs sont beaucoup plus nombreux qu'on ne le supposait jadis (d).

D'autres différences relatives au mode d'action des stimulants sur les nerfs me paraissent devoir être attribuées au névrilème ou enveloppe membraneuse de ces conducteurs plutôt qu'aux propriétés de leur substance constitutive essentielle.

Comme exemple de particularités de cet ordre, je citerai un fait signalé par M. Vulpian : certains agents chimiques, qui sont des stimulants pour les nerfs de la plupart des animaux, ne produisent pas d'effets excitants sur les nerfs du Colimaçon, dont cependant l'excitabilité peut être mise en évidence par les irritants mécaniques et physiques (e).

(a) Brown-Sequard, *Experimental Researches applied to Physiol. and Pathol.*, p. 99.

(b) Budge, *Lehrbuch der Physiologie*, p. 668.

(c) Valleix, *Traité des névralgies*.

(d) G. Pouchet, *Note sur la vascularité des faisceaux primitifs des nerfs périphériques* (*Journ. d'anat.* de Robin, 1867, t. IV, p. 438).

(e) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 759.

aussi bien que chez un même individu, on constate toujours une relation intime entre la grandeur de la puissance nerveuse et la grandeur de la puissance respiratoire. Les variations de température compatibles avec le maintien de la vie produisent des effets analogues sur ces deux ordres de phénomènes ; le froid, comme nous l'avons dit précédemment (1), ralentit la combustion physiologique et détermine en même temps l'engourdissement des agents nerveux ; nous en avons vu des exemples remarquables chez les Mammifères hibernants (2), ainsi que chez les Batraciens et beaucoup d'autres Animaux inférieurs et, nous avons constaté que des effets analogues se produisent chez l'Homme. Enfin j'aurai bientôt l'occasion de montrer que le froid exerce sur les diverses parties du système nerveux la même influence que sur l'ensemble de l'économie animale (3).

Dans un grand nombre d'autres circonstances il est également évident que l'activité nerveuse est intimement liée à l'activité de l'irrigation nutritive dans le tissu vivant où cette activité se manifeste. Ainsi, non-seulement l'arrêt local de la circulation met arrêt à toute action nerveuse dans la partie ainsi privée de sang nouveau (4), mais lorsque, par suite de la dilatation des vaisseaux capillaires d'une portion de l'organisme ou de l'accélération du courant circulatoire, la quantité de sang qui traverse une partie du système nerveux augmente, ce changement est accompagné d'une exaltation des propriétés vitales dont cette partie est douée.

(1) Voy. t. II, p. 542.

(2) Voy. t. II, p. 519.

(3) L'action locale du froid peut déterminer des paralysies partielles.

(4) Ainsi lorsque par l'effet d'une basse température l'activité vitale

est très-réduite chez les Batraciens, l'excitabilité des nerfs, comme je l'ai déjà dit, persiste pendant très longtemps ; mais lorsque la température est élevée, elle s'éteint chez ces Animaux presque aussi rapidement que chez les Mammifères (a).

(a) Cl. Bernard, *Leçons sur le système nerveux*, 1858, t. I, p. 137.

L'état morbide connu sous le nom d'inflammation et caractérisé par le gonflement, la rougeur, une certaine augmentation de la chaleur locale et un degré de sensibilité insolite, nous en offre un exemple ; parfois même des parties, qui dans l'état normal sont insensibles, deviennent d'une sensibilité exquise lorsque la circulation capillaire y acquiert un certain degré d'activité. Enfin dans les parties de l'organisme où la névrité se manifeste sous la forme d'une force excito-motrice, les stimulants qui provoquent le développement de cette puissance déterminent en même temps une accélération du travail irrigatoire chez les Animaux supérieurs où les variations dans l'état de la circulation locale sont faciles à distinguer. Ces changements et les changements dans le développement de la névrité paraissent être corrélatifs ; à ce sujet, je rappellerai ce que j'ai dit précédemment du peu de sensibilité chez les Insectes, où le mouvement du fluide nourricier dans la substance nerveuse est aussi d'une lenteur extrême à raison de l'absence de vaisseaux sanguins et de l'imperfection des organes moteurs de ce liquide (1). Enfin il est également à noter que l'effet utile produit par un stimulant quelconque du travail nerveux ne dépend pas seulement de son intensité absolue mais aussi de la rapidité de son action (2) et de sa grandeur relative à celle d'autres excitants qui agissent en même temps, soit sur

(1) Voy. t. XI, p. 401.

(2) Les effets produits par un stimulant de puissance donnée varient beaucoup avec l'état d'excitation plus ou moins grande de la substance nerveuse au moment de son action ; ils sont d'autant plus grands que le contraste entre l'état antérieur du nerf et son état acquis est plus marqué. Aussi une excitation qui augmente graduellement

et très -lentement produit beaucoup moins d'effet qu'une excitation plus faible, mais dont l'action est brusque. Nous reviendrons sur ces faits lorsque nous étudierons les effets de l'accoutumance et ici je me bornerai à en citer quelques exemples.

M. du Bois-Reymond a trouvé que si l'on fait passer un courant électrique très-faible dans un nerf, on peut, en augmentant lentement la



la partie soumise à son influence, soit sur d'autres parties du système nerveux en relation avec celle-ci (4). Pour le moment je n'insisterai pas davantage sur les considérations de cet ordre; mais, en poursuivant l'étude des actions nerveuses qui se manifestent sous la forme d'excitations motrices, j'aurai souvent à y revenir.

En résumé, le développement de la force nerveuse, quel que soit le caractère particulier ou mode de manifestation de cette puissance vitale, semble être une conséquence du travail nutritif dont le tissu nerveux est le siège, et j'ajouterai que ce développement paraît s'effectuer d'une manière continue quoique avec divers degrés d'intensité dans chaque *névrite* ou élément organisé du système nerveux. Mais la force ainsi produite peut s'accumuler dans l'appareil qui l'engendre ou se répandre au dehors suivant les circonstances qui influent sur ce producteur. Cette genèse dynamique est proportionnée, d'un côté, à la puissance de la machine constituée par la névrite, de l'autre, à la quantité et à la puissance nutritive ou comburante des matières qui en alimentent le travail et qui consistent principalement, d'une part, en combustibles organiques et, d'autre part, en oxygène libre ou faiblement

force de ce courant, arriver à détruire ce nerf sans qu'il y ait de réaction musculaire. Des résultats analogues ont été obtenus par plusieurs autres physiologistes (a).

(1) Ainsi un stimulant mécanique, chimique, électrique ou nerveux, dont la puissance est égale à 10, peut produire sur l'innervation beaucoup d'effet s'il agit seul ou en même temps qu'un autre excitant dont la

puissance n'est égale qu'à 1 ou à 2; tandis qu'il pourra n'exercer sur la même partie du système aucune influence appréciable si celui-ci est soumis en même temps à un autre stimulant dont la puissance est égale à 50 ou à 100. Il y a là des effets de contraste dont les physiologistes, de même que les médecins, doivent tenir grand compte.

(a) Afanasieff, *Op. cit.* (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1865).

— Heinzmann, *Ueber die Wirkung sehr allmählicher Aenderungen thierischer Reize auf die Empfindungsnerven* (*Pflüger's Arch für Physiologie*, 1872, t. VI, p. 222).

— Richer, *Op. cit.*, p. 42

combiné. D'ordinaire il existe entre la production et la dépense un état d'équilibre tel, qu'une certaine quantité de force nerveuse se trouve pour ainsi dire emmagasinée dans chaque névrite et disponible pour répondre aux besoins de l'Être animé ; mais, lorsque la dépense excède la production, il en résulte un appauvrissement qui se traduit d'abord par de la faiblesse et par la sensation de la fatigue, puis par un épuisement ou incapacité d'agir (1). Le repos ou arrêt de la dépense de force nerveuse amène un résultat contraire ; la réserve dynamique se reconstitue peu à peu et la névrite redevient apte à remplir ses fonctions actives. L'épuisement arrive d'autant plus vite que l'emploi de la force nerveuse a été plus grand et plus rapide relativement à la puissance productrice de l'organe et le besoin de repos est d'autant plus impérieux que la dépense a été plus considérable. Le sommeil, comme nous le verrons bientôt, est un état des plus favorables à la reconstitution de la réserve de force nerveuse : cette réparation est accélérée par tout ce qui augmente l'activité du travail nutritif dont le tissu nerveux est le siège. Lorsque la charge ainsi produite dépasse certaines limites, il en résulte parfois une sensation particulière, très-différente de celle de la fatigue et qui correspond à un besoin d'activité. Enfin dans quelques cas la tension de la névrité emmagasinée de la sorte devient telle, que celle-ci s'échappe spontanément du réservoir qui la contient et, dans tous les cas, plus la quantité de force ainsi accumulée devient grande, plus la dépense en devient facile sous l'influence d'un stimulant.

Il est également à noter que l'excitabilité augmente temporairement dans les parties du système nerveux qui sont

(1) L'action excitante d'un courant galvanique produit promptement cet effet, ainsi que nous le verrons bien-

tôt en étudiant les propriétés des nerfs excito-moteurs.

séparées artificiellement du reste de l'appareil dont elles font naturellement partie (1).

Cet ensemble de faits a conduit quelques physiologistes à penser que le développement local de la force nerveuse est lié à la combustion également locale d'une matière organique particulière qui serait produite d'une manière continue dans la substance nerveuse vivante, par suite du travail nutritif dont ce tissu est le siège, et qui se trouverait épuisée plus ou moins rapidement lorsque son emploi dépasserait certaines limites. L'excitabilité de l'organe nerveux serait alors affaiblie et pourrait même disparaître jusqu'à ce que, par l'effet du repos, c'est-à-dire par l'arrêt de la dépense nerveuse et par suite de la continuité du travail producteur du combustible spécial, la quantité de cette matière emmagasinée dans le tissu nerveux soit redevenue suffisante pour rendre à cet appareil physiologique son excitabilité. Cette hypothèse nous permettrait de concevoir comment la fatigue et l'incapacité fonctionnelle se manifestent d'autant plus rapidement que le travail nerveux effectué est plus grand et comment le repos peut rendre à l'instrument dont la force est épuisée sa puissance première. Dans ces derniers temps un physiologiste allemand, M. Hermann, a cru pouvoir même aller plus loin dans ce genre d'explications et déterminer la manière dont la combustion serait ainsi la source de la force excito-motrice; mais, son opinion à cet égard ne reposant pas sur des bases suffisantes, je ne m'arrêterai pas

(1) Ce fait singulier a été d'abord mis en évidence par les recherches de M. Brown-Sequard sur les effets produits par la section de la moelle épinière, sujet dont nous aurons à

nous occuper dans la prochaine leçon. Pour ce qui concerne les nerfs, je renverrai aux expériences de M. H. Munk et de M. Faivre (a).

(a) Faivre, *Op. cit.* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1860, t. L, p. 673).  
— Munk, *Ueber Abhängigkeit des Absterben der Muskeln von den Lauf ihrer Nerven* (*Med. Centralzeitung*, 1860).

à en discuter ici la valeur (1), et, ces notions générales étant acquises, je passerai à l'examen du sujet principal de cette leçon, savoir : l'étude de la manière dont la force nerveuse excito-motrice est développée et s'exerce.

Diversité  
des  
stimulants  
physio-  
logiques.

§ 3. — Les principaux stimulants physiologiques qui mettent en jeu la force excito-motrice sont, comme celle-ci, des actions nerveuses ou tout au moins des phénomènes analogues qui se manifestent chez les Êtres animés dépourvus d'un système nerveux distinct (2). Mais ces stimulants diffèrent beaucoup entre eux par leur mode de production ainsi que par leurs caractères. Effectivement la cause déterminante de l'acte excito-moteur à tantôt sa source dans le système nerveux lui-même et résulte d'un travail mental, d'une pensée, d'une idée ou d'une manifestation de cette puissance intérieure que chacun sait exister en lui et que

(1) Les recherches de M. Hermann sur la composition chimique des muscles et sur les modifications que ces organes éprouvent pendant la contraction (*a*) ont conduit cet auteur à conclure que les nerfs, de même que les fibres musculaires, contiennent une substance organique azotée nommée *inogène*, qui serait analogue à l'hémoglobuline et très-décomposable, qui ne se décomposerait cependant que très-lentement dans les parties en repos et qui se transformerait au contraire très-rapidement lors de l'activité fonctionnelle de ces mêmes parties en donnant naissance à un dégagement d'électricité. Nous

reviendrons sur cette hypothèse dans une autre partie de cette leçon et ici je me bornerai à ajouter que l'inogène n'a pu être isolée.

(2) Je dis les principaux stimulants physiologiques, et non tous les stimulants physiologiques, car les produits de certaines sécrétions qui peuvent être résorbés et en circulant avec le sang arrivent en contact avec le tissu nerveux, sont aptes à en provoquer l'activité fonctionnelle : les sels biliaires par exemple (*b*), mais dilués comme ils doivent l'être ; dans ce cas, leur influence est trop faible pour être appréciable expérimentalement.

(*a*) Hermann, *Untersuchungen über das Stoffwechsel der Muskeln*, 1867. — *Muskeln und Nerven*. 1867.

— Weitzel, *Untersuchungen zur Physiol.* (der Henle und Meissner's Bericht, 1867, p. 451 et suiv.).

(*b*) Budge, *Ueber die Versuchung der Galle* (*Verhandlungen des Naturhistorischen Vereines des preussischen Rheinlands und Westphalens*, 1852, p. 608).

— Kühne, *Sur l'irritation chimique des nerfs* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1859, t. XLVIII, p. 477).

nous appelons la volonté; d'autres fois elle a son origine ailleurs, en dehors de l'appareil innervateur, et c'est sous l'influence d'une impression étrangère qu'elle prend naissance. Dans le premier cas l'Être vivant agit spontanément; dans le second cas il agit comme le ferait une machine inerte dans l'intérieur de laquelle des ressorts se détendraient et détermineraient ainsi certains mouvements, lorsque le doigt d'une personne en la maniant presserait sur telle ou telle touche en connexion avec chacun de ces organes moteurs.

Il y a donc des mouvements volontaires et des mouvements automatiques, et les impressions nerveuses centripètes qui déterminent ces derniers peuvent être à leur tour de deux sortes: des sensations, ou des excitations dont l'Être animé n'a pas conscience; mais, quoi qu'il en soit à cet égard les actions excito-motrices induites de la sorte peuvent être désignées d'une manière générale sous le nom de phénomènes *nerveux réflexes*, car ils se présentent comme s'ils étaient déterminés par une force agissant d'abord de l'extérieur à l'intérieur, puis se dirigeant en sens inverse de façon à être renvoyée sur un muscle dont elle provoquerait la contraction.

Il y a aussi des mouvements qui paraissent être déterminés directement par l'innervation sans l'intervention d'aucun stimulant, ni mental ni centripète, et qui semblent être provoqués par des décharges spontanées des névrites producteurs de la force excito-motrice lorsque celle-ci arrive à un certain degré de tension: les mouvements respiratoires, par exemple.

En poursuivant l'étude de la puissance nerveuse excito-motrice nous aurons à revenir sur l'examen du mode de production de chacune de ces espèces de mouvements. Mais, avant d'aborder cette partie de notre sujet, il faut que nous

cherchions à nous rendre compte de la manière dont cette force, quelle qu'en soit la source, arrive aux muscles.

Ces derniers organes, comme nous l'avons vu précédemment, sont en connexion directe avec des nerfs, et ceux-ci, à leur tour, sont en relation directe avec des centres nerveux tels que les ganglions et l'axe cérébro-spinal. La première question dont nous ayons à chercher la solution est donc celle-ci : Ces diverses parties du système nerveux remplissent-elles des fonctions similaires dans le travail physiologique dont résulte le développement et la distribution de la force excito-motrice, ou ont-elles chacune dans l'accomplissement de ce travail un rôle spécial ?

Conduc-  
teurs  
de la force  
excito-  
motrice.

§ 4. — Chez tous les Animaux qui sont pourvus d'un système nerveux bien développé, la contraction des muscles de l'appareil locomoteur et des autres muscles sur lesquels la volition exerce son empire est déterminée par les incitations que les nerfs leur transmettent (1). On sait depuis l'antiquité que la section d'un de ces cordons médullaires fournis par la

(1) Je dis : chez les Animaux dont le système nerveux est bien développé et non : chez tous les Animaux qui possèdent un système nerveux distinct, parce que chez certains Invertébrés inférieurs, tels que les Planaires, où ce système existe et se compose de ganglions ainsi que de nerfs (*a*), la production de mouvements réflexes et même de mouvements ayant tous les caractères de mouvements volontaires n'est pas subordonnée à l'intégrité du cordon nerveux correspondant à la partie agissante. Effectivement, Dugès a constaté que l'excitation mécanique d'un point quelconque de la surface du

corps de la Planaire lactée détermine des mouvements généraux, et que les mouvements de ce genre (progression, etc.) s'effectuent dans chacun des fragments séparés du reste du corps. Ce naturaliste ignorait l'existence d'un système nerveux chez ces Animaux et, par conséquent, il attribuait cette persistance des facultés sensitives et motrices à la présence d'une substance nerveuse qui serait répandue partout (*b*), mais on sait aujourd'hui qu'il y a près de l'extrémité antérieure du corps des ganglions d'où partent des nerfs nombreux. Or, dans les fractionnements dont je viens de parler, la plupart des frag-

(*a*) Voy. t. XI, p. 205.

(*b*) Dugès, *Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planaires* (*Ann. des sc. nat.*, 1828, 1<sup>re</sup> série, t. XV, p. 145 et suiv.).

moelle épinière ne détruit pas seulement la sensibilité dans les parties où il va se répandre, mais entraîne la paralysie subite des muscles avec lesquels il est en connexion (1); ces muscles peuvent conserver leur irritabilité; ils continuent à se contracter sous l'influence des stimulants mécaniques, électriques ou chimiques qui leur sont appliqués, mais ils n'entrent en action ni par les incitations de la volonté ni sous l'influence des effets nerveux réflexes.

Pour mettre ce fait en évidence, il suffit de faire sur un Chien, une Grenouille ou tout autre Vertébré l'expérience suivante : on met à découvert le nerf sciatique qui est le principal nerf allant de la moelle épinière aux membres postérieurs; puis on divise transversalement ce nerf, et la patte correspondante se trouve paralysée; aucun mouvement volontaire ne s'y effectue et lorsqu'en agissant sur une des parties demeurées sensibles dans le reste de l'organisme on détermine des mouvements convulsifs dans les autres parties du système musculaire, les muscles dont le nerf a été divisé de la sorte restent inertes.

La section de tout autre nerf rachidien produit dans la partie correspondante de l'organisme les mêmes effets et la paralysie des muscles est déterminée par la ligature du nerf aussi bien que par sa division (2). J'ajouterai que,

ments ne conservaient aucune relation avec la région céphalique occupée par ces centres nerveux.

(1) Galien parle des effets de cette section comme d'une chose généralement connue de son temps (a).

(2) Les effets paralysants d'une ligature ne sont pas permanents, à moins que la désorganisation de ce conducteur n'en ait été la consé-

quence; dans le cas contraire, la paralysie musculaire, de même que l'insensibilité dans les parties situées au-dessous du point lésé, se dissipe lorsque la constriction cesse. Les physiologistes attachaient une grande importance à ce fait, lorsqu'ils attribuaient les actions nerveuses au flux d'un fluide allant tantôt du cerveau vers la périphérie de l'organisme,

(a) Galien, *Des mouvements des muscles* (*Œuvres*, trad. de Daremberg, t. II, p. 342).

dans beaucoup de cas de blessures accidentelles ou d'opérations chirurgicales, les mêmes effets ont été constatés chez l'Homme : la désorganisation d'un nerf rachidien entraîne toujours la paralysie musculaire dans les parties où ce nerf va se distribuer.

On peut faire en quelque sorte la contre-épreuve de ces expériences en amputant incomplètement l'un des membres, la cuisse d'une Grenouille par exemple, et en ayant soin de laisser intact le nerf qui relie au reste du corps la portion de la patte ainsi retranchée; toutes les parties molles, de même que les os ont été divisées, les muscles de la jambe ne communiquent plus avec le tronc que par le nerf, et cependant le membre détaché de la sorte continue à se mouvoir sous l'influence de la volonté et des autres stimulants dont l'action s'exerce sur l'axe cérébro-spinal.

Le nerf est donc l'agent qui excite dans le muscle les contractions déterminées par la volonté, mais il ne possède pas la faculté de provoquer spontanément ces contractions. Il agit à la façon d'un conducteur de la force excito-motrice.

Excitabilité  
de  
ces nerfs.

La *motricité*, c'est-à-dire la faculté de déterminer l'action musculaire, existe cependant dans toute la longueur du nerf dont la section a produit la paralysie, et elle persiste dans le tronçon séparé ainsi du reste du système cérébro-spinal. Effectivement les excitations nerveuses centrifuges ne sont pas les seuls stimulants aptes à mettre en jeu cette propriété physiologique. Si l'on pique un de ces nerfs, il en

tantôt de la périphérie vers le centre dans l'intérieur d'un système de canaux capillaires constitué par les nerfs; mais aujourd'hui, cette hypothèse étant abandonnée, on n'accorde

pas le même intérêt à ce phénomène accidentel.

Pour plus de renseignements sur les effets de la ligature des nerfs, je renverrai aux ouvrages suivants (a).

(a) Haller, *Mémoires sur la nature sensible et véritable des parties du corps animal*, t. I, sect. 9, 1756.

— Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 1824, p. 7 et suiv



résulte non-seulement une douleur vive, mais aussi la production de mouvements convulsifs; et ces mouvements sont provoqués par l'excitation mécanique du tronçon inférieur du nerf coupé aussi bien que par l'excitation du nerf encore intact (1) Les mêmes effets sont produits par l'action de l'électricité sur un tronçon de l'un quelconque des nerfs rachidiens séparé du reste du système nerveux par une section transversale; l'excitation portée sur le bout supérieur du nerf divisé ne provoque aucune contraction dans les muscles reliés à la portion périphérique de ce cordon; mais l'excitation du bout inférieur, c'est-à-dire du tronçon resté en communication avec le muscle, détermine la mise en action de ce dernier organe et les mêmes effets se produisent quelle que soit la longueur de ce tronçon (2).

(1) Les anciens physiologistes, à l'exemple des fondateurs de la mythologie et des poètes de l'antiquité, avaient l'habitude de personnifier en quelque sorte les causes des phénomènes qu'ils observaient; c'est ainsi que pendant fort longtemps on appelait *esprits animaux* la force excito-motrice déployée par le système nerveux. Prochaska substitua, avec raison, à cette expression la dénomination de *vis nervosa* et, arguant des diverses expériences de Haller (a) ainsi que de ses propres observations, il s'appliqua à montrer que cette puissance n'émane pas seulement du cerveau, comme on le supposait assez généralement, mais appartient aussi aux nerfs qui, pour la mettre en jeu, n'ont besoin que d'être excités, soit par l'action de la volonté, soit par d'autres stimulants,

tels que l'irritation mécanique (b).

(2) Flourens a répété cette expérience d'une manière très-méthodique. Ayant mis à découvert, sur un jeune Chien, le nerf sciatique, il commença par constater qu'en pinçant ce cordon il déterminait des douleurs intenses, des mouvements généraux et des contractions vives dans les muscles postérieurs de la jambe correspondante; puis il dépouilla, dans une certaine longueur, le tronc de ce nerf de toutes ses branches; il intercepta entre deux ligatures la portion ainsi préparée, et il excita mécaniquement celle-ci sans qu'il en résultât ni mouvement ni signe de douleur: l'animal n'éprouvait rien! La ligature supérieure fut alors enlevée, sans que l'on touchât à la ligature inférieure, et on excita de nouveau la portion du nerf précé-

(a) Haller, *Elementa physiologiæ*, t. IV, p. 337. — *Mémoire sur la nature des parties sensibles et irritables*, p. 245.

(b) Prochaska, *Commentatio de functionibus systematis nervosi (Operum minorum, pars II, p. 82 et suiv.)*.

Chez les Batraciens, de même que chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, tout nerf rachidien, depuis sa sortie de la colonne vertébrale jusqu'à son entrée dans le muscle, est donc un agent excito-moteur de ce dernier organe, mais il ne possède nulle part la faculté de développer spontanément la motricité dont il est doué. C'est un conducteur seulement, mais non un conducteur passif comme l'est un tuyau d'irrigation ; par la pensée on peut se le représenter comme une chaîne d'agents nerveux dans chacun desquels la motricité est développée par induction et excite à son tour la même manifestation de force stimulante dans le chaînon suivant. Dans les expériences de vivisection dont je viens de parler, le point de départ de l'incitation est le point où le stimulant est appliqué, et la paralysie locale est une conséquence de la section, quelle que soit la longueur du tronçon périphérique ainsi séparé de l'ensemble du système, que cette section soit pratiquée près du muscle ou à l'extrémité opposée du conducteur. Par conséquent la force excito-motrice qui dans l'état normal de l'organisme agit sur le muscle doit avoir sa source en amont de l'extrémité rachidienne du nerf et se trouver dans la portion centrale ou cérébro-spinale du système dont le nerf en question est une dépendance (1).

demment piquée : l'animal cria et voulut se sauver ; mais les muscles de la jambe restèrent complètement immobiles. Enfin on appliqua de nouveau la ligature supérieure, puis on enleva la ligature inférieure et on excita encore une fois dans le même point le tronc du nerf : l'Animal ne s'en émut pas ; il ne ressentit rien, mais les muscles de la jambe se contractèrent avec violence (a).

(1) Beaucoup de physiologistes ont supposé que l'excitabilité du nerf moteur, de même que l'excitation nerveuse dont dépend, à l'état normal, la mise en jeu de cette propriété, avait sa source dans l'axe cérébro-spinal et que, si un tronçon d'un tel nerf, séparé de ce centre, continue pendant quelque temps à se montrer excitable, c'est à raison de la force nerveuse provenant de ce foyer qui

(a) Flourens, *Op. cit.*, 1824, p. 5.

Chez les Invertébrés supérieurs, les Insectes par exemple, la section du nerf qui émane de l'un des ganglions thoraciques pour aller se distribuer dans la patte correspondante détermine aussi la paralysie de ce membre (1); mais chez d'autres Animaux, qui, tout en ayant un système nerveux bien distinct, ne possèdent pas des facultés aussi parfaites, le rôle des nerfs comme agents excito-moteurs est loin d'avoir la même importance et les vivisections qui interceptent toute communication nerveuse entre les parties contractiles et les ganglions n'empêchent pas ces parties d'exécuter des mouvements soit volontaires, soit réflexes. Cela a été constaté chez les Planaires (2).

Nerfs  
moteurs  
des  
Invertébrés

s'y trouverait emmagasinée au moment de l'opération. Pour soutenir cette opinion on arguait du fait de l'épuisement de l'excitabilité de ce tronçon, lorsque l'action des stimulants employés par l'expérimentateur a été renouvelée un certain nombre de fois; mais si l'excitabilité du nerf était de la sorte une faculté étrangère, la perte de cette propriété devrait être irrévocable du moment où la provision de force accumulée dans cette partie est épuisée. Or il suffit d'un certain temps de repos pour que le tronçon séparé de la prétendue source de son excitabilité redevienne excitable. Les partisans de l'hypothèse, qui paraissait devoir être abandonnée après la constatation du fait dont je viens de parler, ont répondu à l'objection qu'on leur faisait ainsi en disant que, dans les expériences précitées, l'é-

puisement n'avait été que partiel et que le rétablissement de l'excitabilité dépendait de ce que la force nerveuse communiquée à la totalité du tronçon par l'axe cérébro-spinal avant la section se répandait des parties non épuisées aux parties dont l'épuisement avait été déterminé et y rétablissait la propriété perdue temporairement. Mais M. Vulpian réfute cet argument, en montrant que l'épuisement de l'excitabilité dans toute la longueur du tronçon, produite par l'application des électrodes à ses deux extrémités, n'empêche pas la réapparition de cette faculté après un certain temps de repos (a).

(1) Voyez à ce sujet les expériences de M. Faivre sur les Dytiques et celles de M. Yersin (b).

(2) Chez les Planaires, ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le rappor-

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 230.

(b) Faivre, *Recherches expérimentales sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les diverses parties du système nerveux d'un Insecte* (*Ann. des sciences nat.*, 1864, série 5, t. I, p. 102).

— Yersin, *Recherches sur le système nerveux dans les Animaux articulés* (*Bull. de la Soc. Vaudoise des sc. nat.*, t. V, n° 39).

Nerfs  
excito-  
moteurs.

§ 5. — Guidés par des considérations spéculatives et par l'observation de quelques cas pathologiques dans lesquels la sensibilité avait persisté après la perte de la faculté d'exécuter des mouvements sous l'influence de la volonté, plusieurs médecins de l'antiquité avaient supposé que dans le corps humain il existe deux sortes de nerfs : des nerfs sensitifs et des nerfs excito-moteurs (1). Mais les investigations anatomiques et les résultats fournis par les expériences dont je viens de rendre compte firent abandonner cette opinion par presque tous les physiologistes. En effet, ils voyaient que chacun des nerfs des membres est à la fois un conducteur des impressions sensibles et des incitations de la volonté, que sa division entraîne la perte de l'une et l'autre de ces facultés ; enfin, qu'en l'excitant on détermine à la fois de la douleur et des mouvements convulsifs. Cependant l'hypothèse ancienne était conforme à la vérité ; seulement au lieu d'être appliquée à l'ensemble de chaque nerf rachidien, elle aurait dû être limitée aux fibres élémentaires dont ces cordons se composent : ceux-ci sont bien, comme se l'imaginait, au XVI<sup>e</sup> siècle, un naturaliste éminent de l'école de Montpellier, Guillaume Rondelet, des faisceaux de conducteurs indépendants entre eux, continus dans toute la longueur du nerf et servant les uns à la transmission centripète des impressions sensibles, les autres à la transmission cen-

ler, le système nerveux ne consiste qu'en une paire de ganglions situés près de l'extrémité antérieure du corps et en un certain nombre de nerfs qui naissent de ces organes. Il en résulte que lorsque le corps de l'un de ces Animaux est divisé en deux portions par une section

transversale pratiquée en arrière des ganglions, les nerfs du fragment postérieur ne peuvent y conduire la force excito-motrice développée dans ces foyers d'innervation, et cependant ce segment caudal continue à se mouvoir de la manière ordinaire (a).

(1) Voy. t. X, p. 369.

(a) Voy. ci-dessus, p. 48

trifuge des incitations excito-motrices (1). L'anatomie est impuissante à distinguer dans le tronc d'un de ces nerfs les

(1) L'opinion de Rondelet fut fondée sur des faits de pathologie. Un autre professeur de la même école, Dulaurens (dit Laurentius), par des dissections faites sous l'eau, s'imagina avoir démontré anatomiquement dans la moelle épinière l'indépendance des fibres en continuité avec les nerfs et se rendant au cerveau; mais cette assertion n'était pas fondée et, du reste, le livre de cet auteur ne mérite aucune estime (a).

La distinction théorique entre les nerfs rachidiens affectés à la sensibilité et aux mouvements était également admise par Boerhaave. Cet auteur s'exprime, à ce sujet, dans les termes suivants : « Ex hac (medulla oblongata) exit duplex genus nervorum, unum motui, alterum sensui inserviens, nec unquam inter se communicant (b). En 1809, Lamarck s'exprima très-nettement à ce sujet : « A l'égard des animaux qui ont une moelle épinière, disait ce naturaliste, il part de toutes les parties de leur corps des filets nerveux d'une extrême finesse qui, sans se diviser ni s'anastomoser, vont se rendre au foyer des sensations; quant aux nerfs qui sont destinés au mouvement musculaire, ils partent vraisemblablement d'un autre foyer, et constituent dans le système nerveux un système particulier distinct de celui des sensations, comme ce dernier l'est du système qui sert aux actes de l'entendement (c). »

L'idée (*the idea*) que Charles Bell se formait des fonctions spéciales des différents nerfs de l'économie animale ne différait que peu de celle formulée par Lamarck : elle repose tout entière sur l'hypothèse de l'individualité des fibres constitutives de ces cordons, de leur continuité depuis leur origine dans l'encéphale jusqu'à leur terminaison dans un muscle ou dans un organe sensitif et de la diversité physiologique des centres nerveux avec lesquels ces différents conducteurs sont en connexion. Or la même conception s'était présentée à l'esprit d'Unzer vers le milieu du XVIII<sup>e</sup> siècle; afin de rendre à ce dernier auteur le mérite qui lui appartient, je crois devoir rapporter ici quelques lignes de son livre :

« Chaque nerf, dit Unzer, est un faisceau de fibres ténues qui partent du cerveau ou qui s'y rendent. Chaque nerf naît d'un point déterminé et chacune de ses fibres doit avoir une origine particulière et une indépendance entière, une route spéciale le long de la moelle allongée et de la moelle épinière jusqu'à sa division terminale la plus déliée. » Unzer dit aussi que les nerfs sont les uns sensitifs, les autres moteurs, et que chacun de ces derniers traverse un ganglion. Il ajoute qu'ils diffèrent quant à leurs fonctions, non à raison de leur structure intime, mais à raison des propriétés des parties avec lesquelles ils sont en connexion (d).

(a) Laurentius, *Hist. Anat. humani corporis*, 1600.

(b) Boerhaave, *De Morbis nervorum*, 1761, t. II, p. 695.

(c) Lamarck, *Philosophie zoologique*, 1809, t. II, p. 260 et suiv.

(d) Unzer, *The Principles of Physiology*, translated by Laycock, p. 18 et suiv.

fibres élémentaires qui proviennent des parties sensibles, et les fibres élémentaires qui se rendent aux muscles; mais, ainsi que nous l'avons vu en étudiant la sensibilité (1), cette distinction a été établie par l'expérimentation et elle constitue une des découvertes les plus importantes de la physiologie moderne.

Fonctions  
spéciales  
des racines  
antérieures  
des nerfs  
rachidiens.

Chacun des nerfs rachidiens, comme nous le savons, se relie à la moelle épinière par deux faisceaux de fibres qui, à raison de leur position chez l'Homme, sont appelés les racines antérieures et les racines postérieures de ces cordons (2). Or, les fibres sensibles et les fibres excito-motrices qui sont entremêlées d'une manière inextricable dans le tronc et dans les branches de ces nerfs sont séparées entre elles dans la portion radiculaire de ces organes conducteurs. Ce fait capital a été pleinement établi par les beaux travaux de Charles Bell et de Magendie, il y a un peu plus d'un demi-siècle, et si Magendie a été le premier à constater expérimentalement les fonctions sensibles des racines postérieures des nerfs rachidiens (3), la découverte du rôle exclusif des racines antérieures dans la transmission des incitations excito-motrices appartient à Charles Bell.

Effectivement, dès 1811, ce physiologiste éminent avait constaté que, chez un animal vivant, la section des racines postérieures des nerfs rachidiens ne détermine pas de contractions dans les muscles correspondants, mais qu'en piquant les racines antérieures des mêmes nerfs on provoque aussitôt des convulsions dans ces muscles (4). Diverses cir-

(1) Voy. t. XI, p. 360 et suiv.

(2) Voy. t. XI, p. 238 et suiv.

(3) Voy. t. XI, p. 360 et suiv.

(4) Voici en totalité le passage de l'opuscule de Charles Bell, dans lequel ce grand physiologiste parle de ses expériences; afin de ne laisser

dans l'esprit du lecteur aucune incertitude sur la signification de ces quelques lignes, je les transcris textuellement plutôt que d'en donner la traduction :

« To this end I made experiments » which, though they were not

constances dont j'ai rendu compte dans une leçon précédente firent passer inaperçue cette expérience capitale, jusqu'à ce qu'en 1822 Magendie eût démontré avec une grande netteté le rôle de l'une et l'autre racines des nerfs rachidiens (1).

» conclusive, encouraged me in the  
 » view I had taken. I found that in-  
 » jury done to the anterior portion  
 » of the spinal marrow convulsed  
 » the animal more certainly than  
 » injury done to the posterior por-  
 » tion : but I found it difficult to make  
 » the experiment without injuring  
 » both portions. Now considering that  
 » the spinal nerves have a double  
 » root and being of opinion that  
 » the properties of the nerves are  
 » derived from their connexion with  
 » the parts of the brain, I thought  
 » that I had an opportunity of pul-  
 » ling my opinion to the test of ex-  
 » periment and of proving at the  
 » same time that the nerves of diffe-  
 » rent endowments were in the same  
 » cord and held together by the same  
 » sheath.

» On laying bare the roots of the  
 » spinal nerves I found, that I could  
 » cut across the posterior fasciculus  
 » of nerves which took their origin  
 » from the posterior portion of the  
 » spinal marrow without convulsing  
 » the muscles of the back, but that  
 » on touching the anterior fasciculus  
 » with the point of the knife, the  
 » muscles of the back were imme-  
 » diately convulsed. Such were my

» reasons for concluding that the  
 » cerebrum and the cerebellum were  
 » parts distinct in function and that  
 » every nerve possessing a double  
 » function obtained that by a double  
 » root (a). »

En rendant compte de cette même expérience, en 1824, Ch. Bell ajouta quelques détails dont je ne trouve aucune trace dans sa première publication (b).

(1) Je ne veux affaiblir en rien les droits de Charles Bell à la reconnaissance des physiologistes et à la gloire dont son nom est resté entouré, mais je dois faire remarquer que les contemporains de Magendie ont été souvent injustes à l'égard de celui-ci, et semblent avoir embrouillé à plaisir la question de priorité débattue entre ces deux auteurs, en mêlant à ce qui est relatif aux fonctions des racines des nerfs rachidiens les vues de Bell sur les fonctions distinctes du nerf facial et du nerf trijumeau, sujet sur lequel porte exclusivement le mémoire présenté à la Société royale de Londres par ce dernier auteur en 1821.

Pour bien juger du mérite relatif des expériences de Bell et de Magendie, il convient de comparer au

(a) Ch. Bell, *Idea of a new Anatomy of the Brain*, 1811.

(b) Voyez le passage que j'ai rapporté précédemment, t. XI, p. 366. Je saisis cette occasion pour rectifier une faute d'impression dans la citation du titre de l'ouvrage dont ce passage est tiré ; il faut lire dans la note a : *Exposition of a natural system of the Nerves*, au lieu de *Exposition of a national system*. Du reste l'erreur est tellement grossière que tout lecteur a pu s'en apercevoir.

La preuve expérimentale de cette division du travail physiologique entre les deux faisceaux de filaments dont la réunion constitue chacun des nerfs rachidiens est plus facile à obtenir chez les Batraciens et chez les Poissons que chez

passage de l'opuscule du premier de ces auteurs, cité précédemment (voy. ci-dessus, p. 26, note a), l'extrait suivant du mémoire de Magendie :

« Depuis longtemps je désirais faire une expérience dans laquelle je couperais sur un animal les racines postérieures des nerfs qui naissent de la moelle épinière. Je l'avais tenté bien des fois, sans parvenir à y réussir, à cause de la difficulté d'ouvrir le canal vertébral sans léser la moelle et, par suite, faire périr ou tout au moins blesser grièvement l'animal. Le mois dernier, on apporta dans mon laboratoire une portée de huit petits Chiens âgés de six semaines; ces animaux me parurent très-propres à tenter de nouveau d'ouvrir le canal vertébral. En effet, je pus à l'aide d'un scalpel bien tranchant, et pour ainsi dire d'un seul coup, mettre à nu la moitié postérieure de la moelle épinière entourée de ses enveloppes. Il ne me restait, pour avoir cet organe presque à nu, qu'à couper la dure-mère qui l'entoure; c'est ce que je fis avec facilité; j'eus alors sous les yeux les racines postérieures des paires lombaires et sacrées et, en les soulevant successivement avec les lames de petits ciseaux, je pus les couper d'un côté, la moelle restant en place. J'ignorais quel serait le résultat de cette tentative; je réunis la plaie par une suture à la peau et j'observai l'animal. Je crus d'abord le membre correspondant des nerfs coupés entière-

ment paralysé; il était insensible aux piqûres et aux pressions les plus fortes; il me paraissait aussi immobile; mais bientôt, à ma grande surprise, je le vis se mouvoir d'une manière très-apparente, bien que la sensibilité y fût toujours tout à fait éteinte. Une seconde, une troisième expérience me donnant exactement le même résultat, je commençais à regarder comme probable que les racines postérieures des nerfs rachidiens pourraient bien avoir des fonctions différentes des racines antérieures, et qu'elles étaient plus particulièrement destinées à la sensibilité. Il se présentait naturellement à mon esprit de couper les racines antérieures en laissant intactes les postérieures. » Suivent quelques détails sur la difficulté de l'opération, etc.; puis l'auteur continue de la sorte : « Comme dans les expériences précédentes, je ne fis la section que d'un seul côté, afin d'avoir le terme de comparaison. On conçoit avec quelle curiosité je suivis les effets de cette section : ils ne furent point douteux, le membre étant complètement flasque et immobile, tandis qu'il conservait une sensibilité non équivoque. Enfin, pour ne rien négliger, j'ai coupé à la fois les racines antérieures et les postérieures : il y a eu perte absolue de sentiment et de mouvement. J'ai répété et varié ces expériences sur plusieurs espèces d'animaux; les résultats que je viens d'énoncer se sont confirmés de la manière la plus complète, soit pour



les Vertébrés supérieurs, à raison de la longueur plus considérable des racines et du trouble moins grand que l'opération détermine dans l'ensemble de l'organisme. Aussi les doutes qui existaient encore dans l'esprit de quelques physiologistes, au sujet de l'exactitude des conclusions générales tirées des expériences de Magendie et de Charles Bell, furent-

les membres antérieurs, soit pour les postérieurs (a). »

Ne trouvons-nous pas là une démonstration complète du fait capital que l'expérience unique de Ch. Bell avait rendu probable.

Pour plus de renseignements relatifs à l'histoire de ces découvertes importantes et aux droits respectifs de Ch. Bell et de Magendie, je renverrai à un travail très-étendu et très-impartial, publié sur cette question, en 1868, par M. Flint, professeur de physiologie à New-York, auteur dont les conclusions fort judicieuses sont résumées dans les termes suivants : « Comme beaucoup d'autres grandes découvertes, l'idée et les expériences qui amenèrent celles dont nous parlons ne sont pas l'œuvre d'un seul esprit.

» En 1809, Alexandre Walker proposa, pour la première fois, la théorie que les nerfs mixtes tirent leurs deux propriétés de la motricité et de la sensibilité des deux racines par lesquelles ils prennent naissance dans la moelle épinière. Cette idée était entièrement théorique, et l'on attribua la sensibilité à la racine

antérieure et la motricité à la racine postérieure.

» En 1811, Ch. Bell, qui fut le premier à instituer des expériences sur les nerfs rachidiens chez des animaux *récemment tués*, reconnut par l'expérimentation que les racines postérieures des nerfs avaient peu ou point de propriétés motrices. Il attribua et la motricité et la sensibilité aux racines antérieures et supposa que les racines postérieures présidaient aux fonctions qu'on appelle aujourd'hui végétatives et organiques. Il ne savait rien de la sensibilité des racines postérieures.

En 1822, Magendie, qui fut le premier à faire des expériences sur les nerfs rachidiens chez des animaux *vivants*, reconnut par l'expérimentation que les racines antérieures des nerfs rachidiens président au mouvement et les racines postérieures à la sensibilité. Il pensa que c'étaient là les propriétés distinctives de ces deux racines, mais il admit également qu'il était possible que les racines antérieures fussent faiblement sensibles, et que les racines postérieures fussent douées de quelques propriétés motrices (b). »

(a) Magendie, *Expériences sur les fonctions des racines des nerfs rachidiens* (*Journ. de physiol.*, 1822, t. II, p. 276).

(b) A. Flint, *Considérations historiques sur les propriétés des racines des nerfs rachidiens*, trad. de l'anglais par Clémenceau (*Journ. de l'anat. et de la physiol. de l'Homme et des Animaux*, de Robin, 1868, t. V, p. 520 et 575).

elles dissipées, lorsqu'en 1831 J. Müller eut publié les résultats de recherches analogues faites sur les Grenouilles (1). Bientôt après d'autres expériences du même ordre faites sur des Oiseaux (2), sur des Reptiles, enfin sur des Poissons (3),

(1) Magendie avait opéré sur de très-jeunes Animaux dont le squelette n'étant qu'imparfaitement ossifié, pouvait être facilement coupé; mais lorsqu'on voulut répéter ces expériences sur des Mammifères adultes, on rencontra des difficultés considérables, et les résultats obtenus parurent incertains, parfois même contradictoires (a). J. Müller, en prenant pour sujet de ses recherches des Grenouilles, leva ces obstacles. Il constata que les racines postérieures des nerfs rachidiens, après avoir été séparées de la moelle épinière, peuvent être piquées ou excitées galvaniquement, sans qu'il en résulte dans le membre correspondant aucune contraction, tandis que l'excitation des racines antérieures détermine dans ces parties des mouvements convulsifs, soit que ces racines aient conservé leurs connexions avec la moelle épinière, soit

qu'elles aient été préalablement séparées de ce centre nerveux par une section (b).

Parmi les expériences qui ont contribué le plus à mettre en évidence les fonctions spéciales des deux racines constitutives de tout nerf rachidien, il convient de placer en première ligne celles de Béclard, de Panizza, de Valentin et de Longet (c).

(2). Des expériences faites par M. Schiff sur des Chouettes (d) et par M. Moreau sur des Oies (e) ne laisserent aucun doute à ce sujet.

(3) Chez quelques Poissons, ainsi que nous l'avons vu précédemment, les racines des nerfs rachidiens sont souvent très-longues et ne se réunissent pour constituer un tronc commun qu'après être sorties de la colonne vertébrale (f). M. Armand Moreau a profité de cette disposition pour étudier sur la Torpille les pro-

(a) Fodera, *Recherches expérimentales sur le système nerveux* (Journal de Magendie, 1823, t. III, p. 191).

— Bellingieri, *De Medulla spinali nervisque ex ea prodeuntibus*, 1823.

(b) J. Müller, *Nouvelles expériences sur l'effet que produit l'irritation mécanique et galvanique sur les racines des nerfs spinaux* (Ann. des sciences nat., 1831, t. XXIII, p. 95).

(c) Béclard, *Dissertation sur les affections locales des nerfs*, thèse, 1822, p. 11.

— Panizza, *Ricerche sperimentali sopra nervi*, 1834.

— Valentin, *De functionibus nervorum cerebralium et nervi sympathici*. Berne, 1839.

— Longet, *Recherches expérimentales et pathologiques sur les propriétés et les fonctions des faisceaux de la moelle épinière et des racines des nerfs rachidiens* (Arch. génér. de méd., 1841, t. X et XI).

(d) Schiff, *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, t. II, p. 14.

(e) Moreau, *Recherches des racines de sentiment et de mouvement chez les Oiseaux* (Comptes rendus de la Soc. de biol., 1859, série 3, t. I, p. 132).

(f) Voy. t. XI, p. 238.

permirent d'étendre à tout l'embranchement des Vertébrés ces conclusions, et aujourd'hui les naturalistes sont d'accord pour reconnaître que chez tous ces Animaux l'action excito-motrice développée dans l'axe cérébro-spinal par la volonté, ou par tout autre stimulant, se propage aux muscles du tronc et des membres par l'intermédiaire des racines antérieures des nerfs rachidiens, de même que les excitations développées dans les parties correspondantes du corps par les agents extérieurs sont transmises à l'encéphale par l'intermédiaire des racines postérieures de ces nerfs.

§ 6. — La même duplicité de fonctions existe pour quelques-uns des nerfs céphaliques ; mais là, de même que pour les nerfs rachidiens, elle est apparente plutôt que réelle, car les conducteurs élémentaires dont ces organes se composent ont tous leur spécialité physiologique : les uns servent uniquement à la transmission des excitations motrices, tandis que d'autres sont affectés exclusivement au service de la sensibilité, et là encore ils sont distincts par leur origine aussi bien que par leurs propriétés.

Nerfs  
moteurs  
cépha-  
liques.

Dans une précédente leçon nous avons vu que le nerf trijumeau est un nerf à fonction double comme les nerfs

priétés physiologiques de ces racines, et il s'assura qu'après leur section la racine antérieure ne provoque aucun mouvement lorsqu'on excite mécaniquement son tronçon central, mais détermine la contraction dans les muscles correspondants, lorsque son tronçon périphérique est stimulé de la même manière. Le pincement des deux bouts de la racine posté-

rieure ne donna lieu à aucun mouvement. Mais l'excitation de la racine sensitive, en agissant sur la moelle épinière peut provoquer, par l'intermédiaire de la racine antérieure, une action réflexe très-énergique (a).

Le rôle des racines antérieures et postérieures chez les Poissons avait été constaté précédemment par Stannius (b).

(a) A. Moreau, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les nerfs du sentiment et du mouvement chez les Poissons* (Ann. des sciences nat., 1860, série 4, t. XIII, p. 381).

(b) Stannius, *Das peripherischen Nerven System der Fische*, p. 114.

— Wagner, *Sympatischer nerve*, etc. (*Handwörterbuch der Physiologie*, t. III, p. 363).

chidiens; qu'il possède comme ceux-ci deux racines, et que l'une de ces racines préside aux mouvements de la mâchoire inférieure, tandis que l'autre, sans influence sur les autres muscles de la face, est un nerf sensitif (1).

D'autres nerfs crâniens, au contraire, sont uniquement excito-moteurs: ainsi le nerf facial ou nerf de la septième paire préside aux mouvements des muscles sous-cutanés de la face, région dont la sensibilité, comme nous l'avons vu précédemment, dépend du nerf trijumeau ou nerf de la cinquième paire (2). En 1821, Charles Bell établit expérimentalement ce fait capital (3). Ayant pratiqué sur des animaux vivants la section du nerf facial des deux côtés de la tête, près de la base du crâne, il constata invariablement que tous ses muscles ne se contractaient plus, bien que la sensibilité restât intacte dans toute la région paralysée de la sorte (4).

Un fait qui, au premier abord, semblait en désaccord avec

(1) Voy. tome XI, p. 377 et suivantes.

(2) Voy. t. XI, p. 375.

(3) Ainsi que je l'ai dit précédemment (t. XI, p. 376), Bellingieri fut le premier à chercher expérimentalement si les deux grands nerfs de la face (le trijumeau et le nerf facial) n'auraient pas des fonctions différentes; mais les résultats auxquels il arriva furent erronés, car il pensa que ce dernier nerf présidait à la sensibilité générale de la face,

ainsi qu'aux mouvements volontaires de cette partie de la tête.

(4) Les expériences de Ch. Bell furent faites principalement pour étayer les idées de cet auteur au sujet des fonctions spéciales d'un système de nerfs qui présideraient aux mouvements respiratoires. Elles sont consignées dans un mémoire lu à la Société royale de Londres le 12 juillet 1821 (a), et dans divers écrits dus à J. Shaw, beau-frère de Ch. Bell (b).

(a) Ch. Bell, *On the Nerves, giving a view of their structure and arrangement, with an account of some experiments illustrative of their fonctions* (Phil. Trans., 1821, p. 398), et réimprimé dans l'ouvrage intitulé: *The nervous system of the human body. — Recherches anatomiques et physiologiques sur le système nerveux* (Journ. de physiol. de Magendie, 1822, t. II, p. 66).

(b) J. Shaw, *On the difference of the functions of the Nerves of the face* (Quarterly Jour. of science, 1821). — *On the effects produced on the human countenance by paralysis of the different systems of facial Nerves* (Op. cit., 1822). — *On partial paralysis* (Med. Chir. Transact., 1822). — *Expériences sur le système nerveux* (Journ. de physiol. de Magendie, 1822, t. II, p. 77).

l'hypothèse de la division complète du travail physiologique entre les nerfs excito-moteurs et les nerfs sensitifs de la face, fournit au contraire de nouveaux arguments en faveur de la doctrine de Charles Bell, lorsqu'on en eut fait une étude approfondie. La section du nerf facial n'occasionne que peu de douleur ; mais, dans les expériences dont je viens de parler, ce nerf ne se montrait pas complètement insensible : on pouvait donc penser que ses fibres constitutives, tout en servant principalement à provoquer des contractions musculaires, étaient aptes à transmettre à l'encéphale les impressions sensitives. Mais des expériences ultérieures montrèrent que cette sensibilité est en quelque sorte une faculté d'emprunt, qu'elle n'appartient pas aux fibres propres du nerf facial, et qu'elle réside dans des branches anastomotiques fournies par des nerfs sensitifs adjacents et mêlés aux éléments propres de ce nerf (1).

Le nerf spinal ou accessoire de Willis est aussi un agent essentiellement excito-moteur, et nous avons vu précédemment que son rôle comme conducteur d'impressions sensitives dépend de l'adjonction de filaments provenant des nerfs cervicaux adjacents (2). La section de ce nerf dans l'intérieur du canal vertébral (par conséquent avant sa jonction avec le nerf pneumogastrique) détermine la paralysie des muscles du larynx et des parties adjacentes du canal digestif, et l'excitation galvanique du tronçon inférieur des nerfs ainsi divisés détermine la contraction de ces mêmes muscles (3).

(1) Voy. tome XI, p. 381. Longet a discuté cette question d'une manière très-approfondie (a).

(2) Voy. tome XI, p. 383.

(3) L'influence exercée par les ra-

cines du nerf spinal sur les muscles du larynx fut remarquée d'abord par M. Bischoff, puis démontrée d'une manière plus satisfaisante par Longet (b).

(a) Longet, *Anatomie et physiologie du système nerveux*, t. II, p. 434 et suiv.

(b) Bischoff, *De nervi accessorii Willisii Anat. et Physiol.*, 1832.

— Longet, *Recherches expérimentales sur les fonctions des nerfs et des muscles du larynx et sur l'influence du nerf accessoire de Willis dans la phonation*, 1841.

La branche externe de l'accessoire de Willis préside à l'action des muscles trapèze et sterno-mastoïdien dans les mouvements respiratoires, mais l'influence excito-motrice de la volonté est transmise à ces mêmes muscles par les nerfs cervicaux (1).

Le nerf grand hypoglosse ou nerf de la douzième paire (2) est également un nerf excito-moteur qui, à son origine, est insensible et ne devient apte à transmettre des impressions sensibles que par suite de l'adjonction ultérieure de filaments provenant du plexus cervical formé par les nerfs rachidiens du cou et par la branche linguale du trijumeau (3). La section du grand hypoglosse entraîne la cessation des mouvements de la langue sans détruire dans cet organe ni la sensibilité gustative, ni la sensibilité tactile. Cette section détermine aussi la paralysie des muscles pha-

(1) Lobstein (de Strasbourg) avait appelé l'attention des physiologistes sur la question de l'utilité de ces deux sortes de nerfs se rendant aux mêmes muscles (a), et Ch. Bell fit voir que le jeu de ceux-ci dans les grandes inspirations est dépendant du nerf spinal, tandis que les mouvements volontaires de ces mêmes muscles sont subordonnés à l'action des nerfs cervicaux. C'est à raison de cette circonstance que Ch. Bell désigna la branche extérieure de l'accessoire de Willis sous le nom de *nerf respiratoire supérieur* (b).

(2) Ou nerfs de la neuvième paire des anatomistes anciens.

(3) Longet a constaté que chez le Chien l'excitation mécanique de ce

nerf, avant sa sortie du canal vertébral, ne provoque aucun signe de douleur (c). Lorsqu'on pince ce nerf un peu plus loin de son origine, on trouve qu'il est au contraire sensible (d).

Les anastomoses peu importantes dont cette propriété dépend sont susceptibles de certaines variations chez les Animaux d'espèces différentes, ou même chez les divers individus d'une même espèce, et il en résulte des différences notables dans la sensibilité adventive des nerfs moteurs. Ainsi Magendie a constaté que la piqûre du nerf hypoglosse ne détermine aucune manifestation de douleur chez le Lapin, tandis que chez le Chien ce nerf n'est pas insensible (e).

(a) Lobstein, *Dissert. de nervo spinali ad pervagum accessorio*, 1760.

(b) Ch. Bell, *The Nervous system of the human Body*, p. 44.

(c) Longet, *Anat. et physiol. du syst. nerveux*, t. II, p. 266.

(d) H. Mayo, *On the cerebral nerves (Anatomical and Physiological commentaries*, n° 2, p. 11, 1823).

(e) Magendie, *Leçons sur les fonctions du système nerveux*, t. II, p. 290.

ryngiens dont l'action intervient dans les mouvements de déglutition (1).

Les nerfs de la troisième, de la quatrième et de la sixième paire qui se rendent aux muscles de l'œil sont également des nerfs excito-moteurs et, de même que les précédents, ils naissent de l'encéphale par une seule racine, mais pendant leur trajet ils reçoivent quelques filets du nerf trijumeau qui leur communiquent des propriétés sensibles.

Ainsi le nerf de la troisième paire, ou nerf oculo-moteur commun, qui préside à l'action des muscles droit supérieur, droit interne, droit inférieur et petit oblique de l'œil, ainsi qu'à l'action de l'élévateur de la paupière supérieure, se montre insensible aux excitations mécaniques dans le voisinage de son point d'origine, et la faible sensibilité dont il jouit dans sa portion terminale dépend des filets du trijumeau qui s'y associent dans l'orbite (2). Sa section chez les Animaux, de même que sa paralysie chez l'Homme, sont suivies du strabisme externe, du prolapsus de la paupière supérieure et de l'immobilité de la pupille. Le premier de ces phénomènes dépend de la paralysie du muscle droit interne qui ne contrebalance plus les effets de la contraction du muscle droit externe dont l'action est provoquée par le nerf de la sixième paire.

Quant à l'influence du nerf moteur oculaire commun sur les mouvements de l'iris, elle s'exerce par l'intermédiaire des ganglions ophthalmiques.

(1) Diverses expériences faites par Panizza mettent bien en évidence le rôle du nerf grand hypoglosse dans la production des mouvements de la langue et du pharynx (a).

(2) L'insensibilité du nerf moteur oculaire commun à son extrémité céphalique et sa sensibilité à une certaine distance de ce point ont été constatées par Longet (b).

(a) Panizza, *Ricerche sperimentali sopra i nervi*, 1834.

(b) Longet, *Anatomie et physiologie du système nerveux*, t. II, p. 383.

Le nerf de la quatrième paire ou nerf pathétique (1) préside aux mouvements du muscle grand oblique de l'œil (2).

Enfin le nerf de la sixième paire qui se rend au muscle droit externe de l'œil (3), ainsi qu'au muscle choanoïde chez les Animaux où ce dernier organe existe, est également insensible dans sa portion initiale, et lorsqu'après l'avoir divisé dans l'intérieur du crâne, on le galvanise, on voit le globe oculaire se dévier fortement en dehors (3); aussi a-t-on constaté que sa paralysie est suivie du strabisme interne (4).

J'ajouterai que la motilité de tous ces nerfs oculomoteurs n'est pas mise en jeu par la galvanisation des parties de la moelle allongée dont ils émergent, mais s'étend dans leur portion radiculaire jusqu'au groupe de cellules nerveuses où chacun d'eux a son origine réelle (5), et nous

(1) Voy. t. XI, p. 240.

(2) Charles Bell, considérant que le nerf pathétique naît du même faisceau de la moelle épinière que le nerf facial, et ayant remarqué que les mouvements violents d'expiration sont accompagnés de mouvements du globe oculaire dus à la contraction du muscle grand oblique, rangea ce nerf dans le système des nerfs respiratoires et l'appela *nerf respiratoire de l'œil* (a).

(3) Voy. t. XI, p. 240.

(4) Voyez, à ce sujet, les cas de paralysie du nerf moteur oculaire externe observés par Yelloly et par Jobert (b).

(5) Nous avons vu précédemment que l'origine réelle de ces trois paires de nerfs est située fort loin de leur origine apparente, c'est-à-dire du point où ils deviennent libres (c). M. Chauveau a constaté sur des Chevaux et des Lapins récemment morts, que l'excitabilité de ces conducteurs ne se manifeste pas lorsqu'on galvanise la moelle allongée où se trouve leur point d'origine apparent, tandis qu'elle existe dans toute la portion profonde de leurs racines et peut être mise en jeu par l'excitation du noyau de substance grise où chacun d'eux a son origine réelle (d).

(a) Ch. Bell, *Op. cit.*, p. 178.

(b) Longet, *Op. cit.*, t. II, p. 404.

(c) Voy. tome XI, p. 284.

(d) Chauveau, *Recherches physiologiques sur l'origine apparente et sur l'origine réelle des nerfs moteurs crâniens. Détermination expérimentale de cette dernière* (*Journ. de la physiologie de l'Homme et des Animaux*, 1862, t. V, p. 272).



verrons dans une prochaine leçon qu'elle est soumise à l'influence du cervelet.

§ 7 — Les fibres élémentaires des nerfs excito-moteurs, de même que celles dont se composent les nerfs sensitifs, conservent leur individualité dans toute leur longueur et la force excitante développée dans l'une d'elles ne se propage pas aux fibres circonvoisines. Cette indépendance fonctionnelle existe, lors même que ces fibres sont mêlées entre elles de la manière la plus intime, ainsi que cela a lieu dans les plexus, et ce que les anatomistes appellent des anastomoses des nerfs, au lieu d'être de véritables abouchements comme pour les vaisseaux sanguins, ne sont que des juxtapositions, des accolements (1).

Indi-  
vidualité  
phy-  
siologique  
des  
fibres  
nerveuses.

Divers faits d'une observation journalière prouvent qu'il doit en être ainsi, car il arrive souvent que le même tronc nerveux envoie des branches à des muscles antagonistes, et cependant ces organes agissent indépendamment les uns des autres. Chacun sait aussi que notre volonté peut faire mouvoir tel ou tel doigt, tandis que les autres restent en

(1) Jadis les physiologistes pensaient que les mouvements convulsifs et les mouvements normaux qui sont souvent la conséquence de sensations particulières lorsque celles-ci sont très-douloureuses, et qui parfois mettent en évidence l'existence de relations nerveuses entre des parties de l'organisme très-éloignées les unes des autres, étaient dus au passage des actions excitantes d'un nerf centripète à un nerf centrifuge par l'intermédiaire des plexus situés sur le trajet des principaux troncs nerveux des membres, par les branches dites anastomotiques ou par d'autres moyens de communications analogues établis

directement de nerf à nerf. Unzer, par exemple, parle des impressions indirectes ou réflexes passant ainsi d'un nerf sensitif à un nerf moteur adjacent par des plexus ou des branches anastomotiques qui relieraient ces cordons entre eux, aussi bien que par l'intermédiaire des ganglions et autres centres médullaires (a). Mais aujourd'hui on sait qu'il n'en est pas ainsi : que chaque fibre nerveuse élémentaire conserve son individualité dans toute sa longueur et que les effets paralysants dus à la section d'un nerf mixte sont les mêmes, que la division soit pratiquée en amont ou en aval d'un plexus.

(a) Unzer, *Op. cit.*, p. 227.

repos, et cependant l'anatomie nous apprend que les muscles dont les mouvements de tous ces organes dépendent reçoivent leurs nerfs d'un même tronc nerveux. Des expériences faites par plusieurs physiologistes montrent que l'activité fonctionnelle d'une fibre excito-motrice ne provoque pas le développement de cette activité dans les fibres adjacentes. Ainsi Van Deen coupa successivement sur une Grenouille vivante chacun des trois nerfs qui vont former le plexus dont sortent les divers nerfs du membre postérieur, et après la première section il constata que la patte exécutait comme d'ordinaire tous ses mouvements, à l'exception de la flexion de la cuisse sur l'abdomen; la section du second nerf constitutif du plexus entraîna la cessation de tout mouvement volontaire des muscles de la cuisse et de la jambe; enfin la section du troisième nerf du même plexus détermina la paralysie des muscles moteurs du pied et des doigts (1).

Fonctions  
spéciales  
des diverses  
parties  
constitu-  
tives  
des nerfs.

§ 8. — Lorsqu'on cherche à approfondir davantage l'étude du mode d'action des nerfs et qu'on réfléchit à la structure complexe de chacun des fils ou fibres dont ces conducteurs se composent, on est porté à se demander si leurs divers matériaux constitutifs n'auraient pas des fonctions

(1) Des résultats opposés avaient été annoncés par Panizza; d'après lui, la section d'une seule des racines de ce plexus ne paralysait aucun des muscles du membre; ces mouvements ne seraient qu'affaiblis par la section de deux des nerfs constitutifs du plexus, et ce serait seulement après la division des trois nerfs que la paralysie musculaire de la patte deviendrait complète (a); mais les expériences de Krönenberg ont

confirmé les résultats obtenus par Van Deen (b). Ce dernier physiologiste a constaté aussi que la section longitudinale du nerf sciatique produit les mêmes effets que la section transversale de ce tronc, et il conclut de ce fait qu'il y a dans son épaisseur entrelacement des fibres provenant des diverses branches spinales dont ce tronc se compose (c).

(a) Van Deen, *De differentia et nexu inter nervos vitæ animalis et vitæ organicæ*, 1834, p. 27 et suiv.

(b) Panizza, *Ricerche sperimentali sopra i nervi*.

(c) Krönenberg, *Plexuum nervorum structura et virtutes*, 1836.

spéciales, et si, à raison des différences qu'ils offrent, nous ne pourrions pas nous rendre mieux compte de leurs propriétés physiologiques. Nous savons, en effet, que chacun de ces fils conducteurs est formé d'un cylindre central, d'une gaine membraneuse appelée névrilème, et d'une couche de substance corticale ou médullaire interposée entre cette tunique et le cylindre-axe, tandis que dans l'intérieur de la moelle épinière où ces fibres nerveuses plongent, on n'aperçoit plus ni névrilème, ni tunique corticale(1). Il est donc évident que la partie essentielle du conducteur doit être celle qui ne manque jamais, savoir le cylindre-axe, et il me paraît probable que la couche corticale est un isolateur qui s'oppose à la diffusion latérale de la force nerveuse développée dans la première de ces deux parties et qui contribue ainsi à maintenir l'individualité fonctionnelle de chaque fibre. Il est présumable que le névrilème agit d'une manière analogue, et que c'est à cause de cette disposition organique que les filaments réunis en faisceau dans un même tronc ne communiquent pas entre eux. Mais nous ne pouvons former à ce sujet que des conjectures, jusqu'à ce que des expériences, des cas pathologiques ou des faits fournis par l'histologie nous aient procuré de nouvelles lumières.

§ 9. — Quoi qu'il en soit à cet égard, nous voyons que l'excitabilité du nerf et la conductibilité qui est une conséquence de cette excitabilité sont des propriétés physiologiques de ce cordon, mais son activité vitale est subordonnée à des puissances dont la source est ailleurs, et pour être apte à accomplir le travail vital dont il est chargé dans l'économie animale, il lui faut recevoir d'ailleurs, non-seulement les matières combustibles et comburantes que le sang y apporte, mais aussi un stimulant nerveux de nature parti-

Nécessité  
d'une action  
trophique.

(1) Voy. t. XI, p. 155 et suiv.

culière qui détermine l'emploi utile de ces matières, qui semble régler son mode de nutrition et qui est désigné sous le nom d'*influence trophique*. Or cette force est développée dans certains foyers ou centres nerveux, et lorsque le nerf est séparé de ces centres il se désorganise peu à peu, et par suite de cette altération matérielle il devient inapte à fonctionner.

Dans une précédente leçon, j'ai eu l'occasion de parler des observations importantes faites par Waller sur les modifications que la section des nerfs rachidiens détermine dans la partie de ces organes séparée de leurs racines (1). Le tronçon resté en connexion avec la moelle épinière ne subit aucun changement important, mais au bout de quelques jours le tronçon périphérique commence à s'altérer et ses fibres constitutives s'atrophient peu à peu en éprouvant successivement des modifications qui les rendent inaptes à fonctionner (2); mais lorsqu'on coupe tantôt les racines anté-

(1) Voy. tome XI, p. 336.

Quelques indications relatives à ce phénomène sont dues en premier lieu à Nasse, puis à Gunther et Schön (a); mais ce sont les expériences de Waller qui en donnèrent la démonstration (b).

(2) L'atrophie ne porte pas sur les tuniques membraneuses des fibres constitutives du nerf coupé, mais sur la substance nerveuse contenue dans

ces tubes, et elle affecte principalement la myéline ou substance médullaire corticale. Le premier indice de cette altération consiste en une sorte de segmentation de cette dernière substance qui subit ensuite une transformation grasseuse apparente due probablement à la séparation de la matière grasse qui s'y trouve en très-forte proportion associée à des principes albuminoïdes. Lorsque cette

(a) Nasse, *Ueber die Verundertungen der Nervenfasern nach ihrer Durchschneidung* (Müller's Archiv, 1839, p. 409).

— Gunther et Schön, *Versuche und Bemerkungen über Regeneration der Nerven* (Müller's Archiv für Anat. und Physiol., 1840, p. 276).

(b) Waller, *Experiments on the section of the Glossopharyngeal and Hypoglossal Nerves of the Frog and observations on the alterations produced thereby in the structure of their Primitive Fibers* (Phil. Trans., 1850, p. 423, pl. XXXI). — *Nouvelle méthode pour l'étude du système nerveux* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 1851, t. XXXIII, p. 606). — *Nouvelles observations sur la régénération des nerfs* (Op. cit., 1852, t. XXXIV, p. 393, 675, 842 et 979). — *Septième mémoire sur le système nerveux* (Op. cit., t. XXXV, p. 301). — *Huitième mémoire* (Op. cit., t. XXXV, p. 56). — *Neuvième mémoire* (Op. cit. t. XXXVI, p. 378).

rieures, tantôt les racines postérieures de l'un de ces nerfs, les effets produits ne sont plus les mêmes. Quand ce sont les racines postérieures qui ont été divisées, l'atrophie n'est que partielle et n'affecte que les fibres élémentaires en connexion avec ces racines et servant à la transmission de la force excito-motrice. Un résultat analogue est produit par la section des racines postérieures lorsqu'elle est pratiquée au-dessous du ganglion rachidien que les fibres constitutives de ces racines

transformation est devenue complète, un travail de résorption commence et peu à peu le tube se vide plus ou moins complètement. Le cylindre axe paraît être la dernière partie atteinte et quelques auteurs pensent qu'il ne cesse jamais d'exciter (a), tandis que d'autres considèrent sa disparition comme étant complète (b); mais, dans tous les cas, il s'altère et se confond presque avec la matière grisâtre due à la désorganisation des parties circonvoisines de la fibre. Quelques histologistes pensent que cette désorganisation s'effectue progressivement, soit du centre à la périphérie du système, soit de l'extrémité du nerf vers ses racines; mais il est plus probable que l'atrophie s'opère à la fois dans toute la longueur de ce conducteur (c).

Le temps nécessaire pour l'accomplissement de ce travail de désorganisation varie beaucoup avec les

espèces animales sur lesquelles le phénomène se manifeste, suivant l'âge et même suivant d'autres conditions biologiques susceptibles de ralentir ou d'accélérer le mouvement nutritif: par exemple la température lorsqu'il s'agit d'Animaux hibernants ou d'Animaux à sang froid. La marche de l'altération est plus rapide chez les Pigeons que chez les Mammifères et beaucoup plus lente chez les Carnassiers que chez les Rongeurs. Chez le Lapin, la segmentation de la myéline n'est bien manifeste que vers le dixième jour après l'opération, tandis que chez le Pigeon l'altération graisseuse se voit distinctement dès le sixième ou le septième jour. En général, la transformation graisseuse semble être complète au bout de trois semaines ou de vingt-quatre jours. Enfin l'altération est en général plus rapide chez les jeunes Animaux que chez les individus adultes.

(a) Schiff, *Sur la régénération des nerfs*, etc. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1854, t. XXXVIII, p. 448).

(b) Waller, *Op. cit.*

— Lent, *Regeneration durchschnittener Nerven* (*Zeitschrift für wissenschaft. Zool.*, 1856, t. VII, p. 145).

(c) Vulpian, *Op. cit.*, p. 236.

— Fich, *Ueber Umwandlung von Nerven in Fett* (*Müller's Arch.*, 1842, p. 19).

— Laveran, *Recherches expérimentales sur la régénération des nerfs*. Thèse de Strasbourg, 1868.

— Weir Mitchell, *Des lésions des nerfs et de leurs conséquences*, trad. par Dastre, 1874, p. 78.

traversent : l'atrophie du tronc est encore partielle et ce sont les fibres sensibles seulement qui se désorganisent. Mais lorsque la même section est pratiquée plus près de la moelle épinière de façon à laisser le tronc du nerf en relation avec son ganglion rachidien et à ne le séparer que de l'axe cérébro-spinal, la totalité du nerf reste inaltérée : il n'y a plus atrophie (1). On en peut conclure que ce ganglion est un foyer trophique dont l'action maintient dans les fibres nerveuses qui en sortent l'activité nutritive nécessaire à leur conservation, tandis que la force organisatrice dont les effets se manifestent sur les fibres motrices du nerf mixte procède de la moelle épinière. Chacun de ces groupes de fibres nerveuses se trouve donc sous l'empire d'un foyer trophique spécial situé l'un dans le ganglion rachidien correspondant, l'autre dans la portion adjacente du myélar. La destruction du ganglion de Gasser détermine les mêmes effets partiels sur les fibres sensibles du nerf trijumeau dont les fibres motrices ne s'atrophient que par suite de l'interruption de leurs relations avec l'encéphale (2).

On a quelques motifs pour croire que si les deux bouts d'un nerf coupé restent en contact ils peuvent se souder en quelque sorte l'un à l'autre et conserver intégralement leurs propriétés physiologiques (3), mais presque toujours ils se rétractent de façon à laisser entre eux un espace plus ou moins considérable. Néanmoins dans ce cas, de même que

(1) Ces faits furent nettement établis par Waller (a).

(2) Pour plus de détails sur l'influence que divers foyers d'innervation exercent sur la nutrition et la reproduction des fibres nerveuses, je ren-

verrai à l'ouvrage de M. Vulpian (b).

(3) Ce résultat semble avoir été obtenu dans un cas chirurgical où l'on avait réuni par suture les deux bouts du nerf médian divisé accidentellement (c).

(a) Waller, *Op. cit.* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1852, t. XXXIV).

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 236 et suiv.

(c) Laugier, *Note sur la structure du nerf médian* (*Gaz. hebdom. de méd.*, 1864 série 2, t. I, p. 454 et 520).

lors de leur résection, ou division avec perte de substance, leur réunion n'est pas impossible, et le plus souvent il s'établit entre les surfaces coupées un travail réparateur qui a pour résultat non-seulement le rétablissement de la continuité de substance entre les deux tronçons, mais la reproduction de fibres nerveuses dans le tronçon périphérique et le rétablissement des propriétés physiologiques normales dans la totalité de cet organe (1).

Cette réorganisation des fibres nerveuses atrophiées ou leur remplacement par des fibres de nouvelle formation dans le tronçon périphérique n'a pas lieu si les relations entre ce tronçon et un foyer trophique ne sont pas rétablies par l'effet de ce travail de cicatrisation ; mais elle peut être déterminée par l'influence exercée de la sorte par un foyer trophique

(1) La cicatrisation des nerfs et la régénération d'une portion de leur tissu après la résection de ces organes dans une étendue plus ou moins considérable a été démontrée, vers la fin du siècle dernier, par divers expérimentateurs, parmi lesquels il convient de citer en première ligne Fontana, Cruikshank et Haughton (a). Plus récemment beaucoup d'expé-

riences intéressantes ont été faites sur le même sujet (b), mais c'est depuis peu d'années seulement que le mode soit de désorganisation, soit de reproduction des nerfs, a été étudié avec toute l'attention désirable. Les questions qui s'y rapportent ont donné lieu à un grand nombre de publications parmi lesquelles je citerai les suivantes (c) :

(a) Fontana, *Expériences sur la reproduction des nerfs (Traité du venin de la Vipère, etc., 1781, t. II, p. 177).*

— Cruikshank, *Exp. on the Nerves, particularly on their Reproduction (Phil. Trans., 1795).*

— Haughton, *On experimental Enquiry concerning the Reproduction of Nerves (Phil. Trans., 1795).*

(b) Prévost, *Note sur la régénération du tissu nerveux (Ann. des sciences natur., 1<sup>re</sup> série, 1827, t. X, p. 168).*

— Flourens, *Expériences sur la réunion ou cicatrisation des plaies de la moelle épinière et des nerfs (Ann. des sciences nat., 1828, série 1, t. XIII, p. 113).*

— Steinbruch, *De nervorum regeneratione.* Berlin, 1838.

— Brown-Séguard, *Régénération complète du nerf sciatique (Comptes rendus de la Soc. de biol., 1849, t. I, p. 137).*

(c) Waller, *Sur la régénération des nerfs (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1851, t. III, p. 609 et t. XXXIV, p. 393).*

— Lent, *Zur Lehre von der Regeneration durchschnittener Nerven (Zeitschr. für wissensch. Zool., 1856, t. VII, p. 145).*

— Philippeaux et Vulpian, *Recherches expérimentales sur la régénération des*

autre que celui sous la dépendance duquel le nerf était placé avant d'avoir été divisé.

Des expériences faites sur la cicatrisation ou sur la soudure des tronçons d'un nerf divisé par l'instrument tranchant ont permis de constater un autre fait important à noter : savoir la transmissibilité de la force excito-motrice d'un nerf à un autre nerf qui dans l'état normal de l'organisme n'était pas en connexion avec lui. Flourens s'est assuré de ce fait en coupant sur l'aile d'un Coq les deux nerfs principaux qui vont du plexus brachial, l'un à la face supérieure du membre, l'autre à la face inférieure de la même partie, puis en réunissant le tronçon supérieur de l'un au tronçon inférieur de l'autre et le tronçon supérieur de ce dernier au tronçon inférieur du premier. La cicatrisation s'est opérée comme dans les circonstances ordinaires et les parties de l'aile auxquelles ces nerfs se rendent, après avoir été complètement paralysées à la suite de l'opération, rentrent peu à peu en possession de leurs facultés primitives, car au bout de quelques mois non-seulement la sensibilité était rétablie

*nerfs séparés du centre nerveux* (Mém. de la Soc. de biologie, 1859, série 3, t. I, p. 343).

— Bruch, *Ueber die Regeneration durchschnittener Nerven* (Zeitschr. für wissensch. Zool., 1855, t. VI, p. 135).

— Remak, *Ueber die Wiederzeugung von Nerven* (Virchow, Archiv für Pathol. Anat., 1862, t. XXIII, p. 441).

— Oehl, *Sull processo di regenerazioni dei nervi sensi*, 1864.

— E. Neumann, *Degeneration und Regeneration nach Nervendurchschneidungen* (Archiv der Heilk., 1868, p. 193).

— A. Laveran, *Recherches expérimentales sur la régénération des nerfs*, thèse de Strasbourg (Journ. d'anat. de Robin, 1868, t. V, p. 305).

— C. Robin, *Observations histologiques sur la génération et la régénération des nerfs* (Journ. d'anat., t. V, p. 321).

— Lent, *Beiträge zur Lehre von der Regeneration durchschnittener Nerven* (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1856, t. VII, p. 145).

— Schiff, *Sur la régénération des nerfs et sur les altérations qui surviennent dans les nerfs coupés* (Comptes rendus de l'Acad. des sc., 1854, t. XXXVIII, p. 448).

— Vulpian, *Recherches relatives à l'influence des lésions traumatiques des nerfs sur les propriétés physiologiques et la structure des muscles* (Arch. de physiol., 1872, t. IV, p. 750).

— Ranvier, *De la régénération des nerfs sectionnés* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 1873, t. LXXVI, p. 491).



dans l'extrémité de l'aile, mais les muscles de cette région obéissaient aux incitations de la volonté (1).

§ 10.— En réfléchissant aux différences fonctionnelles qui existent entre les nerfs excito-moteurs et les nerfs sensitifs, on a dû se demander si cette division du travail dépend d'une différence dans les propriétés physiologiques de ces deux sortes de conducteurs, ou de la nature des organes qui sont en connexion avec leurs extrémités. Unzer professait cette dernière opinion (2) et la question paraissait résolue dans ce sens, il y a quelques années ; mais des investigations récentes sont venues montrer que les arguments en faveur de l'hypothèse de l'identité de la névrité dans les nerfs sensitifs et excito-moteurs n'ont pas toute la valeur qu'on leur attribuait, et aujourd'hui les opinions sont partagées à cet égard. Quelques faits semblent établir que les excitations nerveuses peuvent se propager dans le sens opposé à leur direction

Suppléance  
des  
conducteurs  
nerveux.

(1) Dans une autre expérience analogue, le tronçon supérieur du nerf cervical de la troisième paire divisé horizontalement fut uni au tronçon inférieur du nerf pneumogastrique, préalablement coupé aussi en travers, et au bout de trois mois ces deux tronçons, de provenance différente, s'étaient soudés bout à bout ; mais le rétablissement fonctionnel ne parut pas avoir eu lieu dans le tronçon inférieur du nerf pneumogastrique ainsi uni organiquement à l'un des nerfs cervicaux, car lorsque Flourens pratiqua la section du nerf pneumogastrique du côté opposé, l'Animal mourut en présentant les symptômes qui accompagnent la section simultanée des

deux nerfs pneumogastriques (a). Ce résultat est en accord avec la spécialité physiologique du foyer excito-moteur de l'appareil respiratoire dont naissent ces deux nerfs, car la soudure du tronçon inférieur de l'un de ces nerfs avec le tronçon supérieur d'un nerf cervical ne rétablissait pas les relations avec ce foyer.

(2) Unzer soutenait que les nerfs moteurs et sensitifs, parfaitement distincts quant à leurs fonctions, sont identiques quant à leur nature, et ne diffèrent qu'à raison des propriétés physiologiques des parties de l'organisme avec lesquelles ces conducteurs sont en connexion (b).

(a) Flourens, *Op. cit.* (*Ann. des sc. nat.*, 1827, t. XIII, et *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 2<sup>e</sup> édit., 1842, p. 274).

(b) Unzer, *Op. cit.*, p. 19.

normale, et l'on sait que ces excitations développées dans un nerf déterminé peuvent se transmettre à un autre nerf si celui-ci a été mis en continuité organique avec le premier ; mais on n'a pu obtenir aucune preuve expérimentale de l'aptitude d'une fibre sensitive à transmettre des influences excito-motrices, ou de l'aptitude des fibres excito-motrices à être des conducteurs d'impressions sensibles.

Le principal fait en faveur de l'opinion que la même fibre nerveuse peut transmettre des excitations suivant les deux directions opposées nous a été fourni par les expériences de M. Paul Bert sur les greffes animales. Ce physiologiste habile a constaté que si l'on soude par les deux bouts sur le corps d'un Rat la queue d'un autre individu reployée en manière d'anse, on peut après un certain temps détacher l'extrémité basilaire de cet appendice sans y détruire la sensibilité. En effet, vient-on alors à pincer l'extrémité libre de la queue étrangère ainsi greffée par son petit bout, l'Animal qui le porte donne des signes de sensibilité. Or l'excitation produite de la sorte ne peut arriver à l'extrémité basilaire de la queue et passer de là aux nerfs sensitifs du porte-greffe qu'en allant d'avant en arrière dans les nerfs de l'appendice inséré, au rebours de sa position naturelle, tandis que dans l'état normal ces nerfs ne conduisent ces mêmes excitations que d'arrière en avant, c'est-à-dire de l'extrémité vers la base de l'organe (1).

D'autres expériences sur la soudure bout à bout de tron-

(1) M. P. Bert a parlé brièvement d'en faire l'objet d'un mémoire spécial lu à l'Académie des sciences de ses expériences dans une de ses premières publications (a), et il vient depuis la rédaction de cette leçon (b).

(a) P. Bert, *Grefte animale. Rétablissement de la circulation et propagation de la sensibilité en sens inverse de son cours normal* (*Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 1863, série 3, t. V, p. 179).

(b) P. Bert, *Sur la transmission des excitations dans les nerfs de sensibilité* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*; 1877; t. LXXXIV, p. 173).

çons de nerfs d'origines différentes paraissaient au premier abord prouver non-seulement qu'il peut en être de même pour l'influence excito-motrice, mais aussi que la névrité développée dans un nerf sensitif peut se propager à un nerf excito-moteur et réciproquement. Ces expériences, ainsi que je viens de le dire, n'ont pas la signification qu'on leur attribuait d'abord, mais je crois devoir ne pas les passer sous silence, ne fût-ce que pour montrer combien il est nécessaire d'examiner attentivement les faits dont on argue en physiologie.

Nous avons vu, précédemment, qu'un nerf, après avoir été divisé et même reséqué dans une étendue considérable, peut se reconstituer de façon à redevenir apte à l'accomplissement de ses fonctions naturelles. Or, on a constaté que cette soudure pouvait s'effectuer non-seulement entre les deux portions d'un même nerf divisé transversalement, mais entre des tronçons appartenant à des nerfs différents (1). Cependant rien ne prouve jusqu'ici

(1) Flourens a pratiqué avec succès cette soudure chez un Coq, dont il avait divisé les deux nerfs de la région radiale de l'aile. La portion supérieure du nerf cubital fut soudée bout à bout avec la portion inférieure du nerf radial, et la portion supérieure de ce dernier unie à la portion inférieure du nerf cubital. Au premier moment, l'aile sur laquelle l'opération avait été faite resta tombante et ne donna aucun signe de sensibilité; mais au bout de quelques mois le mouvement y reparut ainsi que la faculté de sentir et par conséquent les excitations excito-motrices développées dans l'encéphale et

transmises au membre par la portion rachidienne du nerf radial ont dû passer aux muscles correspondants par les branches terminales du nerf cubital, et les impressions sensibles reçues par ce dernier nerf ont dû arriver à l'encéphale par les fibres du nerf radial (a).

Des résultats analogues ont été obtenus en opérant sur d'autres nerfs; ainsi MM. Vulpian et Philippeaux ont effectué la réunion de l'extrémité inférieure du nerf hypoglosse avec la portion supérieure du nerf pneumogastrique, et ils ont vu la langue recouvrer ses mouvements à la suite de cette soudure (b).

(a) Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 2<sup>e</sup> édit., 1842, p. 272;

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*.

qu'une fibre nerveuse excito-motrice puisse être mise en action par l'intermédiaire d'une fibre sensitive ou *vice versa*, et les dernières expériences de M. Vulpian sur la soudure de la portion initiale du nerf lingual avec la portion périphérique du nerf moteur de la langue ou grand hypoglosse tendent à prouver que la solidarité fonctionnelle ne s'établit pas entre des fibres sensibles et excito-motrices (1).

Action  
spéciale  
du curare  
sur  
les nerfs  
moteurs.

§ 41. — Les phénomènes dont l'empoisonnement par le curare est accompagné parurent, au premier abord, démontrer la dissimilitude des fibres nerveuses qui transmettent de la périphérie de l'organisme à l'axe cérébro-spinal les

(1) MM. Vulpian et Philippeaux, en répétant des expériences tentées précédemment par Bidder et par plusieurs autres physiologistes (a), ont constaté que ces deux nerfs peuvent être soudés bout à bout, et qu'à la suite du travail de reconstruction histogénique qui s'effectue lentement après l'opération, les branches terminales du nerf hypoglosse ainsi greffé sur le nerf lingual, lequel est essentiellement un nerf sensitif, redeviennent aptes à remplir leurs fonctions excito-motrices. Ces auteurs en avaient conclu que la névrité excito-motrice et la névrité

sensitive devaient être identiques et susceptibles de se suppléer mutuellement (b). Mais, par des recherches ultérieures, M. Vulpian a constaté que la portion basilaire du nerf lingual ainsi mise en connexion avec le nerf hypoglosse renferme des fibres excito-motrices provenant de la corde du tympan et perd la faculté de mettre en action la portion linguale du nerf hypoglosse, lorsque ces fibres ont été mises hors de service par la section de la corde du tympan, qui est une dépendance du nerf facial, lequel est un nerf excito-moteur (c).

(a) Bidder, *Versuche über die Möglichkeit der Zusammenheiten funktionell verschiedener Nervenfasern* (Müller's Archiv, 1842, p. 107).

— Schiff, *Lehrbuch der Physiologie*, p. 134.

— Ambrosoli, *Ueber die Verbindung der sensibeln und motorischer Nervenfasern*.

— Schmidt, *Jahrb. ucher der gesamm. Med.*, 1860, t. CVIII, p. 289.

— Glüge et Thiernesse, *Sur la réunion des fibres nerveuses sensibles avec les fibres motrices* (Bullet. de l'Acad. de Belgique, 1857, 2<sup>e</sup> série, t. VII, p. 415. — *Ann. des sciences nat.*, 1859, 4<sup>e</sup> série, t. XI, p. 181).

(b) Philippeaux et Vulpian, *Recherches sur la réunion bout à bout des fibres nerveuses sensibles avec les fibres nerveuses motrices* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 1863, t. LVI, p. 54).

— Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, 1866, p. 283.

(c) Vulpian, *Nouvelles expériences relatives à la réunion bout à bout du nerf lingual et du nerf hypoglosse* (Archives de physiol., 1873, t. III, p. 597).

impressions sensibles ou qui conduisent, en sens inverse de ce centre physiologique aux muscles, la force excito-motrice (1). Effectivement, les expériences de M. Claude Bernard nous ont appris qu'à une certaine période de ce genre d'intoxication, les nerfs excito-moteurs deviennent inaptes à faire contracter les muscles (2), tandis que les nerfs sensitifs conservent la faculté de porter vers le cerveau les excitations dont résultent les sensations (3). Mais les recherches faites plus récemment sur le même sujet, soit par M. Vulpian, soit par d'autres physiologistes, montrent que cette suspension des fonctions des nerfs moteurs ne dépend pas

(1) Voy. tome IV, pages 142 et suivantes.

(2) Cette inaptitude est constatable lorsqu'on excite le nerf soit par le galvanisme, soit mécaniquement, soit par des actions nerveuses réflexes ou autres.

(3) M. Claude Bernard a démontré cette différence dans les effets du curare sur la sensibilité et sur la motricité, à l'aide de l'expérience suivante : Sur une Grenouille dont l'aorte abdominale a été liée de façon à interrompre la circulation du sang dans les membres postérieurs, il introduit une certaine quantité de curare sous la peau. Le poison est absorbé et détermine dans toutes les parties du corps où le sang arrive la paralysie des muscles, non en détruisant l'irritabilité de ces organes, mais en faisant perdre aux nerfs moteurs leur puissance excito-motrice, et au premier abord on pourrait penser que la sensibilité est également détruite, car on peut pincer ou piquer la peau des membres

antérieurs sans qu'il en résulte dans les diverses parties de l'organisme soumises à l'action du curare la moindre manifestation de douleur; mais les excitations sensibles déterminées de la sorte n'en sont pas moins parvenues à l'axe cérébro-spinal, car elles y déterminent des effets réflexes dans les pattes postérieures où le poison, n'ayant pas pénétré, n'a pas paralysé les nerfs moteurs. Les mouvements provoqués ainsi dans les membres postérieurs par l'excitation des pattes antérieures frappées de paralysie musculaire sont même très-violents et l'Animal cherche à fuir à l'aide de son train de derrière, bien que toute la portion antérieure de son corps soit privée de mouvement.

Il est également à noter que le curare n'éteint pas la contractilité musculaire, car les muscles continuent à être excitables par les stimulants mécaniques ou autres, lorsque ceux-ci agissent directement sur leur tissu (a).

(a) Cl. Bernard, *Leçons sur les substances toxiques*, 1857, p. 320, 341 et suiv. — *Leçons sur les propriétés des tissus vivants* 1866, p. 254.

de l'abolition de l'excitabilité dans ces conducteurs de la force nerveuse et résulte d'une perturbation dans les relations de leur extrémité périphérique avec le tissu contractile des muscles. En effet, le tronc du nerf soumis à l'action du curare et devenu, en conséquence de cette action, incapable de provoquer la contraction musculaire peut conserver la faculté de transmettre la force nerveuse centripète dont la motilité dépend, et pour préserver de l'espèce de paralysie déterminée de la sorte un groupe de muscles, il suffit d'empêcher ce poison d'arriver dans la région occupée par ces organes, tout en le faisant agir sur la portion centrale des nerfs qui s'y rendent, et sur l'axe cérébro-spinal dont ces nerfs partent, en un mot, sur toutes les autres parties de l'organisme, car son action toxique ne s'exerce que sur la portion terminale du nerf, là où ce conducteur s'unit au muscle (1). Le caractère spécial de son rôle phy-

(1) Une expérience faite par M. Vulpian est particulièrement propre à mettre en évidence cette localisation de l'action toxique du curare. Ce physiologiste plaça autour de la patte postérieure d'une Grenouille une ligature qui ne comprenait pas le nerf sciatique, mais qui empêcha tout passage du liquide nourricier du corps dans la portion du membre ainsi séparée du reste de l'organisme; puis il empoisonna l'Animal en introduisant un peu de curare sous la peau du dos. La perte de la motricité se manifesta, comme d'ordinaire, dans toutes les parties autres que la portion du membre située au-dessous de la ligature; mais là les muscles se contractèrent toutes les fois qu'on irrita fortement une autre partie du corps. Dans un cas,

pendant plus de vingt-quatre heures après l'empoisonnement, et la perte de la motricité dans toutes les parties du corps où le curare avait eu accès aux branches terminales des nerfs musculaires, l'action excito-motrice a pu être provoquée de la sorte (a).

L'action élective du curare sur la portion terminale des nerfs moteurs peut se déduire aussi de l'expérience suivante, due à M. Cl. Bernard : Si l'on enlève sur une Grenouille vivante les deux muscles gastrocnémiens avec les nerfs qui s'y distribuent et que l'on place l'un de ces muscles dans un vase contenant une dissolution de curare, mais en ayant soin de maintenir le nerf à l'abri du contact de ce liquide; tandis que l'on fait plonger le nerf de l'autre muscle dans la dissolution du curare, tout en main-

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 209.

siologique semble donc dépendre de la structure de l'organe auquel le nerf se rend plutôt que de quelque particularité dans les propriétés intrinsèques des nerfs centrifuges. C'est aussi à une cause de cet ordre plutôt qu'à une différence dans la nature des fibres sensitives et des fibres excito-motrices qu'il faut attribuer la persistance de la motricité après l'abolition de la sensibilité dans les cas d'empoisonnement par d'autres agents toxiques, tels que la strychnine (1). Je dois ajouter cependant que l'hypothèse de la similitude des propriétés conductrices des nerfs moteurs et sensitifs est formellement

tenant le muscle lui-même hors de l'atteinte du poison, on peut constater que le premier muscle sera paralysé, tandis que le second se contractera comme d'ordinaire lorsqu'on stimulera son nerf moteur (a). D'autres expériences faites par M. Kölliker ont donné des résultats analogues (b), et il est également à noter que les fibres nerveuses, motrices, privées de leur pouvoir excito-moteur par l'action du curare, conservent leurs propriétés électro-motrices (c).

M. Vulpian attribue cette différence dans le mode d'action du curare sur les nerfs en général, et sur l'extrémité terminale des nerfs moteurs, à l'absence de la gaine corticale de ces organes dans le point où leur filament axile s'étale sur le muscle (d), et cette explication me paraît très-plausible (e).

(1) Le fait de la persistance de la

force nerveuse excito-motrice après l'abolition de la sensibilité, dans les cas d'empoisonnement par la strychnine, a été constaté de la manière suivante: M. Cl. Bernard ayant mis à découvert les nerfs lombaires, et ayant passé sous ces nerfs une ligature disposée de façon à intercepter toute communication entre le train de derrière et le reste du corps, injecta sous la peau du dos une certaine quantité de noix vomique. L'Animal eut des convulsions, puis perdit le sentiment, non-seulement dans les membres antérieurs, mais aussi dans le train postérieur, et cependant l'excitation galvanique y provoqua des contractions non-seulement lorsqu'on la porta directement sur les muscles, mais aussi lorsqu'on la dirigea sur les nerfs moteurs; la sensibilité seule avait donc été détruite (f).

(a) Cl. Bernard, *Leçons sur les effets des substances toxiques*, 1857, p. 329.

(b) Kölliker, *Note sur l'action du Curare sur le système nerveux* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, octobre 1856, t. XLIII, p. 791).

(c) O. Funcke, *Zur Kenntniss der Wirkung des Urari und einiger andere Gifte Bericht über die Verhandlungen der Sächst. Gesellsch. der wissenschaften. Math. Phys. Kl.*, 1859, t. XI, p. 1.

(d) Voy. tome X, p. 438.

(e) Vulpian, *Op. cit.*, p. 213.

(f) Cl. Bernard, *Op. cit.*, p. 357.

repoussée par quelques-uns de nos physiologistes les plus éminents, notamment par M. Claude Bernard (1).

Mode  
de  
propagation  
de la force  
excito-  
motrice  
dans  
les nerfs.

§ 12. — Après avoir constaté que les nerfs remplissent le rôle de conducteurs de la force excito-motrice développée soit dans les ganglions des Animaux invertébrés, soit dans l'axe cérébro-spinal des Vertébrés; que chez ces derniers Animaux cette transmission s'y fait par l'intermédiaire de fibres spéciales, et que dans les nerfs rachidiens ces fibres dites motrices sont en continuité directe avec les fibres constitutives des racines antérieures des mêmes nerfs, nous devons chercher à nous rendre compte du mécanisme à l'aide duquel cette propagation s'accomplit.

Les idées régnantes en physique ont toujours exercé beaucoup d'influence sur les hypothèses à l'aide desquelles les physiologistes ont cru pouvoir expliquer les phénomènes vitaux. Ainsi jadis, de même que les physiciens matérialisaient par la pensée la cause des effets dus à la lumière ou à la chaleur et en attribuaient la propagation à la progression d'un fluide impondérable qui émanerait d'un corps éclairant ou d'un corps chaud et s'avancerait au loin dans l'espace,

(1) L'idée de l'aptitude des fibres nerveuses motrices et des fibres nerveuses sensibles à se suppléer mutuellement est considérée par M. C. Bernard, comme étant non-seulement erronée, mais aussi contraire aux progrès de la physiologie générale (a). Néanmoins ce jugement ne me paraît pas fondé et je dirai même que d'après les tendances connues de la nature il me paraît très-probable que si la division du travail physiologique dans la portion périphérique du système nerveux est complète dans l'organisme humain, il en est autrement

dans les rangs inférieurs du règne Animal et que chez la plupart des Êtres animés le même conducteur nerveux doit être susceptible de transporter les incitations sensibles aussi bien que les incitations motrices.

J'ajouterai que, contrairement à l'opinion de Longet et Matteucci, il paraît n'y avoir aucune différence entre les fibres nerveuses motrices et sensibles, quant à leurs propriétés électriques; cela résulte nettement des expériences de M. Rousseau (b).

(a) Cl. Bernard, *Rapport sur les progrès de la physiologie*, 1867, p. 30.

(b) Voy. Cl. Bernard, *Leçons sur le système nerveux*, t. I, p. 170 et suiv.



beaucoup de physiologistes se représentaient la puissance nerveuse comme étant un fluide subtil comparable à une de ces vapeurs, désignées par les chimistes sous le nom d'esprit, qui se dégagerait du cerveau ou de quelque autre foyer analogue et coulerait dans des tubes constitués par les nerfs. Ils personnifiaient en quelque sorte cet agent sous le nom de fluide nerveux ou d'*esprits animaux*. Mais depuis que la théorie de l'émission, reconnue insuffisante pour l'interprétation des phénomènes lumineux et calorifiques, a fait place à la théorie de l'oscillation, on s'est aperçu également de l'incompatibilité de l'hypothèse d'un fluide nerveux avec divers faits biologiques constatés expérimentalement, et on a dû chercher une autre représentation idéale de la cause des phénomènes vitaux de cet ordre.

En effet, nous avons vu que l'activité fonctionnelle d'un nerf excito-moteur peut être mise en jeu artificiellement par un stimulant mécanique ou physique après que toute communication entre cet organe et les foyers d'innervation a été interrompue; la névrosité est donc une propriété du tissu constitutif du nerf et ne saurait résulter de l'afflux d'un fluide qui y arriverait de l'axe cérébro-spinal ou de toute autre source analogue; la force qui s'y manifeste est un des résultats du travail vital dont le tissu de la fibre nerveuse est le siège; sa source est sur place et non au dehors de cette fibre.

Nous savons également que le nerf excito-moteur est apte à développer de la motricité dans tous les points de son étendue et que la force stimulante mise en liberté dans un point quelconque de sa longueur se manifeste ensuite dans toute la portion plus périphérique de ce cordon (1).

(1) L'individualité physiologique des différentes portions d'un même nerf est rendue manifeste aussi par le fait suivant: l'excitabilité de ce conducteur de puissance nerveuse peut être épuisée dans un point par le

Nous pouvons donc nous représenter la partie essentielle de chaque fibre excito-motrice élémentaire, comme étant constituée par une série linéaire d'organites ou agents nerveux élémentaires, semblables entre eux, aptes à développer de la force nerveuse, lorsqu'ils y sont provoqués soit par un stimulant nerveux, soit par un stimulant mécanique, physique ou chimique, et susceptibles, à raison de cette production de force, d'agir, chacun comme excitant sur l'organite voisin. Il s'établirait ainsi une série d'actions induites successivement dans les divers éléments organiques, ou *névrites*, de cette espèce de chaîne, à peu près comme dans une pile galvanique, mais avec cette différence que la force développée dans chacune de ces individualités n'irait pas en entier s'ajouter à la force développée sous son influence dans la névrite suivante, ainsi que cela a lieu dans la pile, et serait employée en partie à mettre en action ce dernier organite (1). Le

passage d'un courant électrique sans que cette propriété disparaisse dans les autres parties des mêmes fibres plus ou moins éloignées du point irrité.

(1) Un psychologue éminent, dont les écrits sont riches en vues originales et ingénieuses, M. Herbert Spencer, suppose que la force développée dans chacun des éléments et la chaîne nerveuse s'ajoute à la force qui, sous la forme de stimulant, a mis cet élément en action et, par conséquent, que l'effet utile d'une excitation grandit proportionnellement à la longueur du nerf (*a*). Au premier abord cette opinion semble être justifiée par diverses expériences. Ainsi, M. Pflüger a trouvé que les effets

mécaniques produits par la contraction d'un muscle mis en jeu par l'irritation de son nerf augmente avec la distance comprise entre la portion terminale de ce conducteur et le point d'application du stimulant (*b*), et M. Marey, dont les premières recherches avaient paru défavorables aux vues de ce physiologiste (*c*), a constaté récemment au moyen du myographe que les contractions des muscles de l'éminence thénar provoquées par l'excitation du nerf médian sont moins fortes lorsque cette excitation est appliquée au poignet que lorsqu'on la fait agir sur la face interne du bras (*d*). Mais faut-il attribuer cet

(*a*) Herbert Spencer, *Principes de psychologie*, 1874, t. I, p. 51.

(*b*) Pflüger, *Untersuchungen über die Physiol. des Electrotonus*, 1859.

(*c*) Marey, *Du mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 339.

(*d*) F. Franck, article NERF, du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, 2<sup>e</sup> série, t. XII, p. 189.

filament nerveux, au lieu d'être un conducteur passif comme un tuyau irrigateur, serait comparable à ces séries de billes élastiques dont les physiciens se servent pour démontrer le mode de propagation de la force mécanique développée par un choc imprimé à l'une des extrémités de l'appareil et se transmettant de bille à bille, sans opérer dans celles-ci aucun déplacement visible, jusqu'à ce qu'elle soit arrivée au dernier terme de la série où, ne rencontrant plus de résistance, elle se transforme de nouveau en mouvement mécanique et fait avancer la bille terminale (1).

§ 13. — Dans l'état actuel de nos connaissances les conjectures que l'on se hasarde à former au sujet de la nature de l'action nerveuse développée de la sorte ne peuvent être que très-vagues. Cependant il me paraît présumable que la force déployée par le nerf consiste, comme la lumière, la chaleur et l'électricité, en un mouvement moléculaire dont seraient animées les particules constitutives de la substance nerveuse (2). Ce seraient ces mouve-

Hypothèses  
relatives  
à la nature  
des actions  
nerveuses.

accroissement à l'addition de quantités de force développées successivement dans les divers éléments de cette espèce de chaîne conductrice, phénomène qui a été désigné sous le nom d'*avalanche nerveuse*, ou à des différences dans l'excitabilité des névrites constitutives de la portion périphérique des nerfs et de la portion centrale de ces organes conducteurs? Cette dernière interprétation me paraît plus plausible que la précédente, car plusieurs physiologistes ont pu constater que la portion terminale des nerfs sensitifs est beau-

coup plus excitable que le tronc des mêmes nerfs (a). Je dois ajouter aussi que le fait de l'augmentation des effets excito-moteurs avec la longueur du conducteur parcouru par le courant nerveux n'est pas admis par tous les expérimentateurs (b).

(1) Pour l'explication de ces phénomènes de déplacement observables lors du choc des corps, je renverrai aux ouvrages élémentaires de Mécanique (c).

(2) L'opinion dont je parle ici est loin d'être nouvelle, mais elle a subi successivement diverses modifica-

(a) Volkmann, *Op. cit.* (Müller's *Archiv*, 1848, p. 407).

— Ch. Richet, *Recherches expérimentales et cliniques sur la sensibilité*, 1877, p. 40.

(b) Rosenthal, *Les nerfs et les muscles*, p. 165.

(c) Voy. Delaunay, *Cours élémentaire de mécanique*, p. 143 et suiv.

ments, d'une nature particulière, qui, se communiquant de proche en proche à ces molécules, constitueraient ce que l'on appelle communément un courant nerveux (1), et ils seraient jusqu'à un certain point comparables aux vibrations sonores qui se propagent dans les corps élastiques, ou mieux encore aux oscillations de la substance hypothétique appelée éther par les physiciens et considérée par ceux-ci comme étant la cause des phénomènes lumineux, ou bien encore aux mouvements d'une vitesse encore plus grande et d'un autre caractère dont paraissent dépendre les phénomènes électriques. On concevrait facile-

tions et on a supposé d'abord que les mouvements moléculaires déterminés dans la substance nerveuse lorsqu'elle entre en jeu étaient des trépidations comparables aux vibrations sonores ou aux vibrations photogènes de l'éther. L'hypothèse des vibrations nerveuses remonte à Newton et fut longuement développée vers le milieu du siècle dernier par Hartley (a). Elle compte plusieurs autres partisans, Condillac par exemple, et dernièrement M. Sterling a cité à l'appui de cette interprétation les faits suivants. Lorsque dans ses expériences sur l'action des irritations il faisait succéder des excitations séparées entre elles par un certain intervalle de temps, ces stimulants ne produisaient que peu d'effet, tandis qu'en les précipitant sans en faire varier la puissance elles produisaient des effets beaucoup plus considérables, comme si ces excitations s'ajoutaient les unes aux autres ainsi que

le font les oscillations rythmiques qui se succèdent à des intervalles suffisamment courts (b). Mais l'existence des mouvements de ce genre ne suffirait pas à expliquer les phénomènes observés lors de la transmission des influences nerveuses et, ainsi que nous allons le voir, les déplacements moléculaires déterminés dans la substance nerveuse par les stimulants offrent probablement un autre caractère.

(1) L'usage autorise l'emploi de cette expression, mais elle ne me paraît pas bonne, car de même qu'on ne dirait pas un courant sonore ou un courant lumineux, on ne devrait pas appeler courant nerveux ou courant électrique, une propagation d'effets dynamiques produits par des molécules que l'on suppose ne pas progresser et ne faire qu'osciller ou tourner sur place; mais cette locution est commode et par conséquent on continue à s'en servir.

(a) Newton, *Philosophiæ naturalis Principia mathematica*, lib. III, Scholium generale (édit. de 1714, p. 483).

— Hartley, *Observations on Man*, 1748, t. I, p. 7 et suiv.

(c) Sterling, *On the reflex functions of the spinal chord* (*Edinburg Medical Journal*, 1876, t. XXI, partie 2, p. 1102).

ment que cette transmission de mouvement ne pourrait s'effectuer si les atômes de substance nerveuse disposés en série linéaire n'étaient fort rapprochés entre eux et qu'elle serait interrompue non-seulement par toute solution de continuité analogue à celles produites par un instrument tranchant, mais aussi par toute résistance d'une certaine grandeur qui serait développée dans l'un des anneaux de l'espèce de chaîne formée par les névrites.

Cette hypothèse relative à la cause prochaine de l'action nerveuse excito-motrice s'accorde très-bien avec ce que nous savons au sujet de la nature des stimulants qui mettent en jeu la motricité, car les effets produits par ces agents paraissent dépendre de ce qu'ils déterminent un changement brusque dans l'état d'équilibre moléculaire de la substance nerveuse (1). Ainsi l'activité fonctionnelle du nerf moteur peut être provoquée par la cessation d'une action stimulante aussi bien que par le début de cette action. Les phénomènes qui sont dus aux excitations électriques sont particulièrement propres à mettre en évidence les faits de cet ordre et ils jettent beaucoup de lumière sur les caractères de la force nerveuse excito-motrice ; aussi ont-ils été l'objet d'une multitude de recherches expérimentales (2) ; mais ils

(1) M. du Bois-Reymond, à qui la science est redevable d'une longue et très-fructueuse série de recherches sur l'électro-physiologie, a donné une analyse critique très-détaillée des travaux du même ordre faits dans le XVIII<sup>e</sup> siècle et dans la pre-

mière moitié du siècle actuel (a).

(2) Matteucci fut le premier à étudier d'une manière approfondie le rôle physiologique de ces courants secondaires et il s'en occupait encore dans les dernières années de sa vie (b).

(a) Du Bois-Reymond, *Untersuchungen über thierische Elektrizität*, 1847, t. I, p. 7 et suiv.

(b) Matteucci, *Essai sur les phénomènes électriques des Animaux*, 1849, p. 74 et suiv. — *Traité des phénomènes électro-physiologiques des Animaux*, 1844. — *Electro-Physiological Researches* (*Phil. Trans.*, 1845, p. 303). — *Sur le pouvoir électro-moteur secondaire des nerfs et son application à l'électro-physiologie* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1863, t. LVI, p. 760).

sont fort complexes, et pour s'en rendre compte il est nécessaire de prendre en considération non-seulement le stimulant primordial, mais aussi les courants secondaires ou courants induits qui peuvent être développés dans le nerf sous l'influence du premier excitant.

Actions  
électriques.

§ 14. — En étudiant les muscles nous avons vu que ces organes à l'état vivant sont le siège de courants électriques qui leur appartiennent en propre et qui circulent de leur surface à leur intérieur (1). Il en est de même pour les nerfs (2) et il est présumable que dans la substance nerveuse, de même que dans le tissu musculaire, ce dégagement de force électrique résulte de phénomènes chimiques en relation avec le travail nutritif et de réactions s'opérant dans les cavités de ces corps perméables entre des liquides dissimilaires, à peu près comme dans les appareils capillaires employés par M. Becquerel pour l'étude des phénomènes électro-chimiques (3). Ces cou-

(1) Voy. t. X, p. 489 et suiv.

(2) Pendant longtemps l'existence de courants propres dans les nerfs avait échappé aux recherches des physiiciens (a); elle a été mise en évidence par M. du Bois-Reymond et constatée ensuite par plusieurs autres auteurs (b). Dans ses dernières publications Matteucci évalue la force électrique développée dans les nerfs à un huitième ou un dixième de celle produite dans un muscle (c).

Les nerfs et les muscles ne sont

pas les seules parties de l'organisme où des courants de ce genre se manifestent. On sait depuis fort longtemps que des phénomènes analogues se produisent dans les organes sécréteurs (d) et M. du Bois-Reymond a remarqué que la surface extérieure de la peau est négative par rapport à sa surface interne. Cette particularité a été étudiée plus attentivement par M. Cl. Bernard (e).

(3) Les nombreuses et importantes recherches de M. Becquerel sur les

(a) Matteucci, *Traité des phénomènes électro-physiologiques*, p. 253.

(b) Du Bois-Reymond, *Untersuchungen über thierische Electricität*, t. II, p. 288 et suiv.

(c) Matteucci, *Electro-Physiology*, 1861, translated by Alexander (Smithsonian institution, p. 331).

(d) Donné, *Recherches expérimentales sur quelques-unes des propriétés chimiques des sécrétions et sur les courants électriques qui existent dans les corps organisés* (*Ann. de chim. et de phys.*, 1834, t. LVII, p. 398).

(e) Du Bois-Reymond, *Op. cit.*, t. II, seconde partie.

— Cl. Bernard, *Leçons sur le système nerveux*, t. I, p. 210 et suiv.

rants très-faibles sont mis en évidence par les effets électro-moteurs obtenus lorsqu'on met en relation au moyen d'un corps bon conducteur (un arc métallique par exemple) deux parties différentes d'un même nerf, ou un nerf et un muscle ; car ce conducteur détourne de sa route ordinaire (constituée par les parois des cavités capillaires susmentionnées, solides dont la conductibilité est moindre) la majeure partie de l'électricité développée, et le courant accidentel établi de la sorte détermine dans les muscles où il arrive des contractions, ainsi que cela se voit dans la célèbre expérience de Galvani (1).

Chaque névrite ou élément vivant dont se compose le conducteur nerveux, par l'effet des réactions chimiques, dont le travail nutritif s'accompagne, semble donc être le siège d'un développement de force électrique qui tendrait à se répandre au loin dans tous les corps susceptibles d'en être le conducteur, mais rencontrerait pour passer d'une névrite dans la névrite suivante et de celle-ci dans les autres membres de la chaîne conductrice une certaine résistance dont l'effet serait d'autant plus grand que la différence entre les puissances électriques respectives des névrites adjacentes serait moindre. La transmission de force serait, par conséquent, subordonnée à deux circonstances : 1° d'une part, à la grandeur de la puissance développée dans la névrite excitée directement, 2° à la grandeur de la résistance opposée à la

phénomènes électro-chimiques produits dans les cavités capillaires par la rencontre de liquides susceptibles de se combiner ou de se décomposer ont déjà donné des résultats d'un grand intérêt pour la physiologie et sont probablement destinées à jeter

beaucoup de lumière non-seulement sur les questions dont l'étude nous occupe en ce moment, mais aussi sur le travail nutritif et toutes les autres manifestations de l'activité vitale (a).

(1) Voy. t. II, p. 467.

(a) Becquerel, *Des forces physico-chimiques et de leur intervention dans la production des phénomènes naturels*, 1875.

*conduction* (ou transmission) de cette force par la névrite suivante; ou, en d'autres mots, au contraste existant entre l'état électrique de ces deux organites associés. Un courant de force s'établirait donc de la névrite puissante à la névrite faible et ce courant, toutes choses égales d'ailleurs, serait d'autant plus puissant que le susdit contraste serait plus marqué.

D'après cette hypothèse, la direction du courant de force nerveuse développée par le stimulant serait déterminée par la grandeur relative de la résistance aux deux extrémités de la névrite, et le phénomène se présenterait comme si ce courant entrait dans le conducteur par le point irrité ou par l'extrémité radiculaire du nerf moteur et s'écoulerait par le bout périphérique de ce conducteur. La décharge opérée de la sorte diminuerait d'autant la tension de la force nerveuse dans la névrite en action et l'abaisserait de façon à la rendre inférieure à la tension de la même force dans la névrite adjacente en relation avec le pôle inactif de cet organe élémentaire, modification qui déterminerait à son tour l'afflux d'une certaine quantité de force nerveuse de la première de ces névrites dans la seconde et ainsi de suite dans toutes les parties de la chaîne conductrice, tant en amont qu'en aval du point stimulé. Le mouvement intérieur et invisible engendré de la sorte se propagerait donc du pôle positif au pôle négatif de chaque élément nerveux de l'appareil conducteur constitué par l'association sériale de ces éléments et, en arrivant au muscle dans lequel cet appareil se termine, y provoquerait le mouvement moléculaire visible dont résulte le raccourcissement ou contraction de la fibre musculaire (1).

(1) Cette opinion n'est pas nouvelle, comme semblent le prouver quelques auteurs. En effet Galvani considérait l'action du courant élec-

trique sur la contractilité musculaire comme étant la conséquence d'un changement que cet agent détermine dans les parties du nerf (a), et Mat-

(a) Galvani, *Mem. sulla Eletticità animale* (*Opere edite ed inedite*, Bologne, 1841).



Mais pour produire cet effet, ce mouvement, ou changement dans les propriétés des névrites, doit se produire brusquement, à la façon d'un choc et non sous la forme d'une pression graduellement croissante.

Parmi les faits dont ces vues théoriques sont des conséquences, je citerai en premier lieu les résultats suivants qui sont faciles à vérifier expérimentalement.

Un courant électrique faible, qui est apte à déterminer dans le nerf moteur un déploiement de force excito-motrice au moment de la clôture du circuit, cesse bientôt d'agir comme stimulant (1), mais lorsqu'on l'interrompt l'excitation se manifeste de nouveau (2).

teucci suppose que la force nerveuse (ou fluide nerveux, comme il l'appelle) est comme la chaleur la lumière et l'électricité, un mouvement particulier de l'éther (a).

(1) A moins qu'il ne change d'intensité, car alors le contraste entre l'état électro-tonique des diverses névrites s'établit de nouveau et les effets stimulants peuvent se manifester comme lors de l'excitation initiale.

(2) Vers la fin du siècle dernier Valli constata que les contractions musculaires provoquées au moment où le circuit galvanique est fermé et où, par conséquent, le courant électrique commence à passer dans le

nerf, cessent dès que ce courant est devenu continu (b). Peu de temps après, Lehot vit que chez les Animaux dont la vitalité est très-affaiblie la contraction a lieu quand le courant cesse de passer (c). Depuis lors, beaucoup de recherches plus précises sur le même sujet ainsi que sur d'autres questions relatives à l'électro-physiologie ont été faites par divers physiiciens parmi lesquels il convient de citer principalement Marianini, Nobili, Ritter, Matteucci et M. du Bois-Reymond (d).

C'est à raison du renouvellement de la secousse musculaire lors de la clôture et de la rupture du circuit

(a) Matteucci, *Traité des phénomènes électro-physiologiques des Animaux*, p. 261.

— Voy. Matteucci, *Op. cit.*, 1844, p. 9.

(b) Valli, *Lettres sur l'Electricité animale adressées à De la Mettrie et Desgenettes*, 1792.

(c) Lehot, *Sur le galvanisme* (*Ann. de chim.*, 1801, t. XXXVIII, p. 42).

(d) Ritter, *Beweis das ein bestandiger Galvanismus den Lebensprocess in dem Thierreich begleitet*, 1798.

— Marianini, *Memoria sopra la scossa che provano gli Animali nel momento che cessano di fare arco di comunicazione fra epoli d'un elettromotore e sopra qualche altre fenomeno fisiologico dell elettricità*. Venezia, 1828.

— Nobili, *Phénomènes électro-chimiques* (*Biblioth. univ. de Genève*, 1827).

— Matteucci, *Traité des phénomènes électro-physiologiques des Animaux*, 1844 — *Electro-physiological Researches* (*Phil. Trans.*, 1845, p. 283; 1847, p. 231; 1850,

La direction suivie par le courant électrique influe aussi sur la puissance stimulante de celui-ci. Pour mettre ce fait en évidence dans nos cours publics, on a souvent recours à l'expérience suivante. Les deux pattes du train postérieur d'une Grenouille préparée à la façon de Galvani sont plongées dans de l'eau contenue dans deux vases où aboutissent les rhéophores d'une pile. Dès que le circuit est fermé, les muscles de l'un et l'autre membre se contractent avec violence, et si l'on maintient la préparation en place on voit le même phénomène se répéter chaque fois que le courant est interrompu ou rétabli, mais peu à peu l'excitabilité de la Grenouille diminue graduellement et il arrive un moment où l'une des pattes seulement répond au stimulant, l'autre s'y montrant indifférente; or le membre qui se contracte

que les courants intermittents produisent des contractions beaucoup plus intenses que ne le font les courants continus.

Les *courants d'induction*, c'est-à-dire les courants électriques qui prennent naissance sous l'influence d'autres courants et qui furent découverts par Faraday en 1831, ne durent que très-peu et conservent une intensité très-considérable dans des conducteurs très-résistants. A l'aide d'appareils disposés de façon

à les renouveler très-fréquemment et appelés *machines d'induction*, on en obtient par conséquent sur l'économie animale des effets beaucoup plus considérables qu'avec les courants continus. On désigne souvent sous le nom de *Faradisation* l'action produite de la sorte, et l'étude des phénomènes physiologiques déterminés de la sorte a donné lieu à beaucoup de travaux parmi lesquels je citerai les publications suivantes (a) :

p. 288; 1857, p. 129; 1861, p. 363. — *Lez. de Elettro-fisiol.*, 1856. — *Letturi*, 1867.

— J. Regnault, *Recherches électro-physiologiques* (*Biblioth. univ. de Genève, Arch. des sciences phys. et nat.*, 1858, t. II, p. 122).

(a) Hiffelsheim, *Des applications de l'électricité dynamique à la physiologie*, etc. (*Mém. de la Soc. de biol.*, 1857, série 2, t. IV, p. 183).

— Remak, *Galvanothérapie*, 1860.

— Masson, *Exp. électro-physiologiques* (*Ann. de chim.*, 1837, t. LXVI, p. 26).

— Chauveau, *Théorie des effets physiologiques produits par l'électricité dans l'économie animale à l'état de courant instantané et de courant continu* (*Journ. de phys.*, 1859, t. II, p. 490).

— Legros et Onimus, *Influences des courants électriques sur le système nerveux* (*Journ. d'Anatomie de Robin*, 1869 (p. 489, 619, etc.)).

— Onimus, *De la différence d'action des courants induits et des courants continus sur l'économie* (*Journ. d'anat. et de physiol. de Robin*, 1874, t. X, p. 450).

est celui dans lequel le courant électrique se dirige des branches terminales du nerf vers la moelle épinière, car au moment de la clôture du circuit le mouvement se manifeste dans le membre en relation avec le pôle négatif, tandis qu'au moment de la rupture du circuit, l'autre membre entre en action, savoir le membre dans lequel le courant est ascendant ou inverse (1). Par conséquent, dans l'un et l'autre cas, c'est le courant centripète qui, à ce degré d'affaiblissement de l'excitabilité nerveuse, est seul en état de développer la motricité dans ces nerfs (2).

(1) On appelle *courant direct* le courant électrique qui est dirigé de la portion radulaire du nerf, laquelle représente le pôle positif, vers l'extrémité périphérique de ce conducteur, et *courant inverse* ou *courant ascendant* celui qui est dirigé de la portion terminale du nerf (+) vers le centre nerveux (-) dont celui-ci dépend.

(2) Ce fait aperçu par Volta, par Lehot et par Berlingiéri a été bien analysé par Marianini et exposé très-clairement dans l'excellent ouvrage d'A. de la Rive (t. II, p. 138).

Avant les découvertes de Ch. Bell et de Magendie, relatives aux propriétés spéciales des fibres nerveuses sensibles et motrices, les expériences sur l'excitation électrique des nerfs ne portèrent que sur des nerfs mixtes et on ne distinguait pas suffisamment les effets dus à l'action de ce stimulant sur ces deux sortes de conducteurs. Longet et Matteucci appelèrent l'attention des physiologistes sur cette circonstance et ils conclurent de leurs recherches que

les fibres nerveuses exclusivement motrices excitent des contractions seulement au commencement du courant inverse et à l'interruption du courant direct, tandis qu'au contraire les effets produits sur les fibres centripètes ainsi que sur les nerfs mixtes se manifestent au commencement du courant direct et à l'interruption du courant inverse (a).

Il est également à noter que les effets produits par l'excitation électrique d'un nerf moteur varient beaucoup suivant le degré d'intensité du courant employé. Lorsque celui-ci est extrêmement faible, la motricité n'est développée que par le rhéophore négatif ou en d'autres mots n'est développée que dans le point de sortie de l'électricité. M. Chauveau s'en est assuré au moyen des expériences suivantes. Ayant mis à découvert sur un Cheval le tronc du nerf facial un peu au-dessus de sa division en deux branches ainsi que celle de ces branches qui se rend aux muscles des narines et de la lèvre supérieure, ce physiologiste

(a) Longet et Matteucci, *Sur la relation qui existe entre le sens du courant électrique et les contractions musculaires dues à ce courant* (Ann. de méd. physiolog., 1844, t. IV, p. 317).

Un autre fait non moins important à noter est que les contractions continues déterminées par un courant intermittent rapide, soit direct soit inverse, peuvent être arrêtées par l'action d'un courant dirigé en sens contraire (1).

appliqua sur ces deux parties les rhéophores du fil induit de façon à faire passer le courant par le tronc et par la susdite branche, et il constata que les contractions se produisaient dans tous les muscles en relation avec le nerf lorsque le courant sortait par le tronc, mais que ces contractions étaient limitées aux muscles de la narine et de la lèvre, lorsque le courant entraît par le tronc et sortait par la branche. Des expériences analogues, mais variées de diverses manières, donnèrent les mêmes résultats à la condition de n'avoir été faites qu'au moyen de courants extrêmement faibles. Ainsi en appliquant les deux rhéophores sur le nerf facial des deux côtés de la face, M. Chauveau parvint à localiser les contractions dans les muscles en relation avec celui de ces nerfs par lequel la sortie de l'électricité s'effectuait; mais lorsque ce courant acquérait un certain degré d'intensité les contractions eurent lieu des deux côtés à la fois. Néanmoins les effets produits de la sorte étaient toujours plus grands du côté de la sortie de l'électricité que du côté de l'arrivée de ce stimulant.

Il est également à noter que l'influence excitante d'un courant conti-

nu se manifeste quelle que soit la direction du courant dans le nerf électrisé, mais que la motricité de ce conducteur s'épuise plus promptement lorsque l'action est directe (c'est-à-dire lorsque le pôle positif est appliquée vers le bout central du nerf et le pôle négatif vers le bout périphérique) que dans le cas où l'électricité s'y dirige dans le sens inverse et sort du nerf par la partie centrale de ce conducteur (a). Les premières observations sur les faits de cet ordre sont dues à Valli et datent de la fin du siècle dernier (b).

Ainsi que nous l'avons vu précédemment, l'influence du contraste ou, en d'autres mots, de la rapidité avec laquelle le changement dans l'état moléculaire du nerf est opéré, influe d'une manière très-remarquable sur la grandeur des effets produits par cette modification (c).

(1) Voyez à ce sujet les travaux d'Eckhard sur la propriété paralysante des courants constants (d).

Un effet analogue peut être déterminé par l'influence d'un courant électrique sur un nerf moteur dont l'activité fonctionnelle a été mise en jeu par un irritant chimique. Ainsi, M. Eckhard a constaté que si l'on fait agir sur la portion périphérique des

(a) Chauveau, *Théorie des effets physiologiques de l'électricité* (Journ. de physiol. de Brown-Sequard, 1859, t. II, p. 480).

(b) Valli, *Lettres sur l'électricité*.

(c) Voy. ci-dessus, p. 12.

(d) Eckhard, *Beiträge zur Anat. und Physiol.*, 1855.

— Haidenheim, *Physiologische Studien*, 1856, p. 55 et suiv.

— Vulpian, *Op. cit.*, p. 76.

Le renversement du courant peut rendre aussi au nerf son excitabilité lorsque cette propriété physiologique a été épuisée temporairement par l'action de cet agent (1).

L'activité fonctionnelle du nerf moteur se manifeste dès que l'état électrique de cet organe s'est modifié avec un degré d'intensité suffisant et avec une certaine rapidité dans un point quelconque de la longueur de ce conducteur. Ce phénomène se manifeste presque en même temps dans toute son étendue ; mais l'état électrique développé ainsi change de signe en amont et en aval du point irrité et à raison de la résistance que chaque névrite oppose au passage de la force stimulante, les effets produits par celle-ci diminuent avec les distances parcourues et éprouvent un retard proportionnel à la longueur du trajet accompli. On peut s'en assurer de la manière suivante.

Nous avons vu précédemment que le nerf en repos est le siège de courants électriques propres et que les points situés à sa surface ou sur une coupe longitudinale de cet organe

nerfs lombaires d'une Grenouille préparée à la manière de Galvani une dissolution concentrée de chlorure de sodium, on détermine dans la patte correspondante des contractions tétaniques, mais qu'on peut faire cesser immédiatement ces mouvements convulsifs en galvanisant ces mêmes nerfs. Des phénomènes analogues ont été observés par plusieurs au-

tres physiologistes, et dans une prochaine leçon, en étudiant les actions nerveuses qui arrêtent la contraction musculaire, nous aurons à revenir sur les faits de cet ordre (voy. la 126<sup>e</sup> leçon).

(1) Volta a fait connaître ces phénomènes curieux que l'on désigne aujourd'hui sous le nom d'*alternatives voltaïques* (a).

(a) Marianini, *Memoria sopra il fenomeno elettrofisiologico delle alternative Voltiane, vale a dire sopra quando siano tormentati il quale consiste* : 1° *Il fenomeno che presentano i muscoli degli Animali recente incisi a lungo della corrente elettrica, nell' perdere i muscoli, dopo alquanto tempo l'attitudine di senotersi per l'azione istantanea de la corrente che circolò per medesimi conservandò però l'attitudine di sucotersi per la corrente contraria*; 2° *nel recuperare l'attitudine perduta allorchè si tormentino a lungo con questa corrente contraria, perdendò al tempo stesso l'attitudine di sucotersi per la corrente primitiva*; *nel presentare siffate alternative piu volte di segusto all'estinzione della vitalità* (*Ann. scien. lombardo-veneto*, 1834, t. IV, p. 203).

— Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 73.

sont positifs par rapport aux points situés sur les deux surfaces de sa section transversale. Or, la charge ou degré de tension électrique manifesté ainsi et appelé électro-tonique (1) change dès que l'activité fonctionnelle du nerf est mise en jeu par un stimulant quelconque ; une variation négative se déclare (2) et ce changement dans l'état d'équilibre

(1) L'étude de l'*électrotonicité*, dont M. du Bois-Reymond s'est occupé avec non moins de persévérance que d'habileté, a donné lieu à une multitude de travaux (a) ; mais les phénomènes de ce genre paraissent ne pas avoir l'importance physiologique que la plupart des auteurs y attachent et Matteucci les considère comme étant indépendants de la motricité nerveuse (b). Lorsqu'on veut approfondir l'étude des phénomènes électriques dont les nerfs peuvent être le siège, il est nécessaire de tenir grand compte des courants secondaires qui s'y établissent ; mais ici cela ne me paraît pas indispensable.

(2) Pour constater ce changement de tension on peut avoir recours à l'expérience suivante : un tronçon

de nerf est mis en communication avec deux augets de zinc contenant un liquide conducteur et communiquant à leur tour avec les deux fils d'un galvanomètre très-sensible. L'un des augets est en relation avec la surface latérale du nerf, l'autre est en relation avec la surface de la section transversale. Le cercle ainsi préparé, on voit l'aiguille astatique du galvanomètre marcher chaque fois que le circuit est fermé. M. du Bois-Reymond a constaté ce courant électro-moteur dans les racines motrices et dans les nerfs mixtes, ainsi que dans les racines sensibles des nerfs rachidiens et dans le nerf optique de la Grenouille. Enfin Matteucci a constaté que la direction du courant de la surface de la section transversale à la surface de la section

(a) Du Bois-Reymond, *Untersuchungen über thierische Electricität*, t. II, p. 383 et suiv.

— Ludwig, *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, 1852, t. I, p. 86 et suiv.

— Pflüger, *Physiologie des Electrotonus*, 1859.

— Legros et Onimus, *De l'influence des courants électriques sur le système nerveux* (*Journ. d'anat.* de Robin, 1869, t. VI, p. 630).

— Grunhagen, *Zur Kenntniss des Electrotonus* (*Pflüger's Archiv für Physiologie*, 1870, t. III, p. 240).

— Wundt, *Ueber die Erregbarkeitsveränderungen in Electrotonus* (*Pflüger's Archiv*, 1870, t. III, p. 437).

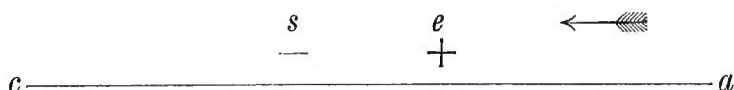
— Hermann, *Ueber eine Wirkung galvanischer Ströme aus Muskeln und Nerven* (*Pflüger's Archiv*, 1872, t. V, p. 223 ; t. VII, p. 312). — *Fortgesetzt* (*Op. cit.*, t. X, p. 215). — *Zur Aufklärung und Abwehr* (*Pflüger's Archiv*, 1874, t. IX, p. 30).

— Bernstein, *Ueber den Electrotonus und die innere Mechanik der Nerven* (*Pflüger's Archiv*, 1874, t. VIII, p. 40 et 498).

— Engesser, *Existirt eine Verschiedenheit in der Reaction der Nerven gegen den galvanischen Strom je nachdem die Kette mit der Kathode oder Anode geschlossen oder geöffnet wird ?* (*Pflüger's Archiv*, 1875, t. X, p. 117).

(b) Matteucci, *Lecture sull' elettro-fisiologia*, 1867, p. 91 et suiv.

des névrites implique des mouvements moléculaires dans la substance nerveuse ainsi modifiée, se propage en amont ainsi qu'en aval du point excité, mais en produisant des effets différents du côté de l'entrée et du côté de la sortie du courant excitateur; ainsi, dans le nerf représenté par la ligne *a c*, on en stimule la portion moyenne au moyen d'un courant constant qui va de *e* à *s*; la portion de ce conducteur qui



se trouve du côté de l'*anode*, ou pôle positif, et qui dans la figure ci-jointe est comprise entre les lettres *a* et *e*, devient plus positive qu'elle ne l'était et la portion *sc*, située du côté du *cathode*, devient plus négative qu'elle ne l'était avant la clôture du circuit (1). L'excitabilité du nerf est diminuée du côté positif et accrue du côté négatif (2). Enfin, les modifications déterminées de la sorte sont beaucoup plus fortes près des électrodes que vers les deux extrémités du nerf.

Il est également à noter que les forces mises en jeu dans les nerfs excito-moteurs par des stimulants physiologiques tels que la volonté peuvent agir sur l'aiguille aimantée et opérer la décomposition de certains réactifs chimiques (3),

longitudinale passait par le galvanomètre dans des tronçons de nerfs pris sur l'Homme, le Lapin, des Oiseaux et des Poissons. M. Chauveau a fait aussi beaucoup de recherches intéressantes sur ce sujet (*op. cit.*).

(1) Quelques auteurs appellent *anelectrotonus* le changement de l'état d'excitabilité ou de tension nerveuse qui se manifeste du côté du pôle positif, et *katélectrotonus* la va-

riation négative qui est produite du côté du pôle négatif.

(2) La coïncidence de la diminution de l'excitabilité du nerf et de la variation négative de la tension électrique dans sa substance a été constatée par M. Pflüger ainsi que par M. Eckhard et plusieurs autres physiologistes (*a*).

(3) Par exemple l'iodure de potassium.

(*a*) Eckhard, *Op. cit.*, p. 41.

— Pflüger, *Op. cit.*

M. du Bois-Reymond en a acquis la preuve. Mais ces phénomènes dépendent évidemment des courants électriques dont le développement de la motricité est accompagné et ne nous éclairent pas sur les propriétés de cette puissance physiologique.

Ces faits, et d'autres faits du même ordre, ont porté plusieurs auteurs à considérer la force nerveuse excito-motrice comme étant identique à la force électrique ; mais cette opinion ne me paraît pas admissible. Des courants électriques sont développés par les réactions chimiques auxquelles les manifestations de toute force nerveuse sont liées, mais la plupart des phénomènes déterminés par celle-ci ne sauraient être expliqués par l'intervention de ces courants (1). Le mode de fonctionnement des nerfs nous en fournit des preuves, et à mesure que nous avancerons dans l'étude physiologique du système nerveux ces preuves se multiplieront.

§ 15. — L'hypothèse des vibrations nerveuses dont j'ai parlé précédemment ne suffit pas pour l'interprétation du mode de propagation de la force excito-motrice. Cette propagation semble bien s'effectuer à l'aide de certains mou-

(1) Au premier abord on pouvait supposer que lors de l'excitation électrique d'un nerf moteur cet organe ne fonctionne qu'à la façon d'un conducteur ordinaire et transmet le courant galvanique au muscle dont il déterminerait la contraction, à peu près comme le fil d'un télégraphe électrique transmet cette force motrice de l'appareil inducteur à l'appareil récepteur ; mais cette opinion ne s'accorde pas avec ce que l'on sait relativement aux propriétés conductrices des fibres nerveuses qui ne sont isolées ni entre

elles ni par rapport aux tissus circonvoisins, et d'ailleurs elle ne saurait être soutenue en présence des faits suivants. Lorsqu'on place une ligature sur un nerf entre la région explorée au moyen du galvanomètre et le point d'application des deux électrodes d'une pile, on n'empêche pas le passage du courant, mais on rompt la continuité physiologique entre les deux portions du conducteur séparées entre elles par la ligature, car l'état électrotonique ne se manifeste plus dans la portion périphérique du nerf (a).

(a) Matteucci, *Op. cit.*, p. 257 et suiv.



vements moléculaires provoqués par la force excitante (1) et transmis de proche en proche dans la substance constitutive de la fibre nerveuse, mais cet ébranlement progressif ne semble pas pouvoir être une simple oscillation, et pour rendre compte des phénomènes de cet ordre à l'aide des théories admises aujourd'hui en physique, M. du Bois-Reymond considère chacun de ces conducteurs comme étant formé d'une série linéaire d'éléments organiques bipolaires comparables à autant d'aimants conjugués, groupes dont les pôles seraient négatifs et la zone centrale ou l'équateur serait occupé par les deux pôles positifs tournés l'un vers l'autre. Dans cette hypothèse le passage d'un courant électrique déterminerait dans la position de ces pôles un certain changement de direction comparable à un mouvement de rotation qui amènerait l'un de ces pôles vers le courant et en éloignerait l'autre, et la position prise de la sorte persisterait tant que le courant continu passerait, mais cesserait dès que le circuit serait rompu; d'où résulterait un nouvel ébranlement moléculaire qui, en arrivant au muscle, y déterminerait une contraction (2). On concevrait de la sorte com-

(1) M. Chauveau conclut de ses recherches et de l'ensemble des faits connus précédemment, que l'action stimulante exercée sur un nerf par l'électricité ou par un agent chimique consiste, de même que l'excitation mécanique, en un ébranlement mécanique capable de changer les rapports des molécules de ces conducteurs et de les écarter violemment les unes des autres (a).

(2) Un éminent physicien genevois, Auguste de la Rive, a fait remarquer que pour se rendre compte de l'état électro-tonique des nerfs,

il suffit de supposer que les molécules constitutives de ces conducteurs douées naturellement de deux pôles électriques tournent toutes leurs pôles positifs du côté vers lequel se dirige le courant et leurs pôles négatifs du côté d'où ce courant vient. Il faut seulement admettre que l'action polarisante, analogue à celle exercée sur tous les corps conducteurs par le passage d'un courant électrique, peut s'étendre, avec une intensité décroissante, de la portion du nerf traversée par le courant artificiel aux parties adjacentes. M. de la Rive ajoute que

(a) Chauveau, *Op. cit.* (*Journ. de physiol.*, 1859, t. II, p. 572 et suiv.).

ment la rupture du circuit de même que sa clôture peut déterminer un ébranlement nerveux, et comment cet ébranlement en se propageant jusqu'au muscle peut provoquer dans celui-ci un mouvement d'un autre caractère dont résulte la contraction. Mais ces vues théoriques reposent sur des faits encore trop incomplètement établis et dont la signification est encore trop incertaine pour que j'en discute ici la valeur ou que je cherche à apprécier les applications que les physiiciens en font à la physiologie. J'ajouterai que les expérimentateurs sont loin de s'accorder entre eux sur beaucoup de points d'une haute importance pour la théorie des actions nerveuses et que l'hypothèse de la polarité des molécules nerveuses est repoussée par plusieurs auteurs qui sont à la fois physiologistes et électriciens (1).

Vitesse  
de  
transmission  
de  
la force  
nerveuse.

§ 16. — Quoi qu'il en soit à cet égard, il est évident que l'état d'activité du nerf excito-moteur se propage de l'extrémité radiculaire de ce conducteur de force à son extrémité périphérique, et l'observation la plus superficielle suffit pour nous apprendre que cette translation s'effectue avec une grande rapidité, car dans les circonstances ordinaires

l'hypothèse des molécules nerveuses péripolaires constituées chacune par la juxtaposition de deux molécules bipolaires, comme le suppose M. du Bois-Reymond, ne lui semble pas nécessaire et qu'il suffit d'admettre : 1° que ces molécules sont bipolaires, 2° que sous l'influence du principe vital elles sont, de même que dans les muscles, disposées de manière à présenter leurs pôles positifs extérieurement et leurs pôles négatifs du côté interne. Cela expliquerait la manifestation du courant nerveux propre qui a lieu quand on fait communiquer une section transversale du nerf avec

une section longitudinale, et les molécules en question, si elles sont mobiles, pourront sous l'influence du courant extérieur se disposer les unes à la suite des autres, suivant le mode désigné sous le nom de polarisation, même dans les portions du nerf non traversées directement par le courant. Il en résulterait dans le nerf la circulation d'un courant nouveau qui, suivant sa direction, augmenterait ou diminuerait le courant nerveux lui-même (a).

(1) Voyez à ce sujet les remarques de M. Onimus et de M. Chauveau.

(a) A. de la Rive, *Traité d'électricité*, 1858, t. III, p. 45.

le temps qui s'écoule entre la production de l'incitation dépendante d'un acte de la volonté et la réalisation de la contraction musculaire ainsi provoquée n'est pas appréciable. Mais le physiologiste ne peut se contenter de cette donnée, et nous devons chercher s'il ne serait pas possible de mieux apprécier la vitesse de ce mouvement centrifuge.

On sait que les vibrations sonores se propagent dans l'air avec une vitesse d'environ 331 mètres par seconde; que dans l'eau à la température ordinaire cette vitesse est presque quatre fois et demie plus grande, et que dans certains solides tels que la fonte elle est dix fois et demie plus grande que dans l'air; d'après les expériences de MM. Fizeau et Gounelle, la propagation de l'électricité voltaïque dans un fil de cuivre a été évaluée à 180 000 kilomètres par seconde; enfin la vitesse de la lumière est de plus de 300 000 kilomètres par seconde, et d'après Wheatston l'électricité produite par l'étincelle d'une bouteille de Leyde se propagerait dans un fil de cuivre avec une vitesse beaucoup plus grande que celle de la lumière dans les espaces célestes. Au premier abord on pourrait donc supposer que si la force nerveuse se propage d'une manière analogue, les distances parcourues dans l'intérieur de l'organisme étant très-petites, il serait impossible d'évaluer le temps employé par l'Être animé soit pour envoyer à un de ses muscles l'ordre d'agir, soit pour lui faire acquérir la conscience d'une impression produite sur une partie sensible de son corps. Cette mesure cependant a été tentée, d'abord par M. Helmholtz, puis par plusieurs autres expérimentateurs, et les essais faits dans ce but ont fourni des résultats d'un grand intérêt (1). Effec-

(1) Anciennement des conjectures ont été formées à ce sujet (a); mais M. Helmholtz fut le premier à attaquer les approchées de la vérité avaient

(a) Haller, *Elementa physiologiæ*, t. IV, p. 372.

tivement on a pu constater que la propagation de l'innervation est beaucoup moins rapide que celle d'aucun des mouvements vibratoires dont je viens de parler. L'action excito-motrice paraît s'avancer dans les nerfs de la Grenouille à raison d'environ 27 mètres par seconde. Chez l'Homme sa vitesse de propagation a été estimée à un peu plus de 30 mètres par seconde (1). Enfin il résulte des expé-

érimentalement la question. Il chercha d'abord à la résoudre en employant la méthode électro-magnétique imaginée par Pouillet pour la mesure de petites fractions de temps (*a*), et en évaluant ainsi comparativement les intervalles de temps qui s'écoulaient entre l'excitation électrique du nerf sciatique de la Grenouille et la contraction du muscle gastrocnémien correspondant suivant que la susdite excitation était appliquée dans le voisinage immédiat du muscle ou bien au plexus sciatique. La longueur du nerf compris entre ces deux points était de 50 à 60 milli-

mètres et le temps écoulé entre l'excitation et la contraction fut trouvé dans le second cas de 0,0014 à 0,0020 de seconde moins grand dans le premier cas que dans le second, ce qui suppose une vitesse d'environ 25 à 43 mètres par seconde (*b*). M. Helmholtz perfectionna ensuite ses moyens d'investigation en se servant d'un appareil enregistreur et il confirma ainsi ses premières évaluations (*c*).

Des recherches analogues ont été faites par d'autres physiologistes en variant plus ou moins le procédé expérimental (*d*).

(1) Des expériences faites dans le

(*a*) Pouillet, *Note sur un moyen de mesurer des intervalles de temps extrêmement courts* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1844, t. XIX, p. 1389).

(*b*) Helmholtz, *Note sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux dans les nerfs rachidiens* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1850, t. XXX, p. 204).

(*c*) Helmholtz, *Messungen über den zeitlichen Verlauf der Zuckung animalischer Muskeln und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Nerven* (Müller's *Archiv für Anat.*, 1850, p. 328). — *Zweite Reihe* (*Op. cit.*, 1852, p. 199). — *Deuxième note sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1851, t. XXXIII, p. 262).

(*d*) Munk, *Untersuchungen über die Leitung der Erregung im Nerven* (*Archiv f. Anat. und Physiol.*, 1860, p. 798, et 1861, p. 425).

— Bezold, *Untersuchungen über die Erregung der Nerven und Muskeln*, 1861.

— Fick, *Ein neues Myographion* (*Vierteljahrsh. der Naturforschenden der Gesellschaft in Zurich*, 1862, p. 307).

— Thiry, *Ueber eine neue Myographion* (*Zeitschrift für rationnelle Medicin*, 1864, t. XXI, p. 300).

— Harliss, *Zur innern Mechanik der Muskelzuckung und Beschreibung des Atwoodschen Myographion* (*Abhandl. der BayerAkad. d. Wissensch.*, 1862, p. 355)

— Pflüger, *Ueber die elektrischen Empfindungen* (*Untersuchungen aus den Phys. Laboratorium zu Bonn*, 1865).

— Du Bois-Reymond, *Vitesse de la translation de la volonté et de la sensation à travers les nerfs* (*Revue des cours scientifiques*, 1866, t. IV, p. 33).

— Marey, *Du mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 421 et suiv.

riences de M. Helmholtz, de M. du Bois-Reymond et de M. Marey, qu'elle varie un peu suivant les conditions dans lesquelles l'organisme se trouve.

Des déterminations faites par des procédés analogues ont prouvé que la vitesse de translation des impressions sensibles est à peu près la même que celle des actions excito-motrices (1); mais je dois ajouter que de nouvelles expériences faites

laboratoire de M. Helmholtz par M. Baxt, en excitant successivement sur deux points différents le nerf radial de l'homme et en constatant le temps écoulé entre chacune de ces excitations et la contraction correspondante des muscles de l'avant-bras qui se manifeste par le gonflement de ces organes, ont conduit à évaluer en moyenne à 31<sup>m</sup>,35 la distance parcourue en une seconde (a).

(1) La première détermination de la vitesse de propagation des impressions sensibles est due à M. Hirsch, directeur de l'observatoire de Neuchatel, et elle fut effectuée de la manière suivante : Une excitation de la peau fut produite au moyen de l'électrisation tantôt sur un point du corps très-éloigné de l'axe cérébro-spinal (par exemple l'un des orteils), tantôt sur un point très-rapproché de l'encéphale (par exemple la joue), et dans les deux cas on nota le temps écoulé entre la production de l'excitation et la perception de la sensation. La différence comparée aux

distances fournissait les bases de l'évaluation de la vitesse du parcours et cette vitesse fut estimée de la sorte à environ 34 mètres par seconde (b).

M. Schelske opéra d'une manière analogue, mais en employant, pour la mesure du temps qui s'écoulait entre l'excitation de la peau dans tel ou tel point du corps et la perception de la sensation correspondante, un chronographe électrique. Il évalua ainsi à 29<sup>m</sup>,60 par seconde les distances franchies (c).

J'ajouterai que M. Marey en expérimentant sur des Grenouilles obtint pour mesure de cette vitesse un peu plus de 30 mètres par seconde (d).

M. Bloch a fait remarquer que le procédé d'investigation employé par M. Schelske n'est pas à l'abri de critiques sérieuses; mais les expériences qui lui sont propres, et qui portent essentiellement sur la vitesse de translation des impressions sensibles, sont probablement affectées de quelque cause d'erreur en sens inverse (e), et dans l'état actuel de nos

(a) Baxt, *Versuche über der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den motorischen Nerven* (voy. Helmholtz, *Monatsber. der Berliner Acad.*, 1867, p. 228).

(b) Hirsch, *Chronologische Versuche über die Geschwindigkeit*, 1861.

(c) Schelske, *Neue Messungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes in den menschlichen Nerven* (*Archiv für Anat. de Reichert et du Bois-Reymond*, 1864, p. 151).

(d) Marey, *Du mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 441.

(e) Bloch, *Expériences sur la vitesse du courant nerveux sensitif de l'homme* (*Comptes rendus des séances de la Soc. de biol.*, 1875, n° 2, p. 181).

plus récemment dans le laboratoire de M. Claude Bernard, par M. Bloch, à l'aide d'une méthode différente, tendent à prouver que la propagation des excitations sensibles est loin d'être aussi lente; que dans les nerfs sa vitesse peut être évaluée à 132 mètres par seconde et que dans la moelle épinière elle atteindrait 194 mètres par seconde. Cela paraît peu probable et, quoi qu'il en soit à cet égard, la similitude des résultats obtenus généralement dans les mesures de la vitesse de transmission des ébranlements nerveux centrifuges et des ébranlements centripètes vient à l'appui de l'opinion que j'ai émise précédemment au sujet de l'identité présumable des incitations sensibles et des incitations excito-motrices : opinion qui d'ailleurs est partagée par la plupart des physiologistes actuels et qui est corroborée par beaucoup de faits dont nous aurons à nous occuper lorsque nous étudierons les actions nerveuses réflexes.

Il est également à noter que les changements dans l'état électrique qui accompagnent toujours l'activité fonctionnelle des nerfs paraissent se propager dans ces conducteurs avec la même rapidité que la motricité développée par les actions nerveuses (1).

§ 17. — En résumé nous voyons que les actions électriques jouent un grand rôle dans le travail nerveux dont résulte la transmission de la motricité des foyers excito-moteurs jusqu'aux muscles; que les phénomènes appelés com-

connaissances ce sont les évaluations données par MM. Helmholtz, Baxt, Hirsch et Marey qui paraissent devoir être acceptées à titre d'approximations.

(1) Cette concordance remarquable est admise d'après les résul-

tats obtenus expérimentalement par M. Bernstein. Il évalue la vitesse de propagation de la variation négative qui se manifeste lors de l'excitation des nerfs moteurs à 28 mètres par seconde (a).

(a) Bernstein, *Op. cit.* (*Plüger's Archiv für Physiologie*, 1873, t. VIII, p. 60).

munément les courants nerveux centrifuges ressemblent beaucoup à des courants électriques et que leur manifestation paraît être liée à certains mouvements moléculaires déterminés dans la substance constitutive du nerf, ainsi qu'à des réactions chimiques dont le siège est dans cette substance vivante. Mais nous ne savons en réalité que fort peu de choses relativement à ce que l'on pourrait appeler le mécanisme de la conduction de la motricité, et pour avancer davantage dans l'étude de cette force vitale il est nécessaire de prendre en considération les propriétés des stimulants physiologiques qui en provoquent le développement et qui émanent des cellules nerveuses situées soit dans les ganglions, soit dans l'axe cérébro-spinal. Dans la prochaine leçon nous aborderons l'examen de ces questions.

---

---

---

## CENT VINGT-DEUXIÈME LEÇON

SOURCES DE LA FORCE EXCITO-MOTRICE. — Opinions anciennes à ce sujet. — Diversité de ces sources. — Siège de la production de la force nerveuse qui met en jeu l'appareil respiratoire. — Opinions de Stahl, de Willis, de Bichat. — Travaux de Legallois, de Ch. Bell et de Flourens. — Centre ou foyer excito-moteur des nerfs inspireurs, appelé nœud vital par Flourens. — Énumération de ces nerfs. — Mode de développement de la force excito-motrice dans le foyer sus-mentionné. — Stimulants qui en activent la production. — Possibilité de sa production sans le concours de ses stimulants et par le seul fait de l'activité fonctionnelle du foyer excito-moteur. — Autres exemples d'une émission spontanée de force excito-motrice. — Source de la tonicité musculaire dans certains sphincters; centre excito-moteur anal. — Conditions biologiques nécessaires à l'accomplissement du travail dont résulte le développement de toute force excito-motrice. — Rôle des cellules nerveuses. — Forces excito-nerveuses qui sont aptes à activer le travail vital accompli dans ces cellules. — Stimulants nerveux centripètes et centrifuges; excitations réflexes et excitations directes; volonté, sensation, etc. — Division progressive du travail physiologique dont dépend la production de ces forces stimulantes chez les divers animaux. — Résumé.

Agents  
excito-  
moteurs.

§ 1. — La motricité, ou action vitale qui met en jeu la contractilité musculaire est, comme nous l'avons vu dans la leçon précédente, une propriété qui existe dans les nerfs mais qui s'y trouve pour ainsi dire à l'état latent et qui, pour s'y manifester, doit être à son tour stimulée soit par un agent physique tel qu'un irritant mécanique, chimique, soit par un agent physiologique de nature nerveuse appelé *force excito-motrice*, dont la source est ailleurs. Les faits dont j'ai déjà rendu compte prouvent aussi que, chez tous les Animaux pourvus d'un système nerveux distinct, cette source est la portion de ce système qui peut être considérée comme étant le point de départ des nerfs ainsi que leur point d'arrivée, et qui constitue soit l'axe cérébro-spinal, soit les organes désignés sous le nom de ganglions.



Ce premier résultat étant obtenu, il nous faut chercher si le travail physiologique dont dépend cette production de force excito-motrice s'effectue dans toutes les parties de cet appareil nerveux central ou si cette manifestation de la force vitale est dépendante de l'activité fonctionnelle d'une partie déterminée de ce système et s'y trouve ainsi localisée dans un foyer spécial.

Les anciens physiologistes, qui négligeaient complètement l'étude des phénomènes de la vie chez les Animaux très-inférieurs et ne portaient leur attention que sur l'Homme et les Êtres animés qui lui ressemblaient le plus, crurent pouvoir trancher cette question d'une manière absolue et affirmer que dans ces organismes tout mouvement dépend d'une force dont le siège est dans le cerveau, c'est-à-dire dans ce que nous appelons actuellement l'encéphale, car jadis le mot cerveau était employé dans une acception plus large que de nos jours, et il était appliqué au cervelet (ou petit cerveau) aussi bien qu'aux lobes cérébraux et aux parties adjacentes de l'axe cérébro-spinal qui surmontent la moelle allongée. Ainsi, pour Stahl et pour les disciples de ce médecin philosophe, tout mouvement effectué par l'Être animé était déterminé par l'action d'une force unique ou *âme* qui résiderait dans le cerveau et s'y manifesterait soit sous la forme de puissance mentale, soit comme cause de phénomènes d'un ordre moins élevé et assimilables aux effets mécaniques produits par le travail d'une machine inanimée.

Robert Willis, dont les idées ont exercé pendant longtemps une grande influence sur les opinions des physiologistes, concevait d'une manière un peu différente le mode de production de ces phénomènes. Pour s'en rendre compte, il supposa que l'organisme des êtres animés est mis en jeu par deux forces vitales ou âmes distinctes entre elles par leur siège aussi bien que par leurs propriétés, mais logées l'une

Opinions  
anciennes  
relatives  
à la source  
de cette  
puissance.

et l'autre dans l'encéphale : une âme rationnelle ou *sensitive* dont naîtrait la pensée, et une *âme corporelle* ou âme brutale dont l'empire s'étendrait sur le travail mécanique effectué par le système musculaire. Il supposait, de plus, que la première de ces forces avait sa source dans le grand cerveau ou cerveau proprement dit, tandis que la seconde proviendrait du petit cerveau ou cervelet ; par conséquent, d'après lui, l'une et l'autre de ces puissances émaneraient uniquement de l'encéphale (1).

A une époque moins éloignée de la nôtre, Bichat présenta sur ce sujet des vues un peu différentes. Il montra que l'encéphale ne pouvait être la source de toute force vitale excito-motrice, et que certains mouvements, ceux sur lesquels la volonté est sans influence, ne dépendent pas de l'activité fonctionnelle de cette partie du système nerveux ; il attribua la production de la force excito-motrice dont le jeu détermine ces mouvements essentiellement involontaires aux centres nerveux constitués par les ganglions et formant ce qu'il appela le système nerveux de la vie organique par opposition au système cérébro-spinal qui intervient dans la production des mouvements de locomotion, dans la perception des sensations, dans l'accomplissement du travail mental, en un mot dans tout ce qu'il appelait la *vie animale* (2).

Rôle  
de  
la moelle  
épinière.

§ 2. — Les mouvements respiratoires, comme chacun le sait, sont soumis jusqu'à un certain point au contrôle de la volonté, et Bichat les considérait comme étant dus à la puissance excito-motrice qui provoque l'action des muscles dont dépendent les mouvements locomoteurs, puissance qui

(1) Willis considéra la moelle épinière comme ayant des fonctions analogues à celles des nerfs périphériques (a).

(2) Cela résulte formellement de ce que Bichat dit de l'influence de la mort du cerveau sur la mort du poumon (b).

(a) Willis, *Cerebri anatome*, 1664. — *De anima brutorum*, 1672.

(b) Bichat, *Recherches sur la vie et la mort*, 1800, art. x

aurait sa source, comme la volonté et la sensibilité, dans l'encéphale.

En 1808, un autre physiologiste français dont le mérite est trop oublié de notre temps, Legallois, démontra expérimentalement que le principe, la source d'activité, le travail vital producteur de la force excito-motrice dont résultent les mouvements des parois thoraciques qui opèrent le renouvellement de l'air respirable dans l'intérieur des poumons, ne saurait avoir son siège ni dans le cerveau ou dans quelques-unes des dépendances de cet organe, ni dans le cervelet, et ne peut résider que dans la portion antérieure de la moelle épinière désignée spécialement sous le nom de moelle allongée (1).

Galien savait que la section transversale de l'axe cérébro-spinal pratiquée entre la première vertèbre cervicale et la vertèbre suivante arrête subitement les mouvements respiratoires et produit la mort (2). En 1760 Lorry avait constaté

Foyer  
excitateur  
des mouve-  
ments  
respira-  
toires.

(1) Legallois ignorait tout ce qui avait été fait avant lui sur les mouvements automatiques par Whytt, par Unger et par Prochaska, dont les importants travaux seront bientôt ici l'objet d'un examen spécial; il confondait d'une manière regrettable le principe de la vie avec la puissance excito-motrice, ainsi qu'avec la contractilité musculaire, et il arriva de la sorte à des conclusions erronées relativement aux mouvements du cœur; mais ses expériences et ses remarques sur les mouvements respiratoires furent à la fois très-originales et très-instructives. Son premier mémoire sur ce sujet date de 1808, mais il ne publia l'ensemble de ses recherches qu'en 1811 (a).

(2) Le passage dans lequel Galien parle des effets de la section de la moelle épinière à différentes hauteurs est si remarquable que je crois devoir le rapporter ici.

« Si in media tertiæ et quartæ  
» vertebræ regione totam ipsam per-  
» sequeris, spiratione confestim ani-  
» mal destituitur, non solum thorace,  
» verum etiam infra sectionem toto  
» corpore facto immobili. Atqui pers-  
» picuum est, quod, si post secun-  
» dam aut primam vertebram aut in  
» ipso spinalis medullæ principio  
» sectionem ducas, repente animal  
» corrumpitur; verum si post sex-  
» tam vertebram medullam spinæ to-  
» tam secueris transversam (semper  
» enim id subaudiendum est), toti

(a) Legallois, *Expériences sur le principe de la vie*, réimprimées dans l'édition de ses *Œuvres*, 1824, t. I.

à nouveau ce fait (1). Legallois montra que l'effet produit de la sorte n'est pas, ainsi qu'on le supposait, une conséquence de la séparation que l'opération établit entre le cerveau et la moelle rachidienne dont naissent les divers nerfs qui se rendent au diaphragme et aux muscles intercostaux; il constata que les mouvements respiratoires peuvent persister après l'ablation complète du cerveau et du cervelet, et que la mort déterminée par la section dont je viens de parler dépend de la destruction de la portion de la moelle allongée dont naissent les nerfs pneumogastriques (2).

Dix ans après, Charles Bell s'appliqua à établir que tous

» quidem thoracis musculi statim  
 » motum amittunt, solius autem dia-  
 » phragmatis beneficio animans res-  
 » pirat; inferiores vero hac vertebra  
 » sectiones spinalis medullæ per-  
 » multis ipsius partibus thorace  
 » moveri concedunt, nam maxima  
 » sublimium ipsius musculorum con-  
 » jugatio, duplicem utrorumque ner-  
 » vorum originem sortita, processum  
 » alterius conjugii majoris plurimum  
 » post sextam vertebra[m] exigit » (a).

(1) Les expériences de Lorry n'ajoutèrent pas beaucoup aux faits constatés par Galien et dont cet auteur ne paraît pas avoir eu connaissance, mais elles précisèrent mieux le siège de la source excito-motrice dont dépend le jeu de l'appareil respiratoire et par suite la vie chez les Animaux à sang chaud. Il en résuma les conséquences dans la phrase suivante : La division et la compression de la moelle dans un endroit déterminé produisent la mort subite ; inférieure-

ment à cet endroit, la moelle coupée produit la paralysie ; elle la produit encore supérieurement ; et il ajoute : « Cet endroit se trouve dans les petits Animaux entre la seconde et la troisième vertèbre (supérieurement) et entre la troisième et la quatrième vertèbre du cou (inférieurement) ; pour les grands Animaux, entre la première et la seconde vertèbre d'une part, et entre la seconde vertèbre et la troisième d'autre part » (b).

(2) Legallois constata que si l'on ouvre le crâne d'un jeune lapin et si l'on fait ensuite l'extraction de l'encéphale par portions successives d'avant en arrière en le coupant par tranches, on peut enlever tout le cerveau proprement dit, puis tout le cervelet et même une partie de la moelle allongée sans arrêter la respiration, mais qu'elle cesse subitement lorsqu'on arrive à comprendre dans une tranche l'origine des nerfs pneumogastriques (c).

(a) Galien, *De Anatomicis administrationibus*, lib. VIII, cap. IX (*Œuvres*, édit. de Kuhn, t. II, p. 696).

(b) Lorry, *Sur les mouvements du cerveau*, second mémoire (*Mém. de l'Acad. des sciences*, 1760, t. III, p. 366 et 367).

(c) Legallois, *Op. cit.* (*Œuvres*, t. I, p. 64).

les mouvements respiratoires, non-seulement ceux du tronc et des voies aériennes, mais aussi ceux, d'une importance secondaire, qui se manifestent dans d'autres parties, notamment dans la face, sont régis par une certaine partie de la moelle allongée dont l'influence s'étendrait au loin par l'intermédiaire d'un système spécial de nerfs ou de fibres nerveuses. Les expériences et les observations de cet investigateur eurent un grand et juste retentissement; elles contribuèrent beaucoup à prouver la diversité des fonctions des nerfs et elles fixèrent de nouveau l'attention sur un certain nombre de faits dont la science était depuis longtemps en possession, bien que les physiologistes n'en eussent tiré que peu de parti; cependant elles ne prouvent pas qu'il existe un système spécial de nerfs respirateurs, et c'est principalement à Flourens que l'on doit la connaissance de la position de ce foyer excito-moteur de l'appareil respiratoire que ce physiologiste appela le *nœud vital* (1), mais que je préfère désigner sous le nom de *centre nerveux inspirateur*. Flourens constata que cette source de force excito-motrice spéciale est circonscrite dans des limites très-étroites. Chez

(1) Cette dénomination est mauvaise, car elle fait supposer que la vie de l'animal est liée à l'activité fonctionnelle de la portion de la moelle allongée dont la destruction détermine l'arrêt des mouvements respiratoires. Il est vrai que chez les mammifères et les oiseaux la destruction de cette portion de l'axe cérébro-spinal cause une mort subite, mais cela dépend de ce que ces animaux ne résistent que très-peu à l'asphyxie. Effectivement, si l'on pratique la respiration artificielle, chez

des mammifères dont la moelle allongée a été lésée de la sorte, on peut prolonger beaucoup la vie de ces animaux et provoquer dans les diverses parties de leur corps des mouvements réflexes, bien qu'ils n'offrent aucune trace de mouvements spontanés (a).

Il est également à noter que chez les Batraciens où la respiration cutanée peut suffire à l'entretien de la vie pendant fort longtemps, Flourens a vu que la destruction du point dit vital ne détermine pas la mort (b).

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 509.

(b) Flourens, *Détermination du nœud vital* (*Ann. des sciences nat.*, 1862, série 4, t. XVII, p. 166).

le Lapin par exemple, elle est comprise entre le trou borgne ou extrémité postérieure du quatrième ventricule et le point de jonction des pyramides postérieures, de façon à n'occuper qu'environ 3 millimètres en longueur; c'est la portion de la substance grise du myélarx située à la pointe du V formé par les pyramides postérieures (1). Si l'instrument tranchant passe en avant de ce point, les mouvements respiratoires persistent dans le tronc, mais cessent d'avoir lieu dans la face, et si le couteau passe en arrière de ce point, les mouvements respiratoires cessent dans le tronc, mais se manifestent encore dans la face.

D'autres expériences montrent que ce n'est pas dans toute sa largeur que cette portion restreinte de la moelle allongée possède cette faculté excito-motrice spéciale. En effet Longet a trouvé qu'on peut diviser à ce niveau les corps restiformes et les pyramides antérieures (2) sans arrêter le jeu de l'appareil respiratoire, mais que la destruction totale des faisceaux intermédiaires du bulbe (3) détermine immédiatement cet arrêt (4).

(1) Dans une première publication de Flourens on avait imprimé par erreur 1 millimètre au lieu de 1 ligne (a). Dans une seconde note il corrigea cette faute typographique et représenta à l'aide de figures très-exactes la position exacte des points en question (b).

(2) Voyez tome XI, p. 279.

(3) Voyez tome XI, p. 280.

(4) Longet pense que la substance grise située dans l'épaisseur de cette portion des faisceaux intermédiaires du bulbe est la source de la motricité spéciale dont il est ici question (c).

Mais M. Brown-Sequard affirme que l'extirpation d'une partie considérable de ces deux colonnes dans le point indiqué n'anéantit pas toujours la respiration (d).

(a) Flourens, *Note sur le point vital de la moelle allongée* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1851, t. XXXIII, p. 43).

(b) Flourens, *Nouveaux détails sur le nœud vital* (*Ann. des sciences natur.*, 1849, 3<sup>e</sup> série, t. XI, p. 147, pl. I, fig. 1-4).

(c) Longet, *Expériences relatives aux effets de l'inhalation de l'éther sulfurique sur le système nerveux des Animaux* (*Arch. génér. de méd.*, 1847, 4<sup>e</sup> série, t. XIII, p. 377. — *Traité de physiologie*, t. III, p. 385).

(d) Brown-Sequard, *Recherches sur les causes de la mort après l'ablation de la partie de la moelle allongée qui a reçu le nom de point vital* (*Journ. de physiol.*, 1858, t. I, p. 217).

Enfin pour paralyser instantanément tout le système moteur de l'appareil respiratoire d'un Mammifère ou d'un Oiseau, il n'est pas nécessaire de diviser la moelle allongée, il suffit de détruire avec un petit emporte-pièce la portion de substance grise située, ainsi que je l'ai déjà dit, dans le plancher du quatrième ventricule, à la pointe du V constitué par la rencontre des pyramides postérieures.

Chez les Batraciens, où le mécanisme de la respiration n'est pas le même que chez les Vertébrés supérieurs et a pour agents d'autres muscles, la puissance excito-motrice dont l'action de ces organes dépend a cependant sa source dans la même partie de la moelle allongée (1), et Flourens a constaté que la destruction de cette partie arrête également les mouvements de l'appareil branchial des Poissons (2).

On peut donc étendre à tout l'embranchement des Vertébrés les conclusions fondées d'abord sur l'étude des Mammifères seulement, concernant l'influence exercée par la substance grise du plancher du quatrième ventricule sur les mouvements de l'appareil respiratoire. Toutefois je dois ajouter que les physiologistes ne s'accordent pas sur l'in-

(1) Flourens a constaté ces effets chez les Grenouilles, animaux qui, à raison de la puissance de leur respiration cutanée, sont susceptibles de vivre fort longtemps après la destruction du foyer nerveux dit point vital (a).

(2) Flourens a trouvé que chez la Carpe la section transversale de la

moelle allongée pratiquée juste derrière le cervelet détruit sur-le-champ les mouvements des mâchoires, des opercules, des rayons branchiostèges et des arcs branchiaux, organes à l'aide desquels le renouvellement de l'eau s'effectue dans les chambres respiratoires de ces animaux (b).

(a) Flourens, *Détermination du nœud vital, ou point premier moteur du mécanisme respiratoire dans les Vertébrés à sang froid* (*Ann. des sciences naturelles*, 1862 série 4, t. XVII, p. 158).

(b) Flourens, *Op. cit.* (*Ann. des sciences nat.*, série 4, t. XVII, p. 160).

interprétation des phénomènes observés (1) et que quelques auteurs attribuent la cessation de ces mouvements, non à la destruction du point dit vital, mais à l'irritation des parties circonvoisines de la moelle allongée et ils arguent de l'arrêt de ces mouvements que détermine la galvanisation des nerfs pneumogastriques (2). Cette opinion ne me paraît pas fondée, car ce n'est pas seulement par ces nerfs que la force excitomotrice développée dans la région du point vital s'exerce et d'ailleurs la section des nerfs pneumogastriques n'entraîne pas nécessairement la cessation des mouvements respiratoires (3).

(1) Voyez à ce sujet les remarques de M. Brown-Sequard (*a*).

(2) Il est à remarquer que les observations de ces auteurs portent sur les effets produits sur les mouvements du cœur par les lésions de la moelle allongée plutôt que sur l'arrêt des mouvements respiratoires (*b*). Nous reviendrons sur ce sujet dans la CXXVI<sup>e</sup> leçon.

(3) Les nerfs pneumogastriques (*c*) remplissent dans l'économie animale des rôles très-variés, et déjà à plusieurs reprises j'ai eu l'occasion d'en parler (*d*). La plupart de leurs fibres constitutives sont des conducteurs des impressions sensibles, et l'action de ces nerfs comme conduc-

teurs de la motricité est très-bornée. Leurs fonctions ont été l'objet de travaux nombreux, commencés par Valsalva et poursuivis jusqu'à l'époque actuelle, mais elles ne sont pas encore connues d'une manière suffisante (*e*). Marshall-Hall avança que leur section rend les mouvements respiratoires exclusivement volontaires et soustrait par conséquent les muscles thoraciques à l'influence automatique des foyers de force excitomotrice réflexe ou directe qui sont situés dans la moelle allongée (*f*); mais, ainsi que Longet le fit remarquer, l'opinion de cet auteur ne peut être fondée, car chez les Mammifères adultes ces mouvements persistent toujours après

(*a*) Brown-Sequard, *Recherches sur les causes de mort après l'ablation de la partie de la moelle allongée qui a été nommée point vital* (*Journ. de physiol.*, 1858, t. I, p. 317).

(*b*) Budge, *Mémoire sur la cessation des mouvements inspiratoires provoqués par l'irritation des nerfs pneumogastriques* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1854, t. XXXIX, p. 749).

— Brown-Sequard, *Arrêt passif du cœur par la galvanisation du nerf vague* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1853, p. 153).

(*c*) Voy. tome XI, p. 244.

(*d*) Voy. tome IV, p. 135 et 149; t. VII, p. 21; t. XI, p. 383.

(*e*) Valsalva, lettre III, *Anatomie de Morgagni*, art. 30, *Œuvres de Valsalva*.

(*f*) Marshall Hall, *On the functions of the medulla oblongata and medulla spinalis and on the excito-motary system of nerves* (*Proceed. Royal Soc.*, 1837, part. 3. — Trad. franç., *Ann. des sciences nat.*, 1837, série 2, t. VII, p. 363).



Les nerfs intercostaux aussi bien que les branches diaphragmatiques fournies par les nerfs pneumogastriques en sont les principaux conducteurs, mais ce ne sont pas les seuls agents de transmission à l'aide desquels cette force exerce son influence sur les muscles susceptibles d'être mis également en action par les incitations de la volonté. Charles Bell a fait voir que le nerf facial, ou nerf crânien de la septième paire, remplit des fonctions analogues ainsi que le nerf glosso-pharyngien et le nerf accessoire de Willis (1). En effet, toutes les fois que la respiration devient laborieuse, chaque mouvement d'inspiration, tout en étant dû principalement à la contraction du diaphragme et à l'élévation des côtes, est accompagné d'une dilatation des narines.

§ 3. — Les faits que nous venons de passer en revue prouvent que le travail vital accompli dans la portion de la moelle allongée désignée par Flourens sous le nom de nœud vital suffit au développement d'une force excito-motrice susceptible de faire fonctionner les muscles inspireurs ; mais ce foyer d'innervation est-il apte à fonctionner de la sorte sans y être provoqué par quelque autre force nerveuse telle que la volonté ou l'excitation déterminée par une sensation ?

Caractère  
de l'action  
excito-  
motrice  
res-  
piratoire.

Chacun sait que par un acte de la volonté les mouvements

la destruction des lobes cérébraux et la section des pneumogastriques (a).

(1) La plupart des travaux de Ch. Bell ont eu pour objet la démonstration de l'existence d'un système de nerfs ou de fibres nerveuses affectés

spécialement au service de la respiration et soumis à l'empire de la portion latérale de la moelle allongée comprise entre le corps olivaire et le corps restiforme et se prolongeant probablement dans la moelle épinière proprement dite (b).

(a) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 536.

(b) Ch. Bell, *On the Nerves, giving an account of some experiments on their structure and functions which leads to a new arrangement of the System* (*Phil. Trans.*, 1821, p. 398). — *On the Nerves which associate the muscles of the chest in the actions of breathing, speaking and expression* (*Phil. Trans.*, 1823, p. 1822, p. 284). — *The Nervous system of the human body*.

respiratoires peuvent être accélérés, ralentis, ou même complètement suspendus pendant un certain temps ; mais d'autre part nous savons également que dans l'état de syncope lorsque nous n'avons plus ni volonté, ni conscience, la respiration continue. Cette persistance des mouvements respiratoires après la cessation de tout phénomène indicatif de l'exercice de la volonté se fait remarquer aussi dans les cas d'asphyxie par submersion, particulièrement chez les Mammifères nouveau-nés où cet état peut être de longue durée. Enfin toute manifestation de cette puissance mentale peut être empêchée par l'action de certains poisons appelés narcotiques, sans que les mouvements de l'appareil respiratoire en soient interrompus. Par conséquent, tout en reconnaissant que l'agent producteur de la force excito-motrice qui met en jeu les muscles de cet appareil puisse être affecté dans son mode de fonctionnement par la volition, nous ne pouvons attribuer son action à cette dernière puissance.

Il en est de même pour l'influence exercée sur le foyer excito-moteur de l'appareil de la respiration par les sensations. L'action de ce centre nerveux peut être excitée par certaines sensations, notamment par celles que produit le contact de diverses substances irritantes sur la tunique pituitaire des fosses nasales. Les accès de toux que provoque souvent la présence d'un corps étranger solide ou liquide, même d'un gaz irritant tel que l'acide sulfureux, dans les voies aériennes et le besoin de respirer qui se fait sentir d'une manière impérieuse lorsque les mouvements des parois thoraciques ont été suspendus pendant quelque temps, besoin qui devient bientôt plus fort que la volonté, témoignent aussi de l'influence excitante que les sensations peuvent exercer sur le développement de la puissance excito-motrice dont dépend la contraction des muscles inspirateurs, mais dans une multitude de cas, ainsi que je viens

de le rappeler, nous voyons le corps tout entier devenir insensible sans que la perte de la sensibilité soit accompagnée d'un arrêt des mouvements respiratoires et par conséquent la force nerveuse qui détermine ces mouvements ne peut être dépendante du travail mental qui a pour effet la perception consciente des impressions centripètes.

En étudiant la sensibilité nous avons reconnu que, chez les Animaux supérieurs, les excitations produites sur les nerfs affectés au service de cette faculté ne donnent naissance à une sensation qu'après avoir été transmises à l'encéphale par l'intermédiaire de ces conducteurs et de la moelle épinière. Mais pendant ce trajet la névrosité mise en jeu ne serait-elle pas susceptible d'exercer certaines influences sur les foyers d'innervation qu'elle rencontre sur sa route et ne pourrait-elle devenir pour ces foyers un stimulant propre à en provoquer l'action sans être parvenue au siège de la faculté de sentir? Nous verrons bientôt qu'il en est souvent ainsi et que l'espèce de courant centripète de force nerveuse déterminé par les excitations sensitives, bien que ne donnant lieu à aucun phénomène mental, à aucune sensation, et n'agissant que d'une manière inconsciente, peut être un stimulant pour les producteurs de force excito-motrice. Or ce stimulant nerveux, de même que la volition et la sensation proprement dite, peut être une cause déterminante de l'émission de force excito-motrice par le producteur de cette force dont nous avons constaté l'existence dans la moelle allongée.

Des faits nombreux nous en fournissent la preuve. Ainsi lorsque, par l'effet de l'asphyxie, non-seulement tout indice de sensibilité a disparu et tout mouvement volontaire a cessé, mais que les forces vitales sont réduites à un tel degré de faiblesse que les mouvements automatiques du thorax dont dépend le renouvellement de l'air dans les poumons

ne s'effectuent plus, on parvient souvent à rétablir ces mouvements en stimulant certaines parties de l'organisme : par exemple en projetant de l'eau froide sur la face, en introduisant des vapeurs irritantes dans les fosses nasales, en frictionnant la peau ou bien encore en injectant des matières stimulantes dans l'intestin rectum. Or dans ces circonstances rien ne nous autorise à penser que le corps en apparence inanimé sur lequel on opère ait conscience de ce qu'il éprouve, et l'action dont nous voyons les effets sur l'appareil nerveux où se développe la force excito-motrice dont dépend le jeu des muscles inspireurs ne peut être qu'une action analogue à celle dont résultent les sensations, quand l'organisme est en pleine jouissance de ses facultés, mais inapte à en produire par suite de l'incapacité de l'organe percepteur.

Guidés par la connaissance de ces faits quelques physiologistes ont pensé que la cause déterminante de l'action du foyer excito-moteur de l'appareil respiratoire était toujours une action nerveuse de ce genre dont le point de départ serait à la périphérie de l'organisme, et ils ont attribué cette excitation à l'action produite sur les nerfs sensitifs de cet organe par de l'acide carbonique accumulé dans le sang veineux (1). Mais cette hypothèse tombe devant une expérience citée par M. Vulpian. En effet, si les mouvements respiratoires étaient dus à une excitation de ce genre, ils

(1) Cette explication a été proposée par Marshall-Hall. Ce physiologiste suppose que le sang veineux stimule les fibres terminales des nerfs pneumogastriques, et que cette excitation réfléchi sur les nerfs inspireurs dans la moelle allongée est la cause déterminante de l'action excito-motrice exercée par ces derniers nerfs (a).

Mais il est à remarquer que la section des pneumogastriques n'entraîne pas nécessairement la cessation des mouvements respiratoires et par conséquent la conduction d'impressions sensitives ou autres, des poumons à la moelle allongée, ne saurait être nécessaire au fonctionnement de ce foyer excito-moteur.

(a) Marshall Hall, *Lectures on the nervous system*, 1836, p. 21.

devraient cesser pour toujours lorsque les poumons n'existent plus. Or, chez les Grenouilles, qui peuvent vivre pendant fort longtemps après avoir été privées de ces organes, cette mutilation n'entraîne pas la cessation des mouvements d'inspiration (1).

D'autres physiologistes attribuent le déploiement intermittent de la force excito-motrice engendrée dans ce foyer d'innervation à une action stimulante qui serait exercée sur cet organe par l'acide carbonique en dissolution dans le sang, action dont les effets augmenteraient avec la proportion de ce produit de la combustion vitale accumulé dans le fluide nourricier (2). Cette hypothèse paraît au premier abord très-séduisante, car elle nous expliquerait la

(1) Ces mouvements qui sont effectués par l'appareil hyoïdien (*a*) peuvent même se faire avec leur régularité ordinaire pendant un certain temps après l'extirpation des poumons (*b*).

(2) Lors de l'asphyxie, des mouvements convulsifs éclatent à des intervalles plus ou moins rapprochés dans tout le corps, et M. Brown-Sequard les attribue à l'action excitante du sang veineux sur la moelle épinière. Évidemment ils sont dus à l'action de cet organe, car d'une part ils persistent après que celui-ci a été séparé de l'encéphale par une section transversale, et d'autre part ils cessent dans les parties dont les nerfs naissent d'une portion du cordon rachidien où la substance nerveuse a été détruite. Mais cela ne suffit pas pour prouver que l'action excito-motrice provoquée par l'asphyxie est une con-

séquence de l'action exercée par l'acide carbonique du sang sur le foyer dont cette force émane. La même remarque est applicable aux faits dont M. Brown-Sequard argue pour établir que les mouvements péristaltiques des intestins, qui s'effectuent souvent d'une manière violente aux approches de la mort et qui peuvent être déterminés par une gêne de la respiration, sont dus à l'action stimulante de l'acide carbonique contenu dans le sang veineux; on pourrait également bien les attribuer à l'insuffisance de la quantité d'oxygène libre dans ce liquide. Du reste les faits de cet ordre, constatés par M. Brown-Sequard, n'en sont pas moins intéressants, car ils prouvent que des variations dans les qualités physiologiques du sang sont capables d'agir comme stimulants des foyers excito-moteurs (*c*).

(*a*) Voy. tome II, p. 387.

(*b*) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 424.

(*c*) Brown-Sequard, *Du sang veineux comme excitateur de certains mouvements* *Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 1849, t. 1, p. 105).

non-existence des mouvements respiratoires, chez le fœtus qui, renfermé dans le sein de sa mère, reçoit sans cesse d'elle de nouvelles provisions de sang artériel, c'est-à-dire de sang riche en oxygène, peu chargé d'acide carbonique, mais qui commence à mettre en jeu ses muscles inspireurs lorsqu'après la naissance, le cordon ombilical ne fonctionne plus et que c'est du sang veineux qui arrive à la moelle allongée. La même explication nous rendrait compte de la difficulté croissante que chacun de nous éprouve à empêcher volontairement la réalisation de ces mouvements, arrêt dont une des conséquences est une accumulation progressive de l'acide carbonique dans le sang en circulation. Enfin cette même hypothèse nous permettrait de concevoir pourquoi les mouvements respiratoires s'accélèrent quand la combustion physiologique s'active (1).

Mais il est d'autres faits qui ne s'accordent pas avec ces vues de l'esprit (2) et qui me portent à attribuer les charges de la force excito-motrice dont l'étude nous occupe ici, à une circonstance qui d'ordinaire coïncide avec l'accumulation de l'acide carbonique dans le fluide nourricier, mais qui n'y est pas nécessairement liée, savoir l'insuffisance de la quantité d'oxygène libre ou faiblement combiné contenu dans le sang reçu par la moelle allongée.

Lorsque la respiration s'effectue sous la pression atmosphérique ordinaire, les quantités d'oxygène et d'acide carbonique contenues dans le sang sont corrélatives, et les causes qui déterminent des augmentations dans la pro-

(1) Voy. t. II, p. 484.

(2) Ainsi l'augmentation progressive de la proportion d'acide carbonique dans l'air n'exerce que peu d'influence sur les résultats méca-

niques des mouvements respiratoires, car les inspirations, tout en devenant moins fréquentes, deviennent plus grandes (a).

(a) Prattilli, *Sulla natura funzionale del centro respiratorio* (Revista clinica de Bologna, 1874).

portion de l'un de ces corps agissent en sens contraire sur l'autre. Mais lorsque la pression exercée sur l'organisme par le milieu ambiant augmente beaucoup ou diminue notablement, la quantité de l'un et l'autre de ces fluides élastiques en dissolution dans les liquides nourriciers varie dans le même sens; sous une forte pression la quantité d'oxygène unie au sang augmente; mais il en est de même pour l'acide carbonique et lorsque la pression est faible l'un et l'autre de ces gaz s'échappent de l'économie en plus grande abondance que d'ordinaire. Si le déploiement de la force excito-motrice qui met en action les muscles thoraciques était dû à l'influence stimulante de l'acide carbonique, on devrait donc s'attendre à voir les mouvements inspiratoires se précipiter dans l'air comprimé et devenir moins fréquents à mesure que l'air se raréfie. Or, il en est tout autrement : le travail mécanique de l'appareil respiratoire se ralentit dans une atmosphère dense et s'accélère quand la pression diminue, bien que dans ce dernier cas la richesse du sang en acide carbonique soit inférieure au taux normal et que dans le premier cas le fluide nourricier en circulation dans la substance de la moelle allongée soit surchargé de cet agent réputé stimulant (1). Il semblerait donc que les décharges de force excito-motrice en question se lient, non à une action stimulante de l'acide carbonique du sang, mais à une certaine insuffisance de l'oxygène libre dans ce liquide (2).

(1) Depuis la publication des leçons dans lesquelles j'ai parlé de l'influence de la pression atmosphérique sur la proportion des gaz en dissolution dans le sang (a), M. Paul Bert a publié sur ce sujet un travail

très-remarquable. J'y renverrai donc pour plus de détails (b).

(2) M. Rosenthal adopte, à peu de chose près, cette manière de voir et il argue principalement du fait suivant : Pour retarder le retour du

(a) Voy. t. II, p. 556.

(b) Bert, *La pression barométrique, recherches de physiologie expérimentale*, 1877.

Quoi qu'il en soit à cet égard, les divers faits dont je viens de parler me conduisent à penser que la cause déterminante de l'activité excito-motrice du centre nerveux inspirateur n'est pas nécessairement une impression réflexe; qu'elle réside dans cette portion de la moelle allongée et non ailleurs; qu'elle est une conséquence du travail vital accompli dans la substance de ce centre. Ce travail peut être activé par divers stimulants mais il ne dépend pas de ces agents; et les effets dus à l'influence exercée par cette puissance sur les muscles respirateurs se produiraient spontanément dès que la quantité de force développée de la sorte atteint une certaine grandeur ou ce que l'on pourrait appeler un certain degré de tension et que la résistance à son passage dans les nerfs centrifuges tomberait au-dessous d'un certain degré, par suite de l'insuffisance de la proportion d'oxygène libre apporté à la moelle allongée par le torrent circulatoire ou par suite de toute autre cause apte à modifier l'état moléculaire des cellules nerveuses de cette portion de l'axe cérébro-spinal. Il s'opérerait alors une décharge de la force excito-motrice développée par le travail nutritif dont ce foyer nerveux est le siège et accumulée dans son intérieur, décharge qui serait jusqu'à un certain point comparable à celle de l'électricité d'une bouteille de Leyde, ou mieux encore aux décharges de l'appareil électrique d'une Torpille ou d'une Gymnote.

Dans l'état actuel de la science, nous ne pouvons former à cet égard que des conjectures plus ou moins plausibles; mais il ne me paraît pas inutile d'appeler l'attention sur ces hypothèses.

besoin de respirer il suffit de faire, coup sur coup, plusieurs grandes inspirations (a); or, ces mouvements ont pour effet d'accélérer l'extrac-

tion de l'acide carbonique en dissolution dans le sang, d'augmenter la richesse de ce liquide en oxygène.

(a) Rosenthal, *Les nerfs et les muscles*, p. 232.



Pour examiner plus à fond les questions soulevées de la sorte, il serait nécessaire de prendre en considération le mode de développement des forces nerveuses excito-motrices en général. Nous nous occuperons bientôt de ce sujet, mais avant de l'aborder, je crois devoir faire connaître d'autres phénomènes qui semblent être dus également à un déploiement spontané de ces forces physiologiques.

§ 4. — Dans une autre partie de ce cours, lorsque je traitais des propriétés du tissu musculaire et que je parlais de l'espèce d'élasticité vitale manifestée par ce tissu et désignée sous le nom de *tonicité* (1), j'ai dit que les fibres constitutives des muscles sont, pendant la vie, moins longues qu'après la mort et que la force dont dépend cet état de raccourcissement peut, dans certains cas, être modifiée par des actions nerveuses. En effet on confond communément sous un même nom deux sortes de phénomènes qu'ici il est utile de distinguer, savoir la tonicité musculaire générale qui paraît être indépendante des actions nerveuses conscientes et que j'appellerai la *tonicité nervo-musculaire* parce qu'elle est une conséquence de l'influence stimulante continue exercée par le système nerveux sur certains muscles, notamment sur le sphincter de l'anus. Or, la puissance nerveuse qui intervient ainsi peut être assimilée à une action excito-motrice faible et continue. Ses effets cessent lorsque les nerfs qui vont se distribuer aux fibres contractiles du sphincter ont été divisés et ils cessent également lorsque ces nerfs étant restés intacts, la portion de la moelle épinière où ceux-ci prennent leur origine a été désorganisée ou enlevée (2); mais ils per-

Tonicité  
nervo-  
musculaire.

(1) Voy. tome X, p. 462.

taires lors de la section des nerfs qui se rendent à ces organes (a).

(2) La contraction tonique cesse également dans les muscles volon-

(a) Brondgeest, *Untersuchungen über den Tonus der willkürlichen Muskeln* (Arch. für Anat. und Physiol., 1860, p. 703).

sistent après que cette portion de l'axe cérébro-spinal a été séparée du reste de ce grand foyer d'innervation par une section pratiquée dans la région dorsale ou dans la région cervicale de la moelle épinière (1). Il y a donc dans la région lombaire un centre excito-moteur dont l'activité fonctionnelle suffit pour la production de la force nerveuse

(1) Dans une expérience de ce genre faite par Marshall-Hall sur une grande Tortue (*Cheilonia megas*) la portion postérieure de l'Animal comprenant les membres abdominaux, la queue, le région anale et la partie adjacente de la colonne vertébrale, fut séparée du reste du corps. L'ouverture anale resta fermée et de forme circulaire. On poussa alors dans le rectum de l'eau en quantité suffisante pour distendre fortement cet intestin et on constata que le liquide y restait emprisonné; on détruisit ensuite le tronçon caudal de la moelle épinière et aussitôt le muscle sphincter devint flasque, l'eau s'écoula par l'anus et cet orifice cessa de conserver sa forme circulaire (a).

Des faits analogues ont été constatés récemment d'une manière plus précise par MM. Giannuzzi et Newrocki, sur un Chien rendu insensible par l'action de la morphine : le gros intestin fut rempli d'eau et mis en communication avec une colonne manométrique par sa portion supérieure. On augmenta progressivement la pression exercée ainsi de haut en bas sur l'anus, qui était

fermé par la contraction de son muscle sphincter, et on constata que le liquide ne commençait à s'échapper par cet orifice que lorsque la pression correspondait à une colonne d'eau ayant 40 centimètres de haut. Jusqu'à ce moment les nerfs du sphincter anal avaient été laissés intacts; mais lorsqu'on les eut coupés, la résistance due à la contraction tonique de ce muscle fut vaincue par une colonne d'eau dont la hauteur n'était plus que de 18 centimètres (b).

Il est également à noter qu'à la suite de la division de la moelle épinière dans la région dorsale chez le Chien, le sphincter de l'anus ne reste pas contracté d'une manière permanente, mais se relâche et se contracte alternativement à des intervalles très-courts. Ces mouvements rythmiques peuvent se renouveler 25 fois par minute (c); j'incline à penser que ce phénomène dépend de la nécessité d'un repos amené par l'affaiblissement du travail producteur de la force excito-motrice dans le foyer dont je viens de parler; mais je dois ajouter qu'un auteur récent l'attribue au développement

(a) Marshall Hall, *Op. cit.* (*Phil. Trans.*, 1833, p. 645).

(b) Giannuzzi et Newrocki, *Influence des nerfs sur les sphincters de la vessie et de l'anus* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1863, t. LVI, p. 1101).

(c) Goltz, *Ueber die functionen des Lendenmarks des Hundes* (*Pflüger's Archiv*, 1873, t. VIII, p. 474).

déployée dans ces circonstances (1) ; mais le travail vital qui s'effectue dans ce foyer peut être activé soit sous l'influence d'un stimulant artificiel appliqué sur la partie de la moelle épinière dont je viens de parler, soit par les incitations de la volonté, forces qui agissent aussi sur cette partie à la façon d'un excitant. Or, dans ces cas le sphincter se contracte brusquement, ainsi que le font les muscles du bras ou de la jambe lorsque ces organes obéissent à la volonté.

Ces divers degrés dans l'action stimulante exercée par le système nerveux sont faciles à constater. Le sphincter, étant à l'état de repos et subissant seulement l'influence de la petite force nerveuse développée spontanément par le centre nerveux spinal dont il vient d'être question, détermine l'occlusion de l'anus et empêche la sortie des matières fécales tant que ses effets ne sont pas contre-balancés par la pression exercée sur le contenu de l'intestin. Mais lorsque cette pression augmente la contraction du sphincter ne peut être maintenue que par l'intervention d'un acte de la volonté ou de quelque autre force stimulante qui augmente temporairement la puissance excito-motrice déployée par le foyer d'innervation dont je viens de parler (2).

d'un pouvoir nerveux modérateur (a), sujet dont nous aurons à nous occuper ultérieurement.

La contraction tonique du sphincter de la vessie est également subordonnée au fonctionnement de la portion lombaire de la moelle épinière (b).

(1) Une série d'expériences intéressantes sur ce foyer spécial d'innerva-

tion appelé *centre ano-spinal* a été faite récemment par M. Masius, de Liège. Chez le Lapin, la portion de la moelle épinière qui agit de la sorte sur le sphincter de l'anus se trouve au niveau de l'articulation de la sixième vertèbre lombaire avec la vertèbre suivante (c).

(2) Cette manière de voir n'est pas partagée par tous les physiologistes,

(a) Lauder Burton, *On Inhibition* (*The West Riding Lunatic Asylum Medical Reports*, 1874, t. IV, p. 186).

(b) Marshall Hall, *Op. cit.*

(c) Masius, *Du centre cérébro-spinal* (*B. de l'Acad. de Belgique*, 1867, t. XXIV, p. 312).

— Voyez aussi à ce sujet : Gowers, *The automatic action of the sphincter ani* (*Pr. R. Soc.*, 1877, t. XXVI, p. 77).

La force nerveuse que l'on pourrait appeler *excito-tonique* ne paraît donc différer de la force nerveuse excito-motrice que par son développement continu et par sa petitesse. Il est aussi à noter que sa production paraît s'effectuer avec moins de travail physiologique, car lorsque la vie s'éteint graduellement elle se manifeste pendant un certain temps après la perte des mouvements volontaires ou automatiques et c'est dans les parties de l'organisme où son influence est la plus grande que la possibilité de sa transformation en force excito-motrice réflexe persiste le plus (1).

Conditions  
du  
développe-  
ment  
de  
la force  
excito-  
motrice.

§ 5. — La faculté de développer de la force excito-motrice, soit spontanément, soit sous l'influence accélératrice d'un stimulant nerveux, est subordonnée aux conditions biologiques dont j'ai déjà fait mention en parlant de la production de la névrosité en général (2); par exemple : l'accomplissement du travail nutritif dans le tissu où ce phénomène a lieu et le degré d'activité de ce même travail, activité qui est à son tour en rapport avec la quantité de sang ou autre fluide nourricier fourni au tissu en question, avec les qualités plus ou moins vivifiantes de cet agent et avec les pro-

et plusieurs auteurs attribuent ces actions excito-motrices permanentes à des effets réflexes, provoqués par une stimulation centripète continue, effets qui cesseraient si les nerfs sensitifs correspondants étaient divisés. Pour soutenir cette opinion ils s'appuient : 1° sur l'analogie qui existe entre la contraction permanente des sphincters et le *tonus* des muscles locomoteurs; 2° sur les effets produits sur cette dernière propriété par la section des nerfs sensitifs

correspondants (a). Mais les nerfs que l'on divise ainsi sont des nerfs mixtes et par conséquent leur section doit interrompre le passage de la force nerveuse excito-motrice qui est centrifuge; aussi bien que la propagation des impressions sensibles dont dépendrait l'action réflexe.

(1) Ainsi le sphincter de l'anus est un des muscles les plus excitables (b), et c'est aussi un de ceux où la tonicité est la plus persistante.

(2) Voy. ci-dessus, page 7 et suiv.

(a) Cayrade, *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes*, thèse de Paris, 1864.

(b) Vulpian, art. MOELLE ÉPINIÈRE du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, 2<sup>e</sup> série, t. VIII, p. 512.

priétés physiologiques de ce tissu dont l'aptitude à utiliser celui-ci peut également varier. Les variations qui peuvent exister sous ce dernier rapport se manifestent surtout par les effets que les stimulants sont susceptibles d'exercer sur les organes producteurs de la force excito-motrice.

Toutes les parties du système nerveux ne sont pas aptes à produire cette force. En étudiant les fonctions des nerfs moteurs, nous avons vu que la motricité, ou pouvoir de déterminer la contraction des muscles, existe dans ces cordons, mais ne saurait s'y développer, ni spontanément, ni sous l'influence excitante d'un stimulant physiologique; tandis que nous venons de constater l'existence de cette faculté dans certaines parties de l'axe cérébro-spinal. Nous allons voir que beaucoup d'autres parties du système nerveux possèdent un pouvoir analogue et deviennent, sous l'influence de forces nerveuses d'un ordre différent, des générateurs de force excito-motrice (1). Or, tous les organes qui fonctionnent de la sorte diffèrent des nerfs par des particularités histologiques aussi bien que par leurs propriétés vitales; au lieu d'être constitués uniquement de fibres nerveuses comme les nerfs, ils sont formés en totalité ou en partie par des cellules nerveuses, et c'est dans l'intérieur de ces utricules que s'effectue le développement de la force excito-motrice. Chacune de ces cellules est une individualité physiologique en connexion organique avec un nerf moteur et en rapport

(1) En employant ici l'expression *générateur de force excito-motrice*, je n'entends pas dire que les organes où cette force apparaît en soient réellement les créateurs, mais qu'ils la produisent soit par voie de transformation, soit autrement. La force nerveuse me paraît susceptible de se manifester sous diverses formes, à peu près comme la chaleur peut se

transformer en puissance mécanique, et *vice versâ*: l'une de ces formes serait la névrité sensitive, qui se propage de la périphérie de l'organisme jusqu'aux parties où s'effectue la perception; une autre serait la force excito-motrice, et c'est en opérant cette transformation que les générateurs en question accompliraient souvent leurs fonctions.

direct ou indirect avec les nerfs sensitifs ; enfin elles sont également reliées entre elles par des filaments conducteurs, et elles constituent par leur assemblage des appareils plus ou moins puissants dont l'action détermine, par l'intermédiaire des nerfs, la mise en jeu du système musculaire.

La moelle épinière considérée dans son ensemble est un de ces appareils, et les expériences suivantes sont très-propres à mettre en évidence, non-seulement le caractère des différences essentielles qui existent entre les nerfs et les centres nerveux ou foyers d'innervation, mais aussi le rôle des cellules dans l'accomplissement du rôle dévolu à ces centres ou sources d'activité nerveuse.

Par une section transversale pratiquée dans la région lombaire divisez en deux le corps d'une Grenouille vivante, et mettez à découvert des deux côtés les nerfs sciatiques qui se rendent de la portion lombaire de la moelle épinière aux membres postérieurs ; puis coupez en travers l'un de ces nerfs, celui du côté droit par exemple, et piquez la peau du pied, alternativement à droite et à gauche. L'excitation pratiquée de la sorte sur la patte droite ne produira aucun effet visible, le train de derrière tout entier restera immobile, tandis que la piqûre de la peau du pied gauche provoquera dans les muscles de tout le membre de ce côté des contractions convulsives ; mais il n'en sera plus de même si vous désorganisez le tronçon postérieur de la moelle épinière avec lequel le nerf sciatique gauche est resté en communication. Ainsi l'activité fonctionnelle des fibres sensitives ne met pas en action les fibres excito-motrices du même nerf lorsqu'elles ne sont pas les unes et les autres en connexion avec l'axe cérébro-spinal ; mais la puissance physiologique ainsi développée y met en jeu la motricité lorsqu'elle se propage jusqu'à la moelle épinière, et que l'influence de celle-ci, mise en jeu par cet ébranlement centripète, peut s'exercer

sur les susdites fibres excito-motrices : par exemple, l'impression centripète produite sur la peau du pied, en arrivant dans la moelle épinière, semble y être répercutée sur les nerfs moteurs et devenir, par action réflexe, une cause déterminante de contractions musculaires. La moelle épinière joue là le rôle d'un intermédiaire nécessaire entre les racines postérieures et les racines antérieures des nerfs rachidiens, mais l'action réflexe dont elle est le siège ne dépend pas d'une continuité directe qui existerait là entre les deux ordres de fibres nerveuses et qui serait comparable au mode d'union des deux branches d'un conducteur électrique reployé sur lui-même en forme d'anse. L'anatomie nous apprend que ces fibres y sont en connexion avec les cellules de la substance grise, et ce sont ces organites, sans analogues dans les nerfs, qui, mis en action par la puissance nerveuse des fibres sensibles, mettent à leur tour en action les fibres excito-motrices des racines antérieures des nerfs rachidiens dont l'ébranlement se propage ensuite jusqu'aux muscles correspondants. Effectivement, si dans l'expérience que je viens de décrire, au lieu de détruire la totalité du tronçon de la moelle épinière dont naissent ces deux sortes de fibres, on désorganise seulement la substance grise située au centre du cordon rachidien et constituant le myélaxe (1), la substance blanche corticale restant intacte, on empêche également les excitations sensibles développées dans la patte incapables de provoquer des mouvements (2).

(1) Voyez tome XI, p. 264.

(2) Nous avons vu dans une autre partie de ce cours non-seulement que le myélaxe est un agent apte à transmettre vers l'encéphale les impressions sensibles apportées à la moelle épinière par les racines pos-

térieures des nerfs rachidiens, mais aussi que cette couche centrale de substance grise, composée principalement de cellules nerveuses, est un intermédiaire nécessaire entre ces nerfs et la partie du système nerveux où s'effectue la perception con-

Siège  
de  
la réflexivité.

§ 6. — Il en est de même chez tous les Animaux qui sont pourvus d'un système nerveux distinct : chez tous, la source de la force nerveuse excito-motrice se trouve dans des cellules en connexion avec les nerfs et logées dans les parties ordinairement colorées et renflées du système nerveux, qui chez les Invertébrés sont désignées sous le nom de *ganglions* et qui chez les Vertébrés constituent aussi la substance

sciante de ces impressions, c'est-à-dire la sensation (a). Je rappellerai également que le myélaxe peut être irrité mécaniquement sans qu'il en résulte aucune sensation ; la substance grise de la moelle épinière est donc insensible, bien qu'elle ait la faculté de conduire les excitations sensitives.

Or il en est de même pour ce qui concerne les fonctions excito-motrices du myélaxe. Cet organe n'est pas, comme la substance blanche dont se composent les nerfs rachidiens, leurs racines antérieures et les parties périphériques de la moelle épinière, susceptible de développer de la motricité sous l'influence de stimulants mécaniques ou électriques. Ainsi Magendie a constaté qu'il est possible d'enfoncer un stylet dans presque toute la longueur de la moelle épinière, sans modifier notablement ni la sensibilité, ni les mouvements de l'Animal, pourvu que l'on évite de toucher la substance blanche circonvoisine. Ces expériences sur l'insensibilité et l'absence de motricité dans

la substance grise de la moelle épinière datent de 1823 (b). Beaucoup d'expériences analogues ont été faites par d'autres physiologistes, et les résultats obtenus de la sorte ont été conformes aux conclusions précédentes (c).

Ainsi, lorsqu'on met à découvert la substance grise de la moelle épinière en enlevant avec le couteau la substance blanche dont se composent les faisceaux postérieurs et la portion adjacente des faisceaux latéraux, on peut piquer, couper, écraser ou brûler le myélaxe sans déterminer le moindre mouvement musculaire.

Pour prouver que la non-excitabilité du myélaxe dans les expériences précédentes ne dépendait pas des altérations déterminées dans cette partie par la vivisection des tissus circonvoisins, M. Brown-Sequard opéra sur des Oiseaux, où le sinus rhomboïdal laisse à découvert la substance grise dans une portion de la région lombaire, et il obtint ainsi les mêmes résultats que chez les Mammifères (d).

(a) Voy. t. X, p. 398 et suiv.

(b) Magendie, *Note sur le siège du mouvement et du sentiment dans la moelle épinière* (*Journ. de physiol.*, 1823, t. III, p. 134).

(c) Van Deen, *Traité et découvertes sur la physiologie de la moelle épinière*, p. 15.

— Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 121.

(d) Vulpian, art. *PHYSIOLOGIE DE LA MOELLE ÉPINIÈRE* du *Dictionn. encyclop. des sciences méd.*, 2<sup>e</sup> série, t. VIII, p. 344).





grise de la moelle épinière et de son prolongement céphalique appelé la moelle allongée. Toujours ces organites, qu'ils aient ou non la puissance nécessaire pour produire spontanément de la force excito-motrice, comme cela paraît être le cas pour les cellules contenues dans la portion de la moelle allongée dont l'étude nous a occupés dans la première partie de cette leçon ; ces organites, dis-je, sont aptes à développer cette force lorsqu'ils y sont provoqués par certains stimulants, et ces stimulants peuvent être un ébranlement du système nerveux, venant du dehors par l'intermédiaire des nerfs sensitifs, ou venant d'autres foyers d'innervation, tels que le cerveau chez les Vertébrés, et se manifestant avec des caractères physiologiques que la force excito-motrice ne présente pas. Les stimulants du premier genre peuvent être désignés, d'une manière générale, sous le nom d'*actions excito-nerveuses réflexes*, et les mouvements qu'ils déterminent sont appelés des mouvements automatiques, parce qu'on les a comparés aux actes exécutés par des machines inanimées et mises en jeu par une force physique telle que l'électricité ou la chaleur. Les stimulants nerveux du second genre diffèrent beaucoup de tout ce qui existe ailleurs que chez les Êtres animés, et ils consistent en actions mentales telles que la volonté et certaines sensations ; la direction qu'ils suivent dans le système nerveux, au lieu d'être comme dans le cas précédent, centripète avant de devenir centrifuge, est tout entière centrifuge, et pour les distinguer des actions excito-nerveuses réflexes, on pourrait les appeler des *actions excito-nerveuses directes*.

Il est présumable que les ganglions qui sont disséminés dans l'épaisseur des parois du cœur chez les Animaux supérieurs, ainsi que les centres nerveux du même genre qui sont en connexion avec les fibres musculaires lisses des intestins et qui appartiennent au système grand sympathique,

exercent sur ces organes contractiles une action excito-motrice directe ou indépendante de l'action excito-motrice dont le développement est dû à l'influence stimulante d'autres forces nerveuses sur le travail vital effectué par ces mêmes foyers d'innervation. Il me paraît également probable que l'activité propre de ces ganglions se manifestant ainsi sous la forme de force excito-motrice est une conséquence de l'action du fluide nourricier sur le tissu constitutif de ces corps vivants (1), et que le caractère rythmique des contractions réalisées par les fibres musculaires placées sous l'empire de ces agents dépend de décharges périodiques de la force stimulante ainsi développée. Mais nous ne savons presque rien à ce sujet, et par conséquent je ne m'arrêterai pas à discuter ici les questions complexes qu'il nous faudrait aborder si nous cherchions à pénétrer plus avant dans l'étude des phénomènes de cet ordre (2).

Transmis-  
sion  
de la  
motricité.

§ 7. — Les phénomènes que nous avons déjà passés en revue supposent l'existence dans la moelle épinière non-seulement d'une faculté productrice ou transformatrice de la force nerveuse, mais aussi de propriétés conductrices de cette force, et cette dernière propriété est le principal attribut des fibres qui constituent la couche corticale de substance blanche et qui se trouvent logées dans la substance grise du myélaxe; mais toutes ces fibres ne servent pas à

(1) Les expériences de M. Brown-Séguard dont je viens de parler peuvent être invoquées à l'appui de cette opinion (a).

(2) En traitant des battements du cœur, j'ai eu l'occasion d'examiner quelle était, dans ces mouvements, la part attribuable à l'irritabilité du

tissu musculaire, et la part due à des actions nerveuses d'origines diverses (b). Dans une prochaine leçon, nous aurons à revenir sur ce sujet, lorsque nous étudierons l'action dépressive ou modératrice du système nerveux sur le fonctionnement des muscles (c).

(a) Brown-Séguard, *Op. cit.* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1849, t. 1, p. 105).

(b) Voy. t. IV, p. 134 et suiv.

(c) Voy. la CXXXVI<sup>e</sup> leçon.

la transmission de la motricité. Nous avons vu, dans une précédente leçon, que les fibres longitudinales dont se composent les faisceaux postérieurs de la moelle épinière sont très-sensibles et sont affectées spécialement à la transmission centripète des impressions sensibles (1). Leur section transversale n'influe pas directement sur la propagation des excitations motrices ; mais la section des faisceaux latéro-antérieurs de la substance blanche et du myélagé met obstacle à cette propagation, et c'est principalement par l'intermédiaire de ces colonnes qu'elle s'effectue. Nous en aurons bientôt la preuve lorsque nous étudierons les voies par lesquelles l'action de la volonté s'étend du cerveau aux nerfs moteurs.

Les propriétés physiologiques de la moelle épinière, considérée comme conducteur des forces nerveuses, sont mises en évidence non-seulement par les effets qui résultent d'une solution de continuité dans cette portion de l'axe cérébro-spinal, mais aussi par les conséquences que peut avoir la guérison de la blessure quant au rétablissement des relations organiques entre les deux tronçons de ce cordon central (2).

(1) Voyez tome XI, p. 387.

(2) Dans quelques expériences faites sur des Oiseaux, Flourens a vu les fonctions de la moelle épinière se rétablir lentement à la suite de blessures graves qui avaient déterminé des paralysies partielles (a). M. Brown-Séquard a étudié plus attentivement les cas de guérison de ce genre ; ils sont plus difficiles à obtenir chez les

Mammifères que chez les Oiseaux, et chez ces derniers Animaux ils sont même extrêmement rares lorsque la moelle épinière a été complètement divisée en travers (b). Ce physiologiste a constaté aussi la possibilité de la reproduction des cellules nerveuses dans les parties constitutives de la moelle épinière (c).

(a) Flourens, *Op. cit.* (*Ann. des sciences nat.*, 1827, t. XIII, p. 114).

(b) Brown-Séquard, *Expériences sur les plaies de la moelle épinière* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1849, t. I, p. 17).

(c) Brown-Séquard, *Régénération des tissus de la moelle épinière* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1850, t. II, p. 33 ; — *Medical Examiner*, 1852, p. 379).

Localisation  
progressive  
des  
facultés  
excito-  
motrices.

§ 8. — Chez les Animaux les plus inférieurs, tels que certains Vers, tous les centres nerveux ou ganglions paraissent être doués des mêmes propriétés physiologiques, car chacun d'eux, étant séparé accidentellement de ses associés, peut continuer à exercer toutes les fonctions remplies par l'ensemble du système. Ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le dire, un *Lombric* terrestre peut être divisé en deux tronçons sans qu'il en résulte aucun changement appréciable dans les allures de l'un et de l'autre fragment de l'Être vivant. Non-seulement chaque tronçon se contracte sous l'influence des sensations douloureuses produites dans son organisme par des excitants extérieurs, mais chacun de ces fragments continue à exécuter spontanément des mouvements qui présentent tous les caractères de mouvements volontaires. Par conséquent, ni la faculté de déterminer des actions excito-motrices réflexes, ni la faculté de vouloir, ne peuvent être localisées dans l'une ou l'autre de ces portions de l'organisme.

Chez les Vers de la famille des Nais, cette similitude physiologique des divers ganglions est encore plus manifeste, car le corps de ces Animaux peut être divisé en plusieurs tronçons dont chacun conserve la faculté de sentir, de réagir musculairement contre les excitations extérieures, et d'exécuter spontanément des mouvements qui ne paraissent différer en rien des mouvements déterminés par la *volonté*, c'est-à-dire par une puissance intérieure en vertu de laquelle les Animaux, ainsi que l'Homme, agissent ou n'agissent pas sans que leur action ou leur inaction soit une conséquence nécessaire de l'influence exercée sur eux par des forces extérieures. Mais ces producteurs de force nerveuse, tout en ayant leur individualité et pouvant remplir toutes leurs fonctions sans le concours d'aucun agent extérieur, sont associés entre eux de manière à s'influencer mutuelle-

ment et à être plus ou moins solidaires les uns des autres. Il en résulte que les excitations subies par l'un de ces foyers peuvent mettre en jeu non-seulement ce centre nerveux, mais aussi les autres foyers avec lesquels il est en connexion; en sorte que les incitations réflexes, de même que les incitations de la volonté, sont susceptibles d'être généralisées à divers degrés suivant leur intensité et peuvent exercer leur influence, tantôt sur une portion très-limitée de l'organisme, tantôt sur l'ensemble du système nerveux. Par exemple, une sensation douloureuse produite par la piqure ou par le pincement de la peau de l'un des segments ou anneaux du corps pourra, si elle est faible, ne déterminer de mouvements que dans les parties dont les nerfs excito-moteurs naissent du ganglion auquel se rendent les nerfs sensitifs de la région stimulée; ou bien, étant plus intense, cette sensation pourra irradier pour ainsi dire sur d'autres ganglions et y provoquer le déploiement de la force excito-motrice dont chacun d'eux est le producteur.

Chez les Vers dont je viens de parler, on n'aperçoit aucune différence dans les propriétés physiologiques ou dans le degré de puissance nerveuse déployée par les divers ganglions; mais chez les Animaux plus élevés en organisation il en est autrement: certains centres nerveux acquièrent plus d'importance que n'en ont leurs associés et deviennent prépondérants dans l'accomplissement de tel ou tel acte. La division du travail physiologique tend ainsi à s'établir entre les diverses parties de l'appareil constitué par la réunion de tous ces agents, et cette division se prononce de plus en plus à mesure que le type organique réalisé par l'être vivant est d'un ordre plus élevé (1).

Chez les Animaux inférieurs, dont les facultés sont en

(1) Les vues que je présente ici relativement à la localisation progressive des propriétés du système nerveux et au perfectionnement des

quelque sorte ébauchées seulement et n'apparaissent que d'une manière obscure, il est souvent fort difficile de distinguer entre eux les mobiles des actions, et de déterminer avec quelque degré de certitude si tel ou tel mouvement est la conséquence d'une excitation sensitive d'origine extérieure ou la conséquence d'un acte de la volonté. Chez ces Animaux il est donc parfois impossible de tirer de ces manifestations de la puissance nerveuse aucune conclusion relativement au siège de telle ou telle faculté excito-motrice, et l'idée de volontés multiples et coexistantes chez un même Être animé s'accorde si mal avec le sentiment de l'individualité morale existant en nous, que quelques physiologistes ont été conduits à refuser aux Animaux inférieurs la faculté d'agir volontairement : ces auteurs ont supposé que chez ces Êtres tous les mouvements sont dus à des excitations nerveuses réflexes, à des impressions produites sur l'organisme par les agents extérieurs et déterminant dans les ganglions une sorte de décharge de la force excito-motrice développée dans ces foyers d'innervation (1). Mais les naturalistes qui sont accou-

organismes par la division du travail physiologique ne sont pas nouvelles. En 1826, je les ai exposées dans deux articles du *Dictionnaire classique d'histoire naturelle* (a). En 1832, Dugès les présenta sous une forme un peu différente (b), et vers la même époque je les corroborai par les résultats fournis par quelques expériences sur le système nerveux des Crustacés (c). Plus récemment je les

ai développées dans divers ouvrages (d) ; enfin j'en ai donné un aperçu général dans la première partie de ce livre (e).

(2) M. Carpenter a été, je crois, le premier à interpréter de la sorte la source des actions nerveuses excito-motrices chez la plupart des Invertébrés, sinon chez tous ces Animaux (f).

(a) Milne Edwards, art. NERF du *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, t. XI, p. 533 et suiv. (publié en 1826 avec la date de janvier 1827). — Article ORGANISATION du même *Dictionnaire*, t. XII, p. 339 et suiv.

(b) Dugès, *Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale*, 1832, p. 13 et suiv.

(c) Milne Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*, 1834, t. I, p. 148 et suiv.

(d) Milne Edwards, *Introduction à la Zoologie générale*, p. 35 et suiv.

(e) Voy. t. I, p. 16.

(f) Carpenter, *Principles of comparative Physiology*, 1854, p. 665 et suiv.

tumés à observer les manifestations de la puissance vitale dans l'ensemble du règne animal n'acceptent pas cette hypothèse. A leurs yeux, la volonté est une puissance vitale qui existe à divers degrés chez tous les Animaux; qui produit partout des effets du même ordre, mais qui, développable dans tous les foyers d'innervation chez certains Animaux inférieurs et même, suivant toute apparence, développable dans toutes les parties vivantes de l'Être animé d'une structure encore plus simple, devient la propriété plus ou moins exclusive de certains agents nerveux chez les Animaux supérieurs et se localise de plus en plus à mesure que la supériorité de ces Êtres se prononce davantage.

Dans la suite de ces leçons nous aurons l'occasion de prendre en considération quelques-uns des degrés successifs par lesquels cette localisation des diverses propriétés nerveuses passe dans les rangs intermédiaires du règne animal; mais en ce moment l'examen de ces faits serait particulièrement difficile, et pour bien fixer les idées sur la nature des questions de cet ordre dont nous aurons à rechercher ultérieurement la solution, il me paraît préférable de prendre en premier lieu pour principal sujet de nos études les Êtres animés chez lesquels la division du travail physiologique accompli par le système nerveux est portée au plus haut degré, savoir, les Vertébrés.

§ 9. — La division du travail accompli par le système nerveux suppose, soit un pouvoir directeur qui règle et combine les différents actes exécutés par les agents divers dont la réunion constitue ce système, soit des relations mutuelles entre ces agents qui auraient pour résultat de rendre l'activité fonctionnelle de certains d'entre eux une cause déterminante de l'activité d'un ou plusieurs autres membres de ces associations. Or, ces influences réciproques se manifestent dans une foule de circonstances, et leur multiplicité est une

Pouvoir  
coordonna-  
teur.

des conditions de perfectionnement pour l'appareil formé par ces mêmes associations. On en conçoit l'établissement au moyen des fils conducteurs que nous avons vus exister entre chaque cellule ou névrite et les cellules nerveuses circonvoisines, et constituer d'une part les commissures qui relient entre elles les parties paires du système nerveux, d'autre part les connectifs qui unissent les foyers d'innervation répartis longitudinalement dans l'organisme. Plus ces connexions, ces voies d'échange seront nombreuses, variées et d'un emploi facile, plus l'association des organites, de ces individus producteurs ou transformateurs de force nerveuse, devient puissante et parfaite. Chez les Animaux inférieurs, les relations fonctionnelles établies de la sorte entre les divers membres de l'association représentée par le système nerveux sont faibles et obscures, mais chez les Animaux d'un rang supérieur elles acquièrent une importance de plus en plus considérable, et il nous faudra en tenir grand compte dans la suite de cette étude des fonctions nerveuses. Par l'effet de ces associations, les parties similaires de l'appareil peuvent se renforcer dans leurs actions spéciales, ou même se suppléer mutuellement, et les agents dissimilaires peuvent combiner leurs actions soit simultanées, soit successives, ainsi que cela se voit dans la production des phénomènes appelés sympathiques. Les actions excito-motrices induites dont j'ai déjà eu l'occasion de parler résultent de connexions fonctionnelles de ce genre, et dans la prochaine leçon nous aurons de nouveau à nous occuper de l'étude de ces associations physiologiques.

Résumé.

§ 10. — En résumé, les principales conclusions à tirer des faits dont l'étude vient de nous occuper peuvent être formulées de la manière suivante :

1° Chez tous les Êtres animés en possession d'un système



nerveux distinct, la force vitale qui met en jeu la contractilité musculaire, et qui a reçu le nom de *motricité*, est développée par les nerfs.

2° Les nerfs ne sont pas capables d'accomplir le travail physiologique qui a pour conséquence le développement de la motricité, à moins d'y être provoqués par un stimulant extrinsèque, soit physique, soit vital.

3° Le stimulant vital du travail producteur de la motricité est la force dite *excito-motrice*, et cette force ne peut se développer que dans certaines cellules nerveuses qui se trouvent tant dans les ganglions des Animaux invertébrés que dans l'axe cérébro-spinal des Vertébrés.

4° Le travail producteur de la force excito-motrice, partout où il a lieu, est susceptible d'être activé par l'influence d'autres stimulants, soit physiques, soit nerveux.

5° Parfois ce travail peut s'accomplir spontanément avec assez de puissance pour mettre en jeu la motricité des nerfs, sans l'intervention d'aucun agent exotique ; mais d'ordinaire ses effets ne deviennent suffisants que par suite de l'action exercée sur lui par un stimulant extrinsèque ou de provenance étrangère. De là une distinction à établir entre les *mouvements directs* et les *mouvements induits*.

6° Les mouvements directs sont toujours *automatiques*, tandis que les mouvements induits peuvent être automatiques ou volontaires, c'est-à-dire qu'ils peuvent être produits sans l'intervention de la volonté ou déterminés par l'influence exercée par cette force sur le travail excito-moteur.

7° Les mouvements automatiques produits par induction sont déterminés par l'influence que l'activité fonctionnelle des nerfs sensitifs exerce sur le travail excito-moteur. Ils supposent donc la perception des excitations sensibles par le foyer excito-moteur, et cette perception est incon-

sciente lorsqu'elle s'effectue sans l'intermédiaire de la puissance mentale, ou consciente lorsque les impressions sensibles ont donné préalablement naissance à une sensation. Ces phénomènes physiologiques sont par conséquent de deux sortes, suivant que la perception sensitive s'effectue d'une manière inconsciente ou qu'elle donne naissance à une sensation, et, à raison de cette différence dans leur cause déterminante, on les distingue en *mouvements réflexes* et *mouvements sensoriaux*.

8° Les mouvements sensoriaux, c'est-à-dire les mouvements provoqués par des sensations, sont, de même que les mouvements volontaires, des actes subordonnés à des manifestations du travail mental, tandis que les mouvements réflexes, de même que les mouvements automatiques directs, sont produits par l'activité fonctionnelle de l'appareil nerveux excito-moteur sans l'intervention d'aucune force d'origine mentale.

Le tableau synoptique suivant résume ces différences dans le mode de fonctionnement de l'appareil nerveux excito-moteur et dans la source des excitants qui en provoquent le travail.

$$\text{Mouvements} \left\{ \begin{array}{l} \text{automatiques} \\ \text{volontaires.} \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} \text{directs ou spontanés.} \\ \text{induits...} \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} \text{inconscients.} \\ \text{sensoriaux.} \end{array} \right.$$

§ 11. — Il ne me paraît pas nécessaire de m'étendre davantage sur l'étude des mouvements automatiques directs, car ce que j'ai dit des mouvements respiratoires et de la contraction tonique des sphincters en donne une idée suffisante; mais il nous faudra étudier attentivement le mode de production des mouvements induits; et comme les mouvements réflexes sont les phénomènes de cet ordre qui offrent le

moins de complications, nous nous en occuperons avant de prendre spécialement en considération les mouvements sensoriaux et les mouvements volontaires.

La prochaine leçon sera donc consacrée à l'étude de la cause déterminante des mouvements réflexes.

---

---

---

## CENT VINGT-TROISIÈME LEÇON

ACTIONS NERVEUSES EXCITO-MOTRICES RÉFLEXES. — Historique. — Exemples de mouvements automatiques déterminés par des actions nerveuses inconscientes, et preuves de l'existence de la puissance excito-motrice réflexe dans la moelle épinière.

Actions  
nerveuses  
réflexes.

§ 1. — Ainsi que nous l'avons vu dans la dernière leçon, on désigne sous le nom de *mouvements réflexes* les mouvements dus à une force nerveuse excito-motrice dont la manifestation est déterminée par l'activité fonctionnelle inconsciente des nerfs sensitifs. Il serait plus correct de les appeler des mouvements déterminés par une action nerveuse réflexe, car ce n'est pas le mouvement dont la direction change, c'est la force nerveuse, dont dépend la mise en jeu de la contractilité musculaire, que l'on considère comme ayant été en quelque sorte réfléchi dans l'intérieur de l'organisme, de façon à devenir centrifuge après avoir été centripète; mais la première de ces expressions est commode et son emploi est consacré par l'usage; par conséquent, je me crois suffisamment autorisé à m'en servir

Historique.

§ 2. — Dans nos écoles de physiologie, on présente souvent la découverte des actions nerveuses réflexes comme étant de date récente. Cependant, dès le milieu du dix-septième siècle, notre grand philosophe Descartes avait entrevu le caractère essentiel de certains phénomènes du même ordre: ses remarques ne s'appliquèrent, il est vrai, qu'à des mouvements automatiques sensoriaux, et les images qu'il emploie pour rendre sa pensée ne sont pas en accord avec nos idées actuelles; mais il eut une conception fort nette des relations qui peuvent s'établir dans l'organisme entre une impression nerveuse sensitive et une influence

excito-motrice, car il explique par une espèce de répercussion de la force nerveuse, force qu'il désigne sous le nom d'esprits animaux, la clôture involontaire des paupières à la vue d'un objet prêt à toucher notre œil (1).

En 1743 un médecin célèbre de son temps, mais dont le nom est peu connu aujourd'hui, Jean Astruc, alla plus loin dans la voie ouverte par Descartes. Pour rendre compte de divers effets désignés alors d'une manière générale sous le nom de *sympathies*, il admit l'existence de ce qu'il appela des *actions nerveuses réfléchies*, et il eut même, au sujet du mode de leur production, des idées peu différentes de celles généralement admises aujourd'hui (2).

(1) Voici comment Descartes s'exprime à ce sujet : « Il est aisé de concevoir que les sons, les odeurs, les saveurs, la chaleur, la douleur, la faim, la soif, et généralement tous les objets excitent en nous quelque mouvement de nos nerfs, qui passe par leur moyen jusqu'au cerveau; et outre que ces divers mouvements du cerveau font voir à notre âme divers sentiments, ils peuvent faire aussi sans elle que les esprits prennent leur cours vers ces muscles plutôt que vers d'autres, et ainsi qu'ils meuvent nos membres, ce que je prouverai seulement ici par un exemple. Si quelqu'un avance promptement la main contre nos yeux comme pour nous frapper, quoique nous sachions qu'il est notre ami, qu'il ne fait cela que par jeu, et qu'il se gardera bien de nous faire aucun mal, nous avons toutefois de la peine à nous empêcher de les fermer: ce qui montre que ce n'est pas par l'entremise de notre âme qu'ils se

ferment, puisque c'est contre notre volonté, laquelle est la seule ou du moins sa principale action; mais c'est à cause que la machine de notre corps est tellement composée que le mouvement de cette main vers nos yeux excite un autre mouvement en notre cerveau, qui conduit les esprits animaux dans les muscles qui font abaisser les paupières (a). »

Si l'on substitue aux mots « esprits animaux » l'expression vibration nerveuse, névrité ou quelque autre terme analogue, on verra dans ce passage le germe de l'hypothèse assez généralement admise de nos jours pour l'explication des actions nerveuses réflexes.

(2) Astruc, après avoir acquis une grande renommée médicale à Montpellier, vint habiter Paris, et à cette occasion il soutint, en 1743, devant la Faculté de médecine de cette dernière ville, une thèse sur les sympathies, dans laquelle il explique mécaniquement ces phénomènes en disant que

(a) Descartes, *Les passions de l'âme* (*Œuvres*, t. IV, p. 49 et suiv., édit. de Cousin).

Des remarques faites par l'un de ses contemporains, Robert Whytt, sur certains mouvements qui sont provoqués par des sensations particulières, étaient aussi de nature à jeter beaucoup de lumière sur les actions nerveuses réflexes, mais elles n'excitèrent que peu d'attention (1) et, chose singulière, des observations beaucoup plus nombreuses, plus importantes et mieux coordonnées, publiées sur le même sujet en 1771, par un médecin philosophe de Hambourg, Auguste Unzer (2), et en 1784, par un anatomiste illustre

chaque filet nerveux, continu dans toute sa longueur, va aboutir aux cellules constitutives de la substance médullaire du cerveau, où les excitations sensitives venant de certaines parties du corps sont réfléchies en sens inverse le long d'autres nerfs pour déterminer des mouvements musculaires. Il s'exprime même d'une manière fort nette sur ces effets réflexes, mais il en suppose le siège dans le cerveau (a).

(1) Robert Whytt, chirurgien d'Édimbourg. Il alla plus avant dans l'étude des mouvements réflexes et attribuait ces phénomènes à des sensations particulières excitées dans les parties périphériques de l'organisme, telles que la membrane pituitaire ou la tunique muqueuse de la vessie urinaire, et communiquées au cerveau ou à la moelle épinière, organes qui pour lui étaient la vraie et unique source de ces mouvements (b). Mais ni Astruc, ni Whytt

ne contribuèrent autant qu'Unzer au progrès de nos connaissances relatives aux effets nerveux réflexes.

(2) Unzer était un observateur sagace et un esprit méditatif; ce fut par l'analyse mentale des phénomènes psychiques et des relations existantes entre les sensations et les mouvements, qu'il arriva à des déductions fort judicieuses sur les actions nerveuses réflexes. Beaucoup de ses idées s'accordent très-bien avec les résultats obtenus de nos jours par la voie expérimentale, et ce fut peut-être à cause de l'obscurité de son langage métaphysique que ses vues ne profitèrent guère à la physiologie. Son principal ouvrage (c), resta même presque inconnu jusqu'à ce que M. Laycock en eût donné une traduction anglaise publiée en 1851 par les soins de la société Sydenham, de Londres (d).

(a) Astruc, *An sympathia partium a certâ nervorum positura in interno sensorio* (17 octobre), 1743, p. 3. Cet opuscule, fort rare aujourd'hui, se trouve dans la bibliothèque de la Faculté de médecine de Paris.

(b) Whytt, *Essay on the vital and other involuntary motions of Animals*, 1754. — *Observations on Nervous diseases*, 1764.

(c) Unzer, *Grunde einer Physiologie der eigentlichen thierschen naturthiersche Körper*, 1771.

(d) Unzer, *Principles of a Physiology of the nature of the Animal organisms*.

de l'école de Vienne, Ernest Prochaska (1), restèrent également presque inconnues des physiologistes jusqu'à ce que, vers 1833, un médecin anglais, Marshall Hall, et l'éminent naturaliste de Berlin, Jean Müller, en eussent fait l'objet d'études nouvelles (2).

§ 3. — Pour établir avec certitude que des excitations nerveuses centripètes, transmises à la moelle épinière par des nerfs sensitifs, mais ne donnant pas naissance à une sensation, sont susceptibles de développer par induction, ou influence, des actions nerveuses excito-motrices, il est nécessaire d'étudier ces phénomènes sur soi-même, ou chez quelque autre être doué de raison et pouvant nous rendre

Caractères  
des actions  
nerveuses  
réflexes

(1) Prochaska s'exprime de la manière suivante au commencement du quatrième chapitre de sa dissertation sur les fonctions du système nerveux :

« Impressiones externæ, quæ in nervos sensorios fiunt, per totam eorum longitudinem celerrime ad originem usque propagantur; quo ubi pervenerunt, reflectuntur certa lege et in certos ac respondententes nervos motorios transeunt, per quos iterum celerrime usque ad musculos propagatæ, motus certos ac determinatos excitant. Hic locus, in quo tanquam centro nervi tam sensui quam motui ducti concurrunt ac communicant, et in quo impressiones nervorum sensoriorum reflectuntur in nervos motorios, vocatur, termino plenoque physiologis jam

recepto, *sensorum commune (a)* ».

(2) Marshall Hall a publié sur ce sujet plusieurs mémoires intéressants, mais c'est à tort que beaucoup d'auteurs lui attribuèrent le mérite de la découverte des actions nerveuses réflexes (b). Il montra mieux que ne l'avaient fait ses prédécesseurs l'importance des phénomènes de cet ordre, et il les étudia plus attentivement, mais en réalité il n'ajouta que peu aux faits signalés par Whytt, Unzer et Prochaska. On lui doit cependant d'y avoir le premier attiré fortement l'attention des physiologues.

Les recherches de J. Müller sur les actions réflexes furent faites à peu près en même temps que celles de Marshall Hall, mais ne furent publiées qu'un peu plus tard (c).

(a) Prochaska, *Commentatio de functionibus systematis nervosi (Operum minorum anatomici, physiologici et pathologici argumenti, pars II, p. 150 et suiv.)*.

(b) Marshall Hall, *A brief account of a peculiar function of the nervous system (Proceedings of the Zoological Society, 1832, p. 120)*. — *On the reflex function of the medulla oblongata and medulla spinalis (Phil. Trans., 1833, p. 635)*. — *Lectures on the nervous system, 1836*. — *Memoirs on the nervous system, 1837*. — *New memoirs on the nervous system, 1843*.

(c) J. Müller, *Manuel de physiologie, t. I, p. 608*.

compte de ce qu'il éprouve. Or l'Homme seulement remplit ces conditions, et par conséquent c'est lui qu'il faut interroger d'abord car, en expérimentant sur des Animaux, on ne peut jamais être sûr que les signes d'excitabilité dont on constate la manifestation ne sont pas en connexion avec quelque sensation.

Dans les circonstances ordinaires rien ne peut nous éclairer suffisamment à ce sujet, mais à la suite de certains accidents le système nerveux se trouve lésé de façon que les membres inférieurs soient à la fois insensibles et soustraits à l'influence de la volonté tout en conservant leurs relations nerveuses avec la moelle épinière, et si, dans des cas de ce genre, des excitations qui d'ordinaire donnent lieu à des sensations douloureuses sont inaperçues et provoquent néanmoins des mouvements, nous pouvons en conclure, sans hésitation, à la possibilité d'un développement de force nerveuse excito-motrice, déterminée par l'action qu'exerce sur l'appareil producteur de cette puissance l'excitant sensitif inconscient.

Divers cas pathologiques observés chez l'Homme prouvent qu'il en est ainsi. Effectivement, en tombant d'un lieu élevé, le toit d'une maison par exemple, une personne peut s'être luxé la colonne vertébrale vers le milieu du cou, sans que mort s'ensuive; et des accidents de ce genre ont fourni aux physiologistes des sujets d'observation précieux pour l'investigation du sujet qui nous occupe en ce moment. Voici ce qui a été constaté de la sorte : dans le premier moment, par l'effet de la commotion, le blessé perd connaissance et reste complètement immobile, si ce n'est que son cœur continue à battre et qu'il exécute à peu près comme d'ordinaire les mouvements automatiques nécessaires pour l'entretien de sa respiration; mais souvent il reprend bientôt ses sens et retrouve ses facultés intellectuelles; puis il redevient maître



de mouvoir les lèvres, les yeux et les autres parties de la face ; mais les membres et les autres parties dont les nerfs naissent de la moelle épinière, au-dessous du point comprimé par la luxation des vertèbres, restent insensibles et immobiles. Plus tard, il commence à exécuter quelques mouvements lorsqu'on lui chatouille la plante des pieds (1) ou que l'on excite mécaniquement quelques autres parties du corps ; il ne sent aucune des impressions déterminées de la sorte ; sa volonté n'est pour rien dans la production de ces mouvements, et il ne sait pas qu'il en fait, à moins qu'il ne les voie. Les impressions qui les provoquent et qui, dans l'état normal de l'organisme, donneraient lieu à des sensations, ne sont pas perçues mentalement par le malade ; mais, pour causer les mouvements dont je viens de parler, il faut qu'elles arrivent à sa moelle épinière, car si dans sa chute il a contusionné l'un des nerfs sciatiques de façon à désorganiser ce conducteur et à le mettre hors de service, l'action des stimulants sur le pied correspondant ne sera suivie d'aucun mouvement, tandis que sur le membre dont le nerf est resté intact la même excitation provoquera le mouvement dont je viens de parler. C'est donc bien la portion de l'axe cérébro-spinal comprise entre l'extrémité inférieure de cet organe et la luxation, c'est-à-dire la moelle épinière, qui est le siège du pouvoir excito-moteur mis en action, et c'est une action nerveuse centripète inconsciente qui a déterminé la manifestation de ce pouvoir. En d'autres mots, les choses se sont passées comme si une force nerveuse développée à l'extrémité périphérique des nerfs sensitifs et

(1) Les applications chaudes, ou sont des stimulants énergiques des mêmes froides, à la plante des pieds actions réflexes (a).

(a) Grainger, *Observ. on the structure and functions of the spinal cord*, p. 93 et suiv.

— W. Budd, *Contributions to the Pathology of the spinal cord (Medico-surgical Transactions, 1839, t. XXII, p. 173)*.

transmise par ces nerfs centripètes à la partie inférieure de la moelle épinière, mais inapte à produire une sensation faute de pouvoir aller plus loin, y avait rebroussé chemin en suivant les fibres nerveuses motrices satellites des nerfs sensitifs susmentionnés, et serait allée par cette voie centrifuge provoquer la contraction des muscles auxquels ces nerfs moteurs se distribuent. Les mouvements déterminés de la sorte ne sont pas des indices de sensibilité et l'intervention des forces nerveuses développables dans l'encéphale, quel qu'en soit le caractère, n'est pas nécessaire au fonctionnement de la moelle épinière comme appareil excito-moteur susceptible d'être mis en action par une force nerveuse centripète et inconsciente (1).

D'autres faits pathologiques observés également dans l'espèce humaine corroborent ces conclusions. En étudiant la sensibilité nous avons vu que chez les Animaux supérieurs la faculté de percevoir mentalement les impressions est localisée dans l'encéphale et par conséquent, dans les cas tératologiques où l'encéphale fait défaut, les mouvements réflexes de même que les mouvements automatiques sensoriaux devraient manquer également, si la moelle épinière n'avait pas la faculté de transformer pour ainsi dire les excitations sensitives en excitations motrices. Or des mouvements de ce genre ont été plus d'une fois observés chez des enfants anencéphales, qui ont vécu plus ou moins long-

(1) Plusieurs cas de ce genre ont été observés et décrits avec beaucoup de soin par Budd. Chez des malades frappés d'une paralysie complète ou presque complète de l'un des membres abdominaux, le chatouillement de la plante du pied et d'autres stimulants locaux provo-

quent des mouvements énergiques dans le membre soustrait ainsi à l'influence de la volonté, et cependant ces excitations ne donnaient lieu à aucune sensation et d'ordinaire le malade ne savait pas qu'il faisait des mouvements, à moins d'en être averti par la vue (a).

(a) Budd, *Op. cit.* (*Med. chir. Trans.*, t. XXII, p. 153).

temps après la naissance et qui ne possédaient comme centre nerveux de la vie animale que la moelle épinière et la moelle allongée (1).

Tout nous porte à croire que, sous ce rapport, les Animaux supérieurs ressemblent à l'Homme; que chez eux, comme chez celui-ci, l'exercice de la faculté de sentir est subordonné à l'activité fonctionnelle de l'encéphale et que par l'effet de la décapitation, de l'ablation ou de la désorganisation de cette portion de l'axe cérébro-spinal, la sensibilité est éteinte dans l'ensemble de l'organisme. Les faits dont j'ai rendu compte dans une autre partie de ce cours motivent cette conclusion (2). Par conséquent, pour étudier chez ces Êtres le mode de production des mouvements automatiques induits, nous pouvons faire usage d'Animaux vertébrés mutilés de la sorte. J'ajouterai que pour le moment nous n'avons pas à nous préoccuper de la destination établie dans la précédente leçon entre les mouvements automatiques déterminés par des sensations et les mouvements réflexes proprement dits, car la ligne de démarcation entre ces phénomènes est parfois très-difficile à tracer, comme nous le verrons lorsque nous nous occuperons des mouvements instinctifs et de l'influence de l'habitude sur les actes de ce genre; ce qui nous importe surtout, c'est de nous rendre

(1) En 1818, Lallemand, chirurgien habile de l'école de Montpellier, constata des mouvements de préhension exécutés par les membres thoraciques, ainsi que d'autres mouvements automatiques, chez un fœtus humain qui n'avait ni cerveau ni

cervelet et qui vécut plusieurs heures après la naissance (a).

Des cas analogues ont été étudiés par plusieurs autres praticiens sous observateurs (b).

(2) Voyez tome XI, p. 386 et suivantes.

(a) Lallemand, *Observations pathologiques propres à éclaircir plusieurs points de physiologie*, 1825, p. 86.

(b) Lawrence, *Account of a child, born without a brain, which lived four days* (*Med. chir. Trans.*, 1814, t. V, p. 165).

— Ollivier, *Traité de la moelle épinière*, 1827, p. 135.

— Sweetman, voy. Charles Bell, *Nervous system*, appendice, p. cxxxvi.

bien compte du mode de production des mouvements automatiques induits, considérés d'une manière générale, et du rôle des diverses parties du système nerveux dans l'accomplissement du travail vital dont ces mouvements sont la conséquence.

Rôle  
de la moelle  
épineuse  
dans  
les actions  
réflexes.

§ 4. — La démonstration expérimentale du rôle de la moelle épinière dans la production des mouvements automatiques déterminés par induction nerveuse a été donnée dès le milieu du dix-huitième siècle par Whytt. En effet, ce physiologiste avait constaté qu'une Grenouille récemment décapitée continue à contracter ses muscles lorsque l'extrémité de l'un de ses orteils est pincée ou piquée et que les mouvements provoqués de la sorte ont lieu non-seulement dans la jambe et la cuisse du membre stimulé, mais même dans toutes les autres parties du corps (1). Plus récemment, Unzer (2), Prochaska (3), et un grand nombre d'autres physiologistes, obtinrent d'expériences analogues les mêmes résultats (4).

(1) Whytt argua de cette expérience à l'appui de sa théorie des sympathies (a).

(2) Cet auteur parle à plusieurs reprises de mouvements des organes locomoteurs qui sont provoqués par l'excitation mécanique d'une patte ou d'une autre partie périphérique du corps chez des Grenouilles privées du cerveau par l'ablation complète de la tête, et il s'est particulièrement appliqué à mettre en évidence la production de phénomènes excito-moteurs réflexes par les impressions sensibles non perçues. L'action nerveuse centripète qui les détermine est ce que les Allemands appellent *Sinnlicher Eindruck* (b) et elle a été désignée aussi sous le nom de *sensitivité*, qu'elle

soit ou non une cause de sensation.

(3) Prochaska s'exprime à ce sujet dans les termes suivants :

« Ad medullam spinalem usque  
» sensorium extendi docent motus  
» in animalibus decapitatis supersti-  
» tes, qui sine nervorum ex medulla  
» spinali oriundorum consensu ac  
» commercio fieri non possent; nam  
» Rana decapitata si pungitur, non  
» tantum punctam partem retrahit,  
» verum etiam repit, et saltat, quod  
» abusque consensu. Nervorum sen-  
» soriorum et motorum fieri nequit,  
» cujus consensus sedes in medulla  
» spinali, superstite sensorii commu-  
» nis parte, sit oportet (c). »

(4) Ainsi Marshall Hall, qui paraît avoir ignoré les observations de

(a) Whytt, *On nervous diseases* (Works, p. 501).

(b) Unzer, *Op. cit.*, § 31, p. 29; § 357 et 359, p. 190 et suiv.

(c) Prochaska, *Commentatio de functionibus system. nervosi*, (Op., t. II), p. 153.)

Pour prouver que chez les Mammifères, aussi bien que chez les Batraciens et les Reptiles, la moelle épinière est un agent apte à transformer pour ainsi dire les actions nerveuses sensibles en actions excito-motrices sans l'intervention d'aucune autre puissance nerveuse, je citerai ici une expérience faite par Legallois.

En poursuivant des recherches sur ce qu'il supposait être le principe de la vie, Legallois, à l'exemple de plusieurs physiologistes plus anciens, divisa transversalement la moelle épinière d'un Lapin, entre la région dorsale et la région lombaire, et, en étudiant plus attentivement qu'on ne l'avait fait jusqu'alors les effets de cette opération, il reconnut que la section de cette partie de l'axe cérébro-spinal déterminait chez l'Animal l'établissement de deux foyers d'action nerveuse parfaitement distincts et indépendants l'un de l'autre. Lorsqu'il pinçait l'oreille ou l'une des pattes thoraciques, les parties antérieures du corps s'agitaient, tandis que le train de derrière restait en repos, et réciproquement, lorsqu'il pinçait la queue ou l'une des pattes postérieures, le train de derrière s'agitait tandis que ni les pattes de devant ni aucune autre des parties dont les nerfs moteurs naissent du tronçon antérieur de l'axe cérébro-spinal ne faisaient le moindre mouvement (1). Ces

Whytt, d'Unzer et de Prochaska, pratiqua sur une Couleuvre des expériences analogues à celles dont je viens de parler (a). Plusieurs expériences du même genre pratiquées par Grainger sur des Tritons (ou Salamandres aquatiques), des Grenouilles et de très-jeunes Lapins, méritent d'être également citées ici (b).

(1) Legallois ne connaissait ni les vues ingénieuses d'Unzer ni les expériences de Prochaska, et la théorie des mouvements automatiques par effets nerveux réflexes ne s'était pas présentée à son esprit, de sorte qu'il confond à chaque instant les mouvements volontaires et les mouvements dans l'excitation desquels la volonté n'a aucune part ; il confond

(a) Marshall Hall, *Op. cit.* (*Phil. Trans.*, 1833, p. 640 et suiv.).

(b) Grainger, *Observ. on the structure and functions of the spinal cord*, p. 55 et suiv., 1837.

phénomènes nous montrent que la puissance excito-motrice développable par les impressions sensitives n'émane pas d'une source unique, ainsi qu'on le pensait généralement à cette époque, source que l'on désignait sous le nom de *sensorium commune*. On en doit déduire aussi que cette source est divisible expérimentalement et que la fonction nerveuse réflexe peut être exercée d'une manière indépendante par deux portions de la moelle épinière séparées organiquement entre elles (1).

Flourens, en répétant et en variant ses vivisections, alla plus loin dans l'analyse des effets dont l'étude nous occupe ici. De même que Legallois, il paraît ne pas avoir connu les vues d'Unzer et de Prochaska, et il n'avait aucune idée nette des fonctions réflexes, mais en employant la méthode expérimentale rigoureuse dont il avait fait précédemment usage

de la même manière les sensations avec les impressions sensitives inconscientes ; aussi conclut-il de cette expérience que « la section de la » moelle épinière, évidemment, a » établi dans le même Animal deux » centres de sensations bien distincts » et indépendants l'un de l'autre » ; on pourrait même dire deux centres de volonté si le mouvement que fait le train de derrière quand on le pince supposait la volonté de se soustraire au corps qui le blesse (a).

(1) Pour mettre en évidence l'indépendance de la moelle épinière comme agent réflecteur de la puissance nerveuse, Longet cite les faits suivants, que je crois utile de rapporter :

Dans des expériences pratiquées sur de jeunes Chiens, le pouvoir

réflexe n'avait rien perdu de sa force dans le tronçon caudal de la moelle épinière vingt-quatre jours après la résection de la portion dorsale de ce gros cordon nerveux, dans une longueur de plus de 2 centimètres. Dans un cas, il obtint un résultat analogue, plus de six mois après avoir interrompu de la même manière toute communication entre la portion lombaire de la moelle épinière et le reste de l'axe cérébro-spinal (b).

Des expériences faites sur des Grenouilles lui donnèrent les mêmes résultats et M. Schiff a constaté la production de mouvements réflexes dans les membres postérieurs chez des Reptiles aussi bien que chez des Batraciens, plus d'un an après une résection de la moelle épinière pratiquée dans la région dorsale (c).

(a) Legallois, *Œuvres*, t. 1, p. 86.

(b) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 257.

(c) Schiff, *Lehrbuch der Physiologie*, 1858, p. 202.

dans ses recherches sur l'encéphale, il montra que les effets observés par Legallois résultent de toute section transversale de la moelle épinière, quel que soit le point où la division est pratiquée : toujours l'excitation du tronçon séparé ainsi du cerveau ne donna lieu à aucun mouvement dans les parties du corps dont les nerfs naissent au-dessus de la section, mais provoqua des mouvements dans les parties dont les nerfs naissent du tronçon postérieur de la moelle épinière, et *vice versa* : résultat qui semble indiquer l'existence d'autant de centres d'action réflexe qu'il y a de paires de nerfs rachidiens. Effectivement Flourens, en comprenant entre deux sections une rondelle de la moelle épinière, vit que les muscles dont les nerfs provenaient du tronçon ainsi isolé restaient indifférents aux irritations produites sur les parties de l'axe cérébro-spinal situées en avant ou en arrière de cette partie, mais se contractaient sous l'influence des impressions sensibles développées dans les nerfs en connexion avec la susdite rondelle (1).

Des expériences analogues, mais dont les résultats sont plus frappants, ont été pratiquées récemment par d'autres physiologistes.

On sait généralement que les Anguilles résistent mieux que la plupart des autres Animaux vertébrés aux effets des mutilations graves et des hémorrhagies abondantes dont les vivisections sont d'ordinaire accompagnées. Ces Poissons peuvent même être divisés en un grand nombre de

(1) Sur des Pigeons et sur des Lapins Flourens intercepta ainsi successivement entre deux sections transversales toutes les parties de la moelle épinière depuis le tronc occipital jusqu'au sacrum, et il constata

que les effets des excitations persistaient toujours dans chaque segment ainsi isolé, mais ne s'étendaient jamais aux parties situées soit en amont, soit en aval des points divisés (a).

(a) Flourens, *Rech. expérim. sur le syst. nerveux*, p. 12 et suiv. (1824).

tronçons, sans qu'aucune des parties de leur corps ainsi isolées soit privée de vie; or, pour provoquer des mouvements de la part de chacun de ces segments, il suffit d'en irriter la peau (1). La portion de la moelle épinière contenue dans chaque fragment est donc un centre d'actions nerveuses réflexes.

Indépendance fonctionnelle des ganglions chez les Invertébrés.

Chez les Animaux invertébrés, l'indépendance des foyers d'action réflexe peut être constatée dans chacun des ganglions dont se compose la chaîne nerveuse principale, et parfois même jusque dans des ganglions dont l'importance physiologique est des plus minimes. Ainsi, chez les Poulpes, chacun des petits ganglions accessoires qui existent sur le trajet des nerfs tentaculaires et qui fournissent des ramuscules aux ventouses remplit par rapport à ces derniers organes les fonctions d'un centre excito-moteur apte à être mis en action par des impressions sensibles et continue à fonctionner de la sorte dans les tronçons du membre séparés du reste de l'Animal (2).

Déjà du temps d'Aristote on savait que les Myriapodes et beaucoup d'Insectes peuvent être divisés en deux tronçons, sans que la faculté d'exécuter des mouvements soit abolie dans l'un ou l'autre fragment (3), et dans quelques

(1) M. Vulpian a fait mention de ce phénomène (a). Le tronçon caudal d'un Lézard conserve pendant fort longtemps ce genre d'excitabilité et il en est encore de même pour la queue du Triton ou Salamandre aquatique (b).

(2) M. Carpenter a donné des détails intéressants sur ces faits et

il rappelle que le bras copulateur de l'Argonaute, après s'être séparé spontanément du reste du corps, conserve son irritabilité et ses facultés motrices (c).

(3) Aristote cite particulièrement les Scolopendres et les Guêpes (d), et récemment M. Carpenter a bien établi le caractère réflexe de cer-

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 398.

(b) Marshall Hall, *Op. cit.* (*Phil. Trans.*, 1833, p. 645).

(c) Carpenter, *Principles of Mental Physiology*, p. 50 et suiv.

(d) Aristote, *Histoire des Animaux*, livre IV, chap. VII (trad. de Camus, t. I, p. 205).



cas le caractère automatique des actes accomplis par le tronçon caudal est bien accusé (1); mais en général la distinction entre les phénomènes de cet ordre et les phénomènes dans lesquels la volonté intervient est difficile à établir, et pour en discuter ici la signification je serais obligé d'anticiper sur des sujets dont l'étude sera mieux placée dans une des leçons prochaines; par conséquent, en ce moment, je ne m'occuperai pas de l'examen des questions soulevées de la sorte.

§ 5. — En résumé, nous voyons donc que chez tous les Êtres animés, où la division du travail nerveux est nettement établie, il existe des foyers d'innervation excito-motrice

Résumé  
relatif  
aux centres  
excito-  
moteurs  
réflexes.

tains mouvements exécutés par des tronçons du corps des Myriapodes (a). Les expériences de M. Yersin sur les fonctions des diverses parties du système nerveux des Insectes et les recherches de M. Faivre sur le même sujet sont plus importantes (b), mais je me réserve d'en parler lorsque je traiterai des mouvements volontaires.

(1) Quelques expériences que j'ai eu l'occasion de faire en 1827 sur des Squilles me paraissent prouver que chez ces Crustacés les mouvements de la région abdominale du corps sont dus à des actions nerveuses réflexes seulement lorsque les communications organiques entre les ganglions céphaliques et les ganglions thoraciques ont été interrompues. A cette époque l'attention des

physiologistes n'était pas dirigée sur les distinctions qu'il convient d'établir entre la sensibilité proprement dite et les impressions sensibles inconscientes, en sorte que je considérais alors tous les mouvements induits provocables dans la portion abdominale du corps des Animaux soumis à ces vivisections comme étant des indices de l'existence de la faculté de sentir dans cette région et j'interprétais de la même manière les phénomènes analogues que nous avons observés, Audouin et moi, chez des Homards, mais je suis disposé à croire maintenant qu'ils étaient dus en partie à des actions nerveuses réflexes (c). C'est aussi l'opinion émise par M. Vulpian, qui a fait récemment des expériences analogues sur des Écrevisses (d).

(a) Carpenter, *Principles of mental Physiology*, p. 51.

(b) Yersin, *Recherches sur les fonctions du système nerveux des Animaux articulés* (Bull. de la Soc. Vaudoise des sciences nat., t. V).

— Faivre, *Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion* (Ann. des sc. nat., 1859, 4<sup>e</sup> série, t. VIII, p. 244).

(c) Milne Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*, 1834, t. I, p. 149.

(d) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 786.

qui sont aptes à être mis en jeu par la puissance nerveuse sensitive, et qui déterminent ainsi, sans l'intervention de la volonté ou d'aucun autre acte mental, des mouvements automatiques dits réflexes. Chez les Animaux invertébrés ces foyers peuvent être constitués par certains ganglions, et chez les Vertébrés ils se trouvent sinon en totalité, au moins en partie, dans la moelle épinière. Ces foyers sont toujours des assemblages de cellules nerveuses et, théoriquement, chacune de ces cellules doit être considérée comme étant un appareil producteur de force excito-motrice, appareil dont le travail est susceptible d'être activé par les agents désignés d'une manière générale sous le nom de stimulants, mais n'atteint que rarement le degré de puissance nécessaire pour donner des résultats utiles à moins d'être accéléré de la sorte. Chacun de ces générateurs de force excito-motrice paraît être en connexion avec un filet nerveux conducteur de la névrosité centripète qui déterminerait une sensation, si elle agissait avec une intensité suffisante sur l'organe de perception mentale; il est également en communication avec un filet nerveux moteur, et il se comporte comme si il répercutait sur ce filet l'ébranlement déterminé dans sa substance par la force centripète dont le filet sensitif est le conducteur. Si l'on ne tenait compte que de la production des mouvements réflexes, on pourrait donc regarder chacune de ces cellules excito-motrices comme ne faisant fonction que de réflecteur et déterminant seulement un changement dans la direction du mouvement nerveux, développée à l'extrémité périphérique du nerf sensitif par un stimulant extérieur, transmis à la cellule nerveuse par un conducteur spécial dit centripète, puis rebroussant chemin dans cet organite pour devenir centrifuge, et aller agir sur le muscle correspondant par l'intermédiaire d'un nerf moteur. Mais en

réalité ce phénomène me semble être moins simple qu'on ne le supposerait au premier abord; car la cellule excito-motrice paraît être un producteur de puissance nerveuse et intervenir ici, non pas d'une manière passive, comme le ferait un réflecteur, mais activement, en accélérant son travail physiologique sous l'influence stimulante de l'ébranlement sensitif. Dans les circonstances où la cellule excito-motrice provoque uniquement des contractions toniques ou des mouvements respiratoires, son travail spontané paraît s'effectuer avec un degré d'activité suffisante pour déterminer l'effet utile, mais dans l'état normal ce travail n'est pas assez actif pour mettre en jeu la contractilité des muscles affectés au service de la locomotion et ne le devient que sous l'influence d'un stimulant. Les faits que je vais exposer viennent à l'appui de cette manière de voir

§ 6. — Nous savons déjà que la moelle épinière est très-sensible et que les impressions produites sur sa substance déterminent, par l'intermédiaire des nerfs moteurs en connexion avec la partie stimulée, des contractions dans les muscles auxquels ces nerfs se rendent (1). En effet, lorsqu'on pique cette portion de l'axe cérébro-spinal ou qu'on l'irrite de toute autre manière, on provoque des mouvements, et ce résultat s'obtient en opérant sur des Animaux décapités, aussi bien que sur des Animaux dont le système nerveux est intact (2); mais l'étendue de l'action exercée ainsi sur le système nerveux varie avec la grandeur de la puissance stimulante. En grattant légèrement, avec la pointe

Développement  
de force  
nerveuse  
dans  
la moelle  
épinière.

(1) Voyez tome XI, page 387.

(2) Pour montrer que l'incitation sensitive, communiquée à la moelle épinière par un seul nerf, peut s'y propager et y déterminer des effets réflexes sur d'autres nerfs, je citerai l'expérience suivante. M. Cl.

Bernard, en poursuivant ses recherches sur l'action de la strychnine, injecta une certaine quantité de ce poison sous la peau du dos d'une Grenouille, après avoir coupé les racines postérieures de tous les nerfs, et il constata qu'alors l'empo-

d'un scalpel, la surface de la moelle épinière mise à découvert chez un Animal décapité, mais encore vivant, ou bien en y appliquant les électrodes d'un appareil galvanique très-faible, on peut provoquer des contractions dans un muscle ou dans un groupe de muscles en relation organique avec le point excité, sans mettre en jeu d'autres parties du système musculaire. Il est aussi à noter que les muscles mis en action de la sorte sont ceux dont les filaments nerveux moteurs sont satellites des filets nerveux sensitifs inducteurs de la puissance excito-motrice développée, filaments qui sont réunis à ceux-ci en un même faisceau ou tronc nerveux, et qui sont en connexion avec la même partie de la moelle épinière (1); mais lorsqu'on augmente la puissance du stimulant local employé de la sorte, on voit que l'influence excito-motrice s'étend sur d'autres parties de ce système et qu'arrivé à un certain degré de force ce même agent détermine des convulsions générales.

Nous en pouvons conclure que la force excito-motrice développée dans une cellule nerveuse par l'action de la puissance sensitive est susceptible d'agir comme excitant non-seulement sur le nerf moteur en connexion avec cette cellule, mais aussi sur d'autres cellules du même ordre, et de devenir ainsi à son tour un stimulant de l'innervation excito-motrice (2).

sonnement avait lieu sans être accompagné d'aucune convulsion; mais si une seule de ces racines sensitives demeurait intacte, l'excitation transmise à la moelle épinière par cette racine unique s'étendait aux racines antérieures de tous les autres nerfs, et produisait un tétanos général (a).

(1) L'existence de ces relations fonctionnelles entre les nerfs sensitifs et les nerfs moteurs d'une même partie de l'organisme a été brièvement indiquée, il y a plus d'un demi-siècle, par Herbert Mayo et par Calmeil (b).

(2) Longet a souvent remarqué qu'en variant l'intensité de l'impres-

(a) Cl. Bernard, *Leçons sur les effets des substances toxiques*, p. 357.

(b) H. Mayo, *Anatomical and Physiological commentaries*, 1823, t. II, p. 131.

— Calmeil, *Op. cit.* (*Journal du progrès*, 1828, t. IX, p. 9).

Il est présumable que ces effets d'induction s'obtiennent au moyen des filaments nerveux, qui dans la substance de la moelle épinière relient entre elles les cellules du myé-laxe (1). L'analogie nous conduit à penser qu'il doit en être ainsi, mais, à raison du mode de structure de l'axe cérébro-spinal, nous ne pouvons, en interrompant expérimentalement ces connexions, démontrer la vérité de cette opinion (2), et, pour y donner un caractère de certitude scientifique, il nous faut avoir recours à des vivisections pratiquées sur le système nerveux des Animaux invertébrés, où les divers foyers de puissance excito-motrice sont assez éloignés entre eux pour que l'expérimentateur puisse les séparer organiquement en coupant les conducteurs inter-médiaires.

§ 7. — La plupart des Insectes et des Crustacés se prêtent très-bien à des expériences de ce genre, car chez ces Animaux la plupart des ganglions sont placés à distance les uns des

Action  
nerveuse  
réflexe  
chez les  
Invertébrés.

sion sensitive, produite sur un point déterminé de l'organisme, on pouvait faire varier d'une manière correspondante l'étude des mouvements réflexes déterminés par ladite excitation. Ainsi, chez une Grenouille décapitée, une excitation légère des téguments de l'une des pattes postérieures ne met en mouvement que cette même patte, tandis qu'une excitation plus intense du même point de la peau fait contracter à la fois les deux membres postérieurs; enfin cette même excitation locale, en acquérant encore plus d'intensité, peut mettre en mouvement les quatre membres simultanément (a).

(1) Voyez tome XI, p. 275.

(2) On pourrait supposer que la propagation de l'activité fonction-

nelle des foyers excito-moteurs s'effectue par une sorte d'irradiation au lieu de se faire par l'intermédiaire d'un conducteur spécial. Il est vrai que toute solution de continuité, dans la substance de la moelle épinière, empêche cette propagation de s'effectuer; mais, en pratiquant une section, l'expérimentation détruit dans une certaine étendue les cellules nerveuses, aussi bien que les fibres connectives, et par conséquent, dans ce cas, rien ne prouve que l'interruption de la transmission de la force nerveuse excitante ne soit pas le résultat de la désorganisation de ces organites, et non le résultat de la division des conducteurs filiformes qui les relient entre eux.

(a) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 254.

autres, et les connectifs qui les unissent entre eux, et qui ne contiennent pas de cellules nerveuses, sont souvent non-seulement longs, mais aussi d'un accès facile. Dugès, M. Yersin, M. Faivre et plusieurs autres naturalistes ont profité de ces circonstances pour étudier les propriétés physiologiques des diverses parties du système nerveux de ces Animaux, et parmi les faits constatés par ces auteurs il en est plusieurs qui nous permettront de résoudre la question dont l'examen nous occupe en ce moment.

Ainsi Dugès, en expérimentant sur des Mantes et des Criquets de grande taille, qui sont très-communs aux environs de Montpellier (1), a constaté que la section des connectifs de la chaîne ganglionnaire entre le premier et le second anneau du thorax n'empêche la production de mouvements induits, ni dans la portion céphalique, ni dans la portion abdominale du corps de l'Insecte, mais interrompt toute transmission de puissance nerveuse de l'une de ces régions à l'autre; si l'on touche la tête, les pattes de la première paire, ainsi que les appendices céphaliques, pourront être mis en mouvement, mais les pattes de la seconde et de la troisième paire, ainsi que l'abdomen, restent indifférentes à l'excitation produite de la sorte, et si ensuite, laissant en repos la région antérieure de l'Insecte, on le touche dans le voisinage de l'anús, on ne détermine la manifestation d'aucun signe d'activité nerveuse dans la tête ou dans le prothorax, mais on met en mouvement les pattes des deux dernières paires et les muscles de l'abdomen. Des effets analogues sont produits quelle que soit la paire de connectifs divisés : toujours l'influence stimulante développée dans l'une des portions de la chaîne ganglionnaire, ainsi séparée en deux tronçons, reste confinée aux parties

(1) Particulièrement sur les nombreux Tamarix, qui sont situés sur les bords de la mer, entre Cette et Agde.

dont les nerfs sont en relation avec les foyers excito-moteurs situés dans le tronçon excité; les autres parties de l'organisme n'en éprouvent aucun effet (1). Une multitude d'expériences analogues, pratiquées sur d'autres Animaux invertebrés, ont donné le même résultat; l'indépendance nerveuse des deux tronçons de la chaîne est rendue non moins complète que si l'on détruisait un ou plusieurs des ganglions situés entre les deux parties de la série de centres excito-moteurs ainsi isolés et, par conséquent, il me paraît inutile d'insister davantage sur ce point.

Ainsi il est bien démontré que l'activité fonctionnelle des organites producteurs de la force excito-motrice peut être induite par cette force elle-même venant d'une autre source, de la même manière qu'elle peut être développée par l'action de la force nerveuse qui se manifeste sous la forme d'une puissance sensitive et qui est transmise de la périphérie de l'économie animale vers les foyers nerveux par l'intermédiaire des nerfs appelés centripètes. J'insiste sur cette conclusion, non-seulement à raison de son importance pour l'étude du travail excito-moteur, mais aussi parce que bientôt elle nous aidera à concevoir comment d'autres actions nerveuses peuvent influencer d'une manière analogue sur ce même travail.

§ 8. — En variant les expériences sur le mode de pro-

Propagation  
des actions  
excito-  
motrices  
dans  
la moelle  
épineuse.

(1) Ces expériences ont été variées de diverses manières, soit par Dugès, soit par d'autres naturalistes, et toujours elles ont donné des résultats analogues, sous le rapport du rôle des connectifs dans la transmission de la force nerveuse (a).

(2) Dans les expériences de ce genre, il est utile d'opérer sur des Animaux décapités, dont l'encéphale a été enlevé, ou dont la moelle épinière a été divisée un peu au-dessous du centre moteur de l'appareil respiratoire, afin d'éviter que les effets

(a) Dugès, *Traité de physiologie comparée*, t. I, p. 337 et suiv.

de ce genre chez des personnes dont les membres inférieurs étaient paralysés par suite d'une désorganisation locale de la moelle épinière située au-dessus de l'origine des nerfs lombaires, on a pu obtenir quelques données relatives à la manière dont la force excito-motrice, ou plutôt dont l'influence nerveuse apte à développer cette force se propage dans la substance de la moelle épinière (1). Les effets qu'elle produit en s'y étendant peuvent être modifiés par beaucoup de circonstances dont il est souvent difficile de tenir compte ; mais les faits constatés de la sorte ont fourni à ce sujet des résultats importants.

Ainsi il paraît bien démontré que ce stimulant nerveux développé d'abord dans le point où aboutit le nerf sensitif en action, point que l'on peut supposer être une cellule, ou névrite élémentaire, est susceptible de se propager de proche en proche dans le myélaxe, non-seulement de haut en bas, mais aussi de bas en haut, et transversalement de l'une des moitiés de la moelle épinière à l'autre moitié (2). Mais la facilité avec laquelle cette transmission s'effectue n'est

de l'action nerveuse réflexe ne soient masqués ou troublés par les mouvements volontaires ou les mouvements sensoriaux, provocables par la douleur.

(1) Parmi les expérimentateurs qui, à la suite de Marshall Hall et de ses prédécesseurs, ont le plus contribué aux progrès de nos connaissances relatives à cette partie de la physiologie du système nerveux,

je citerai de préférence J. Müller, Van Deen, Volkmann, Pflüger et M. Vulpian (a).

(2) Pflüger, à qui l'on doit beaucoup de travaux importants sur les actions nerveuses réflexes, considère la transmission de la force excito-motrice, dans l'intérieur de la moelle épinière, comme se faisant de bas en haut, c'est-à-dire du point d'arrivée de l'excitation aux nerfs moteurs

(a) Müller, *Manuel de physiologie*, t. I, p. 698 et suiv.

— Van Deen, *Traité et découvertes sur la physiologie de la moelle épinière*, 1841.

— Volkmann, *Ueber Reflexbewegung* (Müller's Arch. für anat. u. physiol., 1839).

— Pflüger, *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks*, 1853.

— Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 393 et suiv. (1866).

— Cayrade, *Sur la localisation des mouvements réflexes* (Journ. d'anat. de Robin, 1868, t. III, p. 346).



pas la même dans toutes les directions, ou en d'autres mots la cellule faisant fonction de source de force excito-nerveuse n'exerce pas au même degré son influence sur toutes les cellules excito-motrices circonvoisines, avec lesquelles elle est en connexion. D'ordinaire, toutes choses égales d'ailleurs, la force développée ainsi par induction dans un de ces foyers d'innervation paraît être en raison inverse du nombre des foyers intermédiaires qui sont comparables à autant de stations de relais. Si ces agents intermédiaires sont également espacés, les effets produits par l'induction nerveuse diminuent à mesure que la distance entre la cellule-source et la cellule stimulée augmente; mais la fibre conductrice qui relie entre eux ces deux points peut être longue ou courte, sans qu'il en résulte aucune différence appréciable dans la grandeur des effets excitants produits par son intermédiaire. On conçoit aussi que des différences quantitatives dans les effets produits par cette espèce de dispersion de la force excito-nerveuse émanée d'une cellule ou foyer d'innervation quelconque puissent dépendre de certaines inégalités dans les propriétés conductrices des diverses fibres nerveuses, à l'aide desquelles ces communications sont établies, et que les effets résultant de l'action de la force transmise ainsi à divers foyers de puissance excito-motrice puissent varier aussi, suivant le degré d'excitabilité de ces derniers agents. Les phénomènes de cet ordre sont donc beaucoup plus complexes qu'ils ne le paraissent

qui naissent plus près de l'encéphale (a); mais les expériences de M. Cayrade montrent que ce stimulant s'y propage dans les deux sens, et elles paraissent même établir que

son exclusion est plus facile de haut en bas que de bas en haut (b).

Dugès a tiré une conclusion analogue des expériences faites sur la chaîne ganglionnaire des Insectes (c).

(a) Pflüger, *Op. cit.*

(b) Cayrade, *Op. cit.* (*Journ. d'anat. et de physiol.* de Robin, t. V, p. 359).

(c) Dugès, *Op. cit.*, t. I, p. 339.

au premier abord, et comme nous ne pouvons jamais apprécier exactement la valeur de chacun des facteurs dont le produit ne se manifeste à nous que par la mise en jeu d'un muscle ou d'un groupe de muscles, nous ne pouvons formuler aucune règle absolue ou loi physiologique relative à la grandeur du travail accompli de la sorte. Les tentatives de ce genre qui ont été faites récemment laissent beaucoup à désirer, et je ne pense pas qu'ici il soit nécessaire de les discuter à fond (1).

### § 9. — Une excitation très-faible d'un nerf sensitif ne

(1) M. Pflüger, voulant systématiser les résultats obtenus par ses prédécesseurs, ainsi que ceux déduits de ses propres recherches expérimentales, les a résumés en une série de propositions, dont quelques-unes sont parfaitement acceptables, mais dont d'autres sont très-sujettes à critique, ainsi que l'a montré M. Cayrade (a).

Voici à peu près la manière dont M. Pflüger énonce son opinion au sujet de la transmission des excitations motrices dans l'axe cérébro-spinal :

1° Lorsque l'irritation d'un nerf sensitif ne produit des mouvements que dans les muscles d'une seule moitié du corps, ces mouvements ont lieu constamment dans la moitié du corps qui correspond au nerf irrité.

2° Quand une excitation d'un nerf a produit des mouvements réflexes dans les muscles du même côté, si les muscles de l'autre côté entrent aussi en contraction, ce seront ceux

qui correspondent aux précédents.

3° Si une excitation d'un nerf sensitif détermine des contractions réflexes dans les muscles des deux côtés, et si le mouvement est plus fort dans une moitié du corps, ce sera toujours dans celle qui correspond au nerf irrité.

4° Quand l'excitation d'un nerf sensitif, après avoir déterminé des contractions dans les muscles dont les nerfs moteurs naissent de la région de la moelle où se termine le nerf excité, provoque des contractions dans d'autres muscles, cette excitation se propage toujours à des muscles animés par des nerfs naissant de racines plus rapprochées de l'extrémité céphalique de la moelle.

5° Les mouvements sont locaux ou généraux. Ceux qui sont locaux ont lieu par l'intermédiaire des racines motrices, situées au même niveau que les nerfs sensitifs excités, ou des nerfs qui ont leur origine dans la moelle allongée (b).

(a) Cayrade, *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes*, thèse de Paris, 1864. — *Sur la localisation des mouvements réflexes* (*Journ. d'anat.*, de Robin, 1868, t. V, p. 346).

(b) Voy. Longet, *Op. cit.*, t. III, p. 260.

provoque un développement de force excito-motrice que dans une des moitiés latérales de la moelle épinière, et le côté où ses effets stimulants se manifestent est celui auquel appartient le susdit nerf.

Effectivement, dans les expériences physiologiques, quand les effets de l'action excito-motrice réflexes sont faibles, ils ne provoquent ordinairement de contractions que dans des muscles dont les nerfs naissent de la moitié latérale de la moelle épinière où se rendent les nerfs sensitifs mis en action par les excitations périphériques (1); mais si la force nerveuse développée ainsi dans le voisinage immédiat du point d'origine commun du nerf sensitif et du nerf moteur devient plus puissante, son action s'étend facilement sur l'autre moitié de la moelle épinière, et s'exerce de préférence sur la portion du myélaxe dont naît le nerf correspondant à celui sur lequel cette action s'est déjà manifestée du côté opposé (2). Il y a donc, sous ce rapport,

(1) Les choses se passent ainsi dans l'état normal, mais il est des circonstances dans lesquelles les effets excito-moteurs provoqués par une action sensitive locale se manifestent d'une manière différente. Ainsi M. Cayrade a constaté que, si l'excitabilité des nerfs moteurs du côté sur lequel agit le stimulant sensitif a été très-affaiblie et pour ainsi dire épuisée temporairement par suite de sa mise en jeu répétée, cette action excitante peut ne déterminer aucun effet excito-moteur de ce côté du corps, et cependant provoquer des contractions du côté opposé où l'excitabilité nerveuse est demeurée plus grande (a).

(2) A l'appui de cette conclusion

formulée en 1853 par Pfluger, et admise aujourd'hui par la plupart des physiologistes, M. Vulpian cite un fait intéressant, constaté chez un malade atteint d'hémiplégie incomplète. Le chatouillement pratiqué sur la paume de la main à demi paralysée provoquait des mouvements brusques de flexion des doigts, non-seulement du côté excité, mais aussi et en même temps dans la main du côté opposé qui était restée dans l'état normal; or les effets produits de la sorte étaient complètement locaux et n'étaient pas accompagnés de mouvements dans d'autres parties de l'organisme (b).

(a) Cayrade, *Op. cit.* (*Journ. d'anat. et de physiol.*, t. V, p. 357).

(b) Vulpian, art. MOELLE ÉPINIÈRE du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, 2<sup>e</sup> série. t. VIII, p. 453.

des relations fonctionnelles intimes entre les deux foyers excito-moteurs d'une même paire de nerfs, et les centres excito-moteurs qui se représentent mutuellement de chaque côté de la ligne médiane du corps paraissent être entre eux en communication plus facile qu'avec les centres analogues qui occupent dans la moelle épinière un autre plan transversal et qui sont par conséquent plus rapprochés ou plus éloignés des extrémités du myélaxe (1).

Nous voyons donc que chaque paire de nerfs rachidiens est en rapport direct avec une paire de foyers nerveux qui, l'un et l'autre, sont non-seulement aptes à renvoyer sur un muscle ou sur un groupe de muscles, par l'intermédiaire des fibres nerveuses motrices ou centrifuges correspondantes, la force nerveuse communiquée à ces centres par l'effet de l'activité fonctionnelle des fibres sensibles satellites des fibres motrices sus-mentionnées et comparables à des conducteurs centripètes, mais capables aussi de s'exciter réciproquement et d'agir en même temps comme agents stimulants sur les autres foyers excito-moteurs disposés

(1) Les expériences faites à ce sujet ne mettent pas toujours en évidence cette tendance à la symétrie dans les effets produits par les actions excito-motrices locales. Ainsi Volkmann et Van Deen ont souvent vu les contractions musculaires se déclarer moins facilement du côté du nerf sensitif stimulé que du côté opposé du corps (a) ; mais les causes d'anomalies de ce genre sont d'ordinaire faciles à deviner et n'infirmement en rien la tendance générale des faits constatés par la plupart des physiologistes. Ainsi M. Cayrade a fait remarquer que, pour mettre bien

en évidence cette tendance à la production d'effets réflexes symétriques, il faut qu'au moment de l'expérience les membres soient dans la même position ; car, dans le cas contraire, les mouvements provoqués ainsi peuvent être dissemblables des deux côtés du corps, ce qui implique la transmission de la force excito-motrice à des nerfs différents du côté stimulé directement et du côté stimulé secondairement. L'action réflexe a ordinairement pour effet de mettre chaque membre dans la position opposée à celle qu'il avait au moment où l'excitation se produisait (b).

(a) Van Deen, *Physiologie de la moelle épinière*, p. 114 et suiv.

(b) Cayrade, *Loc. cit.*, p. 360.

également par paires dans toute la longueur de la moelle épinière.

Les diverses parties de l'appareil excito-moteur constitué par le cordon rachidien se comportent d'une manière analogue lorsque, au lieu d'être mises en action par une force nerveuse, telle que la sensibilité, elles sont excitées directement par des agents irritants. Ainsi lorsque, sur un Animal privé de sensibilité, on pique légèrement la moelle épinière du côté droit, c'est aussi dans les muscles du côté droit du corps que les mouvements convulsifs déterminés de la sorte se produisent; et lorsqu'on excite soit de la même manière, soit au moyen de l'électricité ou à l'aide d'un irritant chimique peu puissant, le côté gauche de la moelle épinière, c'est aussi à gauche que les muscles se contractent; dans l'un et l'autre cas l'action exercée sur l'organisme est directe; mais l'indépendance des deux moitiés similaires de la moelle épinière n'est pas complète, et chacune de ces moitiés, étant plus fortement impressionnée, est capable de développer la force excito-motrice dans son congénère.

L'excitabilité provoquée de la sorte ou mise en jeu par des stimulants nerveux n'est pas également grande dans toutes les parties de l'axe cérébro-spinal dont naissent les nerfs moteurs : elle est plus développée dans la moelle allongée que dans la moelle épinière proprement dite et elle y persiste davantage aux approches de la mort. Ainsi le foyer exciteur des mouvements respiratoires, qui, tout en étant apte à fonctionner sans le concours d'aucune force nerveuse centripète, est susceptible d'être influencé par les impressions nerveuses inconscientes et de remplir le rôle d'un point de rebroussement ou organe réflecteur, répond aux incitations de cet ordre après que les actions réflexes ont cessé de pouvoir se manifester dans les autres parties de l'organisme.

Foyers  
spéciaux  
de  
puissance  
excito-  
motrice.

Il y a aussi d'autres foyers d'action nerveuse réflexe qui, à raison de la grande excitabilité des parties sensibles avec lesquelles ils sont en relation ou par suite de leur excitabilité propre, remplissent leurs fonctions avec plus d'activité que la plupart des agents de cet ordre et conservent plus longtemps l'exercice de cette faculté lorsque les forces vitales tendent à s'éteindre; mais ces parties ne sont pas les mêmes chez tous les Animaux (1).

Sympathies  
nerveuses.

§ 10. — Il est également à noter que certains foyers excito-moteurs spéciaux sont particulièrement excitables par les impressions sensibles inconscientes développées dans des parties déterminées de l'organisme dont les relations anatomiques avec ces foyers paraissent devoir être très-indirectes (2). Des expériences fort curieuses, faites récemment par M. Goltz, nous fournissent des exemples remarquables de ces espèces de sympathies inexplicables et nous donnent également des preuves de l'influence que le mode de pro-

(1) Ainsi M. Cayrade a constaté que les parties de l'organisme dont l'excitation mécanique provoque le plus facilement et le plus longtemps des actions excito-motrices réflexes sont, chez les Poissons, l'extrémité des nageoires et plus particulièrement l'extrémité de la nageoire caudale, tandis que chez la Grenouille la région que l'on appelle le point d'élection pour la détermination des effets de cet ordre est le pourtour de l'anus (a).

A ce sujet je rappellerai que l'application d'un agent irritant sur le tronc d'un nerf sensitif ne provoque pas

l'action réflexe aussi facilement que l'excitation de la portion terminale des mêmes nerfs. Cette inégalité dans l'aptitude à provoquer des effets excito-moteurs réflexes a été constatée par Volkmann ainsi que par Longget (b).

(2) A ce sujet, je citerai une série d'expériences intéressantes faites, sous la direction de Pflüger, par M. Sanders-Ezn, sur la localisation des effets excito-moteurs, déterminés par l'excitation sensitive de différentes régions de la surface cutanée chez la Grenouille (c).

(a) Cayrade, *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes*, p. 73. (Thèse 1864.)

(b) Volkmann, *Op. cit.* (Müller's Archiv, 1838).

— Longget, *Traité de physiologie*, t. III, p. 255.

(c) Sanders-Ezn, *Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus im Lendenmark des Frosches* (Sitzungsber. der s. Ges. d. Wissensch., 1867).

duction des impressions sensibles peut exercer sur le genre d'effet excito-nerveux produit par elles sur la moelle épinière. Ainsi lorsqu'on frotte doucement avec le doigt la peau des épaules ou des flancs d'une Grenouille dont le cerveau a été détruit, on détermine dans les muscles du gosier des mouvements dont résulte la production du son propre à ces Batraciens; chaque friction légère est suivie d'un coassement isolé, tandis que l'irritation produite sur la même surface cutanée lorsqu'on la pique ou qu'on la racle avec un instrument tranchant détermine des mouvements généraux sans mettre en jeu l'appareil vocal (1).

Le rire plus ou moins convulsif qui, dans l'espèce humaine, peut être provoqué par le chatouillement, est déterminé par une action excito-motrice réflexe du même ordre.

§ 11. — L'espèce de double chaîne constituée par les foyers excito-moteurs en relation directe avec les nerfs rachidiens et exerçant, par l'intermédiaire de ces conducteurs, son influence sur l'ensemble du système locomoteur, s'étend dans toute la longueur de la moelle épinière, dont elle occupe l'axe composé de substance grise. Mais, tout en étant une réunion de centres nerveux ayant chacun leur individualité, elle constitue un appareil spécial affecté particulièrement au service de l'appareil de la locomotion, et dans son mode de fonctionnement on aperçoit les indices d'un

Foyer  
excito-  
moteur  
des  
mouvements  
de  
locomotion.

(1) L'irritation électrique ou chimique de cette partie de la peau ne détermine jamais le coassement, et lorsqu'on passe légèrement le doigt sur la région scapulaire d'une Grenouille intacte, la production du son n'a pas lieu, ou lorsque ce phénomène se manifeste, il n'a pas le même caractère que dans le cas précédent.

Effectivement dans ce cas plusieurs coassements se succèdent sous l'influence d'une excitation unique, tandis que chez l'Animal privé de cerveau chaque excitation ne donne lieu qu'à une seule émission vocale (*a*). Nous aurons à revenir sur ce fait lorsque nous étudierons le pouvoir nerveux dit *arrestif*.

(a) Goltz, *Ueber reflectorische Erregung der stimme der Frosches* (*Centralblatt d. med. Wissensch.*, 1865, p. 705).

nouveau degré dans la division du travail accompli par l'ensemble du système. En effet, non-seulement certains foyers d'activité nerveuse réflexe exercent sur leurs associés plus d'influence que ne le font d'autres foyers de même grosseur, mais déterminent dans les effets résultant de leur travail une coordination telle que les mouvements provoqués de la sorte, au lieu d'être isolés et désordonnés comme le sont la plupart des mouvements réflexes dont nous nous sommes occupés jusqu'ici, sont combinés entre eux de manière à produire un résultat spécial qui semble être prévu et qui est en rapport avec les besoins physiologiques de l'être animé; des mouvements, en un mot, qui ont un caractère intentionnel et qui ressemblent beaucoup à ceux qu'une volonté intelligente pourrait faire exécuter en vue de l'obtention de ce même résultat. Dans une prochaine leçon nous aurons à étudier le rôle de divers agents organiques par l'intermédiaire desquels cette espèce de gouvernement inconscient ou conscient s'opère; mais dès à présent il est nécessaire de montrer que la portion antérieure de l'appareil excito-moteur réflexe est en possession d'un pouvoir de ce genre et peut déterminer automatiquement des combinaisons objectives dans les contractions musculaires.

Les mouvements des membres à l'aide desquels la locomotion s'effectue sont des mouvements qui présentent ce caractère et qui naissent sous l'influence de l'action excito-motrice réflexe produite par la portion céphalique de la moelle épinière que l'on désigne communément sous le nom de moelle allongée, quoique, en réalité, elle ne diffère de la moelle épinière proprement dite ni par ses propriétés physiologiques essentielles, ni par ses principaux caractères anatomiques.

Le rôle de la moelle allongée, dans l'accomplissement de ces actes, a été mis en évidence par les expériences suivantes,



Flourens a constaté que les Oiseaux, les Poules notamment, peuvent être privés de leur cerveau sans cesser de vivre; par les effets de l'ablation de cette partie du système nerveux ces Animaux sont plongés dans un état de stupeur qui ressemble à un sommeil profond; mais ils ne perdent ni la faculté de marcher, ni la faculté de voler, et les mêmes effets sont produits, à peu de chose près, par la destruction du cerveau d'une part chez les Vertébrés inférieurs, c'est-à-dire chez les Reptiles, les Batraciens et les Poissons, d'autre part chez les Êtres animés les plus parfaits, savoir les Mammifères (1).

Une Poule à laquelle on a enlevé aussi les couches optiques, les lobes optiques et le cervelet reste également en possession de la faculté de mouvoir avec énergie ses membres lorsqu'elle y est excitée par des impressions sensibles. Mais dès que le bulbe rachidien a été enlevé il en est tout autrement : l'Animal devient presque immobile; il continue à faire spontanément des mouvements respiratoires, mais les impressions sensibles produites à la périphérie de l'organisme ne provoquent dans les membres que des mouvements réflexes désordonnés, incohérents et inaptes à effectuer le travail mécanique de la locomotion. La moelle épinière proprement dite est donc, chez ces Vertébrés à sang chaud, incapable de remplir ces fonctions excito-motrices objectives, tandis que d'autre part ni le cerveau, ni le cervelet ne sont indispensables pour l'accomplissement de ces actes.

Nous pouvons conclure de ces faits que chez les Oiseaux la force nerveuse excito-motrice spéciale dont dépend le travail normal de l'appareil locomoteur se développe dans la

(1) Sauf la faculté de résister à des mutilations de ce genre qui diminue beaucoup chez les Mammifères, surtout chez les espèces les plus élevées en organisation, et chez les individus adultes.

portion antérieure de la moelle allongée et que dans ce point le myélaxe constitue un foyer d'innervation particulier. Je dois ajouter que dans cette région de l'axe cérébro-spinal, de même que dans la moelle épinière proprement dite, l'irritation mécanique provoque l'activité fonctionnelle des névrites excito-motrices, tandis que le même stimulant ne produit ni sur le cerveau ni sur le cervelet aucun effet appréciable.

Sous ces rapports les Mammifères ressemblent aux Oiseaux; mais chez les Vertébrés inférieurs cette localisation, cette concentration de la puissance excito-motrice objective, n'est pas portée aussi loin, et chez les Batraciens notamment des contractions musculaires régulières, coordonnées et propres à effectuer des mouvements généraux de locomotion, ainsi que d'autres mouvements analogues, peuvent être déterminées par l'action réflexe dont la moelle épinière est le producteur. Je reviendrai sur l'examen des questions soulevées par les phénomènes de cet ordre, lorsque nous étudierons le mode de production des mouvements volontaires et les caractères par lesquels ces mouvements se distinguent des mouvements automatiques; pour le moment je me bornerai à signaler les faits dont je viens de parler.

Foyer  
excito-  
moteur  
du  
pharynx.

§ 12. — Un foyer de force excito-motrice réflexe dont l'indépendance est plus complète et dont le rôle est plus limité existe dans une autre partie de la moelle allongée. Il est constitué par les agrégats ou noyaux de substance grise dont nous avons vu naître le nerf grand hypoglosse et les autres nerfs dont les filets, soit moteurs, soit sensitifs, vont se distribuer au pharynx et à l'œsophage (1). Les muscles pharyngiens qui agissent dans la deuxième période de la déglutition et qui font passer les aliments de la partie

(1) Voyez tome XI, p. 242 et suivantes.

supérieure de l'arrière-bouche jusque dans l'entrée de l'œsophage se contractent brusquement dès que les aliments viennent exciter la tunique muqueuse de cette portion des voies digestives (1). Les mouvements automatiques effectués ainsi sont complètement involontaires et s'exécutent après l'extinction de la sensibilité comme dans l'état normal ; ils présentent donc tous les caractères des mouvements qui sont déterminés par une force nerveuse réflexe (2). Or ils ne sont empêchés ni par l'ablation du cerveau et du cervelet, ni même par la destruction de la protubérance annulaire, mais ils cessent dès que le bulbe est profondément lésé (3), soit que le centre initial des

(1) Voyez tome VI p. 274.

Depuis la publication du volume dans lequel j'ai traité du mécanisme de la déglutition, de nouvelles recherches ont été faites sur ce phénomène par M. Moura, ainsi que par M. Carlet et M. Arloing (a).

(2) Pour montrer que les mouvements de déglutition sont dus à une action nerveuse réflexe, Marshall Hall fait remarquer que nous ne pouvons les répéter plusieurs fois de suite rapidement, à moins d'introduire quelque chose dans la bouche (b). Il rappelle à ce sujet une expérience de Magendie, qui ayant introduit le doigt dans le pharynx d'un Chien, par une ouverture pratiquée entre l'os hyoïde

et le cartilage thyroïde, détermina des mouvements de déglutition, en stimulant de la sorte mécaniquement les parois de l'arrière-bouche.

(3) M. Vulpian a constaté très-nettement ces faits en opérant sur des Chats (c), et il résulte de ses diverses expériences que la transmission de la force excito-motrice développée dans le bulbe rachidien s'effectue en partie par les nerfs hypoglosses qui se rendent au pharynx (d), en partie par les nerfs spinaux dont certains filets vont se joindre aux pneumogastriques et se distribuent ensuite dans la portion supérieure de l'œsophage.

On doit à M. Jolyet un travail très-approfondi sur l'anatomie et la phy-

(a) Moura, *Mémoire sur l'acte de la déglutition* (*Journal d'anat. et de physiol.* de Robin, 1867, t. IV, p. 157).

— Carlet, *Sur le mécanisme de la déglutition* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1874, t. LXXIX, p. 1013).

— Arloing, *Application de la méthode graphique à l'étude du mécanisme de la déglutition chez les Mammifères et les Oiseaux* (*Ann. des sciences nat.*, 1877, 6<sup>e</sup> sér., t. V, article n° 1).

(b) Marshall Hall, *Lecture*, p. 26.

(c) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 497.

(d) Voy. ci-dessus, p. 34.

nerfs moteurs des muscles pharyngiens ait été atteint, soit que les communications entre ce foyer et les racines profondes des nerfs sensitifs correspondants aient été interrompues par la section (1).

siologie de l'appareil nerveux fort complexe qui préside aux mouvements du pharynx et de l'œsophage. Cet auteur a constaté, sous ce rapport, des différences considérables chez divers animaux d'une même classe, et il résume dans les termes suivants les résultats qu'il a obtenus.

*Chez le Chien :* 1° L'excitation, dans le crâne, des racines propres du pneumogastrique provoque des contractions violentes et brusques du pharynx et de l'œsophage dans toute sa longueur. Les racines de ce nerf agissent sur l'œsophage par action directe ou centrifuge, et par action réflexe ou centripète. 2° L'excitation, dans le crâne, des filets propres du glosso-pharyngien provoque des contractions dans l'œsophage qui paraissent tenir à une action réflexe. 3° Si le spinal possède une influence sur les mouvements de l'œsophage, ce qui est douteux, elle doit être bornée aux filets les plus supérieurs de ce nerf. 4° De toutes les autres anastomoses du nerf pneumogastrique, le facial est le seul nerf qui exerce une influence sur les mouvements de l'œsophage. Son action paraît être bornée à la moitié supérieure de ce conduit.

*Chez le Chat.* L'influence principale sur les mouvements de l'œsophage paraît ne pas appartenir au pneumogastrique, comme cela a lieu chez le Chien. Chez le Chat, c'est au

nerf spinal que revient toute l'influence motrice que possède le nerf pneumogastrique au milieu de la région cervicale.

*Chez le Lapin.* L'influence motrice que le nerf pneumogastrique exerce sur l'œsophage revient en partie aux filets propres de ce nerf et en partie au nerf spinal.

Les expériences, en montrant que la source des nerfs moteurs de l'œsophage est variable, suivant les animaux, font aussi connaître le danger qu'il y aurait de généraliser et d'appliquer à tous les animaux des résultats obtenus sur une seule espèce animale (a).

Ces faits intéressants me portent à croire que les fibres nerveuses affectées au service du transport de la force excito-motrice de l'encéphale à l'œsophage se groupent de diverses manières en se séparant de l'axe cérébro-spinal, et vont s'associer tantôt à celles dont se compose le nerf spinal, d'autres fois aux éléments constitutifs du pneumogastrique, etc. Des variations de ce genre nous sont démontrées anatomiquement par le mode d'origine de divers nerfs craniens chez les Poissons.

(1) On ne sait pas encore comment ces relations fonctionnelles sont établies entre les nerfs sensitifs de cette région, savoir : le nerf tri-facial, le nerf glosso-pharyngien, et

(a) Jolyet, *Essai sur la détermination des nerfs qui président aux mouvements de l'œsophage*, thèse de Paris, 1866 (voy. *Journal de Robin*, 1867, p. 308).

Les mouvements de succion que les Mammifères nouveau-nés exécutent toutes les fois que l'intérieur de leur bouche est excitée par la présence du mamelon ou d'un corps analogue dépendent aussi d'une action excito-motrice réflexe dont le foyer paraît être situé dans la moelle épinière (1), et il est digne de remarque qu'à un âge plus avancé les mêmes impressions ne produisent aucun effet de ce genre.

§ 13. — Les lobes optiques paraissent être le principal siège de l'action réflexe par suite de laquelle les impressions sensibles produites sur la rétine par la lumière mettent en jeu la puissance excito-motrice dont dépendent les contractions du muscle annulaire de l'iris et par conséquent le resserrement de la pupille. Nous avons vu dans une leçon précédente que ces contractions sont provoquées par l'activité fonctionnelle des nerfs de la troisième paire, dont les nerfs ciliaires sont des dépendances (2); et des expériences faites sur divers Animaux prouvent que l'excitation mécanique des lobes optiques met en jeu la motricité de ces nerfs (3). Or l'ablation de ces lobes, de même que la sec-

Propriétés  
excito-  
motrices  
des lobes  
optiques.

les nerfs moteurs des muscles pharyngiens et œsophagiens, mais toujours est-il que tous ces conducteurs de force nerveuse naissent à peu de distance les uns des autres, dans la substance grise de la moelle allongée, très-près des foyers moteurs de l'appareil de la respiration (a).

(1) Ces mouvements ont lieu même chez les enfants anencéphales, et ont été constatés chez des chiens nouveau-nés dont le cerveau avait été enlevé (b), mais ils cessent de se

produire lorsque la moelle allongée est détruite, et la pathologie nous apprend que, dans l'affection connue sous le nom de *paralysie glosso-labio-laryngienne* de Duchesne, le centre de substance grise, dont naissent les nerfs facial, hypoglosse, accessoire et glosso-pharyngien, est souvent désorganisé (c).

(2) Voyez ci-dessus, pages 132 et suivantes.

(3) Dans ses premières expériences sur l'excitabilité des lobes optiques,

(a) Voy. ci-dessus, p. 34.

(b) Grainger, *Observations on the structure and functions of the spinal cord*, p. 80 (1837).

(c) Ferrier, *The functions of the Brain*, p. 24.

tion des nerfs optiques, rend l'Animal insensible à l'action de la lumière. Par conséquent on peut conclure de cet ensemble de faits que ces mêmes lobes sont le siège de l'action excito-motrice provoquée par la sensibilité de la rétine et causant par voie réflexe la contracture du muscle annulaire de l'iris.

Des expériences faites récemment par un physiologiste dont les travaux nous occuperont longuement dans quelques instants, M. Ferrier, établissent que les lobes optiques exercent aussi une action remarquable sur certaines parties du système musculaire qui n'ont aucune relation saisissable avec l'appareil de la vision. Effectivement, en excitant ces organes encéphaliques au moyen du courant électrique, ce physiologiste a déterminé la contraction des muscles extenseurs de la tête, du tronc et des membres. Lorsque l'excitation est faible et ne porte que sur les tubercules quadrijumeaux d'un seul côté, l'opisthotonos se manifeste seulement du côté opposé; mais sous l'influence d'un courant énergique l'état convulsif s'étend aux deux côtés du corps (1).

Flourens constata l'action exercée ainsi sur les mouvements de l'iris; mais il n'avait aperçu que des effets croisés (a). Ultérieurement il a reconnu que l'excitation d'un seul lobe détermine le resserrement de la pupille, non-seulement dans l'œil du côté opposé, mais aussi du côté sur lequel l'expérimentateur opère. Il y a donc là, tout à la fois, des effets directs et des effets croisés (b).

L'excitation de l'un des lobes optiques détermine des convulsions des

deux côtés, mais plus marquées du côté excité (c).

(1) M. Ferrier a constaté que les tubercules quadrijumeaux du Lapin sont très-excitables par faradisation. Les attaques d'opisthotonos provoquées de la sorte sont fort violentes et persistent pendant quelque temps après l'interruption du courant électrique. Les muscles élévateurs de la mâchoire se contractent très-fortement en même temps que les autres muscles indiqués ci-dessus et cet

(a) Flourens, *Rech. experim. sur le système nerveux*, édit. de 1824, p. 152.

(b) Flourens, *Op. cit.*, édit. de 1842, p. 144.

(c) Vulpian, *Op. cit.*, p. 835.

§ 14. — Nous ne devons pas oublier qu'une puissance excito-motrice apte à mettre en jeu les fibres musculaires de l'iris et excitable par les impressions produites sur la rétine par la lumière se développe aussi dans la portion du myélaré comprise entre le niveau de la première vertèbre cervicale et la sixième vertèbre dorsale (1). Les phénomènes provoqués de la sorte rentrent dans la classe des actions nerveuses réflexes dont l'étude nous occupe en ce moment et la portion de la moelle épinière désignée sous le nom de région cilio-spinale, parce que son influence s'exerce sur l'iris par l'intermédiaire des nerfs ciliaires, constitue par conséquent un foyer spécial analogue à ceux que nous venons de passer en revue. Mais les relations entre ce centre excito-moteur et ses associés sont beaucoup plus complexes que celles au moyen desquelles les nerfs sensitifs du système rachidien exercent leur action stimulante sur les centres excito-moteurs des muscles ordinaires.

Actions excito-motrices de la région cilio-spinale.

§ 15. — Les parties de l'encéphale qui sont situées en avant des lobes optiques ou tubercules quadrijumeaux et qui portent les noms de couches optiques, de corps striés et de cerveau proprement dit, ne possèdent pas les mêmes propriétés physiologiques que la moelle épinière, la moelle allongée et les lobes optiques : l'action des stimulants mécaniques sur ces parties ne provoque aucune contraction

Les couches optiques, etc., ne répondent pas aux excitations mécaniques

état de trismus paraît être même, dans tous les cas, le premier degré du phénomène produit de la sorte. Il est aussi à noter que, parfois dans ces expériences, la pupille se contracte, circonstance que M. Ferrier attribue à la propagation de l'excitation électrique sur le noyau de sub-

stance grise qui donne naissance aux nerfs de la troisième paire et qui se trouve au dessus de l'aqueduc de Sylvius, dans le voisinage immédiat du point lésé (a).

(1) Voyez tome XII, pages 151 et suiv.

(a) Ferrier, *Experimental Researches in cerebral physiology (West Riding Lunatic asylum med Reports)*, t. III p. 38 et suiv.

musculaire (1) et leur existence n'est pas nécessaire pour la production des mouvements déterminés par le développement d'actions nerveuses réflexes; par conséquent nous ne devons pas les ranger au nombre des sources de la puissance excito-motrice.

Les couches optiques semblent être indifférentes aux stimulants mécaniques (2); cependant elles ne sont pas sans influence sur le mode de fonctionnement des foyers de force excito-motrice situés dans la moelle allongée; leur désorganisation cause un affaiblissement plus ou moins grand de la puissance stimulante déployée par ces foyers (3), et dans

(1) Dans beaucoup d'expériences mal faites, la piqûre des couches optiques a été suivie de mouvements convulsifs; mais ce résultat dépendait de lésions effectuées dans les pédoncules cérébraux, qui sont situés immédiatement au-dessous de ces organes, et non de l'excitation traumatique de leur propre substance.

Je dois ajouter que, d'après quelques auteurs, l'irritation directe des couches optiques provoquerait des contractions de l'estomac et des intestins (a); mais cela paraît fort douteux (b).

(2) L'indifférence des couches optiques pour les excitants mécaniques, tels que piqûres, incisions, etc., a été constatée par beaucoup d'expérimentateurs (c), et dernièrement MM. Car-

ville et Duret ont vu qu'en les soumettant à l'action de courants électriques on n'obtient que des résultats négatifs (d).

(3) Un affaiblissement plus ou moins prononcé de la puissance excito-motrice déployée par le més-encéphale peut résulter également de la mutilation de beaucoup d'autres parties de l'encéphale. Il n'y a donc dans le phénomène en question rien qui implique l'existence de propriétés spéciales dans les couches optiques.

En général, les effets produits par toutes ces lésions sont plus marqués dans les membres thoraciques que dans les membres abdominaux (e); mais là encore il n'y a rien qui soit particulier aux couches optiques (f).

(a) Budge. *Untersuchungen über das Nervensystem*, 1841, p. 149 et suiv.

— Valentin, *Repertorium*, t. VI, p. 359.

— Schiff, *Beiträge zur Kenntniss des motorischen Einflusses der im Schlugel vereinigten Gebilde* (*Archiv für Physiol. Heilkunde*, 1846, t. V, p. 667).

(b) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 415.

(c) Voy. t. X, p. 390.

(d) Carville et Duret, *Sur les fonctions des hémisphères cérébraux* (*Arch. de physiol.*, 1875, p. 465).

(e) Saucerotte, *Op. cit.* (prix de l'Acad. de chir., t. IV).

(f) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du système nerveux*, p. 658.



une prochaine leçon nous verrons qu'en produisant dans ces parties de l'encéphale une irritation au moyen de piqûres ou d'incisions, on détermine dans les fonctions locomotrices des perturbations fort remarquables, notamment des mouvements rotatoires. Néanmoins la destruction complète et simultanée des deux couches optiques peut être effectuée sans qu'il en résulte aucune interruption dans la production des mouvements réflexes (1), bien que la paralysie, c'est-à-dire l'impuissance de la volonté comme agent incitateur des mouvements, puisse en être une conséquence (2). Il est d'ail-

(1) M. Nothnagel a constaté que, chez des Lapins, les deux couches optiques pouvaient être complètement désorganisées au moyen d'injections interstitielles d'acide chromique sans qu'il en résultât aucune paralysie, ni déviation, soit dans les membres, soit dans le tronc ou la tête, et sans que les excitations sensitives cessassent de provoquer des actions excito-motrices réflexes. Les animaux soumis à ces expériences pouvaient y survivre plusieurs semaines (a).

A l'occasion du procédé expérimental employé par M. Nothnagel, ainsi que par M. Baunis, M. Fournié et quelques autres physiologistes, je dois faire remarquer que, déjà en 1826, Serres y avait eu recours, avec cette différence qu'il portait au fond de la piqûre faite dans une partie déterminée de l'encéphale un peu d'acide nitrique (b), tandis

que les auteurs que je viens de citer employaient comme agent désorganisateur du chlorate de zinc (c), de l'acide chromique etc. ; mais il est très-difficile de bien circonscrire les lésions produites de la sorte et les effets qui en résultent sont souvent compliqués d'accidents consécutifs ou sympathiques qui en rendent l'interprétation fort douteuse.

(2) Cette paralysie ne s'étend pas aux nerfs sensitifs et paraît dépendre de l'interruption de voies de communication entre le cerveau et le mésencéphale, plutôt que de la cessation d'un travail producteur de force nerveuse apte à stimuler cette dernière partie de l'axe cérébro-spinal.

Plusieurs physiologistes ont considéré les couches optiques comme exerçant une influence spéciale sur les mouvements des membres tho-

(a) Nothnagel. *Experimentelle Untersuchungen über die Functionen der Gehirns* (*Archiv für Pathol. Anat.*, 1874, t. LXII, p. 201).

(b) Serres, *Anatomie comparée du cerveau*, t. II, p. 691.

(c) Beaunis, *Note sur l'application des injections interstitielles à l'étude des fonctions des centres nerveux*, 1872.

— Fournié, *Recherches expérimentales sur le fonctionnement du cerveau*, 1873.

leurs à noter que chez les Vertébrés supérieurs les relations de ces organes avec les foyers excito-moteurs sont croisées, c'est-à-dire que l'action de la couche optique du côté droit s'exerce sur le côté gauche du corps et *vice versa* (1).

Ganglions  
du grand  
sym-  
pathique.

§ 16. — Les nerfs sensitifs du système cérébro-spinal ne sont pas les seuls dont l'activité fonctionnelle soit susceptible de mettre en jeu la puissance excito-motrice de la moelle épinière. Des effets réflexes semblables à ceux déterminés par les premiers peuvent dans certains cas résulter des impressions produites sur les nerfs du système ganglionnaire. Les expériences faites par Bichat, par Wutzer et par Lobstein avaient conduit ces auteurs à penser que l'irritation mécanique n'exerçait sur ces nerfs ni sur les ganglions en connexion directe avec eux aucun effet appréciable (2); mais Flourens constata que, chez

raciques (a); mais ni les observations pathologiques recueillies sur l'Homme (b) ni les expériences pratiquées sur divers Mammifères ne sont favorables à cette opinion (c). Seulement l'affaiblissement général résultant de la lésion de l'encéphale est comme d'ordinaire plus marqué dans les membres thoraciques que dans les membres abdominaux (d).

(1) Des expériences faites par M. Schiff tendent à établir que l'action des couches optiques n'est pas toujours croisée. En effet, il a

trouvé chez les Lapins que l'action est directe lorsqu'on opère sur la portion antérieure de ces organes, tandis qu'elle est croisée lorsque la lésion unilatérale porte sur leur tiers postérieur (e). Nous aurons bientôt à revenir sur l'examen de ces phénomènes.

(2) Ainsi Bichat ayant mis à découvert le ganglion semilunaire sur plusieurs animaux, l'irrita fortement sans déterminer aucun mouvement ni autre signe de douleur (f). Des expériences analogues faites par

(a) Saucerotte, *Mémoire sur les contre-coups* (prix de l'Acad. de chirurgie, t. IV, p. 310).

— Serres, *Anatomie comparée du cerveau*, t. II, p. 690 et suiv.

— Foville et Pinel-Grandchamp, *Recherches sur le siège spécial de différentes fonctions du système nerveux*, 1829.

(b) Andral, *Clinique médicale*, édit. de 1833, t. V, p. 357 et suiv.

(c) Longet, *Traité de physiologie*, édit. de 1869, t. III, p. 413.

— Schiff, *De vi motoria basi encephali*, p. 14.

(d) Vulpian, *Op. cit.*, p. 658.

(e) Schiff, *Op. cit.* (*Archiv für Physiol. Heilkunde*, 1846

(f) Bichat, *Anatomie générale*, t. I, p. 227.

le Lapin, en pinçant le ganglion semilunaire, on peut déterminer dans le système musculaire des mouvements convulsifs (1), et des résultats analogues ont été obtenus par plusieurs autres physiologistes (2). Néanmoins l'action exercée par ces centres nerveux sur les fonctions excito-motrices de la moelle épinière est toujours faible et souvent inefficace; l'emploi du galvanisme détermine des effets plus marqués.

Du reste, les ganglions du système sympathique peuvent être eux-mêmes des centres d'actions nerveuses réflexes. Nous en avons eu des preuves en étudiant les relations établies par leur intermédiaire entre les impressions sensibles produites sur les nerfs gustatifs et l'activité fonctionnelle de la tunique musculaire des vaisseaux sanguins qui alimentent le travail sécrétoire des glandes salivaires (3). Les nerfs appelés vaso-moteurs qui appartiennent à ce système remplissent même un rôle des plus importants dans l'économie animale; mais leur action n'a pas toujours pour conséquence des contractions (4) et l'étude de leurs fonctions trouvera mieux sa place dans une autre leçon (5);

Wutzer, puis par Lobstein, ne donnèrent aussi que des résultats négatifs (a).

(1) L'animal irrité de la sorte se débattait et poussait des cris. Flourens obtint quelquefois des résultats analogues, en pinçant l'un des ganglions cervicaux supérieurs, mais dans d'autres cas l'animal restait impassible (b).

(2) Ainsi J. Müller, en pinçant le grand nerf splanchnique (c) chez le

Lapin, a vu les muscles abdominaux du même côté se contracter (d), et en irritant fortement le canal intestinal, chez des Grenouilles décapitées, Volkmann a provoqué des mouvements réflexes dans diverses parties du corps, mouvements qui ne se produisaient plus après la destruction de la moelle épinière (e).

(3) Voyez t. VI, p. 249.

(4) Voyez tome IV, p. 199 et suiv.

(5) Ici je me bornerai à dire que

(a) Wutzer, *De corporis humani gangliorum fabrica et usu*, 1817, p. 181.

— Lobstein, *De Nervo sympathelici hum. fab. usu et morb.*

(b) Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 1824, p. 205.

(c) Voy. tome XI, p. 337.

(d) J. Müller, *Manuel de physiologie*, t. I, p. 629.

(e) Volkmann, *Op. cit.* (Müller's *Archiv*, 1838).

car ici il est préférable de ne pas interrompre l'enchaînement naturel des faits relatifs à l'influence exercée par le système cérébro-spinal sur les mouvements généraux des Animaux, et il nous faudra examiner maintenant comment se produit la force nerveuse dont résultent les mouvements sensoriaux, ainsi que les mouvements volontaires.

Grandeur  
de la  
puissance  
excito-  
motrice.

§ 17 — La grandeur des effets produits par la force excito-motrice développée dans un centre nerveux, soit spontanément, soit par induction, ainsi que cela a lieu pour les actions réflexes, dépend de plusieurs circonstances, dont les unes sont semblables à celles que nous avons vues influencer le travail effectué par les nerfs (1) et dont les autres agissent d'une manière spéciale.

Ainsi, en rapprochant entre eux les faits que l'anatomie comparée nous fournit relativement au volume des centres d'innervation et les observations des naturalistes au sujet de l'excitabilité des Animaux d'espèces différentes, on aperçoit l'existence d'une relation intime entre le développement matériel de ces foyers producteurs de force nerveuse et leur puissance. Au premier abord cela paraît facile à expliquer ; mais lorsqu'on réfléchit à l'individualité fonctionnelle des névrites dont ces foyers se composent, on ne voit pas clairement comment le nombre de ces éléments peut influencer sur le rendement du travail vital effectué par chacun d'eux et, pour s'en rendre compte, on est conduit à penser que leur activité physiologique est soumise à l'influence, non-seulement de leurs propres facultés, mais de l'activité des névrites circonvoisines avec lesquelles chacun

l'histoire des actions nerveuses vaso-motrices a été traitée récemment d'une manière très-approfondie par M. Vulpian, qui a publié sur ce sujet un ouvrage spécial en deux volumes (a).

(1) Voyez ci-dessus pages 9 et suivantes.

(a) Vulpian, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*, 1875.

d'eux peut être associé, de telle sorte que ces organites similaires se prêteraient des secours mutuels.

Il est également à noter que toute dépense considérable de force nerveuse dans une partie du système constitué par l'association de ces organites détermine un affaissement du pouvoir producteur de cette force dans les autres membres de cette association (1).

Plusieurs expérimentateurs ont remarqué aussi que, toutes choses égales d'ailleurs, l'excitabilité des foyers de force nerveuse réflexe est augmentée par le fait de leur séparation de la portion céphalique de l'axe cérébro-spinal (2). M. Brown-Sequard a insisté sur ce fait singulier et ses observations à ce sujet sont corroborées par des particularités constatées dans quelques cas de paraplégie (3).

(1) Aussi l'action réflexe, provoquée par l'excitation d'un nerf sensitif, peut être affaiblie ou même empêchée par l'excitation simultanée d'un autre nerf sensitif.

(2) Cet effet a été constaté expérimentalement chez les Mammifères aussi bien que chez les Batraciens, où cependant il est le plus marqué (a). Nous aurons à le prendre de nouveau en considération lorsque nous nous occuperons de l'influence modératrice qui semble être exercée sur le travail excito-moteur par l'action de certaines parties du système nerveux et plus particulièrement du cerveau.

(3) Marshall Hall a cité plusieurs cas pathologiques dans lesquels cette

exaltation de l'action nerveuse réflexe s'est manifestée dans les parties frappées de paralysie.

Ainsi un hémiplegique, dont le bras gauche était depuis plusieurs mois complètement incapable d'exécuter des mouvements volontaires, fut soumis à l'action d'un courant galvanique, et les mouvements involontaires provoqués de la sorte se manifestèrent de ce côté beaucoup plus facilement et plus fortement que du côté droit. Un bruit soudain et d'autres excitants analogues déterminaient des mouvements réflexes du côté hémiplegique sans affecter le côté opposé (b).

Longtemps avant que l'attention des physiologistes eût été appelée

(a) Brown-Sequard, *Rech. et expér. sur la physiologie de la moelle épinière*, thèse 1846. — *Rech. critiques et expériment. sur la moelle épinière, etc.* (Comptes rendus de l'Acad. des sc., 1847, t. XXIV, p. 849. — *Sur un moyen de mesurer l'anesthésie et l'hyperesthésie* (Comptes rendus de la Soc. de biologie, 1849, p. 162).

— Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 436 et suiv.

(b) Marshall Hall, *Memoirs on some principles of Pathology of the nervous system. On the condition of the muscular irritability in paralytic Limbs* (Medico-Chirurg. Transactions, 1839, t. XXII, p. 191).

Effets  
de diverses  
substances  
toxiques.

Certaines substances toxiques mêlées au sang et circulant dans l'organisme avec ce liquide exaltent d'une manière encore plus puissante l'excitabilité de la moelle épinière. La strychnine notamment produit, sous ce rapport, des effets très-remarquables dont la découverte est due à Magendie et dont l'étude a été fort utile aux physiologistes (1). Cet alcaloïde, après avoir été absorbé par les veines et transporté dans toutes les parties de l'organisme par le torrent de la circulation, irrite fortement la moelle épinière, y détermine un état d'hyperhémie (2) et y provoque une activité fonctionnelle si grande, que la force excito-motrice développée dans le myélaxe se déploie au dehors à la moindre

sur les actions nerveuses réflexes par les recherches de Marshall Hall, un de nos praticiens les plus distingués, Fouquier, en étudiant l'action de la noix vomique sur l'économie animale, avait remarqué que, chez les hémiplegiques, les contractions musculaires provoquées par l'action de ce poison se manifestaient plus promptement et avec plus d'intensité dans le membre soustrait à l'influence de la volonté que du côté où les mouvements volontaires pouvaient avoir lieu (a).

(1) A une époque où l'on ne connaissait pas encore la strychnine, Magendie constata cette action en faisant des expériences sur l'*Upas tieuté* et sur la noix vomique (b). La découverte du principe actif de ces substances toxiques est due à Pelletier et Caventou et date de 1818 (c). L'action de la strychnine sur le système nerveux a été étudiée par beaucoup de physiologistes (d).

(2) L'état de turgescence des vaisseaux sanguins que la strychnine détermine dans la moelle épinière

(a) Fouquier, *Mémoire sur l'emploi de la noix vomique dans les paralysies*, 1815.

(b) Magendie, *Examen de l'action de quelques végétaux sur la moelle épinière*, 1809.

(c) Pelletier et Caventou, *Mémoire sur un nouvel alcali végétal (la strychnine) trouvé dans la noix vomique*, etc. (*Ann. de chir.*, t. X, p. 142).

(d) Marshall Hall, *Op. cit.* (*Phil. Trans.*, 1833, p. 652 et suiv.).

— Stannius, *Ueber die Entwick. des Strychnine auf das Nervensystem* (*Müller's Archiv*, 1837, p. 273).

— Bonnefin, *Recherches expérimentales sur l'action convulsionnante des principaux poisons*, thèse de Paris, 1851.

— Harley, *Recherches concernant l'action de la strychnine sur la moelle épinière* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1856, t. XLIII, p. 470).

— Martin Magron et Buisson, *Action comparée de l'extrait de noix vomique et du curare sur l'économie animale* (*Journal de physiologie de Brown-Sequard*, 1859, t. II, p. 473).

— Cayrade, *Recherches critiques et expérimentales*, thèse de Paris, p. 107 et suiv.

incitation sensitive, ou même spontanément, et cause des contractions violentes dans tout le système musculaire. L'action de ce poison s'exerce sur la moelle allongée, aussi bien que sur la moelle épinière proprement dite, et s'étend à la totalité de cette portion du système nerveux, de telle façon que des tronçons du cordon rachidien séparés du reste de l'axe cérébro-spinal la subissent comme le fait l'ensemble de l'appareil (1). C'est surtout par des frémissements musculaires, puis par des convulsions de plus en plus violentes et de plus en plus fréquentes que son action se manifeste, mais on peut aussi la constater lorsqu'elle n'est pas assez intense pour produire des accidents de ce genre (2).

La strychnine n'est pas la seule substance toxique qui ait la propriété d'exalter le pouvoir excito-moteur de la moelle épinière et de la moelle allongée; la morphine, la narcotine, et plusieurs autres alcaloïdes végétaux agissent d'une manière analogue (3).

est très-remarquable (a) et ce fait corrobore les vues exposées précédemment au sujet de la relation existante entre l'activité fonctionnelle de cet organe excito-moteur et l'activité du travail nutritif que le sang y entretient. Je dois ajouter cependant que, d'après M. Vulpian, cette hyperhémie serait sans relations avec les effets stimulant produits sur la moelle par la strychnine (b).

(1) M. Brown-Sequard a fait voir que la strychnine agit localement sur la moelle épinière, et non sur

les nerfs sensitifs, comme le pensait Stannius (c).

(2) Ainsi le travail musculaire, représenté par la hauteur à laquelle un poids donné est élevé par la rétraction des membres postérieurs et déterminé par une excitation très-faible, est, toutes choses égales d'ailleurs, plus considérable chez une Grenouille empoisonnée par de la strychnine que chez une Grenouille ordinaire (d).

(3) La brucine la codéine, la thébaïne sont dans le même cas. La picrotoxine exalte aussi la réflectivité

(a) Schröder van der Kolk, *Op. cit.*, p. 78.

(b) Vulpian, article MOELLE ÉPINIÈRE du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, série 2, t. VIII, p. 486 et suiv.

(c) Brown-Sequard, *Recherches sur le mode d'action de la strychnine* (*Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 1849, t. I, p. 119).

(d) Wundt, *Grundzüge der Physiol. Psychologie*, 1874, p. 261.

Il est aussi à noter que les plaies d'armes à feu et d'autres accidents analogues déterminent souvent sur la moelle épinière des effets analogues dont résulte l'état morbide désigné sous le nom de tétanos (1).

§ 18. — L'excitabilité du pouvoir réflexe de la moelle épinière varie chez les divers Animaux (2), ainsi que chez

de la moelle épinière ; enfin le venin de la Salamandre terrestre, l'extrait de houblon produisent, quoiqu'à un bien moindre degré, des effets analogues (a).

Quelques histologistes ont cru avoir remarqué que les poisons de cet ordre déterminent des altérations profondes ou même la rupture des cellules nerveuses du myélar, mais M. Vulpian s'est assuré qu'il n'en est pas ainsi (b).

(1) L'excitabilité de la moelle épinière devient tellement vive, chez les tétaniques, que souvent un léger bruit, la moindre secousse ou les plus faibles émotions mentales suffisent pour provoquer des actions nerveuses réflexes et pour déterminer des convulsions générales (c). La réflexivité de la portion inférieure de la moelle épinière est souvent exaltée d'une manière analogue dans divers cas pathologiques où les communications de celle-ci avec le cerveau sont entravées.

(2) Il résulte des expériences de M. Brœwn-Sequard et de plusieurs autres physiologistes que de tous les Vertébrés ce sont les Oiseaux chez lesquels cette propriété nerveuse est le plus développée. Cet auteur range en seconde ligne les Batraciens et les Reptiles, en troisième ligne les Mammifères, et en dernière ligne les Poissons ; mais il reconnaît que cette règle souffre de nombreuses exceptions et que chez l'Anguille, la Carpe et la Tanche, le pouvoir réflexe est aussi grand que chez les Mammifères.

M. Brown-Sequard résume les résultats de ses observations en disant : « Les actions nerveuses réflexes sont d'autant plus considérables que la quantité de substance grise existante dans la moelle épinière en jeu est plus grande (d) ». Mais cette formule me paraît être beaucoup trop absolue.

Il est aussi à noter qu'en général le pouvoir réflexe de la moelle épi-

(a) Bonnefieu, *Recherches sur l'action convulsante des principaux poisons*.

— Rabuteau et Pryrs, *Rech. sur les effets toxiques du M'boundou ou Tiaja*, poison d'épreuve usité au Gabon (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1870, t. LXXI, p. 253).

— Pecholier et Saintpierre, *Exp. sur les propriétés toxiques du M'boundou*, poison d'épreuve des Gabonnais (*Journ. d'anat. et de physiol.* de Robin, 1867, t. IV, p. 96).

— Vulpian, art. MOELLE ÉPINIÈRE du *Dict. encyclop. des sc. méd.*, 2<sup>e</sup> série, t. VIII, p. 491.

(b) Vulpian, *Loc. cit.*

(c) Dupuytren, *Leçons sur les plaies d'armes à feu*.

(d) Brown-Sequard, *Des différences d'énergie de la faculté réflexe suivant les espèces*, etc. (*Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 1849, t. I, p. 171).



les individus de même espèce suivant l'âge (1), suivant l'état du sang (2) et suivant beaucoup d'autres circonstances dont il est souvent fort difficile de se rendre compte (3).

§ 19. — Enfin l'action réflexe de la moelle épinière, au lieu d'être augmentée, comme lors de l'empoisonnement par la strychnine, est au contraire diminuée ou même complètement suspendue par les anesthésiques (4) ; mais l'ac-

Actions  
des  
anesthési-  
ques.

nière persiste d'autant plus longtemps après l'extinction des autres facultés nerveuses qu'il est plus grand dans l'état normal ; mais les Oiseaux paraissent faire exception à cette règle (a).

(1) M. Brown-Sequard estime aussi que chez les Oiseaux le pouvoir réflexe est plus grand chez les individus adultes que chez les jeunes Animaux, tandis que chez la plupart des Mammifères la différence serait en sens contraire.

J'ajouterai que ce physiologiste a cherché à évaluer dynamométriquement la force motrice développée par l'action de la moelle épinière séparée de l'encéphale et il estime que chez la Grenouille elle est suffisante pour faire élever par le travail des membres abdominaux 100 à 200 kilogrammes d'eau à la hauteur de 2 à 5 millimètres (4 à

5 dixièmes de kilogrammètre). Il pense que chez le Pigeon cette force est de 40 à 45 fois plus grande ; car elle s'élèverait à environ 20 kilogrammètres (c).

(2) Ainsi le sang très-chargé d'acide carbonique peut suspendre complètement l'action réflexe de la moelle épinière, et M. Tarchanoff conclut de ses expériences que l'intensité de cette action nerveuse est, jusqu'à un certain point, en rapport avec la richesse du sang en oxygène. (*Soc. de biol.*, 1875, p. 329.)

(3) Chez la Grenouille, le froid exalte l'activité excito-motrice réflexe de la moelle épinière (d) ; mais cet effet dépend probablement de l'influence de la température sur l'état du sang en circulation (e).

(4) Les expériences de Longet sur l'éthérisation mettent bien en évidence ce fait : lorsque l'anesthésie

(a) Vulpian, article MOELLE ÉPINIÈRE du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, série 2, t. VIII, p. 116).

(b) Brown-Sequard, *Experimental researches applied to Physiology and Pathology*, 1853, p. 5.

(c) Brown-Sequard, *De la force nerveuse dans la moelle épinière* (*Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 1849, p. 18).

(d) Tarchanoff, *Augmentation des actes réflexes sous l'influence du froid* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1875, p. 216).

— Freusberg, *Ueber die Erregung und Hemmung der Tätigkeit der nervösen Centralorgane* (*Pflüger's Archiv*, 1875, t. X, p. 174).

(e) Tarchanoff, *De l'influence de l'augmentation de l'oxygène ou de l'acide carbonique dans le sang sur les actions réflexes de la Grenouille* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1875, p. 330).

tion de ces substances peut dépendre, soit de l'influence qu'elles exercent sur cette partie de l'axe cérébro-spinal, soit de l'affaïssement ou de l'anéantissement de la faculté de transmettre les impressions sensibles dans les nerfs centripètes; car, dans ce cas, le stimulant normal de la réflexivité faisant défaut, les mouvements réflexes ne sont plus provoqués, lors même que la moelle épinière conserve sa faculté excito-motrice (1).

Il est aussi à noter que les commotions du système ner-

produite par cet agent est très-profonde, non-seulement il devient impossible de provoquer dans les membres aucun mouvement réflexe, mais les stimulants les plus énergiques appliqués à la muqueuse pharyngienne ne déterminent plus ni mouvement de déglutition ni occlusion de la glotte, phénomènes qui, d'ordinaire, se manifestent jusqu'aux approches de la mort; du reste, les mouvements respiratoires persistent ainsi que les contractions du cœur, des intestins, de l'utérus, etc. (a).

Le chloroforme produit les mêmes effets. L'action du chloral est non moins remarquable. Une dissolution aqueuse de cette substance introduite en petite quantité dans le torrent de la circulation détermine en même temps l'anesthésie et une grande diminution de la réflexivité

de la moelle épinière. Les mouvements réflexes cessent de se manifester dans la face aussi bien que dans le reste de l'organisme, lors même qu'on les provoque par des excitations galvaniques puissantes; mais les mouvements respiratoires, ainsi que les mouvements du cœur, persistent, et au bout d'un certain temps l'animal se réveille peu à peu. M. Oré a obtenu les mêmes effets par l'injection du chloral dans les veines de l'Homme (b).

(1) C'est de la sorte que paraît agir le bromure de potassium qui, étant absorbé, détermine une grande diminution des actions nerveuses réflexes, ou même leur complète abolition, sans agir sur les mouvements du cœur, ni empêcher la production de mouvements volontaires (c).

(a) Longet, *Expériences relatives aux effets de l'inhalation de l'éther sulfurique sur le système nerveux*, 1847.

(b) Oré, *Note sur les injections intra-veineuses de chloral* (*Mém. de la Soc. de chir.*, 1872).

— Oré et Douard, *Cas de tétanos traité par des injections intra-veineuses de chloral* (*Mém. de la Soc. méd. de Bordeaux*, 1873).

— Péliissier, *Emploi du chloral dans les accouchements*, thèse de Paris, 1873.

(c) Laborde, *Sur l'action physiologique du bromure de potassium, établie par l'expérimentation sur les Animaux* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1867, t. LXV, p. 80).

veux peuvent exercer aussi une influence dépressive très-grande sur le développement des actions réflexes (1) et que la rapidité avec laquelle ces actions se manifestent varie avec l'état de l'organisme (2).

§ 20. — Chez les Animaux invertébrés, les actions ner- Invertébrés.  
veuses réflexes jouent, dans les fonctions de relation, un rôle encore plus considérable que chez les Vertébrés (3). On en peut constater l'existence jusque dans les rangs les plus inférieurs du règne animal, et il est souvent fort difficile de distinguer les mouvements volontaires des mouvements automatiques provoqués de la sorte; aussi n'en parlerai-je pas en ce moment, me réservant d'en traiter dans la prochaine leçon. Mais je dois ajouter ici que des phénomènes très-analogues nous sont offerts par certains Végétaux. Effectivement, les mouvements exécutés par la *Sensitive*, par la *Dionée attrape-Mouche* et par quelques plantes ne parais-

(1) Nous avons vu précédemment que les commotions exercent beaucoup d'influence sur les mouvements du cœur (*a*), et tout choc violent de l'axe cérébro-spinal détermine un grand affaiblissement dans la réflexivité (*b*).

(2) Il résulte d'expériences faites par M. Exner, et par plusieurs autres physiologistes, que le temps nécessaire pour la production d'une action excito-motrice réflexe, déterminée par une excitation sensitive,

augmente avec la fatigue du foyer excito-moteur et diminue à mesure que la force du stimulant dont elle dépend grandit (*c*).

(3) Il est cependant à noter que, chez les Animaux inférieurs, la puissance nerveuse excito-motrice n'est pas exaltée par l'action de la strychnine, comme chez les Vertébrés. Ainsi les sangsues échappent à l'action de ce poison (*d*), et les effets en sont peu marqués chez l'Écrevisse (*e*).

(a) Voyez t. IV, p. 153 et suiv.

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 450.

(c) Exner, *Die experimentelle Untersuchung der einfachsten phys. Prozesse* (Pflüger's *Archiv*, 1873, t. VII, p. 632 et 638).

— Wundt, *Physiologische Psychologie*, p. 262 (1874).

— Rosenthal, *Untersuch. und Beobacht. über das Absterben der Muskeln und den Schrimtödt* (*Weiner Jahrbücher*, 1873).

(d) Cl. Bernard, *Leçons sur les effets des substances toxiques*, p. 363 (1857).

(e) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 449.

sent différer en rien de certains mouvements automatiques que les actions nerveuses réflexes provoquent chez les Animaux inférieurs, bien qu'on n'ait découvert chez les Végétaux aucune trace de système nerveux.

---

---

---

## CENT VINGT-QUATRIÈME LEÇON

SUITE DE L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA FORCE NERVEUSE EXCITO-MOTRICE PAR INDUCTION. — Action stimulante des impressions sensibles conscientes ou sensations. — De la volonté considérée comme force déterminante des effets excito-moteurs. — Localisation plus ou moins complète de cette faculté dans les hémisphères cérébraux chez les vertébrés supérieurs. — Paralysie des mouvements volontaires produite dans les membres postérieurs par la section de la moelle épinière, dans la région dorsale. — Effets produits par l'ablation des hémisphères cérébraux, chez les Oiseaux et les Mammifères. — Expériences de Flourens. — Conclusion que cet auteur en tira. — Fonctions de la moelle épinière comme conducteur de cette force stimulante. — Rôle spécial de chaque moitié de la moelle épinière. — Direction croisée de la route suivie par ces incitations en passant du cerveau dans la moelle épinière. — Fonctions des faisceaux corticaux postérieurs et du myélaxe comme conducteur des incitations de la volonté. — La division du travail physiologique, entre le cerveau et la moelle épinière, est moins complète chez les Batraciens et les Poissons. — Persistance de certains mouvements volontaires après l'ablation du cerveau. — Phénomènes analogues, plus marqués chez des Insectes et d'autres Animaux annelés. — Diffusion de la faculté volitionnelle chez les Animaux les plus inférieurs.

§ 1. — Les ébranlements nerveux qui arrivent à l'axe cérébro-spinal par l'intermédiaire des nerfs sensitifs et qui, au lieu d'être inaperçus par la conscience comme ceux dont l'étude nous a occupé dans la précédente leçon, produisent des sensations, sont, de même que ces derniers, aptes à stimuler le développement de la force excito-motrice et à déterminer ainsi des mouvements automatiques ou involontaires. Chacun peut s'en assurer en observant ce qui se passe en nous lorsque nous éprouvons une douleur vive, ou bien encore lorsqu'un bruit inattendu vient frapper fortement notre oreille. L'excitation sensorielle produite de la sorte réagit sur les foyers de force nerveuse excito-motrice et provoque des phénomènes comparables à ceux qui semblent être dus à une décharge subite de cette force, laquelle,

Actions  
excito-  
motrices  
réflexes  
conscientes

en s'échappant par la voie des nerfs moteurs, irait mettre en jeu la contractilité musculaire dans les parties périphériques de l'organisme. Or, dans une précédente leçon, nous avons vu que chez les Êtres animés les plus parfaits, tels que l'Homme, la plupart des Mammifères et même les Oiseaux, la faculté de percevoir d'une manière consciente les impressions sensibles n'existe pas dans la moelle épinière et paraît appartenir exclusivement au cerveau ou à des parties adjacentes de l'encéphale désignées communément sous le même nom collectif (1). Les impressions sensibles ou ébranlements nerveux centripètes dont résultent les sensations doivent donc arriver à l'encéphale pour être perçues par le *moi*, et la force excito-nerveuse qui, en conséquence d'une sensation, détermine la mise en jeu de l'un quelconque des foyers d'innervation excito-motrice doit avoir sa source dans cette partie céphalique du système nerveux central; or les faits dont bientôt je rendrai compte prouvent qu'il en est ainsi.

La perception d'une impression sensible qui se transforme pour ainsi dire en une sensation, de même que la perception des résultats fournis par la production des idées de tous genres, est la conséquence d'un travail mental effectué, chez les Êtres animés dont je viens de parler, par l'encéphale; la force vitale développée par cette opération doit être transmise de ce foyer de puissance nerveuse à la moelle épinière, qui est la source de la force excito-motrice. Le phénomène physiologique qui se produit alors dans l'encéphale est analogue à celui que nous avons vu se produire dans les points de rebroussement constitués dans la moelle épinière par les centres excito-moteurs où la force nerveuse développée par la sensibilité est en quelque sorte réfléchie sur les muscles par l'intermédiaire des nerfs

(1) Voy. t. XI, p. 386 et suiv.

moteurs ; c'est aussi une action réflexe ; mais la propriété vitale qui détermine ce renvoi vers la périphérie de l'organisme, et qui est désignée par quelques auteurs sous le nom de *réflexivité*, se manifeste dans une autre partie du système nerveux qui se trouve en quelque sorte superposée à celles où siège le travail excito-moteur direct.

§ 2. — La volonté est aussi une force nerveuse d'origine mentale qui, chez l'Homme et les autres Vertébrés supérieurs, est développée par le travail physiologique qui siège dans l'encéphale et qui est capable de mettre en jeu les organes producteurs de la puissance excito-motrice (1). Le travail mental dont elle est le résultat peut être provoqué ou arrêté par des ébranlements nerveux centripètes, tel qu'une impression sensitive, et quelques auteurs le considèrent comme étant toujours dépendant d'un phénomène de cet ordre, en sorte que chacun des actes dits volontaires serait, en réalité, la conséquence nécessaire d'une cause d'origine extrinsèque et serait un phénomène purement automatique, ou en d'autres mots que le libre arbitre dont chacun de nous croit être en possession n'exciterait jamais. Je reviendrai sur l'examen de cette opinion lorsque nous étudierons en physiologiste le travail intellectuel ; mais il me paraît nécessaire de montrer dès à présent que la volition considérée comme force motrice n'est pas toujours dépendante des excitations venant du dehors.

Actions  
excito-  
motrices  
volontaires.

Pour nous en convaincre il suffit, ce me semble, d'observer attentivement ce qui se passe en nous lorsque nos membres sont en repos, que notre intelligence seule est

(1) Ainsi que l'a fait remarquer Flourens, nul mouvement ne dérive directement de la volonté. La volonté peut bien être la cause déterminante

ou provocatrice de certains mouvements ; mais elle n'est jamais la cause efficiente ou effective d'aucun (a).

(a) Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 1824, p. 209.

en action et que l'idée de faire un mouvement inutile, de lever le bras par exemple, se présente à notre esprit. Nous savons tous que d'ordinaire nous sommes parfaitement libres de réaliser ou de ne pas réaliser cette pensée, de faire le mouvement dont il s'agit ou de rester immobile et, sans que rien ne soit changé dans les conditions extérieures sous l'influence desquelles nous nous trouvons, notre volonté se prononce dans un sens ou dans l'autre; notre intelligence nous dit que dans ce cas nous jouissons pleinement de notre libre arbitre, que nous sommes maître de vouloir ou de ne pas vouloir et que notre volonté est une cause première d'action, non un phénomène automatique, une conséquence nécessaire d'une impression nerveuse venant de l'extérieur ou d'une partie de notre organisme autre que celle où la volition s'exerce.

Dans l'état actuel de nos connaissances physiologiques et psychologiques, aucun raisonnement ne me fera croire qu'il en soit autrement, et à mon avis le commun bon sens s'oppose à l'admission de l'hypothèse contraire. Or, ce que je dis au sujet de cet acte si simple est également vrai pour une multitude d'autres actes plus ou moins complexes que nous exécutons en vue de l'obtention d'un résultat, soit immédiat, soit éloigné.

Il y a d'ailleurs des cas dans lesquels nous voyons la force excito-motrice développée par les impressions sensibles, et tendant à déterminer par voie réflexe des mouvements automatiques, être en opposition avec les incitations de la volonté et une sorte de lutte s'établir entre ces deux puissances vitales.

En voici un exemple des plus vulgaires. Chacun de nous sait que la sensation produite sur la tunique pituitaire des fosses nasales par le contact de certaines substances, telles que la poudre de tabac, lorsqu'on n'a pas l'habitude de



priser, provoque dans le diaphragme et les autres muscles de l'appareil respiratoire des contractions violentes dont résulte l'éternement. Ce phénomène est un mouvement involontaire et automatique analogue aux mouvements réflexes inconscients, tout en étant dû à une sensation dont nous avons pleine connaissance, et, lorsque l'excitation dont il dépend est intense, la volonté est impuissante pour l'empêcher de se produire ; mais lorsque l'excitation sensoriale est moins forte, on peut souvent, par un acte de la volonté, en empêcher les effets de se produire, et dans ce cas on sent une sorte de lutte s'établir pendant plus ou moins longtemps entre ces puissances contraires.

L'influence restrictive de la volonté sur la production des mouvements automatiques est non moins évidente dans les circonstances suivantes. Lorsque nos doigts, en rencontrant un corps très-chaud ou en étant blessés par un instrument vulnérant, deviennent subitement le siège d'une douleur vive, l'action nerveuse réflexe déterminée par cette sensation provoque la contraction des muscles rétracteurs de tout le membre, et involontairement, automatiquement, nous tirons brusquement à nous la partie lésée ; la volonté n'intervient pas dans cet acte ; mais lorsque, dans une opération chirurgicale, notre esprit a été préparé à subir cette épreuve et que tout mouvement pourrait, en dérangeant le couteau de l'opérateur avoir des conséquences graves, nous parvenons quelquefois, par un effort de la volonté, à contre-balancer les effets de l'action excito-motrice déterminée par la douleur et à rester immobile.

§ 3. — Ces faits et beaucoup d'autres dont la signification est analogue, mais dont il ne me semble pas nécessaire de parler ici, prouvent que la force excito-nerveuse dont dépendent les mouvements volontaires est distincte de la force sensitive dont l'action sur les organes excito-moteurs déter-

Organes  
de  
la volition.

mine, comme les actions nerveuses réflexes, la production de mouvements automatiques (1), et pour faire un nouveau pas dans l'étude de ces phénomènes, nous chercherons maintenant quelles sont les parties du système nerveux qui effectuent le travail vital dont résulte le développement de l'une et l'autre de ces puissances.

Dans ce but il est nécessaire de pouvoir distinguer nettement entre eux les mouvements volontaires et les mouvements automatiques. Cela est en général facile lorsqu'il s'agit des mouvements exécutés par l'Homme (2) ou par d'autres Êtres dont les facultés ressemblent beaucoup aux nôtres; mais lorsque nous cherchons à classer de la sorte les phénomènes de cet ordre que nous offrent les Animaux inférieurs, nous rencontrons souvent des difficultés très-considérables et parfois même la question

(1) La pathologie nous fournit beaucoup de faits de cet ordre.

Ainsi, pour montrer que la force excito-motrice réflexe et la force volitionnelle se manifestant comme puissance motrice sont bien indépendantes l'une de l'autre, je citerai un cas remarquable observé par Romberg. Un malade atteint d'une paralysie complète de la langue exécutait des mouvements de déglutition, lorsque des aliments étaient introduits jusque dans l'arrière-bouche, et sous l'influence de l'action nerveuse réflexe déterminée de la sorte, la langue exécutait les mouvements nécessaires à l'accomplissement de cet acte, quoiqu'elle fût incapable de faire le moindre mouvement volontaire (a).

(2) Quelquefois cette distinction est très-difficile à établir, même chez l'Homme. En effet, il paraît y avoir un passage graduel, une multitude d'intermédiaires entre les mouvements qui sont évidemment gouvernés par la volonté et ceux qui s'accomplissent sans l'intervention de cette force; dans certains cas, celle-ci semble agir sans que nous en ayons conscience. Des observations faites sur les personnes qui font usage de la baguette divinatoire ou qui, de bonne foi, s'occupent de la mise en action des tables tournantes nous en fournissent la preuve. Dans ces cas, l'opérateur exécute, sans le savoir, les mouvements propres à produire l'effet qu'il s'imagine être dû à quelque puissance mystérieuse (b).

(a) Romberg, *Lehrbuch der Nervenkrankheiten*, 1846, t. I, p. 658.

(b) Chevreul, *Examen d'écrits concernant la baguette divinatoire, le pendule dit explorateur et les tables tournantes avec l'explication d'un grand nombre de faits exposés dans ces écrits* (*Journal des savants*, 1833).

peut paraître indécise. Il est donc utile d'en commencer l'étude là où il ne saurait y avoir d'incertitude, c'est-à-dire chez l'Homme quand cela est possible et, à défaut de ce sujet d'observation, chez les Animaux qui en sont les plus voisins, savoir les autres Mammifères et les Oiseaux. D'après tout ce que nous savons déjà des tendances générales de la nature, c'est là aussi que nous devons nous attendre à trouver la division du travail nerveux portée au plus haut degré et la localisation des fonctions correspondantes la plus prononcée. Pour le moment je laisserai donc de côté non-seulement les Invertébrés, mais aussi les Vertébrés inférieurs, où la concentration des diverses forces nerveuses dans des parties distinctes du système nerveux est loin d'être aussi complète que dans l'espèce humaine.

§ 4. — Des observations pathologiques et des expériences analogues à celles dont nous avons déjà fait usage en étudiant le rôle des diverses parties du système nerveux dans l'accomplissement des fonctions sensorielles prouvent que, chez les Êtres animés les plus parfaits de tous, la force nerveuse spéciale qui détermine la production des mouvements volontaires n'émane ni de la moelle épinière, ni de la moelle allongée, ni du cervelet, ni des tubercules quadrijumeaux, mais est développée dans le cerveau proprement dit ou dans les parties de l'encéphale qui sont en connexion directe avec cet organe.

Effectivement, lorsque sur un Mammifère on divise transversalement la moelle épinière entre la région dorsale et la région lombaire, on détermine aussitôt, par le fait seul de cette vivisection, la cessation de tout mouvement volontaire dans les membres postérieurs, en même temps que l'on y abolit la sensibilité. Tous les muscles dont les nerfs naissent de la moelle épinière au-dessous du point où se trouve la solution de continuité sont frappés de paralysie, tandis

Chez  
les  
Vertébrés  
supérieurs  
la source  
de la  
volition  
est dans  
le cerveau.

que les muscles de la partie antérieure du corps dont les nerfs naissent du tronçon de la moelle épinière resté en connexion avec le cerveau continuent à obéir aux incitations de la volonté. Les mêmes effets, en tout ce qu'ils offrent d'essentiel, sont une conséquence de la division de la moelle épinière chez les Oiseaux aussi bien que chez le Lapin ou le Chien, et maints cas de blessures ou de lésion pathologique de la moelle épinière ont fourni aux médecins l'occasion de constater que sous ce rapport l'Homme ne diffère pas des Animaux dont je viens de parler. La cessation de tout mouvement volontaire, ainsi que la perte de la sensibilité dans les parties situées au-dessous du point où la moelle épinière a subi une lésion grave, n'avait pas échappé à l'attention d'Hippocrate, qui vivait plus de quatre siècles avant la naissance de Jésus-Christ (1), et Galien ne se borna pas à multiplier les exemples de paralysie produite par des lésions de ce genre ; il démontra expérimentalement sur des Animaux les effets produits par la section transversale de la moelle épinière (2).

Effets  
de  
la section  
de  
la moelle  
épineière.

§ 5. — Dans les temps modernes, des constatations analogues ont été faites par un grand nombre de physiologistes, mais les expériences pratiquées de nos jours par Flourens méritent particulièrement de fixer ici notre attention, à raison de la méthode avec laquelle cet auteur les a exécutées et présentées.

(1) Hippocrate n'est pas le seul médecin de l'antiquité qui, avant le temps de Galien, ait parlé des paralysies déterminées dans les parties situées au-dessous du point affecté par les lésions graves de la moelle épinière.

Il est également question de ces accidents dans les écrits d'Aretée et de Celse (a).

(2) Galien donne à ce sujet des détails sur lesquels j'aurai à revenir bientôt (b).

(a) Hippocrate, *De prædict.*, édit. de Foës, p. 100.

— Aretée, *De auctorum et diuturnorum morborum causis et signis*, lib. I.

— Celsius, *De medicina*, lib. V, cap. vi.

(b) Galien, *De locis affectis*, lib. V, cap. vii. — *De anatomicis administrationibus*, lib. VIII, cap. vi, viii et ix, édit. de Kühn, t. II, p. 681 et suiv.

Ayant mis à découvert une portion considérable de la moelle épinière, vers la partie postérieure de la région dorsale chez un jeune Chat, Flourens excita par des piqûres et des pressions cette partie du système nerveux. A chacune de ces excitations, l'Animal poussa des hurlements et éprouva des convulsions qui ébranlaient tout son corps. L'expérimentateur divisa alors par une section transversale la portion de la moelle dénudée, et il vit que l'irritation du tronc antérieur continuait à déterminer des sensations et des contractions musculaires violentes ; tandis que les excitations analogues pratiquées sur le tronçon postérieur ne provoquaient plus que des contractions dans les membres postérieurs. Sur un autre animal, un jeune Cochon d'Inde qu'il avait rendu très-familier, Flourens divisa de la même manière la moelle épinière vers le bas de la région dorsale, et après que l'animal se fut remis des douleurs et du trouble de l'opération, on lui offrit à manger : il mangea et, pendant qu'il était occupé de la sorte, on stimula mécaniquement le tronçon postérieur de la moelle épinière ; à chaque excitation, les muscles des jambes, des cuisses, du bassin, en un mot, les muscles de toutes les parties dont les nerfs proviennent de ce tronçon, éprouvaient des contractions vives et répétées, mais l'Animal ne ressentait rien ; il continua à manger tranquillement. Au contraire, lorsqu'on piqua le tronçon antérieur, il poussa des cris, des cris pitoyables, et fit des efforts pour fuir. Dans d'autres expériences, la section transversale de la moelle épinière fut pratiquée successivement dans des points de plus en plus rapprochés du cerveau et toujours les résultats furent les mêmes : les parties dont les nerfs naissent du tronçon ainsi détaché de l'encéphale restaient indifférentes aux incitations de la volonté, tandis que les muscles dont les nerfs avaient leur origine au-dessus de la section continuaient à se contracter de la manière

Effets  
de  
l'ablation  
du  
cerveau.

ordinaire. En atteignant ainsi un certain point de la moelle allongée, on paralysa tous les muscles du tronc, et cette suspension des mouvements inspireurs aurait été une cause de mort subite, si l'expérimentateur n'avait eu le soin de maintenir artificiellement le renouvellement de l'air dans les poumons. Cependant, dans ces circonstances, des mouvements spontanés se manifestaient encore dans la région faciale dont les nerfs moteurs avaient leurs racines dans le tronçon antérieur de l'axe cérébro-spinal. Enfin dans d'autres expériences, pratiquées principalement sur des Oiseaux, Flourens, laissant intactes la moelle épinière et la moelle allongée, attaqua l'axe cérébro-spinal d'avant en arrière, et enleva par tranches successives les lobes cérébraux, les lobes optiques, le cervelet et quelques autres parties de l'encéphale; il constata, comme l'avaient fait avant lui d'autres physiologistes, que les blessures du cerveau ne causent ni douleur ni convulsions, et il vit que l'Animal mutilé de la sorte restait apte à exécuter divers mouvements automatiques, mais semblait avoir perdu la faculté de vouloir.

Les expériences que ce physiologiste pratiqua sur divers Oiseaux excitèrent un vif et légitime intérêt (1).

Sur un Pigeon vivant, Flourens enleva à la fois les deux lobes cérébraux: à la suite de l'opération, l'Oiseau ne montra que peu de faiblesse, il survécut longtemps et se tenait très-bien debout; il volait quand on le jetait en l'air, il marchait quand on le poussait, mais il ne se mouvait jamais spontanément, affectait presque toujours les allures d'un Animal dormant ou assoupi; quand on l'excitait durant

(1) Elles furent communiquées à l'Académie des sciences en 1822 (a).

(a) Flourens, *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux des Animaux vertébrés*, 1824.

cette espèce de léthargie, il affectait encore les allures d'un Animal qui se réveille. Mais quand on l'abandonnait ensuite à lui seul, il restait calme et comme absorbé; dans aucun cas, ajoute Flourens, il ne donnait signe de volonté.

L'ablation complète du cerveau pratiquée sur une Poule donna les mêmes résultats. A l'aide de soins journaliers, l'Oiseau fut maintenu en vie pendant plus de dix mois; il n'avalait pas les aliments qu'on lui mettait dans le bec, et pour le nourrir il fallait le gaver; il se tenait d'aplomb sur ses jambes, et faisait quelques pas lorsqu'on le pinçait ou qu'on le poussait, mais il ne faisait de lui-même que rarement des mouvements, et semblait toujours dormir d'un sommeil profond. Lorsqu'on la couchait sur le ventre, cette Poule restait couchée dans la même position; lorsqu'en s'avancant elle rencontrait un obstacle, elle ne faisait rien pour l'éviter, elle ne voyait ni n'entendait, et elle ne donnait aucun signe d'intelligence; les mouvements qu'elle faisait de loin en loin avaient toujours le caractère de mouvements réflexes et non de mouvements volontaires.

Les Mammifères supportent moins bien cette opération grave; cependant Flourens parvint à conserver en vie, pendant quelque temps, des Souris, des Rats, des Chats et d'autres Animaux de la même classe dont il avait enlevé les deux hémisphères cérébraux, et il constata chez tous des effets analogues à ceux qu'il avait observés chez les Oiseaux: chez tous, l'ablation de cette partie de l'encéphale lui parut avoir détruit la faculté de vouloir.

Il y a donc, sous ce rapport, de grandes différences entre les propriétés physiologiques du cerveau et celles de la moelle épinière, et à ce sujet je rappellerai que ni les lobes cérébraux, ni le cervelet, ne sont excitables à la manière de la moelle épinière et des nerfs. On peut les piquer, les couper,

les brûler, sans qu'il en résulte ni douleur ni incitation de mouvements musculaires (1).

Faits  
analogues  
constatés  
chez  
l'Homme.

§ 6. — L'opinion de Flourens, relativement aux propriétés physiologiques du cerveau proprement dit chez les Oiseaux et chez les divers Mammifères soumis à ses expériences, s'accorde avec les résultats fournis par les observations dont l'Homme a été l'objet. Nous sentons tous que c'est avec la tête, et non avec le tronc ou les membres que nous pensons et que sans pensée il ne saurait y avoir volonté. Chacun sait aussi qu'une commotion violente du cerveau produite par un coup, ou par une chute, détermine non-seulement un état d'insensibilité générale, mais entraîne la cessation temporaire ou permanente de tout mouvement volontaire. La médecine nous apprend également que la compression du cerveau par un épanchement sanguin, ou par d'autres accidents du même ordre, est souvent une cause d'apoplexie, et que les malades atteints de la sorte, tout en continuant à respirer, à faire des mouvements de déglutition et à exécuter automatiquement quelques autres actes analogues, sont privés de tout mouvement volontaire en même temps qu'ils sont privés de la faculté de sentir et de la faculté de penser; ils sont plongés dans un état d'assoupissement qui ressemble à un sommeil des plus profonds. Ils peuvent rester dans cet état pendant plusieurs jours, et si les facultés intellectuelles se rétablissent, il arrive souvent que la lésion du cerveau entraîne la perte permanente du mouvement volontaire, sinon dans tout le corps, au moins dans certaines parties de l'organisme. Cependant, chez ces

(1) Dans une leçon précédente, j'ai insisté sur l'insensibilité de ces diverses parties de l'encéphale (a), mais nous verrons bientôt qu'elles ne sont pas indifférentes à tous les stimulants physiques, et qu'elles peuvent être mises en action par l'électricité.

(a) Voy. t. XI, p. 390.



paralytiques, la motricité n'est éteinte ni dans les nerfs, ni dans la moelle épinière; elle peut être mise en jeu par divers stimulants, mais la volonté est impuissante à la mettre en action.

Ces faits et beaucoup d'autres phénomènes, dont l'énumération serait superflue ici, prouvent que chez l'Homme, ainsi que chez les autres Animaux les plus élevés en organisation, la faculté de vouloir est localisée dans le cerveau (1), et que les incitations motrices développées dans l'encéphale par la volition sont transmises aux muscles de l'appareil locomoteur par l'intermédiaire de la moelle épinière d'abord, puis des nerfs rachidiens ou des nerfs analogues, dont le point de départ est dans la moelle allongée.

§ 7 — Flourens tira les mêmes conclusions de diverses expériences qu'il avait faites sur les Batraciens (2), et, à son

La localisation de la volition est moins complète chez les Batraciens.

(1) Je n'étends pas ces conclusions avec le même degré de confiance à tous les Mammifères, car il peut y avoir à cet égard de l'incertitude en ce qui concerne quelques-uns des Mammifères les moins élevés, le Rat par exemple.

(2) Plusieurs physiologistes éminents ont toujours considéré les expériences de Flourens comme ne légitimant pas les conclusions absolues que cet auteur en avait tirées.

Suivant Flourens, l'ablation des deux hémisphères cérébraux abolirait sans retour tous les mouvements dus à une volonté expresse, à la volonté même de l'animal, et chez tous les Vertébrés, les Batraciens

aussi bien que les Oiseaux, cette partie de l'encéphale serait le siège exclusif de la volition et de la sensation; les lobes cérébraux retranchés, ajoute cet auteur, il n'y a plus vestige de volonté (a).

Dès 1827, M. Bouillaud combattit ces conclusions absolues et soutint que les Animaux privés de leurs lobes cérébraux peuvent même exécuter divers mouvements spontanés et volontaires (b).

Vers la même époque, Gerdy professait que, par suite de l'ablation des hémisphères cérébraux, toute manifestation de perception et de volonté n'est pas abolie et que les Animaux ainsi mutilés sont plongés

(a) Flourens, *Op. cit.*, p. 33 et 34.

(b) Bouillaud, *Recherch. expériment. sur les fonctions du cerveau (lobes cérébraux) en général et sur celles de sa portion antérieure en particulier* (*Journ. de physiologie de Magendie*, 1830, t. X, p. 36;—*Bullet. de l'Acad. de méd.*, 1840, t. V, p. 247).

exemple, la plupart des physiologistes ont cru pouvoir considérer comme une loi générale la localisation complète de toute faculté volitionnelle dans les lobes cérébraux des Vertébrés, ou dans les ganglions céphaliques qui y correspondraient chez les Invertébrés. Mais cette hypothèse, fondée sur l'analogie plutôt que sur des résultats fournis par l'observation directe, est en désaccord avec ce que nous savons déjà des tendances de la Nature à perfectionner progressivement les organismes au moyen de la division croissante du travail vital et elle me paraît incompatible avec beaucoup de faits dont il est nécessaire de tenir grand compte.

Distinction  
entre les  
mouvements  
volontaires  
et les  
mouvements  
automatiques.

Pour discuter cette question, il faut, ainsi que je l'ai déjà dit, examiner plus attentivement que nous ne l'avons fait jusqu'à présent les caractères distinctifs des mouvements volontaires comparés aux mouvements automatiques réflexes.

Il suffit d'un instant de réflexion pour reconnaître que, dans une foule de circonstances, des mouvements identiques peuvent être produits volontairement ou automatiquement, et même d'une manière tantôt inconsciente, tantôt consciente. Les mouvements qui présentent ce double caractère peuvent être des mouvements complexes, combinés et appropriés à l'obtention d'un résultat éloigné, aussi bien que des mouvements sans objet déterminé. L'intervention ni de l'intelligence ni même de la volonté n'est nécessaire à l'ac-

seulement dans une sorte de somnolence qui rend leur volonté paresseuse (a).

L'influence exercée par les idées de Flourens sur les opinions régnantes en physiologie vers le milieu du siècle actuel, et même au moment présent, a contribué beaucoup au

maintien de cette proposition relative à la localisation complète de la volition dans le cerveau proprement dit (b); mais plusieurs expérimentateurs récents ne l'admettent pas ou ne l'admettent qu'avec beaucoup de restrictions, par exemple M. Pflüger (c).

(a) Gerdy, *Op. cit.* (*Bulletin de l'Acad. de méd.*, t. V, p. 247).

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du syst. nerveux*, p. 676 et suiv.

(c) Pflüger, *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks*, 1853.

complissement de ces actes. Par conséquent, du fait de cet accomplissement, l'observateur ne peut rien conclure au sujet de l'existence ou de l'absence de la faculté de vouloir. Mais ces mouvements, lorsqu'ils sont produits automatiquement, tout en variant de grandeur ou de fréquence, présentent toujours les mêmes caractères, et lorsqu'ils changent, sans que leur changement soit dû à une cause extérieure appréciable, nous voyons toujours qu'ils sont provoqués d'une manière immédiate ou médiate par un acte volitionnel. Ainsi lorsque, pour l'obtention d'un certain résultat déterminé, nous varions les mouvements effectués dans cette intention, nous savons que ces mouvements sont dépendants de la volonté.

Les mouvements dont dépend la partie mécanique du travail respiratoire par exemple peuvent être volontaires ou automatiques, mais dans ce dernier cas ils se ressemblent toujours, tandis que, provoqués par la volonté, ils peuvent varier beaucoup, comme cela se voit lors de l'emploi de ces mêmes mouvements pour la production des sons et pour les modulations de la voix. Pour les mouvements de cet ordre, la spontanéité de l'acte n'implique pas que celui-ci est dû à la volonté et que sa réalisation suppose l'existence de cette puissance intérieure, car, dans les cas d'asphyxie chez les Mammifères nouveau-nés, on voit les efforts d'inspiration se succéder à des intervalles inégaux et sans provocation de source étrangère, pendant longtemps après que la volonté paraît être complètement suspendue ou anéantie ; mais sans l'intervention de cette force nous ne voyons jamais ces phénomènes mécaniques varier de caractère. C'est donc la variabilité et surtout la variation intentionnelle de ces actes qui dénote leur nature volontaire et, par conséquent aussi, c'est cette variabilité adaptative qui constitue le principal criterium dont le physiologiste doit faire usage pour se pro-

noncer sur le caractère automatique ou volitionnel des mouvements exécutés par les êtres animés qui sont incapables de lui rendre compte de ce qui se passe en eux (1).

Nous pouvons donc en ce moment apprécier, mieux que nous n'aurions pu le faire au commencement de ces études sur les fonctions nerveuses, la signification des faits constatés par divers expérimentateurs dans leurs recherches sur le siège de la volonté chez les Animaux inférieurs ou, en d'autres mots, sur la détermination des organes à l'aide desquels cette faculté s'exerce chez les Êtres animés qui diffèrent beaucoup de nous.

Je ne crois pas utile d'examiner si, dans la classe des Oiseaux, la faculté de vouloir est complètement abolie par la destruction des hémisphères cérébraux, car les indices dont on peut arguer pour combattre cette conclusion ou pour la soutenir sont si obscures et de si faible importance, qu'il me paraît difficile d'acquérir à ce sujet une conviction complète (2). La signification des mouvements observés chez

(1) M. Goltz divise les mouvements réflexes en deux catégories : les mouvements réflexes simples qui offrent toujours le même caractère, et les mouvements qu'il appelle *responsifs*, parce que leur caractère varie suivant les circonstances dans lesquelles ils ont lieu et parce qu'ils sont appropriés à l'obtention d'un certain résultat, de façon à être comparable aux mouvements intentionnels déterminés par la volonté, tout en se distinguant des mouvements volontaires, qui, au lieu d'être provoqués par un stimulant centripète, ont lieu sans l'intervention d'aucune action extérieure appréciable (a). Mais cette dernière

distinction suppose la connaissance de faits que l'observateur est souvent dans l'impossibilité de constater.

M. Wundt pense aussi que l'intervention de la volonté est nécessaire pour la production de tout mouvement fait avec choix et offrant par conséquent le caractère d'un acte intentionnel (b).

(2) Ainsi on a objecté avec raison, aux conclusions absolues de Flourens relativement à la localisation de la puissance volitionnelle dans le cerveau chez les Oiseaux, divers faits enregistrés par cet expérimentateur, mais dont il n'a tenu aucun compte. En effet, une Poule dont le cerveau

(a) Goltz, *Beiträge zur Lehre von den Functionen der nerven Centren der Frosches*, 1869, p. 91.

(b) Wundt, *Grundzug der physiologisch. Psycholog.*, 1874, t. II, p. 828.

des Reptiles privés de leur cerveau est également discutable. Mais en ce qui concerne les Batraciens, il ne peut y avoir, ce me semble, aucune incertitude (1). Effectivement, chez des Grenouilles dont le cerveau a été détruit et même dont la décapitation a été complète, on peut observer des mouvements qui présentent tous les caractères de mouvements volontaires; et les arguments qui ont été employés par divers auteurs, pour leur attribuer un caractère purement automatique, me paraissent sans valeur.

a été détruit est ordinairement immobile et indifférente à tout ce qui se passe autour d'elle; mais lorsque le membre sur lequel elle se tient juchée comme dans l'attitude du sommeil se fatigue, on la voit parfois changer de patte, se secouer, puis placer sa tête sous son aile, sans qu'aucune cause extérieure paraisse avoir provoqué ces mouvements (a).

Il est vrai que des actes de ce genre différent peu de ceux provoqués par des actions nerveuses réflexes et que si la volonté en est la cause déterminante, le rôle de cette force y est obscur et minime; mais si l'hypothèse de l'aptitude exclusive des lobes cérébraux à développer la force volitionnelle n'était généralement adoptée, on aurait probablement attribué à ces phénomènes plus de valeur que n'y attachent la plupart des hommes les plus compétens dans les questions de cet ordre (b).

(1) Les premières expériences faites sur les effets de la décapitation des

Tritons ou Salamandres aquatiques ne furent pas pratiquées avec assez de soin pour pouvoir donner la solution de la question agitée ici. Ainsi, tantôt l'opération n'avait pas été faite de façon à rendre certaine la destruction de la totalité de cet organe, et d'autres fois les allures de l'Animal mutilé n'avaient pas été observés avec le degré de précision nécessaire pour décider si les mouvements étaient volontaires ou réflexes.

Je rappellerai cependant que dans les premières années du siècle actuel, Duméril signala la conservation de la faculté locomotive pendant plusieurs mois chez un Triton décapité accidentellement (c); je lui ai entendu faire mention de ce fait dans ses leçons publiques sur l'Erpétologie vers 1818, et l'exactitude de ses observations à ce sujet révoquée d'abord en doute par Magendie, a été confirmée en premier lieu par Desmoulins, puis par plusieurs autres expérimentateurs (d).

(a) Gerdy, *op. cit.* (*Bulletin de l'Acad. de méd.*, 1840, t.V, p. 247).

— Flourens, *op. cit.*

(b) Vulpian, *op. cit.*, p. 679.

(c) Duméril et Bibron, *Erpétologie générale*, 1834, t. I, p. 209.

(d) Desmoulins et Magendie, *Anatomie du système nerveux*, t. II, p. 606.

— Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 530.

Voici une série de faits qui, à mon avis, sont probants : Une Grenouille décapitée, ou dont les deux lobes cérébraux ont été détruits, reste généralement immobile lorsqu'elle est placée sur un plan solide (la table de l'expérimentateur par exemple), et elle se comporte comme un Animal incapable d'exécuter des mouvements. Jusqu'alors la destruction du cerveau semble donc avoir déterminé, comme chez les Mammifères, la perte de la volition (1). Mais si on place dans l'eau la Grenouille ainsi mutilée, elle se met aussitôt à nager avec la régularité et l'agilité ordinaires. Le pouvoir nerveux qui met ainsi en jeu l'appareil locomoteur de la Grenouille décapitée existe donc après l'ablation du cerveau, et par conséquent ne saurait être dû au fonctionnement de cet organe ; mais ce pouvoir, est-ce la volonté ou seulement la force nerveuse réflexe développée par l'impression sensitive que le contact de l'eau détermine sur la peau de l'Animal (2) ? Les partisans de l'hypothèse

(1) M. Goltz a remarqué qu'une Grenouille dont l'axe cérébro-spinal a été divisé en arrière de la moelle allongée ne fait aucun effort pour se remettre sur le ventre lorsqu'elle repose sur le dos, et que dans le cas où, étant placée de la sorte, elle reprend sa position normale et fait des mouvements sans y être provoquée, cela dépend de ce que la totalité du cerveau n'a pas été détruite. Il ajoute que si l'Animal reste inactif et ne mange pas, mais reprend son équilibre lorsqu'il est placé sur un plan incliné de façon à tomber s'il ne faisait aucun effort, on en peut conclure que les lobes optiques sont intacts. Le même au-

teur ajoute que si la Grenouille s'élance immédiatement hors d'un bain d'eau salée concentrée, son cervelet est resté intact ; si au contraire elle y reste tranquille, c'est que la section de l'axe cérébro-spinal a été faite derrière cet organe. Enfin, M. Goltz dit que si la Grenouille embrasse le doigt qui lui est présenté, les lobes cérébraux ont été détruits en totalité (a).

(2) Quelques auteurs, en cherchant à prouver que les mouvements de ce genre ne sont pas volontaires et dépendent seulement d'actions réflexes inconscientes, commettent parfois la faute de raisonnement que les logiciens appellent une pétition de

(a) Goltz, *Beiträge zur Lehre von den Functionen der nerven Centren der Frosches*, 1869, p. 92.

d'une localisation complète, absolue, de la perceptivité et de la volition dans les lobes cérébraux, chez tous les Vertébrés, adoptent cette dernière explication, mais elle ne me paraît pas satisfaisante. Et d'abord la Grenouille privée de son cerveau ne reste pas toujours immobile lorsqu'elle est hors de l'eau ; si, au lieu de la poser sur le ventre comme d'ordinaire, on la place sur le dos, elle fait des efforts pour se retourner et elle se remet sur le ventre, en s'appuyant sur ses pattes antérieures, en ramassant ses membres postérieurs et en tenant la tête élevée, comme si elle était dans son état normal ; puis elle rentre complètement en repos (1).

Ces mouvements semblent indiquer que l'Animal n'est complètement privé ni de volonté, ni de la faculté d'accomplir des mouvements objectifs, des mouvements intentionnels ; mais on peut les expliquer en invoquant l'intervention d'actions nerveuses réflexes analogues à celles dont dépendent les mouvements uniquement automatiques de la déglutition, et déterminés par l'excitation sensitive de la peau du dos. Quant au caractère automatique des mouve-

principe, car ils donnent comme preuve de la vérité de leurs déductions la chose qu'ils cherchent à prouver. Ainsi je lis dans un de nos meilleurs ouvrages sur la physiologie du système nerveux, que certains mouvements exécutés par des Animaux décapités ne sauraient être des mouvements volontaires, parce que la volonté fait partie des fonctions cérébrales (a). Mais c'est précisément de cette dernière assertion dont il s'agit de donner la preuve, et cette preuve ne repose que sur l'absence

de toute manifestation de la faculté de vouloir chez l'Animal privé de ses lobes cérébraux. Par conséquent l'argument est sans valeur.

(1) Les allures des Grenouilles décapitées où privées seulement de la totalité des deux lobes cérébraux par voie d'extirpation ont été étudiées avec beaucoup de soin par M. Onimus, dont je mettrai souvent les observations à profit ici, sans adopter toutes les conclusions qu'il en tire (b).

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 419.

(b) Onimus, *Recherches expérimentales sur les mouvements consécutifs à l'ablation du cerveau, et sur les mouvements de rotation* (*Journ. d'anat. et de physiol.* de Robin, 1871, t. VII, p. 633).

ments natatoires exécutés dans l'eau par l'Animal privé de ses deux lobes cérébraux, il semble au premier abord être rendu manifeste par le fait suivant : la Grenouille décapitée nage devant elle en ligne droite, comme si elle était poussée par une force irrésistible : à moins de rencontrer un obstacle insurmontable, elle ne s'arrête pas avant que la fatigue ne l'y oblige, et lorsqu'elle peut reprendre son mouvement, elle se meut encore une fois de la même manière : elle semble donc n'agir qu'automatiquement ; mais vient-elle à heurter l'extrémité de son museau contre la paroi verticale du vase dans lequel elle nage, la scène change : si le bord n'est pas trop loin de la surface de l'eau pour qu'elle puisse y atteindre, elle y grimpe ; mais si l'obstacle est infranchissable, elle s'arrête aussitôt, et une fois arrêtée de la sorte elle ne continue pas à mouvoir ses pattes comme elle le faisait lorsque les coups de rame donnés ainsi pouvaient la faire avancer, et comme elle semblerait devoir continuer à les mouvoir si l'action stimulante de l'eau sur la surface générale de son corps était la cause déterminante de ses manœuvres ; elle reste immobile comme si, ayant reconnu l'inefficacité de ses efforts, elle ne voulait plus exécuter un travail devenu inutile. Il me paraît donc que ses allures dans ces conditions, au lieu de nous fournir des preuves de la localisation complète de la perception sensorielle et de la volition dans les lobes cérébraux, parlent plutôt en faveur de la conservation de ces facultés après l'ablation de ces parties de l'encéphale, et indiquent seulement une grande diminution de puissance dans ces agents nerveux (1).

D'autres faits du même ordre me portent à partager l'opinion de plusieurs expérimentateurs qui, tout en recon-

(1) Pour plus de détails à ce sujet, M. Onimus (*Journ. de Robin*, 1871, je renverrai au travail précité de t. VII, p. 633).



naissant aux lobes cérébraux une importance majeure comme organes de perception et comme producteurs de la force nerveuse dont dépendent les mouvements volontaires, attribuent à la moelle allongée et même à la moelle épinière des Batraciens les mêmes propriétés physiologiques, et qui voient dans certains actes accomplis sous la seule influence des parties post-céphaliques de l'axe cérébro-spinal des indices d'une sorte d'intelligence rudimentaire (1).

Les phénomènes suivants ne me paraissent pas pouvoir être expliqués autrement.

Une impulsion nerveuse instinctive, ou excitation motrice volontaire et objective, mais ne dépendant pas de la raison, porte la plupart des Êtres animés à repousser les corps qui les blessent et à frotter la partie qui est impressionnée d'une manière douloureuse. Ainsi lorsqu'on pince fortement et d'une manière persistante l'un des doigts de la patte postérieure d'une Grenouille en possession de toutes ses facultés, non-seulement les muscles fléchisseurs de tout le membre entrent en action, de façon à retirer à elle le doigt lésé, phénomène qui peut être considéré comme étant complètement automatique et dû seulement à une action nerveuse réflexe, mais bientôt l'autre membre vient en aide au premier, et à cet effet exécute des mouvements qui ne sont pas ceux faits par la patte irritée ; au lieu d'être des mouvements de rétraction, comme cela paraîtrait devoir être si l'action nerveuse réflexe à laquelle on attribue les contractions musculaires de la patte droite, en augmentant d'intensité,

(1) M. Pflüger pense que les différences entre les mouvements volontaires provoqués par l'action du cerveau et les mouvements intentionnels et en apparence volontaires exécutés par une Grenouille décapitée

dépendent de ce que la moelle épinière ne possède pas la faculté de retenir les sensations qu'elle éprouve, ou en d'autres mots n'est pas apte à l'exercice de la mémoire (a).

(a) Pflüger, *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks d. Wirbelthieren*, 1853.

étendait son influence sur la patte du côté gauche ; ce sont des mouvements d'extension, de répulsion, et ces mouvements ont une direction particulière à raison de laquelle ils tendent à repousser de la patte droite le corps qui l'irrite. Les mouvements du membre servant ainsi d'auxiliaire à la patte pincée présentent dans ce cas tous les caractères de mouvements volontaires et objectifs ou intentionnels. Or, les mêmes phénomènes sont le résultat du même genre d'excitation locale chez une Grenouille décapitée ; et comme il n'y a aucune raison pour croire que dans ce dernier cas ils sont produits par une force nerveuse différente de celle qui agit dans le cas précédent, nous en pouvons conclure que, chez cet Animal, la destruction des lobes cérébraux n'abolit pas la faculté volitionnelle (1).

J'ajouterai que les mouvements provoqués de la sorte par l'irritation d'un point déterminé de la peau varient avec la position de ce point.

D'autres expériences analogues, mais encore plus significatives, ont été faites, il y a quelques années, les unes par M. Pflüger, les autres par M. Auerbach, et elles parlent dans le même sens.

Lorsqu'on irrite la peau de la Grenouille décapitée en appliquant une goutte d'acide acétique sur le haut de la cuisse, on voit que l'Animal cherche à se débarrasser de la cause de la douleur ainsi produite, en frottant avec la patte correspondante le point douloureux ; si on répète l'expé-

(1) M. Vulpian, en exposant ces phénomènes dans ses leçons sur la physiologie du système nerveux, les suppose dus à une certaine harmonie préétablie entre les actions réflexes exercées par une même incitation sensitive sur des muscles différents

dans les deux membres (a). Mais cette hypothèse s'accorde mal avec ce que nous avons vu précédemment en étudiant le mode d'extension des influences nerveuses excito-motrices d'une moitié de la moelle épinière à l'autre moitié (b).

(a) Vulpian, *Op. cit.*, p. 416.

(b) Voy. ci-dessus, p. 135 et suivantes.

rience après avoir amputé cette patte, l'Animal fait avec le moignon quelques mouvements analogues ; mais ne pouvant arriver à la partie attaquée par l'acide, il s'agite d'abord d'une manière désordonnée ; mais bientôt on le voit faire usage de la patte restée intacte et frotter avec elle le point douloureux, comme il l'aurait fait avec l'autre patte si elle n'avait été rendue trop courte pour servir à cet usage (1). Or ce changement dans les manœuvres exécutées par l'Animal dépourvu de cerveau ne me semblent pouvoir être déterminé que par un acte de la volonté, et par conséquent j'en conclus que l'exercice de cette faculté n'est pas com-

(1) Cette expérience est due à M. Pflüger, et elle prouve que la Grenouille privée de son cerveau n'a pas perdu la faculté de varier ses mouvements suivant les circonstances, et de choisir ceux qui sont le plus appropriés à l'obtention de l'effet pour la production duquel ces mouvements sont faits (a). La même expérience peut être faite d'une manière plus simple. Au lieu de pratiquer l'amputation du membre dont la cuisse a été excitée par l'application du stimulant, on attend que par l'effet de la fatigue l'Animal décapité ait cessé de faire des efforts pour repousser avec la patte correspondante le corps irritant ; puis, avant que l'état d'épuisement déterminé de la sorte ait cessé, on renouvelle l'application de l'acide, qui ne met plus en mouvement la patte en question, mais provoque la production des mouvements de répulsion effectués par la patte du côté opposé (b).

M. Auerbach procéda d'une manière un peu différente. Ayant amputé l'une des cuisses sur une Grenouille décapitée, il mit une goutte d'acide sur le dos de l'Animal du même côté. La Grenouille chercha à porter sur le point douloureux la patte coupée ; mais ne pouvant y parvenir à raison de la brièveté du moignon, et, en apparence découragée par l'inutilité de ses efforts, elle les cessa bientôt et resta tranquille ; une seconde goutte d'acide fut placée alors sur l'autre moitié de la région dorsale, et aussitôt la Grenouille frotta le point irrité avec le pied du côté correspondant ; puis agissant comme si elle avait reconnu ainsi la possibilité d'atteindre avec ce membre le point excité précédemment de l'autre côté du dos, elle y porta le pied resté intact et se mit à frotter avec cet organe la place à laquelle elle avait renoncé à arriver avec le moignon du membre amputé (c).

(a) Pflüger, *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks*, 1853.

(b) Goltz, *Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren der Frosches*, 1869.

(c) Auerbach, *Ueber Psychische Tätigkeiten des Rückenmarks* (Günsburg med. Zeitschrift, 1856).

plètement subordonné à l'activité fonctionnelle de cette partie de l'encéphale (1).

Comme preuve de la persistance probable de la volonté et même d'un certain travail mental après l'ablation du cerveau chez la Grenouille, je citerai également une expérience très-remarquable sur laquelle M. Ferrier a appelé récemment l'attention des physiologistes.

Lorsqu'on place au fond d'un vase rempli d'eau une Grenouille décapitée, cet Animal monte à la surface du liquide et s'y maintient la tête à l'air. Si la Grenouille est placée dans le même bain sous une cloche renversée et remplie d'eau, elle se conduit de la même manière; mais au lieu de rester tranquille à la partie supérieure du vase, elle ne tarde pas à redescendre et à s'échapper de dessous la cloche pour gagner la surface libre du bain. Dans cette circonstance la Grenouille privée de son cerveau agit comme si, ne trouvant pas à la partie supérieure de la cloche pneumatique l'air dont elle a besoin, elle se déterminait à chercher ailleurs ce fluide, et, dans ce but, plongerait pour trouver une issue sous le bord inférieur de sa prison (2).

(1) M. Ferrier cherche à expliquer d'une autre manière les faits dont il vient d'être question.

(2) M. Ferrier a fait remarquer qu'il y a de la méthode dans ces actes, et il a constaté aussi des indices d'un choix dans les mouvements presque entièrement automatiques exécutés par une Grenouille privée de ses lobes cérébraux, lorsqu'on la détermine à faire des sauts en lui prenant la patte. Si on met cet Animal en face d'une fenêtre bien éclairée et qu'on place entre lui et la lumière un écran opaque, on voit qu'au lieu de se diriger directement

en avant, il sautera de manière à éviter l'obstacle élevé de la sorte. Dans cette circonstance, ajoute M. Ferrier, les allures de la Grenouille sont les mêmes, qu'elle soit en possession de ses lobes cérébraux ou qu'elle en soit privée. Néanmoins cet auteur cherche à expliquer les phénomènes dont j'ai parlé précédemment par une action nerveuse réflexe due à l'excitation produite par le contact de l'eau sur la surface de la peau, variant suivant les circonstances et dénotant une certaine option (a). Or je ne concevrais pas que ces mouvements purement auto-

(a) Ferrier, *The fonctions of the Brain*, 1876, p. 35 et 41.

Certaines différences dans les effets stimulants de la chaleur sur les fonctions excito-motrices chez les Grenouilles décapitées, ou observées dans leur état normal, ont été constatées expérimentalement (1), mais elles ne jettent que peu de lumière sur les questions dont nous nous occupons ici, et elles peuvent être attribuées à la diminution de la sensibilité générale résultant de l'ablation du cerveau.

§ 8. — Chez les Poissons, l'ablation complète des lobes cérébraux n'empêche pas davantage l'accomplissement des mouvements de locomotion (2). Les Animaux sur lesquels cette opération a été pratiquée continuent à nager avec vigueur et avec une régularité complète; leurs mouvements présentent tous les caractères de la spontanéité, et M. Vulpian,

Effets  
de  
l'ablation  
du cerveau  
chez les  
Poissons.

matiques pussent suffire à la production de ces résultats variables.

(1) M. Goltz, examina comparativement l'action d'un bain chaud sur deux Grenouilles dont l'une était intacte, si ce n'est que les yeux avaient été mis hors de service pour empêcher les complications dues à des sensations visuelles, et l'autre avait été décapitée. La température du bain fut élevée graduellement jusqu'à 25 degrés sans produire aucun effet appréciable sur l'une ou l'autre Grenouille; mais lorsqu'on le chauffa davantage, l'Animal non décapité commença à donner des signes d'inquiétude, et à mesure que la température s'éleva, il fit des efforts de plus en plus violents pour s'échapper, jusqu'à ce qu'il eut atteint 42 degrés, et alors il tomba dans un état de rigidité tétanique. La Grenouille décapitée, au contraire, resta tranquille, jusqu'au moment

où la température du bain eut atteint 50 degrés, et alors elle mourut dans un état de rigidité musculaire; mais jusqu'à ce moment elle continua à donner des signes d'excitabilité réflexe, lorsqu'on lui appliquait de l'acide acétique sur la peau.

(2) Cela ressort nettement de plusieurs expériences faites par Flourens, et je ne conçois pas comment, en présence des faits qu'il signale, cet auteur ait persisté à généraliser les résultats qu'il avait déduits de ses recherches sur les Oiseaux (b); et je dois ajouter que déjà, en 1825, Magendie et Desmoulins avaient constaté que, chez les Batraciens et les Poissons, l'ablation des lobes cérébraux n'entraîne pas la perte des mouvements spontanés; les Carpes et les Grenouilles, disent ces auteurs, nagent aussi agilement après l'opération qu'auparavant (c).

(a) Goltz, *Op. cit.*

(b) Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 1824, p. 292.

(c) Magendie et Desmoulins, *Anat. du système nerveux*, t. II, p. 626.

qui a fait beaucoup d'expériences de ce genre, assure qu'il est difficile de distinguer leurs allures de celles d'un Poisson dont le système nerveux est intact (1).

Conclusions § 9. — D'après cet ensemble de faits, il me paraît impossible d'admettre que chez les Vertébrés inférieurs toute manifestation de la volonté considérée comme force déterminante des mouvements musculaires soit dépendante de l'activité fonctionnelle du cerveau. La part de cette force stimulante qui est attribuable à cette portion du système nerveux est très-considérable, et semble devenir de plus en plus prédominante lorsqu'on passe de la classe des Poissons ou de la classe des Batraciens à celle des Reptiles, puis à la classe des Oiseaux et enfin à la classe des Mammifères ; mais même dans ce groupe naturel la division du travail physiologique entre les organes cérébraux et les organes rachidiens ne me paraît pas être toujours aussi complète que chez l'Homme, et sous ce rapport il semble y avoir des différences dépendantes de l'âge de l'individu aussi bien que du rang occupé par l'espèce (2).

(1) M. Vulpian insiste particulièrement sur la spontanéité apparente des mouvements natatoires chez les Poissons dont le cerveau proprement dit a été extirpé en totalité ; cependant cet auteur persiste à considérer ces mouvements comme étant dus à des actions nerveuses réflexes (*a*), et, pour motiver son opinion, il fait remarquer qu'il y a dans les allures des Poissons privés de cerveau certaines particularités indicatives d'un caractère automatique dans leurs mouvements natatoires. Ainsi une Carpe mutilée de la sorte nage ordinairement en ligne droite, au lieu de se

diriger de côté et d'autre comme le ferait un Poisson intact, et elle ne s'arrête qu'en présence d'un obstacle (*b*) ; mais ces différences ne me semblent pas assez grandes pour nous autoriser à dire que dans un cas il y a des mouvements volontaires, et que dans l'autre cas il y a des mouvements réflexes seulement. Des distinctions établies sur des bases si faibles me paraissent être arbitraires.

(2) Longet a depuis longtemps fait remarquer que chez les Vertébrés supérieurs les effets produits par l'excision des deux hémisphères

(*a*) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 530.

(*b*) Vulpian, *Op. cit.*, p. 683.

Ainsi, parmi les Mammifères chez lesquels les effets résultant de l'ablation du cerveau ont été étudiés, certains Rongeurs paraissent perdre moins par suite de cette opération que ne le font le Chien ou le Chat, et les très-jeunes individus en éprouvent moins de dommage que les individus adultes (1). Les Rats en bas âge sont particulièrement remarquables sous ce rapport; car, après avoir été privés des deux hémisphères cérébraux et même de la protubérance annulaire, ils peuvent, à peu près comme dans l'état normal, s'agiter et crier lorsqu'on leur pince fortement la patte (2).

cérébraux sont d'autant plus grands que le rang auquel l'Animal appartient est plus élevé; ainsi chez un Oiseau la faiblesse de l'appareil locomoteur causée par cette opération est à peine appréciable et de peu de durée; elle est plus marquée chez les Mammifères inférieurs, chez le Lapin par exemple, et elle est notablement plus grande chez le Chien (a). Longet signala aussi des différences du même ordre entre les individus très-jeunes et les individus adultes; mais il ne remarqua aucune variation dans le caractère essentiel des changements produits ainsi dans les facultés de ces divers Vertébrés.

(1) M. Vulpian fait remarquer que l'influence du cerveau proprement dit sur les mouvements volontaires est en apparence d'autant plus grande, que les Animaux sur lesquels on expérimente appartiennent à une classe plus élevée, et à l'appui de cet énoncé, il cite les faits suivants :

« Voici, dit-il, un Chien sur lequel on a détruit en partie un hémisphère cérébral; il y a une paralysie très-incomplète des membres du côté opposé, et l'Animal est très-affaibli. Voici, au contraire, un Pigeon sur lequel un hémisphère est entièrement enlevé : il semble être presque dans son état normal. L'influence de l'opération serait de moins en moins appréciable, au fur et à mesure qu'on passerait des Oiseaux aux Reptiles, des Reptiles aux Batraciens, et de ceux-ci aux Poissons (b). »

(2) Les mêmes phénomènes s'observent lorsqu'au lieu de pratiquer l'extirpation du cerveau, on se borne à couper transversalement l'encéphale en avant du bulbe rachidien; mais l'animal ne crie plus lorsque le bulbe a été profondément blessé. Du reste, en faisant connaître ce fait intéressant, M. Vulpian ajoute que les cris poussés dans ces circonstances n'ont pas le même caractère que les cris arrachés par la douleur,

(a) Longet, *Traité de physiologie*, 1869, t. III, p. 161.

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du syst. nerveux*, p. 677.

Néanmoins la prédominance du cerveau sur toutes les autres parties du système nerveux comme producteur de la force excito-nerveuse volitionnelle est très-marquée, même chez les Vertébrés les plus inférieurs, car la spontanéité de leurs mouvements est toujours beaucoup diminuée lorsque cette partie de l'encéphale cesse de fonctionner (1) En général même, l'inégalité de cette puissance chez l'individu en possession de toutes ses facultés et chez celui où le travail cérébral ne s'accomplit plus est énorme; chez les Mammifères, qui sous ce rapport ressemblent le plus à l'Homme, la part qui reste après la destruction du cerveau proprement dit est presque négligeable; enfin, dans l'espèce humaine, la localisation encéphalique de cette puissance mentale paraît être complète, et tous les phénomènes vitaux attribuables à ce que les psychologues appellent le *moi* disparaissent quand les hémisphères cérébraux sont inactifs.

§ 10. — Si nous passons maintenant à l'examen du rôle accompli par les diverses parties du système nerveux chez les Animaux invertébrés, nous verrons que tantôt la perception des sensations et le pouvoir de provoquer des mouvements semblables à ceux que la volonté détermine chez les Vertébrés supérieurs paraissent être, comme chez ceux-ci, complètement ou presque complètement localisés dans la portion encéphalique du système, tandis que d'autres fois ces facultés semblent pouvoir être exercées

et il incline à croire que la production de ces sons dépend seulement d'une action nerveuse réflexe exercée sur le larynx (a).

(1) C'est à la prépondérance du cerveau comme agent producteur de la puissance nerveuse dont dépend la perception des impres-

sions sensibles ou sensibilité proprement dite, et non à un arrêt complet de cette production, lors de la destruction de cette partie de l'encéphale, que l'on doit, ce me semble, attribuer l'état d'assoupissement plus ou moins profond qui résulte de cette mutilation.

(a) Vulpian, *Op. cit.*, p. 510.



également par d'autres foyers d'innervation, et que parfois même les divers ganglions dont se compose l'appareil nerveux central d'un Animal ne présentent sous le rapport fonctionnel aucune différence essentielle.

Chez les Mollusques les plus élevés en organisation, non-seulement l'existence d'une puissance volitionnelle est évidente, ainsi que l'existence d'actions nerveuses excito-nerveuses réflexes, mais le développement de ces forces a lieu dans des parties différentes du système nerveux. Ainsi, chez le Poulpe, le jeu de chacune des ventouses dont les bras sont garnis est provoqué par des impressions sensibles transmises au ganglion correspondant et repercutées, pour ainsi dire, sur les fibres musculaires de l'organe préhenseur, et chacun de ces ganglions peut remplir ses fonctions excito-motrices après avoir été séparé des autres foyers d'innervation (1); tandis que les mouvements généraux de l'Animal ne s'accomplissent que sous l'influence de la force stimulante développée dans les ganglions céphaliques (2).

(1) Les mouvements de succion sont provoqués par des excitations sensibles dans un tronçon de bras séparé de la tête, aussi bien que dans les appendices céphaliques en connexion avec les parties centrales du système nerveux (*a*), et, ainsi que nous l'avons vu précédemment, chaque ventouse est en connexion avec un petit ganglion spécial situé sur la partie adjacente du nerf tentaculaire (*b*).

(2) Tous les pêcheurs de la Méditerranée savent que, pour se débarasser des étreintes vigoureuses du Poulpe, il suffit de plonger la pointe

d'un couteau dans la région frontale de l'Animal; or, en agissant ainsi, on lèse les centres nerveux encéphaliques, et cette blessure entraîne la paralysie générale et la perte des mouvements volontaires, sans faire cesser les actions nerveuses réflexes locales.

Quelques expériences dues à M. Chéron portent cet auteur à penser que les contractions rythmiques de la cavité respiratoire des Céphalopodes sont dépendantes de l'activité fonctionnelle de la portion postérieure de la masse ganglionnaire

(*a*) Carpenter, *Principles of mental physiology*, p. 50 (1874).

(*b*) Voyez t. XI, p. 227.

Les mêmes facultés excito-motrices existent chez les Mollusques gastéropodes (1), et probablement aussi chez les Acéphales. Ainsi, l'Huître possède à un haut degré la puissance nerveuse réflexe, et, tout en étant un Animal dont les fonctions de relation sont des plus réduites, elle me paraît ne pas être dépourvue d'un certain pouvoir volitionnel. Il y a également tout lieu de supposer que ces forces nerveuses sont développées par les ganglions dont se compose la partie centrale du système nerveux de ces Animaux; mais nous ne savons rien de précis à ce sujet.

§ 41. — Les propriétés du système nerveux ont été mieux étudiées chez les Animaux annelés; néanmoins, elles ne sont encore que très-imparfaitement connues, et cela

sous-œsophagienne; mais cette localisation n'est pas suffisamment démontrée (a).

(1) On ne sait presque rien au sujet du rôle des diverses parties du système nerveux de ces Mollusques, soit dans le travail producteur de la force excito-motrice, soit dans l'exercice des autres fonctions. Les expériences dans lesquelles Spallanzani et d'autres naturalistes ont pratiqué la décapitation des Colimaçons dans le but de constater la reproduction de cette partie de l'organisme (b), pouvaient, au premier abord, faire penser que l'existence des ganglions céphaliques n'était pas nécessaire à la manifestation d'actes volitionnels; mais il y a tout lieu de penser que dans les cas où la mutilation n'a

pas déterminé la mort, ces centres nerveux n'avaient pas été atteints. Pour plus de détails à ce sujet, je renverrai à un ouvrage de Moquin-Tandon, où l'histoire des travaux relatifs à la reproduction de la tête de ces Mollusques a été présentée d'une manière très-complète (c). Je noterai seulement ici que l'excitation mécanique du ganglion sous-œsophagien produit beaucoup plus d'effet sur le système musculaire que l'excitation des ganglions sus-œsophagiens, et que l'extirpation des premiers détermine promptement la mort, tandis que les Colimaçons privés du ganglion sus-œsophagien peuvent vivre pendant plusieurs semaines (d).

(a) Chéron, *Des nerfs corrélatifs dits antagonistes et du nœud vital dans un groupe d'Invertébrés* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 1868, t. LXVI, p. 1165).

(b) Spallanzani, *Resultati di esperienze sopra la riproduzione della testa nella Lumache terrestri* (Mem. della Soc. italiana. Verona, 1782, t. I, p. 583).

(c) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 268 et suiv.

(d) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 760.

tient en partie à ce que les circonstances dans lesquelles se trouvent les individus sur lesquels on expérimente influent beaucoup sur les manifestations de ces forces nerveuses, et en partie aussi à ce que la signification des phénomènes observés est souvent très-obscur. Les conclusions qui en ont été tirées sont parfois peu concordantes ; mais un grand nombre de faits bien avérés me semblent de nature à dissiper toute incertitude relativement à la diffusion de plus en plus complète des propriétés nerveuses dont ces facultés dépendent chez les Animaux annelés de moins en moins parfaits.

Chez les Myriapodes, dont le système nerveux se compose essentiellement de ganglions disposés longitudinalement d'anneau en anneau dans toute l'étendue du corps et offrant partout les mêmes caractères anatomiques (1), les mouvements automatiques au moyen desquels la locomotion s'effectue sont produits avec beaucoup de perfection sous l'influence de chacun de ces foyers excitateurs, sans le concours des autres parties de la chaîne ganglionnaire ; mais chez quelques-uns de ces animaux, sinon chez tous, la puissance volitionnelle paraît être localisée dans la région céphalique ; car, après la décapitation, leurs allures changent et cessent d'être en rapport avec l'accomplissement d'un acte utile (2).

Chez les Insectes, la division du travail nerveux excito-

(1) Voyez t. XI, p. 190.

(2) Lorsqu'un Myriapode est décapité pendant qu'il est en marche, il continue à progresser régulièrement ; mais M. Carpentier assure que mutilé de la sorte, l'Animal cesse de varier ses allures suivant les circonstances où il se trouve, et ne peut plus ni reculer, ni changer de direction spontanément ; lorsqu'il ren-

contre un obstacle qui l'arrête, il continue à mouvoir ses pattes comme si ces mouvements pouvaient le faire avancer. Ces mouvements paraissent donc être automatiques seulement, et doivent résulter d'actions nerveuses réflexes, non des incitations de la volonté, faculté qui serait abolie par le fait de l'ablation de la tête (a).

(a) Carpenter, *Principles of Mental physiology*, 1874, p 53 et suiv.

moteur ne paraît pas être poussée aussi loin, et beaucoup de phénomènes attribuables à l'influence de la volonté ont été observés après la destruction des ganglions céphaliques.

Je ne rappellerai pas ici toutes les anciennes observations relatives à la production de mouvements spontanés et présumés volontaires, chez les Insectes décapités, et dont le corps était par conséquent soustrait de la manière la plus complète à toute action nerveuse exerçable par les ganglions qui à raison de leur position sont plus ou moins assimilables au cerveau des Vertébrés (1); mais je citerai quel-

(1) Des faits de ce genre ont fixé l'attention des naturalistes de l'antiquité; ainsi Aristote en parle (a); et je crois devoir rapporter ici une observation recueillie par Walckenaer, sur un *Cerceris*. Ces Insectes déposent leurs œufs dans des trous creusés en terre et y accumulent ensuite des matières alimentaires destinées à la nutrition des larves. Or, Walckenaer nous dit qu'un de ces Hyménoptères, dont il observait les mouvements, ayant été décapité accidentellement dans le moment même où il faisait des efforts pour pénétrer dans son nid, « conserva encore dans le reste de son corps le même mouvement et la même volonté. Je le retournai exprès du côté opposé, mais il retourna vers son trou et y entra (b) ».

Les expériences faites en vue de la détermination des fonctions des diverses parties de la chaîne ganglionnaire des Insectes n'ont pas toujours donné des résultats en ac-

cord avec les faits dont je viens de faire mention. Ainsi dans une série d'expériences faites sur des Chenilles par Rengger, la division transversale de la chaîne ganglionnaire fut toujours suivie d'une telle diminution dans la faculté de faire mouvoir les parties situées en arrière de la section, que cet auteur les considéra comme étant complètement paralysées; mais les parties situées en avant de la section continuèrent à exécuter des mouvements variés et spontanés; en sorte qu'à en juger par ces phénomènes, on devrait regarder la volition comme étant complètement subordonnée au fonctionnement de la portion céphalique du système nerveux (c).

Des expériences analogues faites par Tréviranus sur d'autres Insectes donnèrent des résultats très-différents. Un Carabe décapité courut dans différentes directions, comme le ferait un Animal qui cherche un chemin pour s'échapper. Un Taon

(a) Aristote, *Hist. des Animaux*, liv. IV, chap. vii. (Trad. de Camus, t. I, p. 205).

(b) Walckenaer, *Mémoires pour servir à l'histoire des Abeilles solitaires*; p. 39 (1817).

(c) J. R. Rengger, *Physiologische Untersuchungen über die thierische Hareschaltung der Insecten*, 1817, p. 41.

ques-uns des résultats obtenus expérimentalement sur les Orthoptères, par Dugès, naturaliste habile et excellent observateur.

Voici comment Dugès s'exprime à ce sujet. Ayant enlevé d'un coup de ciseaux le portion antérieure du corps d'une Mante religieuse (c'est-à-dire le prothorax et la tête), il vit le tronçon postérieur rester appuyé sur ses quatre pattes, résister aux impulsions par lesquelles on cherchait à le renverser, se relever et reprendre son équilibre si on forçait cette résistance. « Ce tronçon, par la trépidation des ailes et des » élytres, ajoute Dugès, témoigne en même temps d'un senti- » ment de colère, comme il le faisait pendant l'intégrité de » l'animal quand on l'agaçait par des attouchements ou des » menaces. Mais ce tronçon postérieur contient une bonne partie de la chaîne des ganglions, et on peut poursuivre l'expérience d'une manière plus parlante sur le tronçon antérieur : qu'on en détache encore la tête, et le segment ainsi isolé (le prothorax) vivra pendant près d'une heure avec un seul ganglion ; « il agitera ses longs bras et saura fort

décapité et placé sur le dos fit de grands efforts pour reprendre la position normale, et à cet effet s'accrocha à un corps que l'expérimentateur lui présenta et y grimpa. Un Papillon, après avoir été décapité, vécut trois jours, et pendant ce temps courut en cercle, tantôt à droite, tantôt à gauche, en agitant ses ailes volontairement, au moins en apparence (a).

M. Burmeister constata expérimentalement des faits analogues sur des Coléoptères du genre Dytisque. Après l'extirpation des ganglions céphaliques, l'Insecte ne fit spontanément

aucun mouvement lorsqu'il était posé sur la face ventrale de son corps ; mais lorsqu'on le mit sur le dos, il fit avec ses pattes des mouvements en apparence volontaires ; et lorsqu'on le plaça dans l'eau, il nagea avec vigueur, comme aurait pu le faire tout animal de son espèce en possession de la totalité de son système nerveux, et privé seulement du sens de la vue. Dans d'autres cas, au contraire, cet entomologiste n'aperçut aucun indice de mouvements volontaires dans les parties du corps séparées des centres nerveux encéphaliques (b).

(a) Treviranus, *Die organischen Liben*, t. II, p. 192.

(b) Burmeister, *Handbuch der Entomologie*, t. I, § 274.

» bien les tourner contre les doigts de l'expérimentateur. » Par conséquent, dit Dugès, ce seul ganglion thoracique « *sent* les doigts qui pressent le segment auquel il appartient, *reconnait* le point par lequel il est serré, *veut* s'en débarrasser, et y *dirige* les membres qu'il anime (1) ».

Les vivisections pratiquées sur d'autres Insectes par Yersin fournissent aussi des arguments en faveur de la thèse que je soutiens ici. Des Grillons sur lesquels il avait divisé les deux connectifs dont se compose le collier œsophagien continuèrent à se servir de leurs pattes et de leurs mâchoires à peu près de la manière ordinaire; et cependant, par suite de cette opération, la totalité de la chaîne ganglionnaire sous-intestinale, c'est-à-dire la totalité des centres nerveux dont naissent les nerfs de l'appareil buccal, ainsi que les nerfs des pattes, des ailes et de toute la région abdominale, se trouvait complètement séparée des ganglions céphaliques supérieurs, que l'on appelle communément le cerveau de ces Insectes (2). La section des connectifs céphalo-thoraciques sépare de la même manière la totalité de la portion céphalique du système nerveux de la portion thoracique et abdominale de la chaîne ganglionnaire; mais Yersin a

(1) Dugès obtint des résultats analogues en expérimentant sur une grande Sauterelle, l'*Acrydium lineola* (a).

(2) Dans les premiers moments qui suivent l'opération; l'Insecte est comme assoupi et reste immobile; mais bientôt il recommence à se mouvoir, et le lendemain ses allures sont, à peu de chose près, les mêmes qu'avant la division de son système nerveux en deux tronçons. Sous

l'impression d'excitations sensibles agissant sur les ganglions sus-œsophagiens isolés de la sorte, l'Animal donne les signes ordinaires de sensibilité et de volition, en faisant mouvoir ses antennes, et la conservation des mêmes facultés dans les parties du corps dont les nerfs appartiennent aux autres ganglions est rendue également manifeste par la manière dont il marche et dont il mange (b).

(a) Dugès, *Traité de physiologie comparée*, t. I, p. 337 et suiv.

(b) Yersin, *Recherches sur les fonctions du système nerveux dans les Animaux articulés*, p. 2 (Extrait du *Bull. de la Soc. vaudoise des sciences naturelles*, n° 41).

constaté que cette opération, de même que la décapitation, n'entraîne ni dans la tête ni dans le corps l'abolition des mouvements spontanés, qui ne paraissent différer en rien des mouvements déterminés par la volonté, chez les Grillons à l'état normal (1).

Beaucoup de faits analogues ont été constatés expérimentalement chez d'autres Insectes, soit par Dujardin (2), soit par M. Faivre (3), et en présence de tous ces témoignages, on

(1) Cette division de la chaîne ganglionnaire produit si peu d'effet sur ces Insectes, que parfois la durée de leur vie n'en paraît pas diminuée. Ainsi, dans les expériences de Yersin, des Grillons qui avaient subi cette opération ont survécu pendant plus d'un mois. Un de ces Insectes, opéré le 18 mai, n'est mort que le 12 juillet, époque à laquelle presque tous les individus de son espèce cessent d'exister, dans la partie de la Suisse où cet entomologiste a fait ses intéressantes recherches (*loc. cit.*, p. 8).

(2) Ce naturaliste cite le cas d'un gros Diptère (*Eristalis tenax*) qui, décapité depuis huit à neuf heures, mais préservé de la dessiccation et continuant à remplir ses fonctions digestives, agitait encore vivement ses ailes, ses pattes et son oviducte, sous l'influence des rayons solaires; et quand on le touchait au métathorax, il y portait aussitôt, et à plusieurs reprises, ses deux pieds postérieurs, pour éloigner les corps étrangers et pour nettoyer ou brosser ses ailes. Dans le même temps, la

tête isolée faisait jouer sa trompe pour sucer un liquide mis à sa portée. Dujardin obtint parfois des résultats analogues en opérant sur des Diptères du genre *Anthomyia*, mais les effets de la décapitation de ces Insectes furent très-variables (a).

(3) M. Faivre a remarqué que les effets des lésions des diverses parties du système nerveux des Dytisques sont beaucoup moins marqués sur les mouvements de natation que sur ceux de la marche. Cet auteur conclut de l'ensemble de ses expériences que, chez ces Insectes, chaque lobe cérébral est le siège d'une double puissance : volonté et direction; que les ganglions céphaliques sous-œsophagiens (auxquels il donne le nom de *cerveau inférieur*) sont le siège de la cause excitatrice et de la puissance coordinatrice; que l'action directe de chaque moitié de ces foyers d'innervation est prédominante, mais qu'ils exercent aussi une action croisée (b). Enfin, M. Faivre pense que les mouvements auxquels président les ganglions thoraciques et abdominaux sont uniquement automatiques et en

(a) Dujardin, *Mémoire sur le système nerveux des Insectes* (*Ann. des sc. nat.*, 1850, sér. 3, t. XIV, p. 196).

(b) Faivre, *Du cerveau des Dytisques, considéré dans ses rapports avec la locomotion* (*Ann. des sc. nat.*, 1857, sér. 3, t. VIII, p. 245).

est nécessairement conduit à penser que chez les Insectes la faculté de vouloir fait complètement défaut, ou bien que l'exercice de cette faculté n'est pas dépendant de l'activité fonctionnelle d'un seul centre nerveux. Quelques physiologistes, sans se prononcer nettement à ce sujet, semblent penser que tous les mouvements exécutés par ces Animaux sont automatiques et simplement le résultat d'actions nerveuses réflexes (1); mais je ne saurais admettre qu'il en soit ainsi, et les naturalistes qui ont observé attentivement les mœurs de ces petits Êtres partagent, j'ose l'affirmer, mon opinion à ce sujet (2).

majeure partie dus à des actions nerveuses réflexes (a). Mais les conclusions qu'il tire des faits dont il a été témoin me paraissent beaucoup trop absolues.

(1) Ainsi que je l'ai dit précédemment, M. Carpenter est de cet avis (b), et c'est aussi en attribuant à des actions nerveuses réflexes les mouvements exécutés par les Insectes décapités, que M. Vulpian cherche à expliquer les phénomènes de l'ordre de ceux dont je viens de parler; mais je dois ajouter que dans l'opinion de ce physiologiste distingué, il n'y aurait, même chez l'Homme, que fort peu de mouvements réellement volontaires (c), et presque toujours, quand nous croyons vouloir, nous ne ferions qu'obéir à un pouvoir automatique, manière de voir que je ne saurais partager.

(2) En parlant ici des propriétés

excito-motrices des divers ganglions des Insectes, je n'ai établi aucune distinction entre les différentes parties constitutives de ces foyers d'innervation. Cependant, des différences physiologiques considérables y ont été constatées par M. Faivre. En expérimentant sur des Dytisques, ce naturaliste a trouvé que la portion dorsale de chacun de ces ganglions est beaucoup plus excitable que leur surface ventrale; et que celle-ci est au contraire beaucoup plus sensible que leur surface supérieure. Des lésions affectant cette dernière partie peuvent même déterminer dans la patte correspondante une paralysie du mouvement sans y détruire la sensibilité, et en attaquant le ganglion par sa surface inférieure, il est possible de déterminer une paralysie de la sensibilité avec conservation du mouvement. La paralysie

(a) Faivre, *De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques* (Ann. des sc. nat., 1860, sér. 3, t. XIII, p. 221).

(b) Carpenter, *Inaugural dissertation on the physiological inferences to be deduced from the structure of the nervous system in the invertebrated classes of Animals*. Edinburgh 1839.

(c) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 688.



Sous ce rapport, les Crustacés me paraissent ne différer que peu des Insectes ; mais les résultats obtenus par les expérimentateurs sur ces Animaux ne présentent pas toute la netteté désirable (1), et il serait utile de faire à ce sujet des recherches nouvelles.

§ 12. — Une multitude d'expériences faites sur des

Effets  
de  
la division  
chez les  
Annélides.

Annélides prouvent mieux la similitude des propriétés physiologiques des différents centres nerveux chez les Animaux inférieurs, et l'indépendance dont ces centres peuvent jouir

A ce sujet je rappellerai d'abord les faits remarquables constatés, il y a plus d'un siècle, par un naturaliste de Genève, Charles Bonnet, faits dont j'ai déjà eu l'occasion de parler plus d'une fois (2). Ayant coupé en deux parties à peu près

peut être complète sans que le ganglion lésé perde ses propriétés conductrices de la névrité. Enfin, le petit ganglion frontal qui appartient au système stomato-gastrique est excitable, mais insensible (a).

(1) J'ai publié, il y a fort longtemps, les résultats fournis par diverses expériences sur le système nerveux de la Squille et du Homard ; mais à cette époque la distinction à établir entre les mouvements réflexes et les mouvements volontaires n'avait pas fixé suffisamment l'attention des physiologistes (b). Plus récemment, M. Vulpian a fait quelques expériences analogues sur le système nerveux de l'Écrevisse ; mais il ne s'est guère occupé que des effets produits par la section des connectifs de l'un des côtés du corps,

en vue d'établir que ces effets sont directs et non croisés, comme lors des lésions du cerveau chez les Vertébrés (c).

(2) Les expériences de Bonnet furent faites en 1741, à l'occasion des découvertes de Tremblay sur la multiplication des Polypes à bras, par voie de scissiparité (d).

Ainsi que nous l'avons vu précédemment, la division du corps de ces Vers peut être poussée beaucoup plus loin, sans entraîner la perte définitive d'aucune des propriétés vitales de l'individu primitif, dans l'un quelconque des tronçons (e).

J'ai eu également l'occasion de citer précédemment le fait de la conservation des mouvements volontaires et de la sensibilité dans l'une et l'autre extrémité du corps des

(a) Faivre, *Recherches expérimentales sur la destruction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les diverses parties du système nerveux d'un Insecte* (*Ann. des sc. nat.*, 1864, sér. 5, t. I, p. 89).

(b) Milne Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*, t. I, p. 149 et suiv.

(c) Vulpian, *op. cit.*, p. 785.

(d) Bonnet, *Traité d'insectologie*, 1845, t. II, p. 17 et suiv.

(e) Voy. t. I, p. 18, et t. VIII, p. 308

égales un de ces Vers d'eau douce que les zoologistes désignent aujourd'hui sous le nom de *Nais*, il vit que non-seulement la moitié antérieure de l'Animal continuait à se mouvoir comme à l'ordinaire, mais que la moitié postérieure, celle qui n'avait pas de tête, se comportait à peu près de même : ce tronçon s'avancait par un mouvement de reptation ordinaire, se détournait à la rencontre d'un obstacle, s'arrêtait, puis se remettait à marcher, en un mot donnait tous les signes par lesquels on reconnaît les manifestations de la volonté chez les individus entiers. Plus tard le même fragment reproduisit, par l'effet d'une sorte de bourgeonnement, une nouvelle tête à la place de celle dont il avait été privé, et au bout d'une semaine il était redevenu un *Nais* complet.

Les Sangsues ne sont pas aptes à se multiplier de la sorte, mais leur système nerveux et même leur corps tout entier peut être divisé en deux parties sans que les mouvements effectués par l'un et l'autre tronçon cessent d'offrir leurs caractères ordinaires (1).

Lombrics partagés en deux tronçons (a), et pour plus de détails à ce sujet je renverrai aux ouvrages cités ci-dessous (b).

(1) D'après les résultats fournis par ces vivisections, Thomas considéra chaque ganglion de la chaîne nerveuse comme étant un centre particulier, et cet auteur remarqua également que la sensibilité de ces

organes est peu développée, tandis que la peau est d'une sensibilité exquise (c). Le même fait a été constaté par Moquin-Tandon; et je rappellerai à ce sujet que le cerveau des animaux vertébrés est dépourvu de sensibilité, tandis que les nerfs périphériques ont pour la plupart une sensibilité extrême. Chacun des ganglions de la Sangsue, ajoute

(a) Voy. t. VIII, p. 311.

(b) Bonnet, *Considérations sur les corps organiques*, édit. de 1776, t. II, p. 7.

— Dugès, *Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annelides abranches* (*Ann. des sc. nat.*, 1828, 1<sup>re</sup> série, t. XV, p. 317).

— Morren, *De Lumbrici terrestris historia naturali necnon Anatomia tractatus*, 1829, p. 207 et suiv.

(c) Thomas, *Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sangsues*, 1806, p. 89 et suiv.

§ 13. — Les mouvements rythmiques de systole et de diastole de l'ombrelle ou cloche natatoire des Méduses paraissent être en général complètement automatiques, et dépendre de décharges spontanées d'une force nerveuse excito-motrice ou d'actions nerveuses réflexes ; mais dans quelques circonstances ils changent de caractère, et semblent être régis par une puissance volitionnelle. Quoi qu'il en soit à cet égard, ils dépendent de l'activité physiologique d'un certain nombre de foyers d'innervation dont la destruction entraîne une paralysie générale. Or ces foyers, comparables à autant de ganglions, jouissent chacun d'une autonomie complète et ne présentent entre eux aucune différence fonctionnelle (1).

Moquin-Tandon, représente le cerveau pour le Zoonite au segment auquel il appartient (a).

(1) Des recherches expérimentales très-intéressantes ont été faites récemment sur les propriétés du système nerveux des Méduses, par Eimer et par M. Romanes (b). Il existe chez ces Zoophytes une série de foyers d'innervation disposés circulairement près du bord de l'ombrelle ou cloche natatoire, et en connexion avec les organes oculiformes dont ce bord est garni. L'ablation de la portion marginale de l'ombrelle met fin aux mouvements de toute la portion de l'appareil natatoire restée en place ; mais la bande ainsi détachée du corps de l'animal continue à se contracter régulièrement pen-

dant fort longtemps, et lorsqu'on subdivise cette bande en fragments contenant chacun un de ces centres excito-moteurs, les divers fragments continuent à se mouvoir comme le faisait l'ensemble de l'appareil. Enfin, la destruction de l'un de ces ganglions nerveux détermine la paralysie de la portion correspondante de l'ombrelle, et lorsque celle-ci est en repos, on peut y provoquer des mouvements, en stimulant, soit par l'électricité, soit par tout autre excitant, le ganglion correspondant. Ces faits ne laissent aucune incertitude sur la matière nerveuse des parties en question, et montrent qu'il n'existe aucune division dans le travail physiologique accompli par l'ensemble du système excito-moteur ainsi constitué.

(a) Moquin-Tandon, *Monographie de la famille des Hirudinées*, 1846, p. 198 et suiv.

(b) Eimer, *Ueber künftliche Theilbarkeit von Aurelia aurita und Cyanea capillata in physiologische Individuen* (*Verhandl. d. physik. med. Gesellschaft in Würzburg*, t. VI, t. XXV, 1874).

— Romanes, *Preliminary observations on the locomotary system of Medusæ* (*Proceedings of the Royal Society of London*, 1876, t. XXIV, p. 143). — Turner, *Observations on the locomotary system of Medusæ* (*Op. cit.*, 1879, t. XXV, p. 464).

Chez quelques êtres placés encore plus bas dans le Règne animal, mais aptes à exécuter spontanément des mouvements qui offrent tous les caractères de mouvements volontaires, le pouvoir d'agir ainsi n'est dépendant d'aucune partie déterminée de l'organisme, puisque ce pouvoir, ainsi que nous l'avons déjà vu en nous occupant des phénomènes de scissiparité artificielle observés chez les Planaires et chez les Polypes à bras, persiste dans chaque fragment du corps séparé du reste de l'Animal : chacun des fragments du Polype, continuant à vivre et à grandir, reprend bientôt l'exercice de toutes les facultés dont jouissait l'Animal entier ; par conséquent la force vitale dont la manifestation constitue ce que nous appelons un acte de la volonté ne paraît être la propriété particulière ni d'un cerveau ni de toute autre partie spéciale du système nerveux, ni même d'un système nerveux quelconque ; rien ne nous autorise à penser que dans l'organisme du Zoophyte en question il y ait un appareil de ce genre. Mais pour avoir confiance dans la légitimité de cette conclusion, il faut être convaincu que les mouvements réputés volontaires chez les Animaux très-inférieurs ne sont pas seulement des mouvements automatiques déterminés par des actions réflexes ou par d'autres causes analogues. Or en ce moment nous ne pourrions, sans nous écarter trop du sujet principal de cette leçon, discuter ce point. En effet, pour nous en occuper utilement, il faudrait examiner avec beaucoup de soin l'influence que l'habitude peut exercer sur les mouvements provocables par la volonté, et étudier les caractères des mouvements appelés instinctifs ; sujet qu'il est préférable de réserver pour une autre partie de ce cours, où j'aurai à traiter diverses questions de psychologie comparée.

Résumé. § 14. — En résumé, nous voyons donc que la localisation du travail vital dont résulte la puissance volitionnelle appli-

cable à la production des mouvements est complète ou presque complète chez les Mammifères, mais qu'elle diminue de plus en plus lorsqu'on passe des Mammifères aux Oiseaux et de ceux-ci aux Batraciens et aux Poissons (1); enfin, que chez certains Invertébrés la prépondérance de la portion céphalique du système nerveux sur le reste de la chaîne ganglionnaire diminue davantage encore; et j'ajouterai que chez les Êtres animés les plus inférieurs, la faculté de vouloir, sans faire complètement défaut, quoique très-affaiblie, ne saurait appartenir en propre à aucun organe, puisque chez les Hydres d'eau douce elle continue à se manifester dans toutes les parties de l'animal après leur séparation du reste de l'économie. Quelques physiologistes, il est vrai, supposent que chez les Animaux inférieurs cette faculté n'existe pas, et que tous les mouvements sont déterminés par des actions nerveuses réflexes; mais cette hypothèse est en désaccord avec le caractère de beaucoup de ces mouvements, et me semble tout aussi injustifiable que l'opinion de certains auteurs, au dire desquels presque tous nos actes seraient également automatiques (2).

Il est aussi à noter que chez les Êtres animés même les plus parfaits, l'influence du cerveau sur la production des mouvements volontaires est moindre dans le très-jeune âge que chez les individus adultes (3).

(1) M. Vulpian, tout en se montrant partisan convaincu des idées de Flourens relativement au siège de la faculté volitionnelle dans les lobes cérébraux, arrive cependant à la conclusion suivante : « L'influence du cerveau proprement dit sur les mouvements volontaires est d'autant

» plus grande en apparence, que les  
» animaux opérés appartiennent à  
» une classe plus élevée (a). »

(2) C'est la conclusion à laquelle arrive M. Vulpian.

(3) Ce fait n'a pas échappé à Longet, et a été remarqué aussi par beaucoup d'autres physiologistes (b).

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 677.

(b) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 432.

---

---

## CENT VINGT-CINQUIÈME LEÇON

SUITE DE L'ÉTUDE DE L'ACTION DE LA VOLONTÉ SUR LE SYSTÈME MUSCULAIRE. ---

Transmission de la force volitionnelle de l'encéphale aux nerfs périphériques par l'intermédiaire de la moelle épinière. — Rôle spécial de chacune des moitiés latérales de cet organe. — Fonctions conductrices des fibres corticales des faisceaux latéro-antérieurs de la moelle épinière et du myélar. — Rôle particulier des deux moitiés du cerveau dans la détermination des mouvements volontaires; effets croisés. — Rôle du mésolobe et des autres commissures cérébrales. — Fonctions excito-motrices des corps striés. — Substitutions fonctionnelles de diverses parties de l'encéphale.

Sujet  
de  
cette leçon.

§ 1. — Après avoir constaté que, chez les Vertébrés, le cerveau proprement dit est, sinon la source unique de la force volitionnelle, tout au moins le foyer principal dont cette force émane, il nous faut chercher comment elle exerce son influence sur les centres excito-moteurs dont nous avons vu naître les nerfs qui se rendent aux muscles, et nous devons nous demander également si cet organe encéphalique est un agent unique ou une association d'agents dont les fonctions sont diverses.

Les expériences relatives aux effets produits par la division transversale de la moelle épinière, dont j'ai rendu compte dans une leçon précédente (1), prouvent que ce cordon rachidien, tout en étant un générateur de puissance excito-motrice, fait office de conducteur de la force volitionnelle développée dans le cerveau, et qu'il n'y a pas d'autre voie par laquelle l'influence de cette force puisse aller s'exercer sur les muscles par l'intermédiaire des nerfs périphériques.

(1) Voy. ci-dessus, p. 79.

§ 2. — En étudiant anatomiquement la moelle épinière, qu'en ce moment je ne distinguerai pas de la moelle allongée, nous avons vu que cette portion de l'axe cérébro-spinal n'est pas un organe simple ; qu'il se compose de deux moitiés latérales similaires réunies entre elles sur la ligne médiane, et composées chacune d'une couche corticale de substance blanche et d'une colonne intérieure de substance grise, formant avec son congénère le myélaxe (1). Il nous faut donc examiner tout d'abord si ces deux moitiés sont indépendantes entre elles et si elles ont des fonctions spéciales.

Propriétés  
physiologi-  
ques  
des deux  
moitiés  
de la moelle  
épineière.

Pour répondre à ces questions, j'invoquerai en premier lieu l'autorité de Galien, corroborée par celle de plusieurs expérimentateurs modernes. Effectivement, Galien a montré que chacune des moitiés latérales de la moelle épinière peut, jusqu'à un certain degré, accomplir ses fonctions sans le concours de son congénère. Cela résulte d'une expérience dans laquelle, sur un Mammifère vivant, les deux moitiés d'une portion considérable de ce cordon nerveux furent séparées l'une de l'autre au moyen d'une incision longitudinale pratiquée sur la ligne médiane ; en effet, cette section n'empêcha la production de mouvements volontaires dans la partie correspondante du corps, ni du côté droit, ni du côté gauche (2). Mais lorsqu'on coupe

(1) Voy. t. XI, p. 244 et suiv.

(2) Galien pratiqua cette expérience sur un jeune Cochon, dont il divisa longitudinalement la moelle épinière dans la région lombaire (a). De nos jours, des expériences analogues ont été faites par plusieurs

physiologistes, et on a toujours vu que l'opération, tout en déterminant beaucoup d'affaiblissement dans les mouvements des parties dont les nerfs naissent au-dessous du point lésé, ne les empêche pas de se produire (b).

(a) Galien, *loc. cit.*

(b) Fodera, *op. cit.* (*Journal de Magendie*, 1823, t. III, p. 200).

— Van Deen, *Traité et découvertes sur la physiologie de la moelle épinière*, p. 13.

transversalement l'une des moitiés de la moelle épinière, tout en laissant intacte l'autre moitié de cet organe, on soustrait presque complètement à l'influence de la volonté tous les muscles dont les nerfs naissent du même côté au-dessous du point divisé, tandis que du côté opposé, ainsi qu'en amont de la section, les mouvements volontaires persistent sans altération autre que celle due à l'affaiblissement déterminé par l'hémorragie et aux souffrances causées par l'opération (1). Dans l'intérieur de la moelle épinière, la transmission des incitations de la volonté a donc lieu d'une manière directe et d'avant en arrière, de l'encéphale aux racines antérieures des nerfs rachidiens, puis de ces nerfs aux muscles du même côté du corps. Mais, ainsi que nous le verrons bientôt, il en est autrement dans la moelle allongée.

(1) L'indépendance des deux moitiés du système excito-moteur de la moelle épinière n'est pas complète, et les incitations motrices développées artificiellement dans l'une d'elles se propagent en faible proportion aux nerfs du côté opposé. Cela ressort de diverses expériences faites par M. Van Deen, M. Stilling, M. Schröder van der Kolk, M. Brown-Séguard, M. Schoff, M. Van Kempfer et M. Vulpian (a). Ainsi ce dernier auteur, ayant mis à nu la moelle épinière au niveau de la région dorso-lombaire, ayant sectionné toutes les racines nerveuses de cette portion de la moelle épinière, et ayant coupé celle-ci en travers, en avant de la partie dénudée, enleva les faisceaux postérieurs dans une

longueur de plusieurs centimètres, de façon à ne laisser subsister que les faisceaux antérieurs, une petite partie des faisceaux latéraux, et des débris de la substance grise; puis il sépara entre eux les deux faisceaux antérieurs dans toute l'étendue de la région mise en expérience, et il pinça l'extrémité libre d'un de ces faisceaux antérieurs; or, par cette excitation il détermina des mouvements non-seulement dans le membre correspondant, mais aussi dans le membre du côté opposé, quoique avec beaucoup moins d'intensité. Par conséquent il y a eu transmission partielle de l'action excito-motrice d'un côté de la moelle à l'autre, au-dessous de la région sectionnée (b).

(a) Van Deen, *op. cit.*

— Stilling, *Die functionen des Rückenmarks.*

— Schröder von der Kolk, *Minute structure and functions of the spinal cord and Medulla oblongata (translated by Moore, p. 74).*

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 385.



§ 3. — Examinons maintenant comment les diverses parties constituant de chacune des moitiés latérales de cet organe se comportent relativement à la motricité et à la transmission des incitations de la force excitatrice développées dans l'encéphale par l'influence de la volition. Les expériences de Charles Bell, de Magendie et surtout de Longet portèrent la plupart des physiologistes à penser que ces facultés résidaient principalement, sinon exclusivement, dans les fibres de la substance corticale blanche dont se composent les faisceaux antérieurs de la moelle épinière, faisceaux dont les racines antérieures des nerfs rachidiens leur paraissaient être une simple continuation (1).

Propriétés  
conductrices  
des  
diverses  
parties  
de la moelle  
épineière

(1) Charles Bell fut guidé par des idées théoriques sur des différences fonctionnelles entre le cerveau et le cervelet, le premier de ces organes lui paraissant devoir être le siège de l'intelligence et de la volonté, tandis que le second présiderait à la sensibilité ordinaire chez tous les Animaux. Puis, prenant ensuite en considération les relations anatomiques des pédoncules cérébraux avec les parties antérieures de la moelle épinière, ainsi que les relations des pédoncules cérébraux avec les faisceaux postérieurs du cordon rachidien, ce physiologiste fut conduit à pratiquer l'expérience dont j'ai déjà eu l'occasion de parler (a), et il vit que les lésions des faisceaux antérieurs déterminent ces convulsions plus sûrement que ne le font les lésions des faisceaux postérieurs. Mais Charles Bell ajoute qu'il éprouvait toujours des difficultés à pratiquer l'expérience de façon à ne pas blesser à la fois

les deux parties, et les résultats qu'il obtenait, tout en paraissant favorables à son opinion, n'étaient pas concluants (b). Ch. Bell ne publia à ce sujet aucune autre expérience avant que Magendie n'eût fait connaître les résultats de ses recherches sur les fonctions des racines sensibles et motrices des nerfs rachidiens.

En 1823, Magendie, après avoir rendu compte de ses expériences sur les fonctions sensibles de la portion postérieure de la moelle épinière, rapporta une observation pathologique recueillie par Royer-Collard, et tendant à établir que les lésions des faisceaux blancs de la partie antérieure de la moelle épinière peuvent abolir tous les mouvements volontaires dans les parties du corps dont les nerfs naissent au-dessous du point désorganisé, sans faire perdre à ces parties leur sensibilité ordinaire (c). En 1825,

(a) Voy. ci-dessus, p. 26.

(b) Ch. Bell, *Idea of a new Anat. of the Brain*, 1811.

(c) Magendie, *Note sur le siège du mouvement et du sentiment dans la moelle épinière* (*Journal de physiologie*, 1823, t. I. p. 157).

La portion antérieure de la moelle épinière (ou portion inférieure si le corps est dans la position horizontale) est bien la voie principale suivie par la force nerveuse d'origine cérébrale dont le mode de propagation fait en ce moment l'objet de nos études; les expériences de Van Deen et de beaucoup d'autres physiologistes me paraissent ne laisser aucune incertitude à cet égard.

Effectivement, d'une part, ces auteurs ont vu les mouvements volontaires des membres postérieurs persister après la section de la portion postérieure de la moelle épinière dans la région dorso-lombaire, tandis que la section de la portion antérieure de la moelle épinière pratiquée dans la même région, sur divers Mammifères, entraînait la paralysie de tous les muscles du train de derrière (1). Les conclusions auxquelles les différents investigateurs sont arrivés à ce sujet sont, il est vrai fort contradictoires, mais la discordance

Magendie formula plus nettement ses conclusions en disant : « La section des cordons supérieurs (ou postérieurs) seuls paralyse la sensibilité, en laissant le mouvement, et réciproquement pour la section des cordons inférieurs (a). »

Quelques années plus tard Bakker et Scubert firent diverses expériences à l'appui de l'opinion de Bell et de Magendie, mais sans obtenir aucun résultat concluant (b).

En 1841, Longet fit des expériences en apparence plus démonstratives : ayant divisé transversalement la moelle épinière dans la région lombaire chez un Chien adulte, il appliqua successivement les deux pôles d'une faible pile galvanique sur les fais-

ceaux postérieurs, antérieurs et latéraux du tronçon postérieur de l'axe cérébro-spinal ainsi séparé de l'encéphale; or, en excitant de la sorte les faisceaux postérieurs, il ne provoqua aucun mouvement, tandis qu'en agissant de la même manière sur les faisceaux antérieurs (ou inférieurs), il détermina des convulsions violentes dans les muscles des membres abdominaux. L'excitation des faisceaux latéraux détermine aussi des contractions musculaires, mais à un bien moindre degré (c).

(1) Chez les Batraciens, cette indépendance relative des deux moitiés latérales de la moelle épinière est loin d'être aussi grande.

(a) Magendie et Desmoulins, *Anatomie du système nerveux*, 1825, t. II, p. 552.

(b) Voy. Müller, *Manuel de physiologie*, 1845, t. I, p. 693.

(c) Longet, *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions des faisceaux de la moelle épinière*.

des opinions paraît due en partie à des causes d'erreur dont il est souvent difficile de se prémunir dans des opérations si graves et si délicates (1), et en partie de ce que les questions à résoudre étaient beaucoup plus complexes qu'on ne le supposait au premier abord (2). Ainsi, la substance grise intervient-elle dans le travail physiologique au moyen duquel la transmission de l'excitation volitionnelle s'opère, et les faisceaux de substance blanche sont-ils en tout assimilables aux fibres constitutives des racines antérieures des nerfs rachidiens, ainsi que le supposait Charles Bell, ou y a-t-il dans ces faisceaux des agents physiologiques divers ?

En étudiant anatomiquement l'axe cérébro-spinal, nous avons vu que les fibres provenant des racines antérieures des nerfs, après avoir pénétré dans les parties latérales de la moelle épinière, ne remontent pas directement vers le cerveau en formant les faisceaux antérieurs ou latéro-antérieurs du cordon rachidien, comme on le supposait jadis ; elles vont aboutir au myélaraxe. et ce sont d'autres fibres qui composent les faisceaux de substance blanche dont je viens de parler (3). On pouvait donc se demander si les phénomènes

(1) Plusieurs physiologistes ont observé une paralysie plus ou moins complète des membres postérieurs, à la suite de la section des faisceaux postérieurs de la moelle épinière, et en ont inféré que ces faisceaux jouent un rôle important dans la transmission des incitations excito-motrices (a) ; mais l'affaiblissement musculaire déterminé de la sorte paraît dépen-

dre principalement de pressions exercées sur la portion antérieure de la moelle épinière pendant l'opération. M. Schiff a fait d'intéressantes expériences à ce sujet.

(2) Voyez t. X, p. 273 et suiv.

(3) Ce point a été discuté avec soin par M. Vulpian, dans une publication récente (b).

(a) Schops, *Ueber die Verrichtungen verschiedener Theile des Nervensystems.* (Meikels Arch. f. Anat. und Physiol., 1827, p. 368).

— Calmeil, *Op. cit.* (Journ. des Progrès des sc. méd., t. XI, 1828).

— Backer, *Op. cit.*

— Schiff, *Op. cit.*

(b) Vulpian, art. MOELLE ÉPINIÈRE, dans le *Dict. encyclop. des sc. méd.*, série 2, t. VIII, p. 426.

constatés dans les expériences précédentes dépendaient des propriétés de fibres propres de la moelle épinière, ou n'auraient pas été causés, au moins en partie, par l'excitation de la portion terminale des racines du système nerveux périphérique.

Quelques expériences faites en 1828 par Calmeil tendirent à faire penser que les stimulants mécaniques ne déterminent dans les fibres propres des faisceaux antérieurs aucun développement de motricité (1), et de nouveaux arguments, en faveur de cette différence essentielle entre les racines antérieures des nerfs rachidiens et les parties adjacentes de la substance blanche qui appartient en propre à la moelle épinière, ont été fournis peu de temps après, par les recherches d'un physiologiste hollandais dont j'ai déjà eu l'occasion de citer le nom, J. Van Deen, par M. Brown-Séquard et par M. Chauveau (2). Celui-ci a bien établi

(1) Calmeil, en expérimentant sur des Moutons, trouva qu'en grattant légèrement la surface des faisceaux antérieurs, il ne produisait aucun effet appréciable, soit lorsque la moelle épinière était intacte, soit après la section de cet organe (a).

(2) Van Deen conclut de ses premières expériences sur les Grenouilles, que les cordons ou faisceaux antérieurs de la moelle épinière sont destinés uniquement aux mouvements (b); mais des recherches ultérieures le conduisirent à penser que les mouvements provoqués par la piqûre de ces cordons dépendent de l'action directe des fibres des racines des nerfs qui y plongent, et

non de l'action de ce stimulant sur les fibres intrinsèques de ce même cordon; ces dernières lui ont paru dépourvues d'excitabilité (c).

Dans ses études sur l'excitabilité des diverses parties de la moelle épinière, M. Chauveau a fait usage tantôt de moyens mécaniques (le grattage ou la piqûre), tantôt de courants électriques assez faibles pour ne produire que des effets locaux et il a opéré successivement sur des Animaux dont l'axe cérébro-spinal était resté intact, et sur des individus chez lesquels toute communication directe entre l'encéphale et la partie stimulée avait été interrompue par la section transversale des cor-

(a) Calmeil, *Op. cit.* (*Journ. des progrès des sc. méd.*, 1828, t. XI).

(b) Van Deen, *Op. cit.*, p. 8.

(c) Van Deen, *Nieuwe proeven op het Ruggemerg ten einde het gevoelen te toetsen over het daarin aangenomene doorloopin der zenuwoels tot aan de hersenen* (*Tijdschrift*, 1842, t. IX, p. 1).

que ces dernières parties sont loin d'être aussi excitables que le sont les racines antérieures des nerfs spinaux; mais les recherches plus récentes de M. Vulpian ne permettent pas d'admettre les conclusions absolues de M. Chauveau relativement à l'absence de la motricité dans ces fibres intrinsèques de la moelle épinière (1).

Il paraît résulter de l'ensemble de ces faits que la force excitante transmise de l'encéphale à la moelle épinière n'est pas portée directement aux racines motrices des nerfs rachidiens par les fils conducteurs dont se compose la couche corticale de substance blanche de cette portion de l'axe cérébro-spinal, mais que ce stimulant agit d'abord sur les organites producteurs de la puissance excito-motrice

dans rachidiens. Or, en agissant de la sorte sur la surface des cordons antérieurs et latéraux de la moelle épinière, il n'a jamais vu se manifester le moindre signe d'excitabilité, tandis qu'en opérant sur les faisceaux postérieurs il provoquait des signes de douleur ou des mouvements réflexes. Les fibres constitutives des racines antérieures des nerfs rachidiens sont, au contraire, excitables, comme le sont les nerfs moteurs (a).

(1) M. Vulpian en donne la démonstration à l'aide de l'expérience suivante : « J'enlève, dit-il, les faisceaux postérieurs de la moelle d'un Lapin dans la région dorso-lombaire sur une longueur de 4 à 5 centimètres au moins. Je coupe alors la moelle en avant de la partie privée ainsi de ses faisceaux postérieurs et je sectionne ensuite les racines antérieures et postérieures dans toute la longueur de la partie ainsi préparée. Cette partie

de la moelle, dépouillée de toutes ses racines et de ses cordons postérieurs, se trouve donc réduite à ses faisceaux antéro-latéraux et à sa substance grise. Si je pique brusquement ces faisceaux avec une grosse épingle, je détermine des mouvements dans les membres postérieurs. Mais ces contractions musculaires, ces soubresauts convulsifs sont encore plus prononcés si je viens à presser les faisceaux entre les mors d'une pince. Ce dernier mode d'excitation ne manque jamais de produire un effet des plus nets... » On peut même aller plus loin et enlever non-seulement les faisceaux postérieurs, mais aussi les faisceaux latéraux avec la substance grise, en ne laissant intacts que les faisceaux antérieurs; et sur un Animal ainsi préparé, on obtient encore les mêmes résultats. Par conséquent, les faisceaux antérieurs sont doués de motricité (b).

(a) Chauveau, *De l'excitabilité de la moelle épinière* (*Journal de physiologie de Brown-Séguard*, 1861, t. IV, p. 29 et 370).

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du syst. nerv.*, p. 360.

développable dans le myélaxe, et que ce sont ces parties qui mettent en jeu les fibres blanches dont les susdites racines sont la continuation.

Nous voyons aussi que, chez les Vertébrés supérieurs, cette conduction est effectuée d'une manière spéciale par chacune des moitiés latérales de la moelle épinière, et que l'action de celles-ci est directe, c'est-à-dire se porte sur les nerfs moteurs du même côté du corps.

Action  
croisée  
des  
hémisphères  
cérébraux.

§ 4. — Les deux hémisphères ou lobes dont se compose le cerveau proprement dit ont aussi des rôles spéciaux dans la détermination des mouvements volontaires. Chaque hémisphère exerce essentiellement son contrôle sur l'une des moitiés du système musculaire, mais la force excitante développée dans sa substance ne se porte pas sur la moitié correspondante du tronc et des membres, comme cela a lieu pour la moelle épinière : c'est dans l'autre moitié de l'organisme que ses effets se manifestent ; l'incitation volitionnelle dont la source est dans l'hémisphère droit agit sur la moitié gauche de la moelle épinière et par l'intermédiaire de celle-ci sur les muscles du côté gauche du corps, de même que les incitations émanant de l'hémisphère gauche agissent sur le côté droit ou, en d'autres mots, les effets sont croisés. La pathologie, ainsi que la physiologie expérimentale, nous en fournit des preuves nombreuses.

Effectivement, depuis la plus haute antiquité, les médecins savent que, dans les cas d'apoplexie, la perte du mouvement volontaire est souvent limitée aux deux membres du même côté, et que les lésions cérébrales dont ces *hémiplegies* sont la conséquence ont leur siège dans le cerveau, mais non du côté paralysé ; l'autopsie prouve que c'est du côté opposé de l'encéphale. Ainsi la désorganisation plus ou moins grave de l'hémisphère droit est une cause de paralysie du côté gauche du corps et *vice versa*.

La même particularité s'observe lorsque dans des expériences analogues à celles dont je viens de parler on enlève seulement un des lobes cérébraux au lieu de détruire les deux; l'animal conserve la faculté d'exécuter des mouvements volontaires dans le côté du corps qui a perdu le lobe cérébral, tandis que, du côté où cet organe est resté intact, les muscles des membres ne se contractent plus sous l'influence de la volonté ou tout au moins ne se contractent que faiblement (1).

Nous avons vu précédemment que la même indépendance des deux moitiés, soit de la moelle épinière, soit de la moelle allongée, se manifeste lorsque la motricité y est mise expérimentalement en jeu au moyen d'un irritant. Si on la pique du côté droit ce sont les muscles du côté droit qui se contractent, et si on la pique du côté gauche, c'est aussi à gauche que les convulsions se déclarent; mais lorsqu'on pique du côté droit les tubercules quadrijumeaux, les pédoncules cérébraux ou toute autre partie sensible de l'encéphale, les mouvements que l'on provoque ainsi ont lieu du côté gauche, et *vice versa*. Par conséquent les effets produits sur

(1) La plupart des physiologistes considéraient la spécialisation des deux moitiés du cerveau comme étant complète, de sorte que l'hémisphère droit n'exercerait aucune influence sur les membres du côté gauche et *vice versa*. Mais, ainsi que nous le verrons dans une prochaine leçon, cette opinion n'est pas en accord avec beaucoup de faits relatifs au rétablissement des actions excito-motrices des deux côtés de l'organisme après la destruction de l'appareil correspondant de l'un des côtés de l'encéphale. Ainsi, chez le

Chien, l'hémiplégie produite par l'ablation de l'un des hémisphères cérébraux n'est pas toujours complète; il y a grand affaiblissement dans les contractions musculaires effectuées du côté opposé à celui sur lequel l'opération a été pratiquée, et ce reste de mouvement paraît dépendre de l'action exercée sur ce même côté par l'hémisphère demeuré intact (et situé par conséquent du côté hémiplégique); car, en désorganisant une partie déterminée de ce dernier hémisphère, M. Ferrier a vu les mouvements susmentionnés cesser complètement (a).

(a) Ferrier, *Experimental physiology in cerebral physiology*, p. 50.

les nerfs rachidiens, au lieu d'être directs, comme lors de l'excitation de la moelle épinière, sont aussi croisés (1).

Beaucoup de physiologistes considèrent les effets croisés de l'action cérébrale sur les muscles des deux moitiés du corps comme étant une conséquence de l'entre-croisement des bandelettes de substance blanche qui se voit nettement chez l'Homme dans le sillon antérieur de la moelle épinière au niveau des pyramides (2). Il est en effet très-probable que les fibres nerveuses qui passent ainsi de droite à gauche et de gauche à droite, dans cette partie du bulbe rachidien, jouent un rôle important dans la transmission des incitations développées par la volonté dans l'un ou l'autre des hémisphère du cerveau et exercent leur action sur les muscles du côté opposé du corps ; mais le rôle de ces bandelettes obliques a été certainement fort exagéré, car MM. Vulpian et Philippeaux, ainsi que plusieurs autres expérimentateurs, ont constaté que la section de cette

(1) Jusqu'à ce que Flourens eut élucidé ces questions à l'aide d'expériences d'une grande précision, il régnait beaucoup de confusion, de contradictions et même d'erreurs au sujet de la production d'effets directs ou d'effets croisés par la lésion de telle ou telle partie de l'encéphale. Cela dépendait principalement de ce que le siège de la lésion n'avait pas été exactement déterminé. Ainsi Hippocrate posait comme maxime que dans les plaies du cerveau la convulsion est toujours du côté blessé et la paralysie au contraire du côté opposé à la blessure (a). Haller fit à ce sujet des

expériences qui lui parurent favorables à cette opinion (a) et Lorry arriva à la même conclusion dans ses recherches sur les blessures de la moelle allongée (b). Cela tenait à ce que cet expérimentateur n'isolait pas la moelle allongée du cervelet, et qu'en piquant à la fois ces deux organes du même côté, il déterminait la convulsion du même côté par la lésion de la moelle allongée et l'effet croisé par la lésion du cervelet. Flourens eut toujours soin d'isoler les parties sur lesquelles il opérait (c).

(2) Voy. t. XI, p. 279.

(a) Haller, *Mémoire sur la nature sensible et véritable des parties.*

(b) Lorry, *Sur les mouvements du cerveau* (*Académie des sciences, Mém. des savants étrangers*, 1760, t. III, p. 375).

(c) Flourens, *Op. cit.*, p. 110 et suiv.



portion du bulbe rachidien sur la ligne médiane n'empêche pas complètement le passage des incitations de l'un des hémisphères du cerveau aux muscles du côté opposé du corps (1), et d'ailleurs nous avons vu précédemment que, chez les autres Vertébrés, il n'y a pas de bandelettes entrecroisées de la sorte, mais que dans toute la longueur de la moelle épinière, les fibres dont naissent les racines antérieures des nerfs sont reliées directement ou indirectement à la portion de cet axe rachidien qui se trouve du côté opposé de la ligne médiane.

§ 5. — L'indépendance fonctionnelle des deux hémisphères cérébraux considérés comme source de la force déterminante des mouvements volontaires n'existe pas au même degré pour l'action exercée par ces foyers nerveux sur

Variations dans le degré d'indépendance des hémisphères cérébraux.

(1) Ces expériences très-difficiles à réaliser ont été faites sur des Chiens, et les résultats obtenus ainsi dans deux cas (*a*) ont été corroborés par des observations pathologiques. En effet, M. Vulpian rapporte deux cas dans lesquels il constata par l'autopsie l'atrophie et la désorganisation des pyramides antérieures chez des femmes dont les membres n'étaient pas paralysés ou ne l'étaient qu'incomplètement (*b*).

Des expériences relatives aux effets de la division partielle de la moelle épinière faites par M. Brown-Séguard avaient conduit cet auteur à penser que l'entre-croisement des fibres conductrices des excitations motrices volitionnelles a lieu principalement,

sinon entièrement, à la partie inférieure de la moelle allongée et non dans d'autres parties de l'isthme encéphalique, comme le pensaient plusieurs auteurs. Mais une nouvelle étude de cette question lui a fait changer d'avis, et aujourd'hui il pense que l'hypothèse de la transmission des ordres de la volonté aux membres s'effectue nécessairement en totalité ou en grande partie par des conducteurs s'entre-croisant, soit à la base de l'encéphale, soit ailleurs. Il croit pouvoir établir que les paralysies d'origine encéphalique proviennent d'une influence arrestatrice qui s'exercerait à distance et même quelquefois très-loin du siège de la lésion (*c*).

(a) Brown-Séguard, *Experimental and clinical researches into the physiology and pathology of the spinal cord*, 1853, p. 21 et suiv.

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 494.

(c) Brown-Séguard, *Recherches démontrant la non-existence de l'entre-croisement des conducteurs servant aux mouvements volontaires à la base de l'encéphale ou ailleurs* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1878, t. LXXXVI, p. 1113).

toutes les parties du système musculaire. Elle est presque complète quant à l'influence que le cerveau exerce sur les muscles moteurs des membres et de la langue. Mais elle fait défaut ailleurs, de sorte que, dans les cas d'hémiplégie, tous les muscles du côté paralysé ne sont pas soustraits à l'empire de la volonté (1). Ainsi, d'ordinaire, dans les cas d'hémiplégie cérébrale, le muscle orbiculaire des paupières du côté paralysé, tout en n'obéissant pas à la volonté, lorsque le malade cherche à le faire agir isolément, se contracte sous l'influence de cette force lorsque son congénère du côté opposé est mis en mouvement (2). Les muscles moteurs du globe de l'œil échappent encore plus complètement aux effets de cette paralysie partielle, et les muscles de l'appareil respiratoire du côté paralysé ne sont qu'incomplètement soustraits à l'influence de la volonté chez les hémiplégiques (3), et

(1) Plusieurs pathologistes ont appelé l'attention sur l'inégalité de l'influence paralysante de l'hémiplégie sur les diverses parties du système musculaire et ont cherché à l'expliquer de différentes manières (a). Les résultats obtenus récemment par des expériences sur le pouvoir excitateur spécial de diverses parties de l'encéphale jettent beaucoup de lumière sur ces questions, et dans la prochaine leçon je les ferai connaître ; mais pour se rendre bien compte de ces faits, il me paraît nécessaire de tenir également compte de l'influence que les deux foyers excito-moteurs d'une même

paire sont susceptibles d'exercer l'un sur l'autre et des phénomènes de substitution physiologique qui peuvent en être la conséquence.

(2) Il ne faut pas confondre la paralysie unilatérale de la face qui peut résulter de la désorganisation du nerf facial ou de l'un des nerfs oculomoteurs avec celle dépendante d'une lésion cérébrale.

(3) Ainsi, le paraplégique peut presque toujours faire à volonté soit un mouvement inspiratoire profond, soit une inspiration limitée, en faisant agir les muscles thoraciques du côté paralysé en même temps que ceux du côté sain.

(a) Schröder van der Kolk, *On the minute structure and functions of the spinal cord and medulla oblongata*, p. 188.

— Hughling Jackson, *Clinical and physiological researches on the nervous system*.

— Broadbent, *An attempt to remove the difficulties attending the application of Dr Carpenter's Theory of the function of the sensori-motor ganglion to the common form of hemiplegia* (*British and foreign medico-chirurgical Review*, 1866, t. XXXVII, p. 471 et suiv.).

l'on peut dire d'une manière générale que les conséquences de la cessation de l'activité fonctionnelle de l'un des hémisphères du cerveau sur les mouvements volontaires partiels sont d'autant moins considérables que dans l'état normal de l'économie ces mouvements sont associés d'une manière plus intime dans les deux moitiés du système musculaire (1). Nous aurons à revenir sur ces faits dans une prochaine leçon, et alors je chercherai comment on peut rendre compte des différences de cet ordre; pour le moment, je me bornerai à en signaler l'existence (2).

Chez les Vertébrés inférieurs, la localisation de la puissance volitionnelle dans l'hémisphère cérébral du côté opposé à celui du système musculaire qui est appelé à agir est encore moins prononcée. Ainsi chez les Batraciens et chez les Poissons, l'ablation de l'un de ces lobes ne détermine aucun changement important dans les mouvements spontanés de l'animal. Chez les Oiseaux, les Pigeons par exemple, cette opération ne produit aussi que peu d'effet appréciable (3).

Il est aussi à noter que l'entre-croisement des effets volitionnels n'est également complet, ni chez tous les Mammifères, ni chez les mêmes Animaux à différents âges. Chez l'Homme, la paralysie motrice unilatérale est, comme

(1) M. Broadbent a particulièrement insisté sur les relations qui existent entre le degré d'indépendance fonctionnelle des muscles correspondants dans les deux moitiés de l'organisme et la perte plus ou moins complète de l'action de la volonté sur ces organes dans les cas d'hémiplégie cérébrale (a).

(2) Les muscles qui dans les cas

d'hémiplégie des organes locomoteurs et préhenseurs restent plus ou moins complètement soumis à l'influence de la volonté, sont à divers degrés les muscles de l'œil, de la face, du cou, du dos et du thorax.

(3) Voyez à ce sujet les résultats obtenus par Longet et par M. Vulpian (b).

(a) Broadbent, *Loc. cit.*, p. 473.

(b) Longet, *Traité de physiol.*, t. III, p. 432.

— Vulpian, *Leçons sur la physiol. du syst. nerv.*, p. 677.

je l'ai déjà dit, presque absolue dans les parties du système musculaire dont les nerfs naissent au-dessous des pyramides antérieures, où les fibres nerveuses venant du pédoncule cérébral de droite passent à gauche, et *vice versa*; mais il n'en est pas tout à fait de même chez le Chien ou le Lapin, et les lésions de l'un des hémisphères cérébraux qui déterminent l'hémiplégie du côté opposé n'agissent pas aussi puissamment sur l'aptitude à exécuter des mouvements volontaires dans cette partie chez les jeunes Animaux que chez les individus adultes.

Chez les Insectes, les effets produits par la section de l'un des connectifs qui unissent entre eux les ganglions des segments adjacents, ou par la destruction de ces ganglions d'un seul côté du corps, sont directs; mais la transmission de l'action excito-motrice développée d'un côté peut s'effectuer partiellement par les connectifs du côté opposé (1).

Fonctions  
des corps  
striés.

§ 6. — En parlant du cerveau comme étant chez les Animaux supérieurs la source de la puissance volitionnelle qui met en jeu les muscles locomoteurs, je n'ai pas distingué entre elles les deux parties de l'encéphale que l'on confond souvent sous ce nom commun, mais qu'il nous faudra étudier séparément : le cerveau proprement dit, composé essentiellement des deux hémisphères et des corps striés.

Je rappellerai que ces derniers organes unissent les hémisphères ou lobes cérébraux aux couches optiques, et que par l'intermédiaire de celles-ci ils les relient aux pédoncules cérébraux constitués par l'extrémité antérieure de la moelle allongée (2). Ils sont formés en grande partie par des

(1). Voyez les expériences de Yersin de M. Vulpian sur les Écrevisses (a).  
et de M. Faivre, ainsi que celles (2) Voy. t. XI, p. 308.

(a) Yersin, *Op. cit.* (*Bull. de la Soc. vaudoise des sc. nat.*, n° 4).

— Faivre, *Du cerveau des Dytisques* (*Ann. des sc. nat.*, 1857, t. VIII).

— Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 786.

fibres de substance blanche en continuité avec celles dont ces pédoncules se composent, mais chacun d'eux contient aussi beaucoup de substance grise qui est divisée en deux amas ou noyaux appelés l'un le *noyau caudé*, parce qu'il est pyriforme, l'autre le *noyau lenticulaire*, parce qu'il est petit et en forme de lentille.

Les corps striés ne donnent aucun signe de puissance excito-motrice lorsqu'on les irrite mécaniquement, mais ils transmettent au mésocéphale les incitations développées dans le cerveau et que l'on peut, à l'exemple de M. Meynert, appeler des incitations psycho-motrices (1). Aussi, de même que les autres conducteurs de force nerveuse, ces organes peuvent-ils être mis en jeu par un courant électrique et déterminer ainsi un développement de force excito-motrice dans la moelle allongée. L'état d'irritation produit dans les corps striés agit d'une manière analogue sur les foyers excito-moteurs, et l'influence que chacun d'eux exerce ainsi se manifeste principalement par la production de mouvements dans le côté opposé du corps. Leur action est donc croisée comme celle des lobes cérébraux, et leur destruction entraîne une hémiplégie lorsque la désorganisation n'atteint que l'un d'eux, ou l'abolition complète des mouvements

(1) M. Nothnagel a étudié les fonctions des noyaux lenticulaires des corps striés en les désorganisant au moyen d'une injection locale d'acide chromique en dissolution, et il a conclu de ses expériences pratiquées sur des Lapins que c'est par ces noyaux que passent les fibres conductrices des incitations volitionnelles développées dans les hémisphères cérébraux, et destinées à se rendre

à des centres d'innervation situés plus en arrière dans l'axe cérébro-spinal (a). Dans une expérience analogue, le noyau caudé du corps strié ayant été détruit mécaniquement chez un Chien, l'Animal manifesta une grande faiblesse dans les membres du côté opposé, et exécuta un mouvement de manège particulier à l'aide des pattes du côté sur lequel l'opération avait été pratiquée (b).

(a) Nothnagel, *Experimentelle Untersuchungen über die Functionen des Gehirns* (Virchow's *Arch. für physiologische Anat.*, 1874).

(b) Duret et Carville, *Op. cit.* (*Archiv. de physiol.*, 1875, série 2, t. II, p. 457).

volontaires lorsqu'ils sont détruits tous les deux. Dans une prochaine leçon nous aurons à revenir sur les phénomènes qui résultent soit de leur irritation mécanique ou électrique soit de leur ablation (1).

Substitu-  
tions phy-  
siologiques.

§ 7 — L'étude des effets produits par l'ablation ou par toute autre lésion grave de l'un des hémisphères cérébraux est susceptible de jeter d'utiles lumières sur une question que je n'ai pas abordée jusqu'ici, mais que nous ne pouvons négliger plus longtemps, car elle se lie d'une manière intime à plusieurs de celles soulevées par le fait de la division croissante du travail effectué par l'ensemble du système nerveux chez les Êtres de plus en plus élevés dans le règne animal. Je veux parler des substitutions physiologiques dont ce système nous offre le spectacle (2).

Nous venons de constater que chez les Vertébrés supérieurs,

(1) Dans des expériences faites sur des Chiens, M. Ferrier a vu l'application des électrodes sur la surface de la portion intraventriculaire de l'un des corps striés (ou noyaux caudés de substance grise) déterminer du côté opposé non-seulement la contraction spasmodique continue des muscles de la face et du cou, mais un état tétanique du membre antérieur et du membre postérieur par suite duquel la tête était rapprochée de la queue. La prédominance des muscles fléchisseurs sur les muscles extenseurs était très-marquée, mais tous les muscles latéraux paraissaient se contracter simultanément, et l'état spasmodique cessait dès que les électrodes étaient éloignées, soit qu'on les enlevât

complètement, soit qu'on les mît en contact avec les couches optiques, les hippocampes ou les autres parties de l'encéphale. Les effets étaient toujours croisés, l'excitation électrique du corps strié droit déterminant le pleurothotonos du côté gauche, et *vice versa*.

Chez les Lapins, l'action des courants électriques sur les corps striés provoque les mêmes contractions dans les muscles de la tête et du cou, mais M. Ferrier n'obtint jamais un état de pleurothotonos général (a).

(2) L'anatomie comparée, associée à la physiologie zoologique, fournit des exemples nombreux de suppléances ou emprunts physiologiques fort divers (b).

(a) Ferrier, *Experimental researches*, p. 34.

(b) Milne Edwards, *Introduction à la zoologie générale, ou considérations sur les tendances de la nature dans la constitution du règne animal*, p. 61 et suiv. (1851).

chaque moitié de l'encéphale est en relation fonctionnelle avec l'une des moitiés du corps. Ainsi, chez l'Homme, l'hémisphère droit du cerveau préside à la production des mouvements volontaires exécutés par les muscles locomoteurs ou préhenseurs du côté gauche, et de même que l'hémisphère gauche préside à la production des mouvements volontaires du côté droit du corps, la destruction même partielle de l'un de ces lobes cérébraux est immédiatement suivie de la paralysie des membres qui sont en relations fonctionnelles avec le lobe lésé (1). Mais il arrive parfois que peu à peu la paralysie se dissipe et que la volonté reprend son empire sur la totalité du système musculaire. Des cas de guérison du même genre s'observent souvent à la suite d'une désorganisation partielle du cerveau (2). Or ces faits ne pourraient être expliqués que de deux manières : en supposant que la

(1) Cette division du travail physiologique entre les deux moitiés du cerveau est d'autant moins prononcée chez les divers Vertébrés, que ceux-ci appartiennent à des types zoologiques plus inférieurs. Ainsi, l'ablation de l'un des hémisphères chez un Oiseau, un Reptile ou un Batracien ne produit que peu d'effet appréciable, tandis que chez le Chien cette opération cause un grand affaiblissement musculaire du côté opposé du corps. Il est aussi à noter que l'effet, produit de la sorte, est plus grand chez l'adulte que chez un jeune animal (a).

(2) Les expériences de Flourens et de plusieurs autres physiologistes, relatives à la substitution fonctionnelle des fibres nerveuses sensibles aux fibres motrices, ou *vice versã* (b),

ne peuvent être invoquées à l'appui de la thèse que je soutiens ici ; car les résultats obtenus dans ces circonstances prouvent seulement que ces conducteurs de la force nerveuse sont aptes à transmettre l'ébranlement excitatoire dans les deux sens. La plupart des cas de guérison des paralysies déterminées par des lésions encéphaliques ne sont pas plus significatifs ; car le rétablissement de la fonction peut dépendre de la disparition de la cause mécanique ou autre dont l'action a produit l'incapacité physiologique. Mais les mêmes objections ne peuvent être faites aux cas dans lesquels la perte de la puissance volitionnelle a été déterminée par l'ablation ou la désorganisation d'un foyer d'innervation.

(a) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 432.

(b) Voyez ci-dessus, p. 45 et suiv.

partie dont la destruction a causé la perte de la faculté se reconstitue, ou en supposant qu'une autre partie de l'encéphale qui, au premier moment, n'était pas apte à exercer la faculté perdue le devint au bout d'un certain temps. Les résultats fournis par l'autopsie ne nous permettent pas d'adopter la première de ces deux hypothèses ; et par conséquent nous sommes conduits à penser que l'organe restant est devenu capable d'exécuter la totalité du travail physiologique dont normalement il ne faisait que la moitié, et d'ailleurs les preuves de la possibilité de substitutions fonctionnelles de cet ordre abondent (1).

Au premier abord, de pareils résultats paraissent difficiles à comprendre ; et effectivement, si la division du travail était complète, absolue, entre les deux hémisphères, on ne concevrait pas comment la destruction du lobe droit pourrait procurer au lobe gauche des propriétés physiologiques que ce dernier ne posséderait pas avant la mutilation, et réciproquement. Mais la difficulté disparaît lorsqu'on prend en considération la manière graduelle dont la localisation des fonctions spéciales s'opère dans l'ensemble du règne animal où nous voyons un instrument vital qui, chez les Êtres animés les moins bien doués, cumule deux fonctions, se montre successivement de plus en plus propre à remplir l'une d'elles seulement, tandis que la faculté qui s'affaiblit

(1) Flourens a constaté que chez les Pigeons l'ablation de l'un des lobes cérébraux détermine aussitôt du côté opposé du corps un affaiblissement plus ou moins marqué, mais que toujours les forces ne tardent pas à reprendre leur équilibre, et, avec le temps, la disproportion entre les deux côtés disparaît (a).

Lorsque je parlerai des fonctions spéciales de diverses parties des hémisphères cérébraux, j'aurai à revenir sur la question des suppléances physiologiques et à citer diverses expériences intéressantes de MM. Ferrier, Duret et Carville, Broadbent et autres.

(a) Flourens, *Rech. expérim. sur le syst. nerveux*, p. 31 (1842).

— Ferrier, *The functions of the brain*, p. 212 et suiv.

— Duret et Carville, *Op. cit.* (*Arch. de physiol.*, 1875, série 2, t. II, p. 446).



chez cet agent devient prédominante chez un de ses collaborateurs.

En effet, admettons par hypothèse que la division du travail entre les deux hémisphères ne soit pas complète, mais que l'influence exercée par chaque hémisphère A et B s'étende sur les deux moitiés du système musculaire *a* et *b*, mais très-inégalement, de façon que l'hémisphère A n'exerce sur *a* qu'une action égale à 1, tandis qu'il exercera sur *b* une action égale à 999; la somme des influences stimulantes exercée sur chacune des moitiés du système musculaire par la totalité du cerveau sera de 1000; mais après la destruction de l'hémisphère A, la quantité de force excito-motrice agissant sur les muscles *b* ne sera plus qu'égale à 1, tandis que la quantité de la même force agissant sur les muscles du côté A n'aura été diminuée que de 1/1000 et restera égale à 999. La perte sera donc insignifiante de ce côté, tandis que, du côté opposé, elle sera si grande que les effets produits par le facteur restant pourront passer inaperçus; mais si, par l'effet de l'exercice, la propriété en vertu de laquelle l'agent A agissait avec une puissance minime sur les muscles *a*, se développe, grandit, la force qui au premier moment était insuffisante pour faire fonctionner ces organes, pourra devenir apte à les mettre en jeu. Or, dans une multitude de cas, nous voyons que les instruments physiologiques se renforcent par l'exercice, par conséquent aussi nous pouvons conclure que l'hémisphère restant se modifie peu à peu, non pas de manière à acquérir des propriétés qu'il ne possédait pas, mais à développer une faculté d'abord trop faible pour être utile et à rétablir ainsi dans une certaine mesure l'action de la volonté sur le membre paralysé (1).

(1) C'est par des considérations de l'unité fonctionnelle des deux foyers cet ordre plutôt qu'en supposant excito-moteurs de certains muscles

Ce que nous savons concernant les relations existantes entre l'activité nutritive d'un organe nerveux et sa puissance nerveuse et les différences que nous avons déjà eu l'occasion de remarquer entre l'état des vaisseaux sanguins du même organe lorsqu'il est en repos et lorsqu'il est en action nous permettent même de concevoir comment l'augmentation de puissance fonctionnelle peut être une conséquence de l'exercice, de même que l'atrophie peut être une conséquence d'un repos prolongé.

Applica-  
tions  
de ces vues  
à l'ex-  
plication  
de la  
localisation  
progressive  
des  
facultés.

§ 8. — J'ajouterai que des considérations analogues nous permettent de concevoir comment un même organe peut, chez divers Animaux, acquérir un rôle de plus en plus spécial par la valeur croissante de l'un des facteurs divers dont dépend la somme de son action physiologique; mais tout cela suppose l'existence nécessaire de certaines particularités d'organisation en relation avec chacun des modes de manifestation de la puissance nerveuse dans les instruments où celle-ci se développe, et comme nous ignorons d'ordinaire en quoi ces particularités consistent, je ne crois pas utile d'insister davantage ici sur ces modifications présumées. Nous ne savons pas pourquoi telle cellule nerveuse développe de la force excito-motrice, pourquoi telle autre cellule nerveuse développe la force dont l'action détermine une sensation, ou pourquoi une troisième cellule en apparence semblable aux précédentes est un agent apte à déployer la force volitionnelle; par conséquent il serait prématuré de chercher comment un foyer nerveux s'approprie à l'accomplissement de telle ou telle fonction physiologique, si, en analysant mentalement les phénomènes dont

qu'on peut s'expliquer la persistance de leur empire sur ces muscles ho-

mologues dans les cas d'hémiplégie dont M. Broadbent s'est occupé (a).

(a) Voy. ci-dessus, page 214.

l'examen nous occupe, il ne devenait possible de former à ce sujet des conjonctures plausibles.

Effectivement, nous pouvons nous demander si l'adaptation du foyer de puissance volitionnelle au rôle nouveau qu'il joue est une conséquence de changements survenus dans ses propriétés intrinsèques ou dans le mode d'emploi de cette puissance, et ne consisterait pas en une amélioration des voies de communication existantes entre ce que j'appellerai le producteur et le consommateur de la force stimulante, c'est-à-dire entre ce foyer et les névrites par l'intermédiaire desquelles son influence se fait sentir sur le système musculaire? Cette dernière hypothèse me paraît réunir en sa faveur le plus de probabilités, car elle est à la fois plus simple que la précédente et mieux en accord avec des faits analogues constatés dans d'autres parties du système nerveux. Elle ne suppose aucun changement fondamental dans le foyer ni dans les propriétés de la force développée par celui-ci, mais seulement des facilités plus grandes pour la propagation de cette force dans une direction où elle ne s'engagait qu'en petite proportion. Or des changements de cet ordre dans la faculté conductrice des parties qui mettent les névrites volitionnelles en relation avec les névrites excito-motrices pourraient être réalisés de deux manières : par le développement de fils conducteurs nouveaux ou par l'accroissement du pouvoir conducteur des fils préexistants, et il y a lieu de croire que le résultat indiqué peut être obtenu par l'un et l'autre moyen.

Hypothèses  
explicatives.

Dans une foule de circonstances, nous voyons l'excitation de certains mouvements devenir de plus en plus faciles par le seul fait de l'accoutumance, par exemple les mouvements indépendants du doigt annulaire chez les pianistes ou les violonistes, et dans ce cas rien ne porte à croire que le nombre des filaments élémentaires des nerfs rachidiens situés

entre la moelle épinière et les muscles de l'avant-bras ait augmenté ; c'est seulement l'irritabilité des muscles moteurs de ce doigt, ou l'aptitude de leurs nerfs respectifs à y transporter le stimulant nerveux qui paraît s'être accrue ; et si le propagation de la force nerveuse se fait par la transmission de certaines vibrations, ainsi que cela semble probable, on concevrait que l'état d'équilibre moléculaire propre à faciliter la réalisation de ce phénomène dans certains conducteurs préexistants entre les névrites du foyer volitionnel et les névrites des foyers excito-moteurs spéciaux pourrait résulter de la répétition des actions propres à produire cet état, de la même manière qu'un violon s'améliore par l'usage qu'en fait un musicien jouant toujours juste (1).

Dans d'autres cas, on a pu constater que, dans un nerf dont les fonctions conductrices ont été interrompues par une solution de continuité de sa substance fondamentale, des fibres nouvelles peuvent se développer sous l'influence trophique du foyer nerveux dont ce nerf émane ; cela est démontré à l'aide du microscope par les observations des histologistes (2), et par conséquent on concevrait la possibilité de la guérison d'une hémiplegie par le rétablissement de conducteurs nerveux pour la transmission des incitations de la volonté du lobe cérébral resté intact au foyer excito-moteur appartenant à la moitié correspondante de la moelle allongée. Mais nous n'avons encore aucune preuve de la

(1) Déjà, dans une précédente leçon, j'ai eu l'occasion de parler du mode de réparation des nerfs et de la formation de fibres nouvelles sous l'influence trophique du ganglion ou autre foyer nerveux dont ces conducteurs dépendent (a).

(2) Plusieurs physiologistes ont remarqué que les cuisses d'une Grenouille, excitées plusieurs fois à se mouvoir par un simple couple voltaïque, se contractent plus facilement que lorsqu'elles n'ont jamais été excitées (b).

(a) Voy. t. XI, p. 336.

(b) Humboldt, *Expériences sur le galvanisme*, p. 329.

— Remark, *Op.cit.*, p. 9.

réalisation d'un pareil travail réparateur dans l'intérieur de l'axe cérébro-spinal, et si j'insiste ici sur ces considérations, c'est principalement pour montrer d'ores et déjà qu'une faculté vitale, loin d'être toujours une conséquence des propriétés vitales de l'instrument par l'intermédiaire duquel elle se manifeste, peut dans certains cas se créer cet instrument : fait sur lequel nous aurons à revenir lorsque nous discuterons la valeur des théories qui partagent entre eux les physiologistes métaphysiciens.

§ 9. — Les résultats auxquels nous venons d'arriver nous aideront à concevoir comment l'association simultanée ou successive de certains mouvements est facile à obtenir, tandis que d'autres combinaisons musculaires ne sont réalisées que très-difficilement, et comment non-seulement l'exercice diminue ces difficultés, mais amène parfois la transformation de mouvements volontaires en mouvements automatiques, phénomènes dont nous avons journellement des exemples.

Influence  
de l'associa-  
tion  
des actes.

Sous l'influence de la volonté, de même que sous l'influence des incitations nerveuses inconscientes, les foyers excito-moteurs en connexion avec des muscles pairs entrent plus facilement en jeu simultanément que des foyers asymétriques ; ainsi il est plus facile d'exécuter à la fois avec les deux mains des mouvements similaires que des mouvements dépendants de la contraction de muscles très-différents ; mais, par l'effet de l'exercice souvent répété, de l'éducation de l'appareil nervo-musculaire, d'une éducation gymnastique prolongée, le pouvoir que la volonté est susceptible d'exercer sur les organes moteurs se perfectionne de trois manières : d'une part sous le rapport de son intensité ; d'autre part sous le rapport de l'indépendance des effets divers qu'il est susceptible de produire ; ou bien encore quant aux associations réalisables entre ces effets différents.

Chacun peut se convaincre de la vérité de ces propositions en observant même très-superficiellement ce qui se passe en lui ou chez ses semblables ; par exemple chez l'enfant en bas âge qui commence à apprendre à marcher et chez l'adulte qui apprend à nager. Lorsque les mouvements simultanés que les deux mains doivent exécuter sont dissemblables, comme cela a lieu pour le musicien qui joue du piano, la difficulté est encore plus considérable au premier abord ; mais, par l'effet de l'exercice, elle peut être vaincue si complètement que l'exécutant parvient à faire agir ses doigts d'une manière indépendante avec une rapidité vertigineuse, et cela presque sans effort mental. Or, dans toutes ces circonstances ce sont les actions nerveuses bien plus que le jeu des muscles qui se perfectionnent par l'usage.

Trans-  
formations  
d'actes  
excito-  
moteurs  
volitionnels  
en actes  
automati-  
ques.

Il est également à noter que des phénomènes très-analogues à ceux déterminés par les actions motrices réflexes peuvent résulter de l'influence stimulante que les divers foyers de force excito-motrice sont susceptibles d'exercer les uns sur les autres quand ils sont en activité. Ainsi que j'ai eu l'occasion de le dire précédemment, la force nerveuse développée dans l'un de ces centres, soit par l'arrivée d'impressions sensibles centripètes, soit par l'action de la volition, peut, dans certaines circonstances, réagir sur les névrites moteurs avec lesquels ce foyer est en relation, de manière à en provoquer l'activité fonctionnelle et à déterminer ainsi soit simultanément, soit successivement divers mouvements qui sont en quelque sorte la conséquence de ceux produits par l'action du premier de ces agents générateurs de force excito-motrice. Il en résulte des associations de mouvements dont la cause première est une excitation sensible, une sensation ou une manifestation de la volonté, mais dont la cause prochaine est une action nerveuse inconsciente émanant d'une partie du système excito-moteur.

Les associations excito-motrices de ce genre peuvent être simultanées ou successives.

Les premières déterminent des mouvements automatiques qui ressemblent beaucoup aux mouvements synergiques volontaires dont l'emploi est à chaque instant nécessaire dans l'exercice des fonctions locomotrices ou préhensives; mais ces phénomènes sont accidentels, ils n'ont que peu d'importance et dans l'état actuel de nos connaissances anatomiques et physiologiques, on n'en saurait donner une explication satisfaisante (1).

Les seconds jouent un rôle considérable dans beaucoup de nos actions mécaniques et peuvent être une conséquence de l'habitude de faire volontairement des mouvements semblables.

La cause première de toute série de mouvements volontaires est un effort mental dont le Moi a conscience; mais lorsque les effets produits de la sorte se renouvellent périodiquement à de courts intervalles, ils peuvent être continués automatiquement, c'est-à-dire d'une manière inconsciente: les agents excito-moteurs de l'organisme mis en jeu par la volition fonctionnent alors d'une façon machinale. Dans le principe, chacun des mouvements partiels nécessaire à l'obtention du résultat voulu est déterminé par la puis-

(1) Un cas très-remarquable de mouvements involontaires déterminés par des mouvements volontaires a été observé par Abercrombie et publié par Mashall-Hall.

Un malade dont le bras droit était complètement paralysé éprouvait souvent le besoin de bâiller, et chaque fois qu'il exécutait un mouvement de ce genre, le bras qu'il était inca-

pable de mettre en mouvement volontairement, s'élevait tout à coup avec force. L'autre bras n'obéissait pas à la même impulsion automatique (a).

M. Brouardel a cité divers cas dans lesquels le même mouvement automatique du bras paralysé a été observé chez des hémiplegiques chaque fois que ces malades étrenuaient (b).

(a) Marshall-Hall, *Op. cit.* (*Medico-chirurgical Transactions*, 1839, t. XXII, p. 207).

(b) Brouardel, article HÉMORRHAGIE DU CERVEAU (*Dict. encyclop. des sc. méd.*, t. XIV, p. 373):

sance volitionnelle; mais par l'effet de l'habitude, des relations telles s'établissent entre ces actes, que les impressions produites sur les centres nerveux par l'accomplissement de l'un d'eux provoque sans intervention de la volonté le développement de la puissance excito-motrice qui détermine le mouvement dont celui-ci est ordinairement suivi, et les choses se passent comme si la décharge nerveuse susceptible de faire contracter un muscle en particulier ou un groupe de muscles, au lieu de se produire sous l'influence stimulante de la volonté, était une conséquence d'une action nerveuse réflexe causée par la réalisation du mouvement précédent.

Cette substitution d'une puissance automatique à la puissance consciente que l'on désigne sous le nom de volonté est facile à constater dans le travail de la locomotion, et tous ceux qui ont réfléchi sur ce qui se passe en eux-mêmes ont pu reconnaître qu'en mainte circonstance l'esprit se détourne complètement des actes d'origine volontaire au moyen desquels la progression s'effectue sans qu'il en résulte aucun arrêt ou même aucun changement appréciable dans le jeu de l'appareil locomoteur qui, sans être dirigé par une force consciente, par le Moi, n'en continue pas moins à fonctionner régulièrement. On fait, sans le savoir, ce qu'auparavant on ne pouvait faire qu'en le voulant, et pour le vouloir il fallait savoir ce que l'on allait faire, il fallait accomplir un acte mental conscient.

Des relations analogues peuvent s'établir entre l'activité fonctionnelle d'un organe ou foyer excito-moteur et les sensations de toute autre source qui, d'ordinaire, coïncident avec l'accomplissement d'un mouvement particulier : par exemple la vue d'un certain objet ; et pour que les impressions de cet ordre produisent ces effets réflexes, il n'est même pas nécessaire qu'elles deviennent des sensations, c'est-à-dire qu'elles soient perçues par l'esprit. Des impressions dont



nous n'avons pas conscience, peuvent s'associer ainsi aux actions nerveuses excito-motrices et en devenir la cause déterminante, de même que, dans le travail mental, l'association des idées peut venir en aide à la mémoire.

Nous aurons à revenir sur les faits de cet ordre lorsque nous nous occuperons de l'influence de l'éducation et de la genèse des instincts. Ici je ne veux prendre en considération que leur rôle dans le mécanisme du travail excito-moteur; mais ce rôle est beaucoup plus important qu'on ne serait porté à le supposer au premier abord, et il est nécessaire d'en tenir compte lorsqu'on cherche à analyser les phénomènes très-complexes dont l'étude fait le sujet de ces leçons.

§ 10. — Ayant étudié le mode d'action des deux hémisphères cérébraux dans la production des mouvements volontaires, nous nous trouvons naturellement conduit à examiner si chacun de ces lobes constitue sous ce rapport une unité physiologique, ou si une division plus ou moins grande du travail volitionnel n'y serait pas introduite sinon dans toutes les classes d'animaux vertébrés, au moins chez les êtres animés le plus parfaits, notamment chez l'Homme.

Diversité  
des  
fonctions  
de certaines  
parties  
de chaque  
hémisphère.

Des expériences faites par Flourens et par quelques autres physiologistes ainsi que diverses observations pathologiques recueillies sur l'espèce humaine militent en faveur de la première de ces hypothèses. Ainsi, depuis fort longtemps, on sait que des portions considérables de l'un des hémisphères cérébraux ou même des deux hémisphères peuvent être détruites soit en avant, soit en arrière ou sur les côtés, sans qu'il en résulte chez l'individu mutilé de la sorte aucune incapacité appréciable (1); cependant des expériences ré-

(1) Flourens a traité d'une manière l'unité de cette partie du système spéciale ce point, et il conclut à nerveux (a). J'aurai à revenir sur

(a) Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, 1824, p. 256.

230 FONCTIONS DE RELATION.—ACTION EXCITO-MOTRICE, ETC.  
centes, dont je rendrai compte dans la prochaine leçon, prouvent que l'influence excito-motrice, exercée indirectement par le cerveau sur les diverses parties du système musculaire varie avec les parties de cet organe dont l'activité fonctionnelle est en jeu.

cette question lorsque je m'occuperai du fonctionnement du cerveau et l'exercice des facultés mentales.  
des relations qui existent entre le

---

---

## CENT VINGT-SIXIÈME LEÇON

FOYERS EXCITATEURS DE LA MOTRICITÉ SITUÉS DANS LES COUCHES CORTICALES DU CERVEAU ET DU CERVELET. — Foyers excitateurs des muscles sur la contraction desquels la volonté est sans influence directe. — Action vaso-motrice. — Nerfs constricteurs. — Nerfs dilatateurs. — Action nerveuse modératrice ou suspensive de la motricité. — Influence indirecte des nerfs vaso-moteurs sur l'activité ou le repos des foyers producteurs de la névrosite. — Pouvoir nerveux arrestateur.

§ 1. — Aujourd'hui, tous les physiologistes s'accordent à reconnaître avec Lorry, avec Flourens, Magendie, Van Deen, Longet et avec beaucoup d'autres expérimentateurs de la première moitié du siècle actuel, que la substance grise dont les parties périphériques du cerveau et du cervelet sont formées ne manifeste nulle part aucun signe ni de sensibilité ni d'excitabilité motrice. On peut la piquer, la couper, la cautériser sans déterminer ni douleur ni contractions musculaires (1). Jadis, Willis avait supposé que le cervelet était le siège de la sensibilité, et quelques auteurs moins anciens avaient avancé que les excitations traumatiques des parties profondes soit du cerveau, soit du cervelet, provoquaient des mouvements convulsifs; mais des expériences, faites avec le degré de précision nécessaire, ont montré que les mouvements observés dans ces circonstances ne dépendaient pas des lésions subies par l'écorce grise de ces organes ou par la substance blanche immédiatement sous-jacente, mais étaient causées par la blessure des parties voisines de la moelle allongée ou de quelque autre partie du mésencéphale dont les propriétés excito-motrices et l'excitabilité propre nous sont déjà connues (2). L'insensibilité de la portion corticale

Considérations  
préliminaires.

(1) Voy. t. XI, p. 355 et p. 390.

(2) Vers le milieu du siècle der-

nier, Haller fit, en commun avec Zinn, diverses expériences sur les

de l'encéphale a été plus d'une fois constatée chez l'homme dans des opérations chirurgicales pratiquées à la suite de fractures de la boîte crânienne, et elle a été constatée chez les Animaux appartenant à toutes les classes de l'embranchement des Vertébrés. Plusieurs expérimentateurs ont vu que le passage de courants électriques, soit dans la portion antérieure des hémisphères cérébraux, soit dans la portion postérieure des mêmes lobes, ne produisait aussi aucun effet appréciable sur le système nerveux (1), et, générali-

effets produits par les blessures de l'encéphale, et il en conclut que les lésions, tant du cervelet que du cerveau proprement dit, déterminent de la douleur et des mouvements convulsifs (a). Mais, peu de temps après, Lorry fit voir que cela n'est pas (b). L'erreur de Haller dépendait de ce que ce physiologiste n'avait pas bien distingué entre elles les parties de l'encéphale atteintes par l'instrument vulnérant, et que les lésions produites dans ses expériences, au lieu d'être limitées au cerveau ou au cervelet, s'étendaient à la moelle allongée ou à d'autres parties de la région basilaire de l'encéphale. Flourens fut le premier à introduire dans les vivisections de ce genre une méthode expérimentale rigoureuse, et il rendit ainsi à l'étude de la physiologie du système nerveux un service considérable (c).

Récemment M. Nothnagel a vu des mouvements convulsifs survenir chez le Lapin lorsqu'au moyen d'une in-

jection interstitielle d'acide chromique il désorganisait sur un point très-restreint la portion postérieure des hémisphères cérébraux; il a obtenu le même résultat en enfonçant une aiguille sur ce point (d); mais, ainsi que l'a fait remarquer M. Ferrier, les accidents produits de la sorte dépendent probablement de la pression exercée sur les tubercules quadrijumeaux qui se trouvent immédiatement au-dessous du point en question (e).

(1) Longet s'exprime à ce sujet de la manière suivante : Sur des Chiens, des Chats et des Lapins, ainsi que sur un grand nombre d'Oiseaux, j'ai eu l'occasion d'irriter mécaniquement la substance blanche des hémisphères du cerveau, de la cautériser avec la potasse, l'acide azotique, le fer rouge, etc.; *d'y faire passer des courants électriques en divers sens, sans parvenir jamais à mettre en jeu la contractilité musculaire*; même résultat eu dirigeant les mêmes

(a) Haller, *Mém. sur la matière sensible et irritable des parties du corps animal*, t. I, p. 198 et suiv., p. 206 et suiv. (1756).

(b) Lorry, *Op. cit.* (*Mémoires de l'Acad. des sc.; Sav. étr.*, t. III, p. 370 (1760).

(c) Flourens, *Op. cit.*, p. 36 et suiv. (1824).

(d) Nothnagel, *Experimentelle Untersuchungen über die Functionen des Gehirns* (Virchow's Archiv, t. LVIII, p. 420).

(e) Ferrier, *The Functions of the Brain*, p. 128.

sant prématurément les déductions à tirer de cet ensemble de faits, on en avait conclu que le cerveau est indifférent à l'action de tous les stimulants dont le physiologiste peut disposer. Cela est vrai pour certaines parties des lobes cérébraux, mais ne l'est pas pour toutes; nulle part les stimulants mécaniques ou chimiques n'y déterminent la manifestation de propriétés excito-motrices, et cependant, dans certaines parties de ces lobes, ces propriétés existent et peuvent être mises en jeu par l'électricité. Une certaine région de l'écorce grise du cerveau est susceptible d'être excitée par cet agent, et l'excitation causée de la sorte provoque dans les diverses parties du système musculaire des mouvements analogues à ceux que la volonté détermine dans l'état normal de l'économie animale.

Actions  
excito-  
motrices  
provoquées  
par  
l'électrisa-  
tion  
du cerveau.

Déjà en 1809, Rolando avait observé la production de certains mouvements musculaires par l'introduction de l'un des pôles d'une pile galvanique dans la substance du cervelet ou même du cerveau (1); mais les physiologistes ne firent pas attention à ce fait, et ils attribuèrent les effets observés à la transmission du stimulant électrique à la portion de la moelle allongée placée sous le cervelet, ou aux parties sensibles de la base de l'encéphale les plus rapprochées des hémisphères cérébraux.

Les expériences de Rolando restèrent donc stériles, et elles étaient même complètement oubliées depuis fort long-

agents sur la substance grise ou corticale des lobes cérébraux (a).

(1) Rolando se borna à annoncer le fait, sans donner, sur la manière dont ses expériences avaient été faites, les détails nécessaires pour permettre aux physiologistes de juger si l'exci-

tant galvanique avait été appliqué seulement sur la substance constitutive du cervelet ou des lobes cérébraux, ou si cet agent ne s'était pas étendu aux centres excito-moteurs sous-jacents (b).

(a) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 146 (1869).

(b) Rolando, *Saggio supra la vera struttura del Cervello*, p. 31 (Sassari, 1809).

temps, lorsqu'en 1870 MM. Fritsch et Herzig constatèrent que, chez le Chien, l'action du galvanisme sur certaines parties de l'écorce grise du cerveau détermine des mouvements, soit dans les membres, soit dans la face, ou même dans des parties plus restreintes de l'organisme suivant le lieu d'application de l'électrode sur l'encéphale. Les recherches de ces deux expérimentateurs, poursuivies par M. Herzig en Allemagne, puis par M. Ferrier en Angleterre, enfin par MM. Carville et Duret en France, ont ouvert un nouveau champ aux investigations dont les fonctions de l'encéphale sont depuis si longtemps l'objet sans que la lumière y eût été portée d'une manière suffisante, et je suis convaincu qu'en persistant dans cette voie on arrivera à des résultats d'une grande importance, non-seulement pour l'intelligence de ce qui est relatif aux actions excito-motrices, mais aussi relativement à des phénomènes d'un autre ordre dont nous n'avons pas à nous occuper en ce moment (1).

(1) La première publication de MM. Fritsch et Herzig fut bientôt suivie d'un travail plus étendu sur le même sujet par ce dernier auteur (a). En 1873, M. Ferrier publia ses recherches (b), et peu de temps après, M. Herzig fit paraître un nouveau mémoire sur cette partie de la

physiologie du cerveau (c). L'année suivante (1874), M. Ferrier donna un second mémoire (d), et M. Herzig réunit en un volume l'ensemble de ses recherches (e). Enfin M. Ferrier a poursuivi, en 1875 et 1876, ses recherches, en prenant pour sujet de ses expériences les Singes, et il a varié

(a) Fritsch et Herzig, *Ueber die electrische Erregbarkeit des Grosshirns* (*Archiv für Anat. u. Physiol.*, 1870, p. 300).

— Herzig, *Ueber die beim Galvanisiren des Kopfes entstehenden Störungen der Muskelinnervation und der Vorstellungen vom Verhalten im Baume* (*Loc. cit.*, 1871, p. 716). — *Weitere Untersuchungen zur Physiologie des Gehirns* (*Loc. cit.*, 1871, p. 771).

(b) Ferrier, *Experimental researches in cerebral Physiology and Pathology* (*West-riding Lunatic asylum medical Reports*, t. III, 1873).

(c) Herzig, *Untersuchungen zur Physiologie des Gehirns* (*Archiv für Anat. und Physiol.*, 1873, p. 397).

(d) Ferrier, *The localisation of function in the Brain* (*Proceedings of the Royal Society of London*, 1834, t. XXII, p. 229). — *Croonian Lecture* (*Phil. Trans.*, 1874).

(e) Herzig, *Untersuchungen über das Gehirn*, 1874.

Dans les expériences de M. Herzig, l'excitation de la substance corticale du cerveau fut obtenue au moyen de courants galvaniques continus. M. Ferrier fit usage de la *faradisation*, c'est-à-dire de courants d'induction intermittents de faible intensité (1). Lorsque l'action électrique est trop puissante, ses effets cessent d'être convenablement délimités, et au lieu de provoquer des mouvements normaux, elle détermine des contractions permanentes analogues à celles qui caractérisent les attaques d'épilepsie, phénomènes pathologiques dont nous n'avons pas à nous occuper.

Ainsi que je l'ai déjà dit, la puissance excito-motrice, susceptible d'être mise en jeu par le galvanisme, ne se manifeste pas dans toutes les parties des hémisphères cérébraux. Chez tous les Mammifères elle est plus ou moins circonscrite dans la portion moyenne ou temporo-pariétale de ces lobes (2); mais elle existe aussi dans le cer-

davantage ses procédés d'investigation (a). L'ensemble de ses travaux, à ce sujet, a été présenté dans un volume publié plus récemment (b). Par conséquent, M. Herzig a le mérite d'avoir ouvert la voie; mais M. Ferrier a, de son côté, contribué non moins à l'avancement de nos connaissances à ce sujet.

(1) M. Ferrier employa la pile de Stœhrer (avec des éléments charbon et zinc) en connexion avec la bobine secondaire de l'appareil magnéto-électrique de M. Du Bois-Raymond. L'électrode est appliquée directement sur la surface du cerveau, après ablation des parois du crâne et de

la dure-mère. Afin de prévenir la complication des phénomènes qui résulteraient de la douleur, et pour épargner aux Animaux des souffrances inutiles, ceux-ci sont préalablement anesthésiés ou narcotisés; mais l'état d'insensibilité ne doit pas être complète, car s'il en était ainsi, l'encéphale cesserait de répondre aux excitations électriques.

(2) M. Herzig, à qui l'on doit la découverte de ce fait important, appelle *zone excitable* (*erregbare Zone*) du cerveau la portion de la couche corticale des hémisphères cérébraux qui se comporte de la sorte (c). L'inexcitabilité complète de la partie anté-

(a) Ferrier, *Experiments on the brain of Monkeys* (*Proceed. of the Royal Society*, 1875, t. XXIII, p. 409 et 431). — *Croonian Lecture. Experiments on the Brain of Monkeys*, seconde série (*Phil. Trans.*, 1876, p. 433).

(b) Ferrier, *The functions of the Brain*, 1876.

(c) Herzig, *Untersuchungen über das Gehirn*.

velet (1), et dans presque tous les cas ses effets sont croisés, c'est-à-dire se produisent du côté opposé à celui auquel le stimulant est appliqué.

La division du travail excito-moteur, développable ainsi dans la substance grise de l'encéphale, est portée fort loin chez le Chien. On peut, en lui appliquant les électrodes sur tel ou tel point de la surface du cerveau, provoquer des mouvements dans une partie déterminée du corps et produire ainsi, automatiquement, des effets semblables à ceux qui, dans les circonstances ordinaires, résultent des incitations de la volonté. Chaque muscle de l'appareil locomoteur et de la face, ou bien chacun des groupes de ces muscles, semble être placé sous l'empire d'une certaine portion spéciale de ces couches corticales, et lorsqu'au moyen de l'électricité on parvient à mettre en jeu un de ces points sans étendre l'excitation aux parties circonvoisines, on met en action la partie correspondante du système musculaire sans déterminer la contraction des muscles adjacents (2).

rieure et de la partie postérieure des hémisphères par les courants continus ou interrompus a été constatée aussi par plusieurs physiologistes qui, plus récemment, ont fait des recherches du même ordre; mais il existe encore quelque incertitude quant aux limites de la région excitable, et elle paraît être, en réalité, moins étendue que ne le pense M. Ferrier (a).

(1) Ce fait a été observé pour la première fois par M. Ferrier.

(2) Dans les premières expériences de ce genre, faites par MM. Fritsch et Herzig, le nombre des foyers ex-

cito-moteurs spéciaux, mis en action par la galvanisation de l'écorce grise du cerveau, ne fut que de quatre pour chaque hémisphère, savoir: un pour le membre antérieur, un pour le membre postérieur, un pour les muscles du tronc et un pour les muscles de la face (b). M. Ferrier poussa ces distinctions beaucoup plus loin, et M. Herzig, dans ses recherches subséquentes, arriva à des résultats analogues. Mais c'est principalement à M. Ferrier que l'on doit la démonstration de l'existence distincte de la plupart des centres

(a) Carville et Duret, *Sur les fonctions des hémisphères cérébraux* (*Archives de physiologie*, 1875, 2<sup>e</sup> série, t. I, p. 421 et 430).

(b) Fritsch et Herzig, *Op. cit.* (*Arch. für Anat. und Physiol.*, 1830).



Ainsi, dans les expériences de M. Ferrier, l'application des électrodes sur un certain point déterminé de la partie moyenne et supérieure de l'un ou l'autre hémisphère fut toujours suivie de mouvements de va-et-vient de la queue analogues à ceux par lesquels habituellement le Chien témoigne d'un sentiment de satisfaction. En stimulant de la même façon un point situé un peu plus en avant et plus bas, cet expérimentateur mit en action les muscles adducteurs de la patte antérieure du côté opposé, et, en changeant un peu la position de l'électrode, il provoqua des mouvements dans la patte postérieure. Puis, transportant l'électrode sur la partie moyenne de l'hémisphère vers un point également bien déterminé, il vit tous les muscles du tronc rester en repos, mais des contractions se manifester dans les muscles de la paupière (1).

Diversité  
des points  
excitables  
chez  
les Mammifères.

En agissant de la même manière sur une partie située un peu plus en avant et en bas, il provoqua des mouvements spasmodiques de la commissure des lèvres ou des parties adjacentes de la joue.

Enfin l'excitation d'une même partie de la substance corticale du cerveau déterminait toujours la contraction d'un même muscle ou groupe de muscles, et en variant

particuliers connus actuellement.

Pour être bien fixé sur les points d'application des électrodes dont l'action déterminait des contractions dans telle ou telle partie du système musculaire, M. Ferrier plaçait à côté de l'Animal, sur lequel il expérimentait, un cerveau provenant d'un autre individu de la même espèce, préalablement durci par l'alcool, et sur lequel il marquait la place correspondant exactement à celle

excitée par le courant électrique (a).

(1) Ainsi, l'excitation du point correspondant au numéro 7 dans la figure du cerveau de Chien donné par M. Ferrier (b) causa, du côté opposé, l'élévation du sourcil et de la paupière supérieure.

L'application des électrodes sur le point n° 5 de la même figure causa une forte contraction du muscle orbiculaire des paupières et un mouvement de la tête à droite.

(a) Ferrier, *Experimental researches* (West Riding lunatic assylum, t. III).

(b) *Experimental researches*, p. 21, fig. 6.

les points stimulés de la sorte, M. Ferrier constata des changements correspondants dans les parties du système musculaire mises en action (1).

M. Ferrier est arrivé à des résultats analogues en expérimentant sur plusieurs autres Mammifères, tels que le Chat, le Lapin, le Cochon d'Inde, le Rat et le Singe (2). Chez tous ces Animaux, l'action d'un courant électrique sur les couches corticales de la région moyenne des hémisphères cérébraux a provoqué des mouvements, et les muscles, dont la contraction était déterminée de la sorte, variaient suivant les points sur lesquels les électrodes étaient appliquées.

Par analogie, il était donc permis de penser que, sous ce rapport, le cerveau de l'Homme ne doit différer que peu ou point du cerveau des autres Mammifères, et il est probable qu'en expérimentant sur la tête d'un criminel récemment décapité on aurait constaté directement cette analogie; mais un physiologiste américain n'a pas voulu attendre une occasion de ce genre et a profité de sa position comme médecin de l'hôpital dit du *Bon-Samaritain*, à Cincinnati, pour répéter sur une des pauvres femmes confiées à ses soins les expériences que ses devanciers de l'ancien monde avaient fait sur des Animaux. Effectivement, il enfonça dans

(1) Cette conclusion a été pleinement confirmée par les expériences de MM. Carville et Duret, mais elle cesse d'être vraie lorsque le courant électrique dont on fait usage est assez puissant pour étendre au loin son action excitante; car, dans ce cas, les effets, produits par l'application des électrodes sur un même point, peuvent varier beaucoup (a).

(2) Les recherches de M. Ferrier sur l'excitabilité de l'écorce grise du cerveau des Singes datent de 1874 (b), et précédemment M. Herzig avait fait une expérience analogue sur un Animal de cet ordre; mais je cite ici de préférence les résultats obtenus par le premier de ces deux auteurs, car ils sont de beaucoup les plus nets.

(a) Carville et Duret, *Op. cit.* (*Arch. de physiol.*, série 2, t. I, p. 421).

(b) Ferrier, *Op. cit.* (*Proceed. of the Royal Society*, t. XXII, p. 230).

diverses parties du cerveau de cette malheureuse créature des aiguilles en communication avec une pile galvanique, et il constata que le passage du courant électrique, sans produire aucune sensation locale, déterminait des mouvements convulsifs dans le côté du corps opposé à celui sur lequel l'opération était pratiquée. Du reste, ces expériences, qui me paraissent avoir été conduites avec aussi peu d'intelligence que d'humanité, ne conduisirent à aucune découverte digne d'attention (1).

§ 2. — Ce genre d'excitabilité du cerveau n'est pas également développé chez tous les Vertébrés, et la division du travail physiologique, mise en évidence par l'électrisation des différentes parties de cet organe, n'existe pas au même degré chez tous ces Animaux.

Différences observées chez divers Mammifères.

En opérant sur les lobes cérébraux des Poissons, M. Ferrier parvint facilement à provoquer des contractions musculaires dans le corps, les nageoires et même la tête, mais il ne parvint pas à saisir des relations constantes entre tel ou tel de ces mouvements et l'excitation d'une partie déterminée du cerveau (2).

Il en fut de même chez les Batraciens, mais les effets

(1) L'article dans lequel ce médecin, nommé *Robert Bartholow*, entretint le public des expériences faites ainsi sur le cerveau d'un de ses malades fut inséré dans un journal américain que je ne connais pas (a); mais il fut reproduit ailleurs (b) et on en trouve une relation fort circonstanciée dans un ouvrage très-estimable de M. J. Jones, imprimé récemment à la Nouvelle-Orléans (c).

(2) Dans ces expériences, le Poisson, dont l'encéphale avait été mis à découvert, fut placé de façon à avoir la bouche dans de l'eau courante et le reste du corps à l'air. L'excitation de l'un des lobes cérébraux détermina un coup de queue du côté opposé et mit en mouvement les nageoires pectorales, ainsi que les nageoires dorsales et les globes oculaires (d).

(a) Savoir, le « *Cincinnati Enquirer* » du 24 mars 1874.

(b) Voy. *The American Journal of the Medical Sciences*, 1874, p. 305 et suiv.

(c) J. Jones, *Medical and surgical memoirs*, t. I, p. 77.

(d) Ferrier, *Localisation of the functions of the Brain (Proceed of the Royal Society*, 1874, t. XXII, p. 231). — *Functions of the Brain*, p. 160.

produits étaient croisés et il ne fut pas possible de mettre en jeu séparément les diverses parties du système musculaire (1).

Les lobes cérébraux des Oiseaux sont peu excitables par l'électricité (2).

Chez tous les Mammifères sur lesquels M. Ferrier a eu l'occasion d'expérimenter, les hémisphères cérébraux se montrèrent au contraire très-faciles à exciter de la sorte; mais chez les Rongeurs, dont le cerveau est d'une structure beaucoup plus simple que celui des Carnassiers et des Quadrumanes, la diversité des mouvements provoqués par l'application des électrodes sur les différentes parties de l'écorce grise de cet organe fut beaucoup moindre que chez le Chien ou le Chat; enfin chez les Singes la différenciation des effets produits par la variété des points excités fut encore plus grande que chez les Carnassiers dont je viens de parler (3). Ainsi, M. Ferrier a pu déterminer à volonté chez

(1) Ces expériences furent faites sur des Grenouilles, et M. Ferrier se demande si les résultats négatifs quant à la localisation de l'influence exercée par le cerveau sur les diverses parties du système musculaire n'auraient pas dépendu de la petitesse de de cet organe, circonstance qui se serait opposée à une délimitation suffisante de l'action stimulante (a).

(2) Dans ses premières expériences faites sur des Pigeons et des Poules, M. Ferrier n'obtint que des résultats négatifs; mais récemment il est parvenu à constater que l'électrisation d'un point de la surface des lobes cérébraux situé près de la surface médiane, vers le milieu de la région

pariétale, détermine parfois un mouvement de rotation de la tête du côté opposé et quelques autres phénomènes de peu d'importance (b).

En parlant de cette particularité, M. Ferrier rappelle que M. Wier Mitchell a trouvé que le cerveau de ces Oiseaux est également insensible à l'action de l'opium (c).

(3) Dans une expérience pratiquée par M. Herzig sur un Magot, en vue de comparer la position des centres spéciaux d'excitabilité galvanique de la couche corticale du cerveau chez cet Animal et chez le Chien, ce physiologiste distingua quatre foyers excito-moteurs situés dans la circonvolution que limite en avant la scis-

(a) Ferrier, *Functions of the Brain*, p. 160.

(b) Ferrier, *Op. cit.*, p. 59.

(c) Ferrier, *Experimental researches*, p. 6.

ces animaux, en stimulant tel ou tel point de l'écorce cérébrale, la contraction des muscles zygomatiques ou rétracteurs des lèvres, sans mettre en jeu les autres muscles de la face; l'élévation de l'aile du nez et de la lèvre supérieure, comme lorsque l'Animal montre ses crocs d'un côté; la clôture partielle de la narine; la protraction ou la rétraction de la langue; l'écartement des paupières; le redressement de l'oreille; la rotation de la tête; des mouvements des doigts et du poignet, comme dans l'acte de saisir un objet; l'extension de l'avant-bras; un mouvement de supination de la même partie; la rétraction de l'ensemble du membre antérieur; l'avancement de la patte postérieure, et plusieurs autres phénomènes locaux du même ordre.

Les points spéciaux de l'écorce cérébrale en relation fonctionnelle avec un muscle ou un groupe de muscles déterminé n'occupent pas exactement la même position chez tous les Mammifères; mais ils se trouvent dans les mêmes régions, et, en général, les centres qui exercent leur influence sur des organes du même ordre sont rapprochés entre eux. Ainsi, les foyers, dont l'excitation galvanique provoque le jeu des membres, de la queue et des autres parties de l'appareil locomoteur, sont groupés autour du sillon de Rolando, près du bord supérieur de l'hémisphère, tandis que

Position  
des points  
excitables  
chez divers  
Animaux.

sure de Rolando (*a*) et exerçant leur influence: 1° sur le membre postérieur, 2° sur le membre antérieur, 3° sur les muscles de la face, 4° sur les muscles de la bouche, de la langue et des mâchoires. Ces quatre centres se suivent de haut en bas

dans l'ordre que je viens d'indiquer (*b*).

Les expériences faites, vers la même époque, par M. Ferrier sur des Macaques, furent beaucoup plus variées, plus approfondies et plus intéressantes (*c*).

(*a*) Savoir la circonvolution centrale antérieure qui s'étend de la grande scissure médiane jusque dans le voisinage de la scissure de Sylvius.

(*b*) Herzig, *Op. cit.*

(*c*) Ferrier, *Exp. on the brain of Monkeys* (*Proceed. of the Royal Society*, 1875, t. XXIII, p. 409). — *Croonian Lecture* (*Phil. Trans.*, 1876, p. 433). — *Functions of the Brain*, p. 138 et suiv.

les foyers en relation avec les muscles de la tête sont situés plus bas et plus en dehors ; ils avoisinent, pour la plupart, la scissure de Sylvius, et ils occupent sur la surface latérale des hémisphères un espace plus étendu (1).

Un autre expérimentateur a trouvé que chez la Brebis la zone excitable est située en grande partie au-dessous du sillon crucial ou scissure orbitaire, mais il n'a pu y distinguer un centre d'action spécial pour les membres postérieurs (2).

Il est également à noter que l'individualisation de ces centres d'action excito-motrice paraît être en rapport avec l'indépendance plus ou moins grande des parties du système musculaire auxquelles ils correspondent. Ainsi, chez le Chien, où les doigts appartenant à une même patte ne se meuvent pas séparément, M. Ferrier n'a trouvé pour tous ces organes qu'un seul foyer excitable, tandis que chez le Singe, dont les doigts peuvent se mouvoir plus librement et de manières différentes, il a découvert dans le cerveau une série de foyers différents dont l'excitation électrique détermine dans la main autant de mouvements particuliers. Chez ces Quadrumanes, il y a aussi un foyer excitateur spécial dont l'action détermine la contraction des muscles à l'aide desquels ces Mammifères exécutent avec les pattes certains mouvements de préhension que les Chiens ne sont pas capables de faire, et chez ces derniers Animaux, on n'aperçoit aucun indice de l'existence d'un pareil centre nerveux. En pour-

(1) Chez le Singe, l'un de ces foyers (celui dont l'excitation détermine un mouvement de torsion de la lèvre et de la narine du côté opposé) se trouve même à la face inférieure des hémisphères.

(2) M. Mariacci y a distingué quatre centres spéciaux, savoir : un pour les membres antérieurs, un pour la nuque, un pour la face et la langue, et enfin un pour les mâchoires (a).

(a) Voyez *Rendiconto delle ricerche sperimentale eseguite nel gabinetto d. fisiologia della. R. Università di Siena*, 1876.

suivant l'étude des propriétés physiologiques du cerveau, nous verrons aussi que l'étendue des parties de cet organe dont l'excitation par l'électricité ne produit aucun effet appréciable sur le système musculaire, varie beaucoup chez les divers Mammifères ; mais en ce moment l'examen des faits de cet ordre nous éloignerait du but que nous cherchons à atteindre.

§ 3. — Les lobes cérébraux ne sont pas les seules parties de l'encéphale dont l'écorce grise soit douée de propriétés excito-motrices spéciales, développables par l'électricité. Le cervelet se comporte de la même manière sous l'influence stimulante de cet agent. Ainsi que nous l'avons déjà vu, les couches corticales de cet organe et la substance blanche que ces couches recouvrent sont inexcitables par les stimulants mécaniques ; les blessures qu'elles peuvent éprouver ne produisent ni douleur ni mouvements quelconques, ni paralysies, pourvu que les parties avoisinantes, les pédoncules cérébelleux ou la moelle allongée ne soient pas atteints, et l'ablation de la totalité du cervelet n'entraîne pas la perte du mouvement, soit volontaire, soit réflexe (1). Cependant, M. Ferrier a constaté que l'action d'un courant électrique, même très-faible, sur la surface de cette portion de l'encéphale, peut déterminer certains mouvements

Effets  
de  
l'excitation  
du  
cervelet.

(1) Ainsi que je l'ai déjà dit, Haller et Zinn considéraient le cervelet comme étant excitable mécaniquement, et d'après le second de ces expérimentateurs, les blessures infligées à cet organe détermineraient même des convulsions générales (a) ; mais les expériences de Lorry, de Flourens et de beaucoup d'autres physiologistes prouvent que les accidents de ce genre dont les lésions

du cervelet peuvent être accompagnées, de même que les paralysies déterminées souvent par des épanchements de sang ou par d'autres phénomènes pathologiques plus ou moins analogues, ne dépendent pas directement de ces lésions et sont attribuables à des pressions ou à des effets consécutifs qui sont produits sur les parties adjacentes de l'encéphale.

(a) Voyez ci-dessus, p. 231.

locaux, et que ces mouvements diffèrent suivant les parties du cervelet sur lesquelles les électrodes sont appliqués. Ainsi, lorsque cet expérimentateur stimula de la sorte la portion postérieure du lobe cérébelleux moyen chez des Lapins, des Chiens ou d'autres Mammifères, il fit contracter à la fois le muscle droit interne de l'œil gauche et le muscle droit externe de l'autre œil (1). L'excitation électrique de la portion moyenne ou postérieure du même lobe provoqua dans les yeux un mouvement en sens opposé. En portant les électrodes sur la face postérieure du lobe latéral, M. Ferrier fit exécuter au globe oculaire des mouvements de rotation dont la direction varia suivant les points excités. Il vit les deux yeux se diriger, soit en haut, soit en bas, lorsque les électrodes furent appliqués sur la partie antérieure et supérieure du même lobe. Enfin, il constata que, dans certains cas, la faradisation du cervelet causa des mouvements de la face, de la tête et même des membres ; mais ces phénomènes ne furent ni assez constants ni assez bien caractérisés, pour autoriser aucune conclusion relativement à la localisation des points excitable en relation avec les muscles dont la contraction était déterminée de la sorte (2).

(1) Ainsi, dans ces expériences, l'excitation galvanique de la portion supérieure du lobe latéral gauche du cervelet détermina la rotation de l'œil droit en bas et en dehors, et la rotation en haut et en dedans de l'œil gauche ; tandis que l'excitation de la partie correspondante du cervelet du côté opposé causa la rotation de l'œil droit en bas et en dehors, pendant que l'œil gauche tournait en haut et en dedans.

L'excitation de la portion moyenne

des mêmes lobes était suivie de la contraction des muscles antagonistes des précédents (a).

Ces parties du cervelet exercent par conséquent chacune une action directe sur certaines parties de l'appareil moteur des yeux, et une action croisée sur d'autres parties du même appareil.

(2) M. Ferrier a vu parfois la faradisation de la substance corticale du cervelet provoquer des mouvements dans le tronc et même dans les mem-

(a) Ferrier, *Experimental researches*, p. 43. — *Functions of the Brain*, p. 99 et suiv.



Ces faits ont beaucoup d'importance; non-seulement parce qu'ils nous fournissent la preuve de l'existence de propriétés excito-motrices dans le cervelet et de la division du travail physiologique accompli dans cet organe, mais aussi en raison de la lumière qu'ils jettent sur les causes de la simultanéité de certains mouvements des yeux que nous avons vue être due à des muscles qui, sous le rapport anatomique, ne se représentent pas réciproquement (1). Ils nous fournissent aussi l'explication des désordres que l'on avait souvent remarqués dans les mouvements des yeux à la suite de blessures du cervelet, mais dont on ne comprenait pas la cause (2).

J'ajouterai que quelques-uns des mouvements du globe oculaire, qui sont provoqués par l'excitation électrique des parties circonscrites du cervelet, peuvent être déterminés aussi par l'action du même stimulant sur certains points de la surface des hémisphères cérébraux (3).

bres (*a*); mais il ne me paraît pas encore suffisamment démontré que, dans ces cas, le passage du courant électrique ne se soit pas étendu jusqu'aux parties sous-jacentes de la moelle allongée.

(1) Nous avons vu précédemment que, dans la vision binoculaire, les deux yeux se dirigent simultanément dans cette même direction, et que, par conséquent, lorsqu'ils exécutent des mouvements latéraux, l'un de ces organes est tourné en dedans par l'action du muscle droit interne, tandis que l'autre œil est tourné en dehors par l'action du muscle droit externe (*b*), phénomène qui serait difficile à comprendre si ces deux

muscles hétérotypes n'étaient soumis au contrôle d'un même foyer de puissance nerveuse excito-motrice.

(2) Dans des expériences sur les effets produits par la cautérisation des diverses parties de la surface du cervelet, M. Bouillaud a souvent noté des phénomènes de ce genre (*c*), et plus récemment des résultats analogues ont été notés par beaucoup d'autres physiologistes.

(3) M. Herzig a observé divers mouvements des globes oculaires lorsqu'il excitait par le galvanisme différentes parties de la région latérale des hémisphères cérébraux dont l'influence se manifeste aussi sur les muscles de la face (*d*). Ces mouve-

(*b*) Ferrier, *On the functions of the Brain*, p. 99 et suiv.

(*b*) Voyez t. XII, p. 166.

(*c*) Bouillaud, *Op. cit.* (*Arch. gén. de méd.*, 1827, t. XV, p. 71 et suiv.).

(*d*) Herzig, *Untersuchungen über das Gehirn*, 1874.

Conclusions § 4. — La signification des faits que nous venons de passer en revue est entourée de beaucoup d'obscurité, et en examinant la question que je viens de poser, il ne faut pas oublier que la puissance excito-motrice n'est pas localisée, soit dans le cerveau, soit dans le cervelet; qu'elle n'est détruite par l'extirpation ni de l'une ni de l'autre de ces parties de l'encéphale, et que c'est seulement par l'intermédiaire des corps striés, puis du mésencéphale et de la moelle épinière, qu'un stimulant nerveux développé dans ces organes pourrait exercer son influence sur les nerfs rachidiens.

En voyant le cerveau se comporter d'une manière si différente lorsqu'on excitait son écorce grise mécaniquement ou à l'aide de l'électricité, on devait nécessairement se demander si les effets produits par ce dernier agent sont dus à l'action directe du stimulant sur cette partie de l'encéphale, et ne résulteraient pas de la transmission du stimulant à travers la substance des lobes cérébraux jusqu'aux centres excito-moteurs situés dans les régions basilaires de l'encéphale. Cette dernière interprétation a été adoptée par quelques auteurs (1), et certains faits parurent y être favorables; car on constata que les courants électriques se diffusent facilement dans la substance du cerveau (2), mais

ments ont accompagné aussi la contraction de plusieurs de ces derniers muscles dans les expériences de M. Ferrier sur la faradisation des centres corticaux du cerveau qui agissent sur les paupières et sur les muscles moteurs de la tête (a).

(1) Notamment par M. Dupuy qui a constaté la possibilité du passage plus ou moins facile des courants électriques dans toute l'épaisseur du cerveau (b).

(2) Ces auteurs ont étudié très-attentivement et avec beaucoup de précision tout ce qui est relatif à la diffusion des courants électriques dans la substance du cerveau, et leurs premières expériences parurent favorables à l'opinion de M. Dupuy. En effet, il résulte nettement des expériences de MM. Carville et Duret que la diffusion de l'électricité peut se faire par la surface humide de l'encéphale aussi bien que de l'exté-

(a) Ferrier, *Functions of the Brain*, p. 143 et suiv.

(b) Dupuy, *Examen de quelques points de la physiologie du cerveau*, 1873, p. 22 et suiv.

une série d'expériences délicates dues à deux de nos jeunes physiologistes, MM. Carville et Duret, renversèrent cette hypothèse, et établirent que c'est bien l'action locale de l'électricité sur telle ou telle partie des lobes cérébraux qui cause le développement de la force nerveuse dont l'influence détermine la contraction d'un certain muscle ou groupe de muscles (1).

rieur vers l'intérieur de cet organe; mais lorsque le courant employé est faible, cette diffusion, tout en affaiblissant l'action locale de l'excitant, n'exerce aucune influence appréciable sur le système musculaire.

Les effets dus à la diffusion de l'électricité, soit à la surface du cerveau autour du point excité, soit de la surface vers la base de cet organe, sont de nature à masquer les effets locaux produits sur le système musculaire plutôt qu'à les expliquer; seulement cette diffusion peut, dans certains cas, compliquer beaucoup les résultats des expériences, et elle rend indispensable l'emploi de courants très-faibles. Plus le stimulant électrique, susceptible de provoquer des mouvements, sera faible, plus son action sur l'écorce du cerveau sera circonscrite, et plus aussi les contractions musculaires déterminées de la sorte seront partielles, c'est-à-dire localisées dans une portion bien délimitée du système musculaire (a).

Ainsi, dans une des expériences pratiquées par MM. Carville et Duret sur des Chiens incomplètement anes-

thésés, les électrodes ayant été introduits dans la première circonvolution frontale du côté gauche, les effets produits par la faradisation furent d'abord très-limités et s'étendirent progressivement, à mesure que la force du courant électrique employé augmenta, et il en résulta les phénomènes suivants :

1° Petits mouvements des orteils de la patte antérieure du côté opposé ;

2° Mouvements plus marqués des mêmes orteils ;

3° Mêmes mouvements; extension du poignet et de l'avant-bras ;

4° Élévation de l'épaule et abduction du membre entier ;

5° Mêmes mouvements et flexion de la patte postérieure ;

6° Mouvements plus considérables d'élévation des deux membres du même côté ;

7° Mêmes mouvements et incurvation latérale du tronc ;

8° Convulsions épileptiformes de ce côté du corps (b).

(1) En poussant leurs investigations plus loin qu'ils ne l'avaient fait d'abord, MM. Carville et Duret sont

(a) Carville et Duret, *Critique expérimentale des travaux de MM. Fritsch, Herzig et Ferrier* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1873, t. V, p. 374).

— Carville et Duret, *Fonct. des hémisphères cérébraux* (*Arch. de physiol.*, 1875, p. 421).

(b) Carville et Duret, *Op. cit.* (*Arch. de physiol.*, 1875, p. 420).

Effectivement, si la substance du cerveau jouait le rôle d'un conducteur du courant d'induction et se bornait à faire parvenir ce courant jusqu'au mésencéphale, l'action de ce stimulant deviendrait d'autant plus énergique que les électrodes pénétreraient plus profondément dans cette substance et s'approcheraient ainsi davantage des foyers excito-moteurs et de la région basilaire de l'encéphale. Or, il en est tout autrement lorsque le courant intermittent employé par l'expérimentateur est faible : il ne provoque des contractions musculaires que si les électrodes sont appliqués à la sur-

arrivés à cette conclusion, et leurs observations, jointes à celles de M. Ferrier, me paraissent tout à fait concluantes. Ainsi, il est d'abord à noter que la galvanisation directe des corps striés ou des autres parties adjacentes de la région de l'encéphale, qui est excitable mécaniquement, ne produit pas des contractions musculaires locales, comme le fait l'excitation de l'écorce grise du cerveau, mais des convulsions générales dans le côté opposé du corps. En second lieu, l'application des électrodes sur certains points de cette écorce, qui sont plus rapprochés des corps striés que ne le sont les parties dont l'excitation provoque certains mouvements déterminés, n'occasionne aucun phénomène de ce genre, par exemple, l'excitation de la partie connue des anatomistes sous le nom d'*insula* de Reil (a). Dans une de leurs expériences, MM. Carville et Duret ont vu que l'excitation déterminée par l'action d'un courant très-

puissant sur l'une des régions ordinairement excitables du cerveau, resta absolument sans effet, et à l'autopsie, on trouva que la partie excitée était séparée du centre ovale par une grande cavité déjà ancienne et remplie de sérosité. Or, ce liquide était bon conducteur de l'électricité et n'aurait opposé aucun obstacle au passage du courant faradique de la surface de l'encéphale jusqu'au foyer excito-moteur, et n'aurait pas empêché les effets ordinaires de se produire si ceux-ci étaient dus à l'action de l'électricité sur le susdit foyer.

Enfin, ces auteurs ont constaté que la désorganisation du noyau caudé ou de la portion intraventriculaire du corps strié qui se trouve au-dessous de la région excitable de l'hémisphère cérébral, n'empêche pas l'électrisation de cette région de provoquer les mouvements musculaires comme lorsque l'encéphale est intact (b).

(a) Ferrier, *Pathological illustrations of brain functions (West-Riding lunatic asylum Reports, 1874, p. 46).* — *Functions of the Brain, p. 134 (1876).*

(b) Carville et Duret, *Sur les fonctions des hémisphères cérébraux (Arch. de physiol., 1875, p. 428).*

face de la couche corticale ou peu enfoncés dans la substance blanche sous-jacente, et d'ailleurs lorsqu'on fait agir directement l'électricité sur les corps striés ou sur le bulbe rachidien, on provoque des convulsions générales et non les mouvements locaux qui résultent de la faradisation de l'écorce cérébrale. D'autres expériences tendent également à prouver que le déploiement de force nerveuse, observée dans ces circonstances, est dû à une excitation locale produite dans la portion superficielle de l'hémisphère cérébral par l'électricité (1), et en admettant ce fait, on doit se demander si ce stimulant physique met en jeu un appareil excito-moteur plus ou moins analogue aux foyers d'actions réflexes dont nous avons déjà étudié le rôle, ou si l'influence stimulante de cet agent s'exerce sur les conducteurs nerveux constitués par les filaments de substance blanche émanant de la substance grise de la couche corticale, pour aller rejoindre l'appareil excito-moteur fondamental situé dans le bulbe et dans la moelle épinière.

On pensa d'abord que la première de ces hypothèses était l'expression de la vérité (2); mais il résulte d'expériences faites par M. Hermann et par M. Braun, puis par MM. Car-

(1) Nous en avons la preuve, non-seulement par le fait même de la localisation parfaite des effets excito-moteurs produits dans ces circonstances, mais aussi par l'inefficacité de l'excitation électrique lorsque les électrodes sont appliqués tant soit peu en dehors des limites de la région cérébrale occupée par les foyers en question; fait qui a été constaté par M. Herzig, ainsi que par MM. Carville et Duret et par plusieurs autres physiologistes.

(2) Des expériences faites en Amérique par M. Putnam parurent prouver que les contractions en question

sont une conséquence de l'action que l'électricité exerce sur la substance corticale. Effectivement, cet auteur, en dirigeant un courant faible d'abord sur la surface intacte de l'un des centres excitables de l'écorce grise du cerveau, puis sur le même point préalablement dépouillé de la substance grise, constata que dans la première expérience les muscles correspondants se contractaient, tandis que, dans la seconde, ils restèrent immobiles; et il en avait conclu que l'action excitante de l'électricité est localisée dans la substance grise et ne se propage pas

ville et Duret, que l'existence de la substance corticale dans le centre excité par le courant électrique n'est pas nécessaire pour l'obtention des mouvements dus à l'action de cet agent. En effet, MM. Carville et Duret ont vu qu'après avoir raclé la surface d'un de ces centres de façon à en enlever toute la substance grise et à mettre à découvert les fibres blanches sous-jacentes, ils y pouvaient produire par la faradisation les mêmes effets qu'avant la désorganisation opérée de la sorte; pour cela, il leur suffisait d'employer un courant d'induction un peu plus fort que celui dont ils faisaient habituellement usage. Par conséquent, rien ne prouve que dans les expériences de MM. Fritsch et Herzig, ainsi que dans celles de M. Ferrier, les contractions musculaires n'avaient pas été déterminées par l'action stimulante de l'électricité sur ces mêmes fibres blanches, au lieu d'être attribuables à l'action de cet agent sur la substance grise dont se compose le centre nerveux cortical correspondant. Mais tout ce que l'on sait concernant les propriétés physio-

aux fibres blanches situées au-dessous (*a*); mais les expériences de MM. Carville et Duret prouvent que, pour provoquer dans ces circonstances les contractions musculaires, il suffit d'augmenter un peu la force du courant, et qu'en annulant les causes de diffusion dues au procédé opératoire employé, on peut détruire la substance grise, comme cela est indiqué ci-dessus, sans diminuer notablement les effets dus à l'action d'un courant faible (*b*).

La persistance de l'excitabilité des mouvements musculaires par la faradisation de la surface du cerveau après la destruction de la substance corticale avait été constatée précédemment par M. Hermann, ainsi que par M. Braun (*c*). Ce dernier auteur a vu aussi que la section des fibres blanches situées au-dessous de la partie de la couche corticale excitée empêche cette excitation de produire des effets ordinaires.

(*a*) Putnam, *Contributions to the Physiology of the cortex cerebri* (Boston med. and surg. Journ., 1874, t. XLI, p. 49).

(*b*) Carville et Duret, *Loc. cit.*, p. 423.

(*c*) Hermann, *Ueber elektrische Reizversuche an der Grosshirnrinde* (Pflüger's Archiv für Physiol., 1875, t. X, p. 77).

— Braun, *Beiträge zur Frage über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns* (Eckhard's Beitr. zur anat. Physiol., 1874, t. VII, p. 127).

logiques de ces deux parties constitutives du système nerveux en général ne permet pas de supposer que les fibres de substance blanche soient des producteurs de puissance nerveuse et non de simples conducteurs de cette force. Que les cellules corticales correspondantes à ces fibres soient ou non mises en action par les courants électriques dont l'expérimentateur fait usage, il y a donc tout lieu de croire qu'elles ont le pouvoir d'exciter d'une manière analogue les conducteurs qui en partent, et que leur action sur ceux-ci détermine, dans l'état normal, des effets analogues à ceux obtenus artificiellement par l'emploi de l'électricité (1).

L'influence spéciale exercée sur la partie correspondante du système musculaire par chacun de ces centres excitable, est mise également en évidence par les effets que produit la désorganisation de l'un d'eux. MM. Carville et Duret, ayant extirpé sur le lobe droit du cerveau d'un Chien la portion de l'écorce cérébrale dont l'excitation par l'électricité déterminait des mouvements de la patte du côté gauche, virent que l'Animal pouvait encore se tenir debout et marcher,

(1) Ces conclusions sont corroborées par les résultats obtenus, à l'aide d'expériences analogues, par M. Burdon-Sanderson. Ayant mis à découvert la portion sub-pariétale de la surface de l'hémisphère droit, cet auteur détermina la position des points dont l'électrisation provoque : 1° la rétraction de la patte antérieure du côté gauche et de la patte postérieure du même côté; 2° la clôture des paupières de l'œil gauche et l'élevation de la lèvre supérieure correspondante; 3° la rétraction de l'oreille gauche; 4° la rotation de la tête à gauche. Il sépara ensuite cette

portion des couches corticales de la substance blanche sous-jacente au moyen d'une incision horizontale, et, en appliquant les électrodes sur la surface de section exactement dans les points correspondants aux foyers provocateurs de chacun de ces mouvements, il obtint ces mêmes mouvements. Les mêmes contractions musculaires locales furent déterminées en excitant électriquement les mêmes faisceaux de fibres blanches, à un niveau plus bas, dans le voisinage immédiat de leur entrée dans la partie supérieure et externe du corps strié correspondant (a).

(a) Burdon-Sanderson, *On the excitation of the surface of the cerebral hemispheres by induced currents* (Proceed. of the Royal Society, 1874, t. XXII, p. 368).

mais ne pouvait se servir que difficilement de ce membre dont les mouvements étaient devenus faibles et dont les muscles extenseurs semblaient frappés de paralysie (1). Néanmoins, au bout de quelques jours, ces accidents se dissipèrent et le Chien avait repris ses allures ordinaires. Au premier abord, on pouvait supposer que ce rétablissement était dû à ce que le foyer excitable correspondant de l'hémisphère gauche, resté intact, avait substitué son action à celle de son congénère absent ; mais cela n'était pas, car MM. Carville et Duret, ayant extirpé, à son tour, ce second centre d'action nerveuse, constatèrent que la patte, dont les mouvements avaient été troublés par la première opération, n'en continua pas moins à bien remplir ses fonctions comme organe locomoteur. Or, l'autopsie prouva que la portion de l'écorce cérébrale enlevée dans la première opération ne s'était pas reproduite ; par conséquent, les mouvements volontaires du membre, tout en étant soumis à l'empire de la puissance nerveuse développée dans ce centre, n'en étaient pas dans une dépendance nécessaire (2).

Il me paraît donc probable que, chez le Chien, la division

(1) Les effets produits par la destruction d'une partie considérable de l'écorce grise du cerveau, déterminée par un jet d'eau lancé avec force contre la surface de cet organe, ont été étudiés récemment par M. Goltz. Il constata d'abord une paralysie complète du côté opposé, puis ultérieurement un affaiblissement dans l'influence de l'intelligence sur les mouvements ; mais les résultats obtenus de la sorte n'ajoutèrent rien d'important à ce que l'on

savait déjà sur les fonctions de cette partie du système nerveux (a).

Antérieurement des expériences analogues faites par M. Dupuy avaient donné les mêmes résultats (b).

(2) Dans une autre leçon, j'aurai à revenir sur ce fait intéressant, et, ici, je me bornerai à ajouter que l'espèce de paralysie partielle et incomplète dont l'opération fut suivie tout d'abord était intermittente dès son début, et disparut au bout de quatre à six jours (c).

(a) Goltz, *Ueber die Verrichtungen des Grosshirns* (Pflüger's Archiv für Physiol., 1876, t. XIII, p. 1).

(b) Dupuy, *Examen de quelques points de la physiologie*.

(c) Carville et Duret, *Op. cit.* (Arch. de physiol., 1873, p. 434 et suiv.).



du travail excito-moteur effectué par l'écorce grise du cerveau n'est pas complète, et que chacun des centres spéciaux prend seulement une part prépondérante dans la détermination des mouvements de la portion correspondante du système musculaire.

Quoi qu'il en soit à cet égard, nous devons nous demander comment, dans l'état physiologique normal, ces centres excitables par l'électricité entrent en action? Est-ce en vertu d'une puissance propre, et peut-on les considérer comme autant de générateurs de force excito-motrice, ou bien sont-ils plus ou moins assimilables à ces foyers réflecteurs des actions nerveuses qui transforment les excitations centripètes sensibles en excitations centrifuges et motrices?

Cette dernière opinion est soutenue par quelques auteurs, notamment par M. Schiff (1), et l'on peut invoquer en sa faveur les résultats fournis par diverses expériences de M. Ferrier, tendant à établir que des parties déterminées de la région excito-motrice de l'écorce cérébrale sont aussi

(1) M. Schiff, qui professe cette opinion, s'appuie principalement sur les faits suivants : 1° Les effets stimulants du galvanisme sur la couche corticale du cerveau ne se manifestent plus lorsque la sensibilité est complètement suspendue par l'action d'un anesthésique. 2° Le mode d'action du courant électrique n'est pas le même sur ces parties de l'écorce du cerveau et sur les centres excito-moteurs qui sont susceptibles d'être mis en jeu par les stimulants mécaniques; par ces derniers, la contraction musculaire est provoquée lors de l'ouverture du circuit, tandis

que les premiers déterminent ce phénomène au moment de la clôture du circuit. 3° Le temps qui s'écoule entre l'application du stimulant et la contraction musculaire dépasse notablement la durée du temps employé pour la transmission directe (a). La portée de ces faits a été discutée attentivement par MM. Carville et Duret; ces auteurs ont montré qu'ils n'ont pas toute la valeur que M. Schiff leur attribue, et ils pensent que l'action des centres corticaux ne peut s'expliquer par aucun mécanisme réflexe connu (b).

(a) Carville et Duret, *Op. cit.* (*Arch. de physiol.*, 1875, p. 400, 416 et suiv.).

(b) Schiff, *Legioni de fisiologia sperimentale sul systema nervoso encefalico*, 1873.

les lieux où certaines impressions sensibles doivent arriver pour donner naissance à des sensations, ou en d'autres mots, pour être aperçues par l'Être qui les reçoit (1). Mais, dans maintes circonstances, on voit se produire des effets semblables à ceux qui résultent de l'excitation électrique de tel ou tel centre cortical, sans que l'on puisse les attribuer à des impressions de cet ordre, et probablement ces centres excito-moteurs obéissent aussi aux incitations de la volonté qui seraient pour chacun d'eux un stimulant comparable au stimulant physique développé par l'appareil électrique.

Application  
de ces  
résultats  
à la  
physiologie  
humaine.

§ 5. — Par une comparaison attentive de la conformation externe du cerveau chez les Singes où la détermination de l'emplacement occupé par chacun des foyers spéciaux d'incitation motrice peut être faite expérimentalement, et chez l'Homme, qui ne saurait être soumis à des épreuves de ce genre, on a pu déterminer, avec un degré de grande probabilité, la situation de ces centres nerveux dans l'espèce humaine. La pathologie nous a déjà fourni des preuves de l'exactitude de plusieurs de ces déterminations; car, dans des cas de fractures du crâne ou d'autres lésions qui entraînent des désordres fonctionnels dans le cerveau, on a pu, d'après la partie du système musculaire dont l'action était devenue anormale, porter un diagnostic concernant le siège du mal (2); mais sans le secours de figures, il serait difficile

(1) Les expériences de M. Ferrier, relatives à la localisation de la faculté de percevoir les impressions sensibles de différents ordres, sont très-importantes (a); mais je ne pourrais les faire connaître ici sans m'éloigner trop de l'objet de cette leçon, et j'y reviendrai lorsque je traiterai de la perception.

(2) Plusieurs cas très-remarquables de ce genre ont été décrits récemment à l'Académie de médecine et ont été l'objet de discussions intéressantes dont les journaux spéciaux ont rendu compte, mais l'espace me manquerait ici pour en parler d'une manière utile, et je me bornerai à citer quelques-unes des publications faites

(a) Ferrier, *Functions of the Brain*, p. 164 et suiv.

d'indiquer ici la position exacte de ces points, et par conséquent je ne m'arrêterai pas davantage sur ce sujet (1).

§ 6. — En résumé, l'ensemble de faits dont je viens de rendre compte, sans être complètement démonstratif, rend très-probable que la région excitable de l'écorce grise de l'encéphale se compose d'un nombre considérable de foyers

Résumé.

sur ce sujet ou sur des sujets analogues (a).

(1) Pour plus de détails à ce sujet, je renverrai aux recherches de Leuret et Gratiolet, de M. Bischoff et de plusieurs autres anatomistes, relativement à la concordance des plis ou circonvolutions du cerveau chez

l'Homme et les Singes (b) ; mais il est surtout nécessaire de consulter un travail fait, sous la direction de M. Broca, par M. Giromier, ainsi que les observations de MM. Carville et Duret, les *Leçons* de M. Charcot, et quelques autres publications récentes (c).

(a) Bourdon, *Recherches sur les centres moteurs des membres* (*Bulletin de l'Acad. de méd.*, 1877).

— Lucas-Championnière, *Indications tirées des localisations cérébrales pour la trépanation* (*Journ. de méd. et de chir.*, 1877, t. XLVIII).

— Bochefontaine et Viel, *Méningo-encéphalite déterminée expérimentalement chez les Chiens sur la convexité du cerveau. Symptômes différents suivant les points où elle siège* (*Gazette médicale*, 1878, p. 7).

— Grasset, *Des localisations dans les maladies cérébrales*, 1878.

— Foville (fils), *Des relations entre les lésions de la motilité dans la paralysie générale et les lésions de la couche corticale des circonvolutions fronto-pariétales* (*Ann. de méd. physiol.*, 1877).

— Pozzi, *Des localisations cérébrales et des rapports du crâne avec le cerveau au point de vue de la trépanation* (*Arch. gén. de méd.*, 1877).

— Dodds, *Localisation of the functions of the Brain being an historical and critical analysis of the question* (*Journ. of anat. and physiol.*, t. XII, p. 340).

— Bordier, *Revue critique des localisations cérébrales* (*Revue d'anthropologie*, 1877, p. 265).

(b) Voyez tome XI, p. 321.

(c) Cromier, *Étude sur les circonvolutions cérébrales chez l'Homme et chez le Singe*. Paris, 1874.

— Charcot, *Leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau* (recueillies et publiées dans le *Progrès médical* par MM. Bourneville et Sevestre, 1876).

— Charcot et Pitres, *Contribution à l'étude des localisations dans l'écorce des hémisphères du cerveau* (*Revue mensuelle de méd. et de chir.*, 1877, t. I, p. 1).

— Carville et Duret, *Situation probable des centres corticaux chez l'Homme*.

— Braun, *Beiträge zur Frage über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns* (*Eckhard's Beitr. zur Anat. und Physiol.*, 1874).

— Eckhard, *Ueber die Folgen der elektrischen Reizung der Hirnrinde* (*Allgem. Zeitsch. für Psychatrie*).

— Pozzi, article CIRCONVOLUTIONS CÉRÉBRALES du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, 2<sup>e</sup> série, t. XVII, p. 339.

— Ch. Richet, *Structure des circonvolutions cérébrales* (*Anatomie et physiologie*). Thèse de concours d'agrégation, Paris, 1878.

— Broca, *Anat. comp. des circonvol. cérébrales* (*Revue d'anthrop.*, 1878, p. 387).

d'activité nerveuse ayant chacun des relations avec une partie déterminée de l'appareil excito-moteur dont l'activité fonctionnelle met en jeu une portion également spéciale du système musculaire (1). Il me paraît également presumable que ces foyers excitables et excitateurs sont des intermédiaires ou agents physiologiques, à l'aide desquels la volonté exerce son influence sur l'activité fonctionnelle de chacune des parties de l'appareil moteur; que les incitations de la volonté agissent sur eux comme nous avons vu les courants électriques agir sur leurs émonctoirs, et qu'ils deviennent ainsi les distributeurs, les répartiteurs de la force développée dans les centres excito-moteurs immédiats. Ce seraient des centres excito-moteurs spéciaux incapables de produire la force excito-motrice, mais aptes à en régler l'emploi; et afin d'éviter les circonlocutions, on pourrait les appeler les *foyers ordonnateurs*.

Ces résultats nous aident à concevoir comment la force volitionnelle peut, en se dirigeant sur diverses parties de l'encéphale, déterminer des mouvements différents; mais nous sommes encore dans une ignorance complète touchant les moyens à l'aide desquels les changements dans l'emploi de cette force stimulante sont effectués. Il nous est également impossible de deviner pourquoi la répétition fréquente d'un même mouvement volontaire diminue de plus en plus

(1) Je dois ajouter que MM. Carville et Duret interprètent d'une autre manière les faits dont je viens de parler. Ils pensent que les diverses parties de l'écorce grise du cerveau, dont l'excitation provoque le mouvement dans autant de parties différentes du système musculaire, ne sont pas des centres excito-mo-

teurs organiques, mais seulement des centres d'action acquis par l'exercice des mêmes actes de la volition, et ils les désignent par conséquent sous le nom de *centres fonctionnels* (a). J'aurai à revenir sur les questions de cet ordre lorsque je traiterai de l'influence de l'habitude sur l'économie animale.

(a) Carville et Duret, *Loc. cit.*, p. 479.

la grandeur de l'effort mental nécessaire pour le produire ; mais le fait est indubitable, et, par l'effet de l'habitude, des actes qui, dans le principe, étaient complètement dépendants de la volonté, peuvent même s'accomplir automatiquement.

§ 7 — Les faits que nous venons de passer en revue sont en opposition complète avec l'opinion que Flourens professa relativement à l'unité physiologique du cerveau. N'ayant aperçu aucune différence dans les effets produits par des ablations partielles pratiquées sur diverses parties de cet organe, Flourens le considéra comme ayant partout les mêmes propriétés vitales, et aux yeux de cet auteur chaque hémisphère ne constituait qu'un seul foyer d'activité nerveuse(1). Or, nous avons vu que la portion antérieure du cerveau se montre indifférente aux excitations électriques, et que sa portion postérieure se comporte de la même manière, tandis que sa région moyenne ou pariétale est susceptible d'être mise en action par cet agent physique, et d'exercer ainsi une action stimulante des plus remarquables sur les mouvements musculaires. Il y a donc des différences capitales entre les propriétés vitales des diverses parties de cet organe réputé unique, et ce fait nous fournit l'explication du désaccord qui semblait exister entre les résultats fournis par les ob-

Le cerveau est un assemblage d'organes distincts.

(1) L'opinion de Flourens à ce sujet avait été précédemment combattue à raison d'autres faits tendant à prouver l'existence d'un foyer d'action spéciale situé dans le lobe antérieur du cerveau et présidant à la faculté du langage articulé (a) ; j'aurai à m'occuper de ce sujet dans une autre leçon.

Je dois ajouter que des observations pathologiques faites par M. Hughlings-Jackson avaient conduit ce médecin à des résultats analogues à ceux établis expérimentalement par M. Ferrier relativement à la localisation des diverses actions excito-motrices dans des parties différentes des hémisphères cérébraux (b).

(a) Bouillaud, *Traité de l'encéphalite*, p. 279 (1825).

— Broca, *Sur le siège de la faculté du langage articulé, avec deux observations d'aphémie* (*Bulletins de la Soc. anatomique*, 1861, 2<sup>e</sup> série, t. IV).

(b) Hughlings-Jackson, *Clinical and physiological researches on the nervous system*.

servations pathologiques relatives aux effets de certaines altérations morbides des hémisphères cérébraux, et les phénomènes déterminés par des vivisections pratiquées expérimentalement. Les lésions déterminées par ce dernier procédé causaient toujours la paralysie lorsqu'elles étaient graves, tandis que, dans certains cas d'autopsie, les pathologistes avaient rencontré des désorganisations très-étendues de la substance cérébrale, sans que ces désordres eussent été accompagnés d'aucune paralysie, et que, dans d'autres circonstances au contraire, la pression causée par un épanchement sanguin, un ramollissement local de la substance constitutive du cerveau ou d'autres accidents analogues, avaient évidemment déterminé la perte de la sensibilité et du mouvement volontaire dans les parties correspondantes de l'organisme. Cette diversité dans les conséquences des désorganisations locales, était incompréhensible lorsqu'on supposait que chaque hémisphère cérébral était un instrument physiologique unique ; mais aujourd'hui que nous le savons composé de parties dissimilaires dont les unes sont sans influence appréciable sur les mouvements, tandis que d'autres ont sur le jeu des muscles un grand empire, on devine facilement la cause de ces contradictions apparentes. Il est présumable que les lésions suivies de paralysie étaient situées dans la région excito-motrice du cerveau, et que les lésions sans influence sur le système musculaire se trouvaient dans les parties de cet organe complexe qui sont inexcitables et qui occupent, soit la région occipitale, soit la région frontale ; mais dans presque tous les cas enregistrés par les pathologistes, le siège du mal n'a pas été indiqué avec assez de précision pour permettre aux physiologistes d'utiliser leurs observations (1).

(1) Cette critique n'est applicable qu'aux observations pathologiques recueillies avant la publication des découvertes de MM. Fritsch et Herzig,

§ 8. — Les fibres musculaires sur lesquelles la volonté est sans action, sont néanmoins soumises à l'influence de la force nerveuse. En étudiant les mouvements du cœur, nous avons déjà acquis des preuves de cette influence qui tantôt accélère les contractions de cet organe, tantôt les ralentit ou les arrête complètement (1). Nous avons eu également l'occasion de constater que le calibre des vaisseaux capillaires par lesquels le sang circule dans la substance des organes, est modifiable par la puissance nerveuse (2), et que les changements déterminés de la sorte dans l'état du système irrigatoire de certaines parties du corps déterminent des changements correspondants dans l'activité fonctionnelle de ces parties. Je rappellerai, à ce sujet, les belles expériences de Claude Bernard sur la sécrétion salivaire (3) et sur le dégagement de chaleur dans l'économie animale (4). Or, des phénomènes du même ordre sont produits dans les organes affectés au service des fonctions de relation, et pour obtenir des idées justes, relativement au jeu des appareils physiologiques où les facultés mentales s'exercent, il est nécessaire de tenir grand compte des mouvements involontaires de tous genres que les actions nerveuses peuvent provoquer.

Influence  
du système  
nerveux  
sur  
les mouve-  
ments  
involon-  
taires.

Certains centres nerveux semblent pouvoir développer spontanément la force excito-motrice qui agit ainsi tantôt sur des muscles, tantôt sur les parois des vaisseaux sanguins,

car, depuis lors, beaucoup de faits de cet ordre, qui sont très-significatifs, ont été publiés et viennent corroborer les résultats exposés ci-dessus. Je citerai spécialement, à ce sujet, les observations rapportées

dans divers écrits publiés récemment par M. Charcot (a).

(1) Voy. t. IV, p. 134 et suivantes.

(2) Voy. t. IV, p. 200 et suivantes.

(3) Voy. t. VI, p. 249 et suivantes.

(4) Voy. t. VIII, p. 31.

(a) Charcot, *Leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau* (*Progrès médical*, 1876).

— Charcot et Pitres, *Contribution à l'étude des localisations dans l'écorce des hémisphères du cerveau* (*Revue mensuelle de médecine et de chirurgie*, 1877, t. I, p. 1).

mais, en général, c'est sous l'influence d'un stimulant centripète que le foyer de cette force centrifuge fonctionne; c'est, en réalité, par une action nerveuse réflexe que l'effet est produit, et la cause première du phénomène peut être, soit une impression sensoriale, soit une manifestation de la puissance mentale, une idée.

L'influence des émotions mentales et d'autres actions nerveuses sur les muscles dont la contraction ne saurait être provoquée par la volonté, est mise en évidence par un grand nombre de phénomènes, tels que l'horripilation ou chair de poule chez l'Homme (1); les changements dans le mode de coloration de la surface du corps qui s'opèrent chez les Caméléons peuvent être la conséquence d'impressions sensoriales déterminées sur la rétine par l'action de la lumière et transmises au cerveau, organe qui, à son tour, réagit sur les nerfs cutanés par l'intermédiaire de la moelle épinière (2). Des phénomènes du même ordre nous sont

(1) En étudiant l'anatomie et la physiologie de l'appareil cutané, nous avons eu l'occasion de voir que ces phénomènes sont la conséquence de contractions effectuées par les petits faisceaux de fibres logés dans l'épaisseur du derme (*a*).

(2) Les changements de couleur des Caméléons, dont il a été question dans une leçon précédente (*b*), ont été récemment l'objet d'expériences très-intéressantes qui sont dues à M. P. Bert. Ce physiologiste a pleinement confirmé l'explication que, en 1834, j'avais donnée du mécanisme à l'aide duquel ces phénomènes sont produits, et il a jeté un nouveau jour sur leur histoire. Ainsi, il a constaté, d'une part, que le phénomène peut

être déterminé par l'action stimulante de la lumière s'exerçant directement sur la peau, lors même que l'Animal est endormi ou rendu insensible par l'action du chloroforme. Le même effet peut être obtenu sur le cadavre d'un Caméléon récemment mort; mais les mouvements des chromatophores cutanés cessent de se produire spontanément lorsque le cerveau a été détruit ou que la cécité a été déterminée par l'extraction des globes oculaires. La même paralysie des chromatophores est produite localement par la section des nerfs cutanés ou par la section de la moelle épinière au devant de l'origine des nerfs rachidiens de la région ainsi modifiée. Chacune des moitiés de

(*a*) Voyez t. X, p. 40.

(*b*) Voyez t. X, p. 64.



offerts par quelques Poissons et par divers Crustacés (1).

Enfin les circonvolutions cérébrales ne sont pas sans influence sur les mouvements du cœur et sur l'état des parois du système vasculaire dont dépend la pression exercée sur le sang en circulation. Ainsi tous les physiologistes qui ont fait des expériences sur la faradisation de l'écorce cérébrale, ont remarqué que cette excitation détermine une grande turgescence dans le système capillaire de la partie stimulée et y provoque parfois des hémorrhagies (2); enfin MM. Bochefontaine et Lépine ont constaté, dans des expériences de ce genre, une augmentation subite et considérable de la pression intracarotidienne (3).

l'encéphale agit de la sorte sur le côté correspondant du corps (a).

(1) Certains Poissons, par exemple les Turbots et les Blennies, de même que les Rainettes (b), ont la faculté de changer rapidement de couleur, et ce phénomène, que l'on avait d'abord attribué à une influence mystérieuse exercée sur l'organisme de ces Animaux par la couleur des objets circonvoisins, est dû à des mouvements effectués par des chromatophores dermiques ou *chromoblastes*, analogues à ceux du Caméléon. Récemment, M. Pouchet a fait, à ce sujet, des expériences intéressantes, et a constaté non-seulement que ces mouvements sont soumis à l'influence du système nerveux, mais qu'ils sont provoqués par des excitations sensoriales

réflexes dont le point de départ est l'appareil de la vue. En effet, les Poissons qui se comportent de la sorte cessent de faire varier leur mode de coloration dès qu'ils ont été rendus aveugles par l'extirpation du globe de l'œil des deux côtés, et les chromatophores sont paralysés par la section des nerfs cutanés correspondants (c).

(2) Notamment M. Ferrier.

(3) Dans une des expériences hémodynamométriques faites par ces auteurs sur un Chien curarisé, l'augmentation de pression mesurée dans l'artère carotide et provoquée par l'électrisation du gyrus sigmoïde a dépassé 40 millimètres. Des effets analogues, mais moins marqués, avaient été observés par M. Donilewsky (d).

(a) P. Bert, *Sur le mécanisme et les causes des changements de couleur chez le Caméléon* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1875, t. LXXXI, p. 938).

(b) Voyez t. X, p. 70.

(c) G. Pouchet, *Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des Poissons* (*Journal d'anatomie de Robin*, 1872, t. VIII, p. 74). — *Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales* (*Op. cit.*, 1874, p. 558). — *Des changements de coloration sous l'influence des nerfs* (*Journal d'anat. et de physiol.*, 1876).

(d) Bochefontaine, *Étude expérimentale de l'influence exercée par la faradisation*

Rôle  
des  
ganglions.

§ 9. — Nous avons vu précédemment que les ganglions du système grand sympathique doivent être considérés comme autant de foyers producteurs de puissance nerveuse excito-motrice, mais que la volonté n'est capable ni d'augmenter ni de diminuer leur activité physiologique, et que, par conséquent, cette dernière force est sans action sur les organes musculaires dont les nerfs proviennent de cette source (1). Néanmoins, ces centres excito-moteurs ne sont complètement indifférents ni à l'excitation électrique (2) ni aux stimulants psychiques. Chacun sait que certaines émotions mentales peuvent faire battre le cœur avec plus de force et de rapidité qu'il ne le fait d'ordinaire. Les mouvements péristaltiques de l'intestin sont soumis aux mêmes influences, et en excitant les ganglions cœliaques au moyen

(1) Volta, ainsi que plusieurs physiologistes de la fin du siècle dernier et du commencement du siècle actuel, pensaient que l'électricité était sans action sur les organes qui échappent à l'influence de la volonté (a). D'autres expérimentateurs de la même époque adoptèrent une opinion contraire (b); mais la question paraissait encore indécise lorsque, en 1841, Longet entreprit sur ce sujet de nouvelles recherches, en faisant passer chez des Chiens de forte

taille et chez des Moutons un courant électrique dans les nerfs cardiaques fournis par le ganglion cervical inférieur (c). Plus récemment, Legros et M. Onimus ont constaté que, lors de l'arrêt des mouvements du cœur déterminé par l'action des anesthésiques, on peut en ranimer les battements en faisant passer un courant galvanique continu entre la bouche et l'anus ou dans le nerf pneumogastrique (d).

(2) Voy. t. XI, p. 345.

*de l'écorce grise sur quelques muscles de la vie organique (Arch. de physiologie, 1876, p. 140).*

— Donilewsky, *Rech. experim. sur la physiol. de l'encéphale (Revue des sc. méd., t. VII, p. 21).*

(a) Voyez Pfaff, *Hist. du galvanisme.*

— Bichat, *Rech. physiol. sur la vie et la mort.*

(b) Schmuck, *Dissertatio de electricitate corporum organicorum.* Heidelberg, 1791.

— Fowler, *Exper. on animal electricity,* 1794.

— Humboldt, *Expér. sur le galvanisme,* 1799, p. 342.

(c) Longet, *Traité de physiologie,* t. III, p. 205.

(d) Legros et Onimus, *De l'emploi des courants électriques continus pour remédier aux accidents causés par le chloroforme (Comptes rendus de l'Acad. des sc., 1868, t. LXVI, p. 503).*

de courants continus on peut activer ces contractions.

Les contractions involontaires, dont résulte le vomissement causé soit par le vertige, soit par les mouvements oscillatoires, comme dans le mal de mer, paraissent être dues tantôt à des actions nerveuses réflexes dont la rétine est le point de départ, d'autres fois à des perturbations fonctionnelles locales déterminées mécaniquement dans l'encéphale; mais ces accidents peuvent être causés aussi par l'influence que des émotions mentales exercent sur les foyers excitateurs (1).

L'influence des impressions sensoriales sur le développement de la puissance excito-motrice dans certains centres nerveux spéciaux est clairement démontrée par les expériences dont j'ai rendu compte précédemment en parlant des mouvements de l'iris qui sont provoqués d'abord par l'action de la lumière sur la rétine, mais qui sont la conséquence directe des excitations réflexes transmises de l'encéphale à la région cilio-spinale de la moelle épinière, puis au ganglion ophthalmique dont naissent les nerfs ciliaires (2).

(1) Le mal de mer commence presque toujours par un sentiment de malaise dans la tête ou par de la céphalalgie, et Wollaston l'attribue à l'action exercée sur le cerveau par les variations dans la pression de la colonne sanguine sur la substance du cerveau lors des mouvements alternatifs d'ascension et de descente de l'organisme qui résultent du balancement du navire ou du jeu de l'escarpolette (a). Il me paraît probable que cette cause doit contribuer à produire le trouble en question, car beaucoup de personnes ont eu l'oc-

casion de constater, ainsi que je l'ai fait très-souvent, que le mal de mer se déclare beaucoup plus vite et avec plus d'intensité lorsque l'on conserve la position verticale que lorsqu'on est couché horizontalement; mais les sensations visuelles ont aussi beaucoup d'influence sur ce phénomène morbide, car on est beaucoup plus exposé à en ressentir les atteintes lorsqu'on regarde les objets mobiles dont on est entouré que lorsqu'on reste les yeux fermés.

(2) Voy. t, XII, p. 148 et suivantes.

(a) Wollaston, *Croonian lecture; on the duration of musculus action, on seasickness, etc.* (Phil. Trans., 1810, p. 1).

Enfin, il existe aussi dans la région lombaire de la moelle épinière du Lapin, et probablement de tous les autres Mammifères, des foyers d'innervation qui sont aptes à faire contracter certaines fibres musculaires de l'appareil génital qui restent indifférentes aux incitations de la volonté, notamment les fibres de la tunique musculaire des canaux déférents chez le mâle et celles de l'utérus chez la femelle (1).

Nerfs  
vaso-  
moteurs.

§ 10. — L'étude des effets produits sur la circulation périphérique par les actions nerveuses présente plus d'intérêt, non-seulement à raison de l'importance des phénomènes dont elle nous a révélé l'existence, mais aussi à cause du jour que ces phénomènes jettent sur les moyens à l'aide desquels les stimulants nerveux peuvent influencer sur le mode de fonctionnement des divers foyers de puissance nerveuse.

C'est par l'intermédiaire du système grand sympathique (2) que ce genre d'influence s'exerce, et l'on désigne sous les noms de *nerfs vaso-moteurs* les conducteurs qui transmettent aux parois des vaisseaux sanguins la force, soit excito-motrice, soit sédatrice, développée dans les centres nerveux et susceptible de modifier ainsi le mode de fonctionnement de l'appareil irrigatoire.

A l'époque déjà éloignée, où, dans ces leçons, j'ai traité du rôle que les vaisseaux capillaires remplissent dans l'économie animale, nos connaissances relatives aux changements de calibre déterminés dans ces canaux par la force nerveuse étaient extrêmement imparfaites (3); mais bientôt

(1) Budge a constaté expérimentalement que l'excitation d'un point très-limité de la moelle épinière, situé au niveau de la quatrième vertèbre lombaire, détermine ces con-

tractions, ainsi que celles du gros intestin, de la portion inférieure de l'intestin grêle et de la vessie (a).

(2) Voy. t. X, p. 334 et suivantes.

(3) Aujourd'hui je n'aurais cepen-

(a) Budge, *Ueber des Centrum genito-spinale das nervus sympathuses* (*Virchow's Archiv*, 1858).

après, la physiologie fit à cet égard de grands progrès dont j'ai eu plus d'une fois l'occasion de dire, en passant, quelques mots, et aujourd'hui il est nécessaire que je m'étende davantage sur ce sujet considéré dans ses rapports avec les fonctions du système nerveux.

C'est principalement à l'illustre physiologiste dont tous les amis des sciences déplorent la perte récente et prématurée, à Claude Bernard, que nous sommes redevables de ce progrès. Claude Bernard fut le premier à mettre bien en évidence les principaux faits sur lesquels reposent nos conceptions actuelles relatives au rôle des nerfs vaso-moteurs (1), et ses découvertes ont été le point de départ d'une multitude de recherches dues à divers investigateurs et d'une haute importance (2).

Les modifications fonctionnelles déterminées dans l'appareil vaso-moteur, peuvent avoir pour effet, soit le resserrement des petits canaux sanguinifères, soit leur dilatation.

Les producteurs de force nerveuse qui mettent directement en jeu les nerfs vaso-moteurs sont les ganglions du

dant que peu de chose à changer à ce que j'en ai dit il y a près de vingt ans (a).

(1) Je dois rappeler que, très-peu de temps après la publication des premières expériences de Claude Bernard sur la dilatation des vaisseaux capillaires par suite de certaines actions nerveuses (b), M. Brown-Séquard fit paraître, en Amérique, des recherches très-intéressantes sur le même sujet (c).

(2) La physiologie du système vaso-moteur a été récemment l'objet d'une publication spéciale très-importante dont on est redevable à M. Vulpian. Cet auteur y traite d'une manière approfondie de l'historique des découvertes relatives aux fonctions de ce système, aussi bien que de l'état actuel de nos connaissances à ce sujet, et j'y renverrai pour plus de détails concernant les travaux auxquels ce progrès est dû (d).

(a) Voyez t. IV, p. 199 et suiv. (1859).

(b) Cl. Bernard, *Influence du grand sympathique sur la sensibilité et la calorification* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1851, t. III, p. 163).

— *Influence du système nerveux du grand sympathique sur la chaleur animale* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1852, t. XXXIV, p. 472).

(c) Dans le *Medical Examiner* de Philadelphie, 1852, p. 486.

(d) Vulpian, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*, rédigées par Carville, t. I, p. 1 et suiv. (1874-1875).

système grand sympathique; mais il existe aussi dans l'axe cérébro-spinal des foyers de névrosité qui, d'une manière indirecte, exercent une influence non moins considérable sur l'état des parois vasculaires, et sont même très-probablement la source première de la puissance motrice déployée par ces centres d'une importance secondaire.

Les filets terminaux des nerfs vaso-moteurs sont répandus dans les parois des artérioles, et même des vésicules, en beaucoup plus grande abondance qu'on ne le supposait jadis (1). On les rencontre même dans la tunique contractile de ces canaux et dans les vaisseaux capillaires les plus ténus, dont les parois ne sont constituées que par une membrane endothélique des plus délicates, et leur présence y est également décelée par les mouvements de resserrement ou de dilatation que le microscope met parfois en évidence (2).

(1) La tunique interne des vaisseaux sanguins, à laquelle paraissent être réduites les parois de ces canaux dans les capillaires proprement dits, n'est peut-être pas une couche de substance conjonctive complètement amorphe, comme on pouvait le supposer il y a vingt ans (a), et, d'après les observations histologiques les plus récentes, elle semblerait être constituée par des cellules endothéliques (b); mais, quoi qu'il en soit

à cet égard, les observations de M. Stricker et de quelques autres physiologistes tendent à établir que la contractilité peut être mise en évidence, même dans les capillaires les plus grêles (c).

(2) Ces filets nerveux forment dans les parois vasculaires plusieurs plexus; ils paraissent être réduits à leur cylindre-axe, et l'un de ces réseaux contient de petits ganglions formés de cellules agglomérées (d).

(a) Voyez t. III, p. 515 (1858)

(b) Eberth, *Blutgefässen* (Stricker's *Handbuch der Lehre von den Geweben*, t. I).

— Pouchet et Tourneux, *Précis d'histogénie*, p. 232 (1878).

— Golubew, *Beiträge zur Kenntniss d. Baues und d. Entwicklungsgeschichte d. Capillar-Gefässe* (Max Schultze, *Arch. für mikros. anat.*, 1869, V, p. 49).

— Rouget, *Mém. sur le développement, la structure et les propriétés physiologiques des capillaires sanguins et lymphatiques* (*Arch. de physiol.*, 1873, t. V, p. 618).

(c) Stricker, *Untersuchungen über die capellaren Blutgefässe in der Nickhaut des Frosches* (*Wiener Sitzungsberichte*, 1865, t. LI, 2, p. 16).

(d) Beale, *On the distribution of nerves to the elementary fibres of striped muscles* (*Phil. Trans.*, 1860, p. 611, pl. XXIII). — *On the ultimate distribution and fonction of very fine nerve-fibres* (*Quarterly journal of microsc. sc.*, 1864, p. 11).

— Gimbert, *Structure et texture des artères*. Thèse. Paris, 1865, p. 60.

— Hénoque, *Du mode de distribution et de terminaison des nerfs dans les muscles lisses* (*Arch. de physiol.*, 1870, série 2, t. III, p. 397, pl. XV).

La section des nerfs vaso-moteurs d'une partie de l'organisme, ainsi que l'ablation du ganglion dont ces nerfs dépendent, détermine dans les artérioles correspondantes et dans les capillaires en continuité avec ces vaisseaux, une sorte de paralysie. Nous en avons eu la preuve précédemment, et nous avons vu que cette paralysie est suivie d'une dilatation plus ou moins grande de tous ces vaisseaux sanguins. Je rappellerai aussi que la galvanisation du tronçon périphérique du nerf vaso-moteur ainsi séparé du reste du système ganglionnaire, provoque le resserrement des canaux ainsi dilatés, et peut même en produire l'occlusion temporaire (1).

Les mêmes effets peuvent résulter de l'action de stimulants nerveux sur ces foyers de force vaso-motrice, notamment de l'influence réflexe d'impressions sensibles produites dans des parties plus ou moins éloignées de l'organisme (1), ou de certaines manifestations de la puissance mentale. Ainsi, chacun sait que la peur peut faire pâlir le visage, et ce phénomène est une conséquence du resserrement des vaisseaux sanguins de la peau. D'autres émotions peuvent, au contraire, déterminer une rougeur subite des joues ou d'autres phénomènes analogues, qui sont la conséquence d'une dilatation des capillaires sanguins analogue à celle déterminée par la paralysie des nerfs vaso-moteurs.

Au premier abord, on pouvait supposer que ces effets contraires dépendaient d'une cause analogue qui agirait tantôt sur les artérioles et les capillaires de la partie qui pâlit, d'autres fois sur les veines de la partie qui rougit, car le rétrécissement de ces vaisseaux efférents, en augmen-

(1) Voyez à ce sujet les expériences de Waller dont j'ai rendu compte en parlant de la circulation (t. IV, p. 200). Je rappellerai également les

effets produits sur les vaisseaux sanguins de l'oreille du Lapin par la section du grand sympathique.

(2) Voy. t. IV, p. 204.

tant la résistance que le torrent circulatoire rencontre à sa sortie du système capillaire, augmente en même temps la poussée latérale du sang contre les parois de ces derniers vaisseaux, et une conséquence de cette augmentation de pression serait une dilatation du système irrigatoire en amont de l'obstacle, ainsi que cela se voit dans une veine que l'on comprime (1); mais si les choses se passent ainsi dans quelques cas, cela n'est pas l'ordinaire, car nous savons que dans beaucoup de circonstances de ce genre, le cours du sang dans les vaisseaux dilatés, au lieu d'être entravé, s'effectue avec une facilité inaccoutumée (2).

Il a donc fallu chercher une autre explication du phénomène, et comme on savait que l'activité fonctionnelle de certains nerfs vaso-moteurs est suivie d'une augmentation dans le calibre des vaisseaux sanguins dans la portion correspondante de l'appareil circulatoire, on a été conduit à admettre l'existence de *nerfs dilatateurs* aussi bien que de *nerfs contracteurs* dans le système vaso-moteur.

Comme exemple des effets de ce genre produits sur le calibre des artérioles et des capillaires qui font suite à ces petits vaisseaux par l'activité fonctionnelle d'un nerf vaso-moteur, je rappellerai les phénomènes remarquables constatés par Claude Bernard dans le mode de circulation du sang dans la glande sous-maxillaire, lorsque la corde du tympan, après avoir été coupée, est excitée par le passage d'un courant électrique discontinu dans son tronçon périphérique (3). Je ne reviendrai pas, en ce moment, sur les effets produits de la sorte, mais j'appellerai l'attention sur les modifications que l'excitation de ce même nerf détermine dans l'état des vaisseaux sanguins de la langue.

(1) Voyez tome IV, page 339.

298, et aussi tome VI, page 251.

(2) Voyez tome IV, pages 278,

(3) Voyez tome VI, page 251.



M. Vulpian a constaté que la section des deux nerfs de la langue (1), pratiquée sur un Chien rendu immobile par l'action du curare, détermine dans cet organe une congestion du côté correspondant à la section, et que l'électrisation du bout périphérique de ces nerfs au moyen de courants d'induction, fait diminuer la rougeur lorsqu'on agit sur le nerf hypoglosse, tandis que la même excitation exercée sur le nerf lingual provoque une augmentation considérable de la coloration due à l'abondance du sang dans les vaisseaux capillaires auxquels ce dernier nerf va se distribuer (2).

La turgescence des tissus érectiles est due principalement à des phénomènes du même genre (3). Elle peut être déterminée directement, dans le pénis du Chien, par l'excitation des nerfs qui du plexus sacré se rendent aux corps caverneux, et qui ont été, par cette raison, désignés sous le nom de *nerfs érecteurs* (4). Un fait très-digne de remarque, c'est

(1) Le nerf lingual et le nerf hypoglosse.

(2) Lorsque sur un Chien préparé de la sorte on fait une petite plaie aux veines ranines, on voit que le sang s'en écoule en bavant; mais, dès qu'on excite le bout inférieur du nerf lingual en le faradisant, l'hémorragie devient abondante. Le même effet a été produit en opérant sur la corde du tympan dont le nerf lingual tire ses filaments vaso-moteurs (a).

(3) L'état d'érection de la verge est dû au concours de deux modifications du système vasculaire de cet organe. La dilatation des artérioles, déterminée par l'excitation des nerfs

érecteurs, en est la cause principale; mais pour qu'il soit complet, il faut aussi que le retour du sang par les veines soit entravé, effet qui, dans l'état normal, est produit par la pression exercée sur la veine dorsale de la verge par le muscle de Hounston. Cette action mécanique ne suffirait pas pour déterminer l'érection, car on peut lier les veines dorsales de la verge sans provoquer le phénomène. M. Eckhard, à qui l'on doit la connaissance de cette action vaso-motrice des nerfs érecteurs, a constaté aussi que les nerfs honteux ne possèdent pas la même propriété (b).

(4) On désigne sous ce nom une

(a) Vulpian, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*, t. I, p. 155 et suiv.

(b) Eckhard, *Untersuchung über die Erection der Penis (Beiträge zur Anat. und Physiol.*, 7<sup>e</sup> partie, 1863).

que ces conducteurs présentent, sur divers points de leur trajet, de petits ganglions (1), et il est à noter que chez le Canard l'appareil copulateur est également sous l'influence de nerfs spéciaux de même ordre (2). C'est dans la moelle épinière que se trouvent les foyers excito-moteurs qui mettent en jeu les nerfs érecteurs (3), et l'activité fonctionnelle de ces centres nerveux peut être déterminée, soit par des excitations sensibles centripètes développées dans l'appareil génital ou dans les organes sensoriaux, l'appareil olfactif par exemple (4), soit par des excitations nerveuses d'origine

ou deux paires de nerfs qui, chez le Chien, naissent des plexus sacrés et se rendent au plexus hypogastrique, et paraissent aller ensuite se distribuer dans les corps caverneux (a).

(1) M. Loven jeune a constaté cette disposition anatomique et a obtenu de l'excitation du tronçon périphérique des nerfs électriques préalablement divisés, les mêmes résultats que ceux annoncés précédemment par M. Eckhard (b).

(2) L'existence de nerfs érecteurs chez ces oiseaux a été constatée par M. Eckhard.

(3) M. Goltz considère le centre excito-moteur des nerfs érecteurs comme se trouvant dans la région lombaire de la moelle épinière (c),

mais ce foyer de force vaso-motrice me paraît devoir s'étendre beaucoup plus haut. Effectivement, dans quelques-unes des expériences de Ségalas, l'excitation mécanique du bulbe rachidien a déterminé chez le Cabiai l'érection du pénis (e), et il est probable que l'état de priapisme observé par Serres et quelques autres pathologistes dans des cas d'apoplexie cérébelleuse (f), était dû à l'irritation produite sur cette portion de l'axe cérébro-spinal par l'épanchement sanguin, au lieu de résulter d'une perturbation dans les fonctions du cervelet (g).

(4) Pour beaucoup de Mammifères c'est principalement l'odeur de la femelle qui provoque les désirs vé-

(a) Eckhard, *Untersuchungen über die Erection des Penis bei Hunde* (Beiträge zur Anat. und Physiol., Abhandl VII, 1863).

(b) Christ Loven, *Ueber die Erweiterung von arterien in Folge iener Nervenerregung* (Ludwig, *Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig*, 1861, p. 1).

(c) Eckhard, voyez le *Centralblatt*, 1873, p. 835.

(d) Goltz, *Ueber das Centrum der Erectionsnerven* (Pflüger's Arch. für Physiol., 1873, t. VII, p. 582).

(e) Ségalas, *Sur quelques points de physiologie* (*Journal de physiol.* de Magendie, 1824, t. IV, p. 293). Il est cependant à noter que cette expérience répétée par Longet ne donna que des résultats négatifs (Longet, *Traité de physiol.*, t. III, p. 463, note).

(f) Serres, *Anatomie comparée du cerveau*, t. II, p. 601 (1826).

(g) Pétrequin, *Sur quelques points de la physiol. du cervelet et de la moelle épinière* (*Gaz. méd. de Paris*, 1836, t. IV, p. 546).

mentale (1). L'influence des émotions de ce genre est également manifeste sur le tissu érectile qui garnit le pourtour de la bouche chez certains Oiseaux. Ainsi, la colère détermine chez le Dindon la turgescence de l'appendice cutané qui naît au-dessus du bec et de toute la portion adjacente de la peau du cou.

On peut concevoir de deux manières la production de ces dilatations des artérioles périphériques du système circulatoire : en supposant que l'action nerveuse dont ce phénomène est une conséquence, s'exerce directement sur les vaisseaux dont la dilatation s'effectue, ou en supposant qu'elle agit sur les centres nerveux excitateurs dont dépend l'état permanent de contraction ou tonicité des parois de ces canaux, foyers dont elle tendrait à diminuer ou même à suspendre la puissance. Or, ce dernier effet pourrait, à son tour, être expliqué par le resserrement des vaisseaux sanguins dans ces centres nerveux ; car, ainsi que nous l'avons vu en maintes occasions, la quantité de travail vital accompli par un organe est subordonnée à la quantité de fluide nourricier en circulation dans cet instrument physiologique. La constriction des vaisseaux sanguins du foyer nerveux, produisant directement un ralentissement dans le fonctionnement de cet organe et l'arrêt dans la production de la force vaso-motrice ainsi déterminée, aura nécessairement pour conséquence une diminution dans la tonicité ou contraction habituelle des fibres musculaires dont la constriction des vaisseaux en question dépend, et par suite de cet affaiblissement, les parois de ces conduits résisteront moins que d'ordinaire à la poussée latérale du sang en mouvement ; cette poussée en déterminera donc la dilatation. Ce phénomène sera de la sorte une conséquence éloignée du dévelop-

Influence  
des actions  
vaso-  
motrices  
sur  
l'action  
des foyers  
nerveux.

nériens chez le mâle et qui détermine ainsi l'érection du pénis.

(1) Notamment des pensées érotiques.

pement de la force excito-motrice, qui, dans une autre partie de l'organisme, aura déterminé le resserrement des vaisseaux sanguins. Dans beaucoup de cas, l'hypothèse de deux puissances nerveuses vaso-motrices, l'une constrictive, l'autre relâchante, me paraît donc inutile, et toute hypothèse superflue n'a pas de raison d'être.

Je suis disposé à croire que des phénomènes locaux de cet ordre jouent un rôle considérable dans le mode de fonctionnement du système nerveux, et que l'influence, tantôt stimulante, tantôt sédative, que l'action de certaines parties de ce système exerce sur le travail physiologique accompli par d'autres parties du même appareil, peut dépendre souvent des variations déterminées ainsi dans le calibre des vaisseaux nourriciers de ces dernières.

Dans ces cas, le rôle des parois vasculaires dans la production de l'état de turgescence serait entièrement passif. Mais en est-il toujours ainsi, et l'augmentation du calibre des petits vaisseaux sanguins ne peut-elle être déterminée par un allongement spontané des fibres du tissu contractile de ces canaux (1)? Je ne le pense pas; mais, dans certains cas, l'existence de ces fibres paraît être démontrée par l'action centrifuge de leurs nerfs moteurs, et l'affaiblissement de la résistance tonique qui semble résulter de ce changement entraînerait les mêmes conséquences mécaniques que la di-

(1) Cl. Bernard inclinait d'abord à penser que les fibres musculaires des parois vasculaires jouaient un rôle actif dans la dilatation de ces canaux (a), et cette opinion a été adoptée d'une manière complète par quelques autres physiologistes (b); mais la disposition anatomique de

ces fibres ne permet guère de concevoir un pareil mode d'action, car toutes sont transversales et plus ou moins annulaires; on n'en aperçoit pas dont la direction soit longitudinale, et par conséquent leur contraction ne peut produire qu'une constriction.

(a) Cl. Bernard, *Leçons sur les liquides de l'organisme*, t. I, p. 230.

(b) Voyez Vulpian, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*, t. I, p. 151 et suivantes.

minution de la production de la force excitatrice dont j'ai parlé précédemment.

Ces considérations nous conduisent à chercher comment l'activité fonctionnelle d'un nerf vaso-moteur, ou de tout autre nerf, pourrait contre-balancer ou annuler l'action stimulante transmise à un organe contractile par un autre conducteur de la puissance nerveuse.

§ 11. — Quoi qu'il en soit à cet égard, il est aujourd'hui bien démontré que l'action nerveuse exercée sur le travail producteur de la force excito-motrice n'a pas seulement pour effet d'en activer l'accomplissement; elle peut aussi le ralentir, l'arrêter temporairement, ou même en empêcher la manifestation, et c'est principalement par le jeu de ces deux forces opposées entre elles que l'emploi de la puissance excito-motrice est réglé par la volonté ou par les actions nerveuses réflexes.

Nerfs  
arrestateurs

C'est sur les mouvements involontaires que l'action arrestatrice ou restrictive de la force nerveuse s'exerce de la manière la plus évidente. En étudiant les fonctions du cœur, nous avons vu qu'en stimulant, au moyen d'un courant électrique interrompu, soit la moelle allongée, soit le nerf pneumogastrique, on peut arrêter les battements de la pompe cardiaque et en déterminer l'immobilité, non pas en y provoquant une contraction permanente, tétanique, mais en la maintenant dans un état de flaccidité complète, et par conséquent en un état de repos fonctionnel (1).

(1) Je ne reviendrai pas ici sur ce que j'ai dit précédemment de l'arrêt des mouvements du cœur produit par l'électrisation discontinue de la moelle allongée, fait que l'on considère généralement comme ayant été

observé pour la première fois, vers 1845, par Weber et par Budge (a). Mais je dois ajouter que ces physiologistes avaient été depuis fort longtemps devancés par Galvani (b), et que, depuis la publication du volume

(a) Voy. t. IV, p. 149 et suiv.

(b) Voy. : *Opere di Luigi Galvani*, 1841 ; *Rapporto di S. Guerardi*, p. 15.

Je rappellerai aussi qu'en piquant le foyer des mouvements respiratoires, désigné par Flourens sous le nom de *nœud vital* (1), on peut suspendre de la même façon les mouvements rythmiques du cœur, et que l'écrasement du ganglion semi-lunaire ou un coup violent porté sur l'épigastre peuvent déterminer indirectement le même effet (2). On sait également que les émotions mentales peuvent causer des effets analogues. D'autres faits me conduisent à penser que, dans les circonstances ordinaires, l'influence modératrice de la moelle s'exerce continuellement sur les contractions spontanées de cet organe (3), et diverses expériences mon-

auquel je viens de renvoyer (1859), de nouvelles expériences sur l'arrêt des mouvements du cœur par la percussion du thorax ont été faites par plusieurs physiologistes, parmi lesquels je citerai en première ligne M. Goltz. Ayant mis à découvert le cœur d'une Grenouille de façon à pouvoir suivre de l'œil les effets produits de la sorte, il le vit s'arrêter, pendant quelque temps, à la suite de chaque secousse; et il constata qu'en même temps les veines abdominales se dilataient d'une manière très-remarquable, phénomène qui

devait dépendre aussi d'une sorte de paralysie transitoire de la tunique musculaire de ces vaisseaux (a). Je citerai également ici quelques autres publications relatives à l'arrêt des mouvements du cœur (b).

(1) Voy. t. IV, p. 152.

(2) Voy. t. IV, p. 159.

(3) Notamment l'accélération des battements du cœur qui se manifeste lorsque les communications directes de cet organe avec la moelle allongée ont été interrompues par suite de la section des nerfs pneumatiques. (Voy. t. IV, p. 153 et 154.)

(a) Goltz, *Einfluss der Nerven auf die Herzbewegung* (*Centralblatt für die medic. Wissenschaften*, 1863).

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 853 et suiv.

— Arloing et Tripier, *Contribution à la physiologie du nerf vague* (*Arch. de physiol.*, 1871, t. IV, p. 411).

— Masouin, *Contribution à la physiologie des nerfs pneumogastriques* (*Bull. de l'Acad. de Belgique*, 1872, série 3, t. VI, n° 4).

— Legros et Onimus, *Rech. expériment. sur la physiol. des nerfs pneumogastriques* (*Journ. d'anat. et de physiol.* de Robin, 1872, t. VIII, p. 561).

— Lauder Burton, *On inhibition peripheral and central* (*West Riding lunatic asylum medical Reports*, 1874, t. IV).

— Baxt, *Ueber die Stellung des N. vagus zum Nervus accelerans*, 1876.

— Foster [and Dew Smith] (*voy. Studies from the physiological laboratory of Cambridge*, 1877).

— Schiff, *Rech. faites dans le laboratoire de physiologie de Genève sur les nerfs dits accélérateurs* (*Arch. des sc. phys. et nat. de Genève*, 1877, t. LX, p. 489).

trent qu'elle est transmise au cœur principalement, sinon exclusivement, par les nerfs pneumogastriques (1), qui, à leur tour, tirent cette propriété conductrice spéciale des fibres anastomotiques provenant des nerfs spéciaux et associées à leurs fibres propres (2), et agissant sur le système des ganglions intracardiaques (3).

Les phénomènes locaux dont je viens de parler peuvent dépendre en partie de l'action des nerfs vaso-moteurs sur l'état des capillaires de l'organe dont le jeu est troublé de la sorte (4), et la cause première des changements effectués

(1) La section de ces nerfs empêche l'excitation de la moelle épinière d'exercer aucune influence appréciable sur les mouvements du cœur (a).

Il est également à noter que l'action du curare sur l'organisme empêche la galvanisation des nerfs pneumogastriques de déterminer sur le cœur ces effets suspensifs (b).

(2) M. Schiff pense que l'on peut préciser encore davantage la source de l'influence suspensive exercée sur le cœur par l'intermédiaire des nerfs pneumogastriques, et démontrer expérimentalement qu'elle est due principalement à l'action des fibres radiculaires inférieures du nerf spinal (c).

(3) Nous avons vu précédemment que chez les Animaux vertébrés il existe dans l'épaisseur des parois du cœur une multitude de petits gan-

glions situés sur le trajet des filets terminaux des nerfs pneumogastriques réunis en plexus (d). Chez le Lapin, ce système est sous l'empire des deux nerfs pneumogastriques, de sorte que l'excitation de l'un de ces nerfs suffit pour amener plus ou moins rapidement l'épuisement total de son pouvoir arrestateur (e); mais chez la Grenouille, chacun des pneumogastriques paraît aboutir à un appareil modérateur indépendant, car, après l'épuisement du pouvoir arrestateur déterminé par la faradisation de l'un de ces nerfs et le rétablissement des battements du cœur, on peut produire un nouvel arrêt en excitant de la même manière l'autre nerf (f).

(4) M. Brown-Séguard a attribué l'arrêt des mouvements du cœur à la

(a) Waller (voy. t. IV, p. 152).

(b) Cl. Bernard, *Leçons sur les effets des substances toxiques*, 1857, p. 366.

(c) Schiff, *Lezioni di fisiologia sperimentata sul sistema nervoso encefalico*, p. 129 et suiv. (1873).

(d) Voy. t. III, p. 508.

(e) Tarchanoff et Puelma, *Note sur les effets de l'excitation alternative des deux pneumogastriques sur l'arrêt du cœur* (*Archiv. de physiol.*, 1875, 2<sup>e</sup> série, t. II, p. 757).

(f) Tarchanoff, *Innervation de l'appareil modérateur du cœur chez la Grenouille* (*Ecole pratique des hautes études, laboratoire de M. Marey*, 1876, t. II, p. 289).

dans la manière d'être de ces vaisseaux peut être des impressions sensoriales, des émotions mentales, ou même une pensée seulement. Nous en avons eu des preuves en étudiant les effets des actions nerveuses réflexes sur le travail sécrétoire réalisé par les glandes salivaires et par les glandes gastriques (1). Mais la suspension des contractions d'un muscle, par l'excitation d'un foyer excito-moteur en relation avec cet organe, ne peut dépendre uniquement de l'interruption du passage du sang dans sa substance; car l'arrêt des mouvements du cœur qui résulte de l'excitation électrique des nerfs pneumogastriques a lieu chez la Grenouille comme chez les Animaux supérieurs, et nous avons vu précédemment qu'il n'existe pas de vaisseaux capillaires sanguins dans les parois de cet organe (2).

L'action d'arrêt, exercée par le système nerveux sur le développement de la motricité, se manifeste aussi par la manière dont les intestins d'un Mammifère se comportent lorsqu'ils sont soustraits à l'influence de cet appareil, ou lorsque l'activité fonctionnelle de certaines sources de la puissance modératrice est augmentée par l'application d'un stimulant local, tel que l'électricité. La plupart des physiologistes expérimentateurs ont eu l'occasion de remarquer que, chez les Mammifères, les mouvements péristaltiques des intestins grêles s'accélèrent et augmentent d'intensité lors-

suspension de la circulation du sang dans cet organe par suite du resserrement de ses vaisseaux capillaires (voy. t. IV, p. 159).

(1) Les belles expériences de M. Claude Bernard ne laissent aucun doute à cet égard (a), et les organes dont je viens de parler ne sont pas

les seuls dont l'augmentation de l'activité fonctionnelle déterminée par des actions nerveuses s'explique par le relâchement des parois des vaisseaux sanguins résultant de ces actions sédatives (b).

(2) Ce fait, ainsi que je l'ai déjà dit, a été bien établi par M. Hyrtl.

(a) Voy. t. VI, p. 249 et suiv.; t. VII, p. 20.

(b) Voyez ce qui a été dit sur le travail sécrétoire, t. VII, p. 290 et suiv.



qu'aux approches de la mort la sensibilité générale et la volition se sont éteintes. Ce phénomène a été attribué à la cessation de l'action nerveuse exercée sur ces organes dans les circonstances ordinaires (1), et il est à noter que le mouvement péristaltique peut être arrêté par l'irritation des nerfs splanchniques au moyen de courants interrompus (2).

Les mouvements respiratoires que provoque, à de courts intervalles, la force excito-motrice développée dans la moelle allongée, soit spontanément, soit par l'instigation d'une impression sensitive, peuvent être suspendus par un effet de la force nerveuse volitionnelle, et ce résultat peut être produit pendant que les muscles respirateurs sont au repos, aussi bien que pendant leur contraction; il y a donc là, en action, une puissance qui est opposée à la force excito-motrice et qui en empêche les effets utiles ou en entrave même le développement (3).

(1) Cependant, ainsi que l'a montré M. Schiff, il peut résulter de la suspension de la circulation capillaire dans les parois de l'intestin (a).

(2) Pflüger a constaté aussi que le même effet peut être déterminé par la galvanisation de la moelle épinière, et que l'intestin grêle, rendu ainsi immobile, est dans un état passif ou de résolution musculaire (b). Ce fait avait été révoqué en doute par M. Biffi, mais avait été vérifié par M. Brown-Séguard (c).

Il est aussi à noter qu'une piqûre infligée à la moelle épinière au-des-

sus de l'origine des nerfs splanchniques, provoque, au contraire, des contractions très-énergiques dans l'intestin grêle (d).

(3) MM. Schiff et Moleschott pensent que les effets suspensifs dont il est ici question dépendent de l'épuisement de la force productrice du stimulant nerveux de la motricité, déterminé par une excitation violente exercée sur le foyer générateur de la susdite force; mais cette interprétation des faits me paraît avoir été victorieusement combattue par M. Vulpian. (*Op. cit.*, p. 856.)

(a) Voy. t. VII, p. 130, note.

(b) Pflüger, *Ueber die Hemmung Nervensystem für die peristaltischen Bewegungen der Gedärme*, 1857.

(c) Biffi, *Recherche sperimentali sull sistema nervoso arrestatore del tenuo intestino*, 1857.

— Brown-Séguard, *Sur un système nerveux qui suspend les mouvements de l'intestin grêle* (*Journ. de physiologie*, 1858, t. 1, p. 421).

(d) Cl. Bernard, *Leçons sur la physiologie expérimentale*, 1856, t. I, p. 369.

L'action modératrice ou même suspensive de la volonté sur le fonctionnement des foyers excito-moteurs est également mise en évidence par l'impassibilité avec laquelle l'Homme peut supporter la douleur. Une blessure inattendue, qui est de nature à causer une douleur vive, provoque d'ordinaire des contractions musculaires dont résultent la rétraction de la partie lésée ou même des mouvements répulsifs tendant à éloigner la cause du mal ; ce sont là des effets dus à une action nerveuse réflexe de nature automatique, et cependant, dans beaucoup d'opérations chirurgicales, on voit le patient rester complètement immobile, malgré les souffrances qu'il endure, et cela parce qu'il veut fortement ne pas déranger la position de la partie soumise à l'action de l'instrument tranchant : dans ce cas, il a donc le pouvoir d'empêcher les effets ordinaires de l'action réflexe de se produire, d'en arrêter la réalisation.

Des phénomènes encore plus remarquables, et que l'on ne saurait attribuer à une autre cause, nous sont offerts par certains Insectes. Plusieurs de ces petits Animaux suspendent volontairement toute action musculaire lorsque les impressions stimulantes, déterminées par le contact d'un corps étranger, leur font craindre quelque danger ; ils se laissent tomber et se montrent indifférents aux excitations dont ils peuvent être l'objet : *ils font le mort*, comme disent les entomologistes. Or, cet état peut être produit de deux manières : tantôt il résulte d'une contraction tétanique de tout le système musculaire et d'une rigidité générale ; mais d'autres fois au contraire le corps tout entier devient flasque, de façon à ressembler à un cadavre où tout signe de vie aurait disparu depuis longtemps, et, tant que l'Animal demeure dans cet état, il ne répond à aucun des stimulants dont l'action détermine d'ordinaire des mouvements réflexes ; mais dès que le danger dont il se croit menacé disparaît, il

reprend spontanément l'exercice de toutes ses facultés et exécute, comme d'ordinaire, des mouvements tant volontaires que réflexes (1). Or chez les Insectes le système vasculaire fait défaut, et tout nous autorise à penser que le travail irrigatoire ne saurait être ni accéléré d'une manière notable ni arrêté par une action nerveuse quelconque.

Au premier abord on peut être porté à attribuer à l'exercice de ce pouvoir modérateur ou même suspensif de l'action excito-motrice beaucoup d'autres phénomènes nerveux dont l'importance est souvent considérable (2). Ainsi, M. Brown-Séquard a constaté, dans ses expériences sur la moelle épinière, que l'action réflexe de cet organe est moins grande dans l'état normal qu'elle ne l'est dans un tronçon séparé de l'encéphale par une section transversale, ce qui s'expliquerait facilement si l'encéphale était un foyer de force modératrice exerçant normalement son influence sédative

(1) Comme exemples d'Insectes qui présentent ce singulier phénomène, je citerai les larves des Coléoptères du genre *Hydrophile* qui vivent dans l'eau et qui deviennent molles, flasques et sans mouvement lorsqu'elles se sentent saisies (a).

Quelques physiologistes attribuent la faculté de résister aux incitations excito-motrices à la contraction d'une puissance supérieure qui serait effectuée dans les muscles antagonistes de ceux dont la mise en action est provoquée par les susdites incitations (b); mais il est évident que, dans les circonstances dont je viens de parler, cette interprétation des faits n'est pas admissible, et il me paraît en être de même dans beaucoup d'autres cas, par exemple

lors de l'arrêt volontaire des mouvements respiratoires.

(2) L'exaltation du pouvoir réflexe de la moelle épinière, lorsque cette partie de l'axe cérébro-spinal est séparée de l'encéphale, se manifeste aussi dans d'autres circonstances. Ainsi, lorsqu'on suspend par la tête une Grenouille dont les pattes postérieures trempent, par leur extrémité, dans un bain faiblement acide, on voit, au bout d'un certain temps, ces membres se rétracter, et ce mouvement a lieu beaucoup plus promptement lorsque la moelle épinière a été divisée au-dessous de la moelle allongée, comme si l'encéphale exerçait une influence retardataire sur l'action réflexe déterminée de la sorte (c).

(a) Lacordaire, *Introd. à l'entomologie*, t. II, p. 472.

(b) Carpenter, *Mental physiology*, p. 384.

(c) Setchenow, *Phys. Stud. über die Hemmungsmechanismen*, 1863.

sur la totalité de la moelle épinière ; mais les faits observés sont susceptibles d'une interprétation différente qui me paraît préférable, et qui s'accorde mieux avec beaucoup d'autres faits du même ordre dont il nous faudra tenir grand compte dans l'étude des fonctions du système nerveux, tels que les phénomènes connus des médecins sous les noms de *révolutions* et de *dérivations*.

Les effets produits sur un organite excito-moteur, et par conséquent indirectement sur le muscle correspondant à celui-ci, ne dépendent pas seulement de la puissance de cet excitant : ils varient avec l'état d'excitation des autres parties du système nerveux auxquelles cet organite est associé, et il se développe entre ces divers foyers des actions réciproques dont la conséquence est, tantôt une augmentation des susdits effets, tantôt une diminution plus ou moins considérable. Lorsque ce sont deux organites similaires et pairs qui s'influencent mutuellement, les effets produits sur chacun d'eux par une impression centripète peuvent augmenter, comme nous l'avons vu en étudiant certains phénomènes de vision binoculaire (1) ; mais lorsqu'au contraire deux organites dissimilaires réagissent ainsi, l'excitation de l'un tend à affaiblir les effets produits par l'excitation de l'autre, et, toutes choses égales d'ailleurs, la force excito-motrice réflexe, développée dans l'organite en question par l'excitant centripète, sera d'autant moins grande, que l'excitation de source différente déterminée en même temps sur cet agent nerveux sera plus intense (2). C'est également ainsi qu'une

(1) Voy. t. XII, p. 403.

(2) L'expérience suivante, due à M. Eckhard, met bien en évidence cet effet suspensif dû à une excitation étrangère de force supérieure.

Le tronçon postérieur du corps d'une Grenouille, dont les nerfs lom-

baires ont été mis à découvert, est suspendu en l'air et irrité par l'application d'une solution concentrée de sel marin sur ces nerfs. Il en résulte des mouvements tétaniques dans le membre, mais le tétanos cesse si l'on fait passer dans ces nerfs un

douleur vive dans un point fait passer inaperçue une impression analogue, mais faible, qui est produite en un autre point. Dans le travail physiologique, dont résulte le développement de la motricité, les choses semblent aussi se passer comme si chaque centre excito-moteur ne possédait, à chaque moment donné, qu'une certaine quantité d'excitabilité, laquelle serait partageable entre les divers excitateurs constitués par ses filaments nerveux, les uns centripètes, les autres conjonctifs, proportionnellement à l'activité fonctionnelle déployée à ce même moment par chacun de ces conducteurs. On concevrait donc que, dans les circonstances dont je viens de parler, le tronçon inférieur de la moelle épinière, étant soustrait à l'influence des stimulants dont la portion supérieure de l'axe cérébro-spinal serait la source, pourrait répondre plus énergiquement aux appels de ses nerfs sensitifs qu'il ne le fait dans l'état normal, et l'on ne serait pas conduit à attribuer ce changement à une interruption dans l'action d'une force nerveuse spéciale dont le rôle serait de modérer ou de ralentir le travail excito-moteur. Je suis donc porté à croire que quelques-uns des phénomènes attribués parfois à une puissance modératrice ou dépressive, sont dus seulement à des dérivations de l'activité nerveuse (1).

courant électrique, et recommence dès que l'action de l'électricité est interrompue (a).

(1) Des arguments favorables à cette hypothèse peuvent être tirés d'expériences faites par M. Setchenow sur l'efficacité des efforts de la volonté pour résister aux effets de l'action excito-motrice développée

par le chatouillement dans les circonstances ordinaires, ou lorsque, au début du phénomène, une sensation différente est produite dans une autre partie du corps. L'immersion de la main dans un bain acidifié suffisait pour interrompre les effets excito-moteurs produits par le chatouillement des flancs (b).

(a) Voy. Vulpian, *Leçons sur le système nerveux*, p. 76.

(b) Setchenow, *Sur les modérations des mouvements réflexes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1863, t. LVI, p. 187).

Quoi qu'il en soit à cet égard, les effets sont les mêmes par rapport aux actions réflexes dont l'examen nous occupe ici, et lorsqu'on veut approfondir l'étude de la manière dont les Êtres animés règlent l'emploi de la force excito-motrice développée par leur système nerveux, il est nécessaire de tenir grand compte de ces influences modératrices ou suspensives, aussi bien que des influences stimulantes, et, sans trop se préoccuper d'en expliquer la nature, il importe de chercher les sources dont elles émanent.

Nos connaissances à ce sujet sont fort bornées; cependant on possède déjà quelques données qu'il convient de ne pas négliger.

Ainsi, il y a une partie de l'encéphale dont l'excitation au moyen du galvanisme ou d'un agent chimique, produit sur l'action réflexe de la moelle épinière en général une influence faible, mais analogue à celle que nous avons vue s'exercer sur les mouvements du cœur lorsqu'on galvanise la moelle allongée. Effectivement, M. Setchenow a constaté que, chez la Grenouille, l'irritation des lobes optiques détermine une diminution considérable dans le pouvoir excito-moteur réflexe de la moelle épinière (1).

(1) Les expériences à l'aide desquelles ce fait paraît démontrable sont très-déliçates, et sont fondées sur un procédé employé par Turck pour mesurer le degré d'excitabilité de la moelle épinière. A cet effet, une Grenouille, suspendue verticalement au-dessus d'un bain aiguisé par de l'acide sulfurique, plonge dans le liquide par l'extrémité de l'une de ses pattes postérieures, et l'on compte en centièmes de secondes le temps pendant lequel l'immersion dure

avant que l'animal retire à lui le membre ainsi excité (a). Or, dans une série d'expériences de ce genre faites dans le laboratoire de M. Claude Bernard par M. Setchenow, la durée de cette période, consacrée en quelque sorte à la mise en train de l'action excito-motrice réflexe, a été notablement plus longue chez les Grenouilles dont l'encéphale avait été divisé en avant des lobes optiques, que chez celles où la section avait été pratiquée en arrière de ces lobes, et

(a) Turck, *Ueber den Zustand der Sensibilität noch theilweiser Trennung des Rückenmarkes*, 1856.

Divers faits fournis par la pathologie ou par l'expérimentation tendent à prouver que l'activité fonctionnelle du cerveau peut exercer un effet dépressif sur l'action excito-motrice réflexe de la moelle épinière (1).

§ 12. — Nous venons de constater que la volonté peut développer dans le système nerveux des Animaux supérieurs deux forces contraires, l'une excito-motrice ou stimulante de l'activité fonctionnelle des muscles, l'autre suspensive ou modératrice de cette même activité, et, au premier abord, il paraît surprenant de voir une seule puissance produire des effets contraires. Mais cela s'explique facilement si l'on admet que les foyers générateurs de la force excito-motrice et les foyers de la force suspensive sont distincts les uns des autres, car on concevrait alors que la même puissance, la volonté par exemple, puisse agir tantôt sur les uns, tantôt sur les autres, et, tour à tour, provoquer ainsi la manifestation d'influences opposées. Or, nous avons déjà reconnu l'existence de quelques-uns de ces foyers spéciaux, et il y a tout lieu de croire que le nombre en est plus considérable, quoique l'on ne soit pas parvenu jusqu'ici à les découvrir tous.

Mais comment concevoir le mode d'action de la volonté ou de toute autre force nerveuse sur les organes produc-

lorsqu'on irrite chimiquement ou galvaniquement les mêmes lobes. Le retard dans la manifestation de l'action réflexe était également considérable, tandis que l'irritation des lobes cérébraux ou de la moelle épinière en arrière du quatrième ventricule, ne donna que des résultats peu marqués ou nuls (a).

(1) M. Lander Burton, à qui l'on doit un travail spécial sur la puissance nerveuse sédative arrestatrice, a rapporté un cas remarquable de diminution de l'action excito-motrice réflexe chez un malade dont le cerveau était en grande partie désorganisé (b).

(a) Setchenow, *Op. cit.* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1863, t. LVI, p. 50).

(b) Lander Burton, *On inhibition peripheral and central* (*The West Riding lunatic asylum medical Reports*, 1874, t. IV, p. 200).

Influence  
des actions  
vaso-  
motrices  
sur le  
fonctionne-  
ment  
des foyers  
nerveux.

teurs de la force excito-motrice dont le travail serait ainsi augmenté ou diminué? Plusieurs interprétations ont été proposées (1), mais aucune de ces hypothèses ne me paraît satisfaisante.

J'ai souvent parlé de la puissance stimulante déployée, soit par des actions nerveuses, soit par des agents mécaniques, physiques ou chimiques; mais ces mots expriment un fait seulement et ne nous éclairent en rien concernant les causes de cette influence, et pour jeter quelque lumière sur les questions soulevées de la sorte, il est utile de repor-

(1) J'ai déjà eu l'occasion de parler des différentes manières dont la théorie du pouvoir nerveux arrestateur avait été conçue au moment où l'attention des physiologistes avait été appelée sur ce fait (a), et ici je me bornerai à ajouter que récemment M. Schiff a traité de nouveau ce sujet. Cet auteur pose d'abord en principe qu'une contraction doit avoir lieu, toutes les fois et aussi longtemps que se trouvent réunies les trois conditions suivantes: 1° un muscle irritable; 2° un nerf excitable et conducteur; 3° une irritation suffisante. Puis, examinant successivement ces divers points, M. Schiff fait voir que, pendant l'arrêt des mouvements du cœur déterminé par la faradisation, soit de la moelle allongée, soit des nerfs pneumogastriques: 1° l'irritabilité du tissu musculaire du cœur n'est pas suspendue; 2° les nerfs propres du cœur (ou nerfs intramusculaires) sont excitables: et il en conclut que la cause immédiate du phénomène ne peut être que l'absence de l'irritant ou

*de l'irritation du cœur pendant l'excitation des fibres arrestatrices.* Or, en admettant que les nerfs arrestateurs, aussi bien que les nerfs accélérateurs, sont, dans l'intérieur du cœur, en relation fonctionnelle avec les dernières ramifications des nerfs musculaires du cœur sur lesquels doivent agir les irritations qui provoquent le mouvement et la pulsation, M. Schiff pense que les effets observés pourraient être expliqués de la manière suivante: L'agent irritant persiste et il conserve ses propriétés, mais l'irritateur des nerfs d'arrêt exercerait sur les dernières ramifications des nerfs intramusculaires une influence par laquelle ces nerfs perdraient passagèrement, non leur excitabilité en général, mais la propriété d'être excités par certains irritants et spécialement par le sang (b). M. Schiff se propose de développer davantage ses vues à ce sujet; mais son hypothèse ne me semble pas jeter beaucoup de jour sur la question dont nous cherchons une solution.

(a) Voy. t. IV. p. 147 et suivantes.

(b) Schiff, *Op. cit.* (*Archives des sciences physiques et naturelles de la Revue suisse*, 1877, t. LX, p. 490).



ter notre attention sur les conditions qui président à l'activité fonctionnelle du tissu nerveux.

Nous avons vu précédemment que le rendement du travail nerveux est subordonné, d'une part, aux propriétés physiologiques des organites qui en sont le siège ; d'autre part, à la quantité de fluide nourricier, qui, en un temps donné, agit sur ces organites, ainsi qu'à la grandeur de la puissance vivifiante dont ce liquide est pourvu, et dont les principales sources sont l'oxygène disponible dans sa substance et les matières organiques combustibles charriées par ce véhicule. Or, la quantité de sang qui, en un temps donné, traverse une portion déterminée de l'économie animale, dépend en partie du diamètre des vaisseaux capillaires ou autres canaux au moyen desquels cette irrigation s'effectue, et nous avons pu constater que ce diamètre est susceptible de varier sous l'influence des actions nerveuses dites vaso-motrices. En étudiant la sécrétion salivaire, nous avons vu des exemples remarquables des effets déterminés ainsi sur la quantité des produits fournis par le travail physiologique dont les glandes salivaires sont les générateurs, et nous pouvons supposer que des influences analogues doivent être exercées sur le travail nerveux par la constriction ou la dilatation des conduits irrigateurs des instruments à l'aide desquels ce travail s'opère ; que, par conséquent, pour activer ou pour ralentir le développement de la force excito-motrice ou de la force modératrice dans les foyers respectifs de ces deux agents vitaux, il suffirait d'une action stimulante vaso-motrice qui serait transmise, tantôt aux centres excito-moteurs, tantôt aux centres arrestateurs ou modérateurs, et qui déterminerait dans ces centres la constriction ou la dilatation de leurs vaisseaux capillaires.

Divers faits importants à noter me portent à croire que

souvent les choses se passent de la sorte. Ainsi, toutes les fois qu'au moyen de l'électricité, d'un agent chimique, ou d'une irritation mécanique, on exerce une action stimulante sur une partie du système nerveux où les vaisseaux sanguins sont assez abondants pour influencer notablement sur la couleur du tissu, on voit cette partie rougir. Dans les expériences de M. Ferrier sur la galvanisation de divers points de la couche corticale du cerveau, ces signes d'hyperhémie ont été fort remarqués (1), et l'on sait que les actions mentales sont susceptibles d'exercer une influence analogue sur les vaisseaux capillaires appartenant à d'autres parties de l'organisme (2). Il est donc présumable que les actions nerveuses peuvent régler de la même façon la circulation locale dans les diverses parties du système nerveux, et que les modifications déterminées de la sorte dans le degré d'activité de l'irrigation physiologique de ces parties par l'intermédiaire des nerfs vaso-moteurs sont une des causes de l'état d'activité ou de repos de tel ou tel agent

(1) J'ajouterai que dans l'épilepsie, maladie qui paraît consister principalement en une excitation fonctionnelle exagérée de certaines parties de l'axe cérébro-spinal, les vaisseaux capillaires sanguins de ces parties sont très-dilatés. Foville avait noté ce fait (a), et Schröder van der Kolk l'a mis bien en évidence (b).

(2) Au sujet de l'influence que l'état de la circulation capillaire peut exercer sur le développement de la force nerveuse, je citerai l'ex-

périence suivante : Dans l'état normal, les impressions produites sur l'intestin de la Grenouille n'exercent aucune influence notable sur les mouvements du cœur; mais, lorsqu'une portion du canal digestif de cet Animal a été atteinte d'inflammation par suite de son exposition à l'air, il suffit du plus léger attouchement pour que la douleur causée de la sorte arrête les battements du cœur (c).

(a) Foville, article EPILEPSIE du *Dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques*, t. VII, p. 419.

(b) Schröder van der Kolk, *On the minute structure and functions of the medulla oblongata, and on the primary cause of epitepsy*, translated by W. D. Moore, p. 238 et suivantes (1859).

(c) Tarchanoff, *Nouveau moyen d'arrêter le cœur de la Grenouille* (*Arch. de physiologie*, 1875, série 2, t. II, p. 498).

mental, suivant que la puissance volitionnelle met en jeu les nerfs de cet ordre appartenant à cet instrument lui-même, ou agit sur ceux des autres foyers de puissance nerveuse en connexion avec lui et aptes, soit à l'exciter, soit à arrêter le travail effectué par son intermédiaire. Un des physiologistes les plus distingués de l'Angleterre, M. Carpenter, attribue à une hyperhémie locale, déterminée de la sorte dans les divers centres nerveux, l'activité fonctionnelle de ces producteurs de force nerveuse, et il croit pouvoir expliquer de la sorte la manifestation des phénomènes dus au travail mental aussi bien qu'aux facultés sensoriales (1). Je n'irai pas si loin dans le champ des hypothèses, mais il me paraît très-probable que l'état du système capillaire dans chacun des foyers de la force nerveuse exerce une grande influence sur le degré d'activité de ces organes spéciaux.

Je crois cependant devoir ajouter que, si les actions nerveuses consistent en un mouvement vibratoire se propageant à la façon de la lumière ou de l'électricité, ainsi qu'on peut le soupçonner, on concevrait aussi la possibilité de la neutralisation de ces effets par suite de quelque phénomène analogue aux phénomènes d'interférence, car ces mouvements oscillatoires infinitésimaux, en réagissant les uns sur les autres, pourraient se neutraliser ou se renforcer, suivant qu'ils auraient lieu dans la même direction ou dans des directions contraires, et des différences de cet ordre pourraient résulter d'une inégalité de vitesse dans la

(1) M. Carpenter a insisté avec raison sur les relations qui paraissent exister entre le degré d'activité fonctionnelle d'un organe nerveux et l'état de dilatation ou de constriction de ses vaisseaux sanguins, et ses

vues à ce sujet sont partagées par plusieurs autres physiologistes (a). Nous aurons à revenir sur cette question, lorsque nous nous occuperons de l'influence du travail mental sur l'état du cerveau.

(a) Carpenter, *Mental physiology*, p. 382.

propagation de deux flux marchant parallèlement dans un même conducteur ou dans des conducteurs adjacents.

Quoi qu'il en soit à cet égard, nous voyons que, dans l'état actuel de nos connaissances, les physiologistes ne peuvent former que des conjectures très-vagues sur la théorie des phénomènes dont l'étude vient de nous occuper ; néanmoins, l'existence d'un pouvoir nerveux arrestateur ne saurait être révoquée en doute, et, ainsi que nous le constaterons dans la prochaine leçon, la faculté de modérer ou même d'annuler les effets de la force nerveuse excito-motrice, joue un grand rôle dans la réglementation des mouvements et leur coordination.

---

---

---

## CENT VINGT-SEPTIÈME LEÇON

COORDINATION DES MOUVEMENTS. — Rôle du cervelet dans le travail coordinateur.

§ 1. — La faculté de mettre en action le système musculaire, de régler la grandeur de cette action et de reporter à volonté sur les différentes parties de ce système la force excito-motrice développée dans les foyers nerveux de façon à en localiser les effets, ne suffit pas à l'accomplissement des fonctions dont les organes moteurs sont chargés dans l'économie animale ; il faut aussi que les mouvements provoqués de la sorte soient associés, se succèdent dans un ordre approprié à l'obtention du résultat voulu : en un mot, leur coordination est nécessaire pour leur utilisation. Flourens fut le premier à insister sur ces distinctions et à chercher si le pouvoir coordinateur n'émanerait pas d'une source particulière. Il fit à ce sujet des expériences qui eurent un grand retentissement, et il en conclut que, chez tous les Vertébrés, le cervelet est le siège de cette espèce de gouvernement physiologique.

Coordina-  
tion  
des mouve-  
ments.

La médecine, éclairée par les autopsies, avait depuis longtemps démontré que la paralysie accompagne souvent les lésions du cervelet produites par des épanchements sanguins ou d'autres accidents pathologiques (1), et, à raison

(1) Ainsi que le fait remarquer M. Vulpian, ces épanchements et d'autres lésions qui déterminent une compression ou une excitation dans les parties circonvoisines peuvent donner lieu à des accidents qui ne

dépendent pas du mode de fonctionnement de l'organe qui en est le siège, et, dans les cas dont il est ici question, la paralysie partielle résulte souvent de la pression exercée sur le bulbe rachidien ou sur la pro-

de cette coïncidence ainsi que de divers faits constatés expérimentalement, mais mal interprétés, quelques auteurs ont cru devoir considérer cet organe comme étant la source de la puissance nerveuse excito-motrice développable par la volonté (1). Vers le commencement du siècle actuel, le physiologiste célèbre de Sienne, dont j'ai eu plus d'une fois à citer le nom, Rolando, professait encore cette opinion (2), et elle fut pendant longtemps adoptée par Charles Bell (3); mais elle n'était pas fondée. Nous savons aujourd'hui que cette partie de l'encéphale, tout en se montrant, comme le cerveau, indifférente aux piqûres et aux autres irritants mécaniques (4), n'est pas incapable de provoquer quelques mouvements (5); mais les preuves

tubérance annulaire, parties qui sont situées immédiatement sous le cervelet (a).

(1) Willis supposait que les mouvements involontaires étaient déterminés par l'action des esprits nerveux émanés du cervelet (b), et Reil, guidé par la conformation générale de cet organe, y attribuait probablement aussi un grand rôle dans la production des mouvements, car il le comparait à une pile voltaïque (c).

(2) Rolando a fait sur la physiologie de l'encéphale, ainsi que sur l'anatomie du système nerveux, beaucoup de recherches importantes, et ses expériences sur les fonctions du cervelet, quoique l'ayant conduit à des conclusions erronées, furent loin d'être dénuées d'intérêt (d).

(3) C'était pour mettre en évidence des différences fonctionnelles entre le cerveau et le cervelet que Ch. Bell entreprit des expériences, d'abord sur les propriétés des pédoncules cérébraux et cérébelleux qui unissent ces organes à la moelle épinière; puis sur les racines postérieures et antérieures des nerfs rachidiens; enfin diverses considérations le portèrent à penser que le cerveau était le siège de toutes les facultés mentales ainsi que de la sensibilité sensoriale, et que le cervelet exerçait son contrôle sur les organes du mouvement, surtout sur l'action des viscères dont le fonctionnement est nécessaire à l'entretien de la vie (e).

(4) Voyez tome XI, p. 390.

(5) Voyez ci-dessus, pages 243 et suivantes.

(a) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du syst. nerv.*, p. 607.

(b) Willis, *Cerebri anatomici*, cap. xv, p. 113 (édit. de 1683).

(c) Reil, *Fragment über die Bildung der Kleinen Gehirns* (*Archiv für die Physiologie*, 1807, t. VIII, p. 26 et suiv.).

(d) Rolando, *Saggio sopra la vera struttura del cervello dell' Uomo et degli Animali, e sopra le funzioni della systema nervoso*, 1809.

(e) Ch. Bell, *Idea of a new Anatomy of the Brain*, 1811.

abondent pour montrer que chez aucun Vertébré le cervelet n'intervient d'une manière notable dans la genèse de la force excito-motrice; souvent sa substance est profondément altérée sans que les personnes atteintes de la sorte soient paralysées; on connaît même le cas d'une jeune fille qui, tout en n'ayant pas de cervelet, vécut jusqu'à l'âge de onze ans et n'avait pas perdu la faculté de mouvoir bras et jambes (1) Enfin on a constaté expérimentalement que, chez les jeunes Mammifères ainsi que chez les Oiseaux, l'ablation complète de cet organe encéphalique peut être pratiquée sans qu'il résulte de cette opération aucune paralysie, même partielle (2); et, dans les leçons précédentes, nous avons vu que, chez divers Vertébrés inférieurs, la décapitation n'entraîne pas la perte du mouvement.

Il est donc bien démontré que le cervelet n'est pas, comme le supposait Willis, la source du pouvoir nerveux qui met les muscles en action. Mais Flourens, ainsi que je viens de le dire, a conclu de ses expériences que le cervelet est le régulateur, le coordinateur des mouvements, et qu'ainsi son action est nécessaire pour l'utilisation des contractions musculaires dans la locomotion et dans les autres actes du même ordre.

Voyons jusqu'à quel point cette opinion peut être fondée.

(1) Ce cas très-intéressant a été observé par deux médecins de Paris, Miquel et Combette. La petite fille en question avait la démarche incertaine; elle se laissait souvent tomber, mais elle n'était nullement paralytique. Or, l'autopsie montra qu'elle

n'avait ni cervelet ni pont de Varole (a).

(2) Ce fait, ainsi que nous le verrons bientôt, a été constaté pour la première fois par Flourens et vérifié ensuite par plusieurs autres physiologistes (b).

(a) Combette, *Observation anatomique. Absence complète du cervelet, des pédoncules postérieurs et de la protubérance cervicale chez une jeune fille, morte dans sa douzième année* (*Revue médicale*, 1831, t. II, p. 57).

(b) Flourens, *Recherches expérimentales sur le syst. nerv.*, p. 36 et suiv. (1824).

Expériences  
de  
Flourens.

§ 2. — Afin de procéder méthodiquement dans ses investigations relatives aux fonctions du cervelet, Flourens mit à découvert cette partie de l'encéphale sur un Pigeon vivant et en enleva la substance par tranches successives. Les premières ablations ne produisirent aucun effet appréciable; mais, à mesure que les pertes de substance devenaient plus grandes, l'Animal perdait de plus en plus tout contrôle sur ses mouvements; aucune partie de son corps n'était frappée de paralysie, mais, lorsque sous les incitations de la volonté il cherchait à se tenir debout et à marcher, ou à avaler, il s'agitait d'une manière désordonnée, il ne savait plus se tenir en équilibre, et, dès que la totalité du cervelet eut été détruite, les tentatives faites pour exécuter un mouvement déterminé quelconque devinrent infructueuses. Il faisait d'incroyables efforts pour se mettre d'aplomb sur ses pattes et garder une position stable, mais il n'y parvenait pas, et ses allures ressemblaient à celles d'un homme en état d'ivresse (1).

Flourens répéta maintes fois cette expérience et en

(1) Pour donner une idée exacte des phénomènes observés par Flourens, je rapporterai ici la relation que ce physiologiste donna d'une de ses expériences. Sur un Pigeon il coupa les couches supérieures du cervelet. « Cette mutilation opérée (dit Flourens), l'Animal voyait et entendait très-bien; il se tenait aussi debout, marchait et volait, mais d'une manière indécise et mal assurée. Je continuai mes retranchements: l'équilibre s'abattit presque entièrement. L'Animal avait toute la peine du monde à se tenir debout, et encore n'y parvenait-il qu'en s'appuyant sur ses ailes et sur sa queue. Lorsqu'il

marchait, ses pas chancelants et mal affermis lui donnaient tout à fait l'air d'un animal ivre; ses ailes étaient obligées de venir au secours de ses jambes, et malgré ce secours il lui arrivait souvent de tomber et de rouler sur lui-même. Au retranchement des dernières couches, toute espèce d'équilibre, c'est-à-dire toute harmonie entre les efforts, disparut. La marche, le vol, la station, furent totalement anéantis; mais ce que j'engage à bien remarquer, la volition de ces mouvements et des tentatives réitérées pour les exécuter, n'en persistaient pas moins toujours (a). »

(a) Flourens, *Op. cit.*, p. 38 (1824).



obtint toujours les mêmes résultats. Il pratiqua ensuite l'ablation graduelle du cervelet chez des Cochons d'Inde, et il vit également les mouvements de ces Mammifères devenir incohérents, désordonnés et impropres à toute locomotion régulière. L'Animal, après avoir perdu les couches superficielles de cet organe, avait une démarche incertaine; puis, lorsque les couches centrales furent détruites, il agitait inutilement ses pattes, il tombait à chaque instant et il faisait pour se relever des efforts maladroits; enfin, lorsque les dernières couches eurent été enlevées, il restait d'ordinaire couché sur le flanc en faisant mille efforts infructueux pour se lever, et s'il y réussissait quelquefois c'était pour retomber aussitôt (1). Aussi Flourens conclua-t-il de ces faits que le cervelet est le producteur de la puissance nerveuse qui combine et coordonne les actions musculaires nécessaires à la locomotion ainsi qu'à la station, mouvements que la volonté peut provoquer sans l'intervention de cet organe, mais qu'elle serait impuissante à régler sans son concours.

Les expériences que je viens de rappeler datent de 1822, et les conclusions que Flourens en tira ne tardèrent pas à être corroborées par les résultats que fournirent des recherches analogues dues à Hertwig, à Longet, à M. Bouillaud et à plusieurs autres physiologistes (2). Elles furent donc assez

(1) L'affaiblissement produit par ces mutilations fut en général beaucoup plus marqué que chez les Pigeons (a).

(2) Les expériences faites par les

premiers auteurs cités ci-dessus confirmèrent les vues de Flourens sans y porter aucun changement notable (b); mais M. Bouillaud, tout en adoptant d'une manière générale

(a) Flourens, *Op. cit.*, p. 53.

(b) Hertwig, *Experimenta quædam de effectibus læsionum in partibus encephali*. Berlin, 1826.

— Schæps, *Ueber die Verrichtungen verschiedenen Theile des Nervensystems* (Mec-  
kel's *Archiv*, 1827, p. 382).

— Longet, *Anat. et physiol. du syst. nerveux*, t. I, p. 740 (1842).

généralement adoptées; mais sont-elles suffisamment motivées, et peut-on considérer comme démontré que le pouvoir coordinateur des mouvements dont dépendent la locomotion et les autres phénomènes du même genre, a sa source dans le cervelet?

Examen  
de la  
signification  
de ces  
expériences

Les faits que nous avons déjà passés en revue sont peu favorables à cette hypothèse présentée sans réserves, car nous savons que des mouvements très-réguliers et bien coordonnés peuvent être exécutés par des Animaux décapités, et par conséquent privés de leur cervelet aussi bien que des autres parties de leur encéphale; mais ces mouvements sont considérés par beaucoup de physiologistes comme étant automatiques seulement, et il faut chercher si, en limitant davantage les déductions de Flourens et en ne les appliquant qu'aux mouvements dont le caractère volontaire n'est pas contesté, elles seraient plus acceptables. Je ne le pense pas, et pour motiver mon opinion il me paraît nécessaire, non-seulement d'examiner très-attentivement la signification probable des phénomènes dont cet auteur arguë, mais de prendre aussi en considération les perturbations de toutes sortes dont le jeu du système musculaire nous offre le spectacle varié.

Rôle  
du cervelet  
chez les  
Vertébrés  
inférieurs.

§ 3. — Il est d'abord à noter que, chez les Vertébrés inférieurs, le cervelet n'exerce que peu d'influence sur les

l'opinion de ce physiologiste relativement à l'existence d'une faculté coordinatrice des mouvements dans le cervelet, pensa que l'influence de cet organe encéphalique ne s'étend pas sur la totalité du système musculaire et ne régit que les mouve-

ments de locomotion (a). Récemment M. Lusana a répété les expériences de Flourens, et il a vérifié les faits que cet auteur avait observés (b), mais cela ne prouve pas que ces faits aient été bien interprétés.

(a) Bouillaud, *Rech. expériment. tendant à prouver que le cervelet préside aux actes de l'équilibration, de la station et de la progression, et non à l'instinct de la propagation* (Arch. gén. de méd., 1827, t. XV, p. 225).

(b) Lusana, *Leçons sur les fonctions du cervelet* (Journal de physiologie de Brown-Sequard, 1862, t. V, p. 418).

mouvements généraux. Ainsi, chez les Batraciens, où cet organe encéphalique est réduit à un état presque rudimentaire (1), son ablation ne porte aucune atteinte appréciable aux mouvements locomoteurs (2), et chez la plupart des Poissons, bien qu'il soit plus développé, il ne paraît avoir que peu d'influence sur le mode d'action du système musculaire (3). Mais de ce qu'une fonction n'est pas localisée chez des Animaux inférieurs, on ne saurait conclure qu'elle ne l'est pas chez des Êtres dont l'organisation est plus parfaite, et la tendance générale de la nature est même de pousser de plus en plus loin la division du travail physiologique à mesure que ce perfectionnement se réalise. Il nous faut donc chercher si la puissance nerveuse coordinatrice des mouvements volontaires, qui existe évidemment chez tous les Vertébrés, mais qui n'appartient pas en propre au cervelet des Batraciens et des Poissons, serait devenue l'apanage exclusif de cet organe chez les Oiseaux et les Mammifères, et, pour nous éclairer à ce sujet, il est

(1) Voy. t. X, p. 487.

(2) MM. Vulpian et Philipeaux ont constaté ce fait chez la Grenouille (*a*). Flourens avait conclu de ses expériences que la suppression du cervelet entraînait, chez ces Animaux, l'abolition de la faculté de sauter, de marcher ou même de conserver une position stable (*b*); mais les expériences dont j'ai déjà rendu compte prouvent que cela n'est pas, et il y a lieu de croire que les résultats obtenus par Flourens dépendaient de la désorganisation des parties de l'axe cérébro-spinal qui avoisinent le cervelet.

(3) Chez la plupart des Poissons, les Carpes et les Tanches notamment, l'ablation de toute la portion supérieure du cervelet ne détermine aucun changement appréciable dans les allures de ces Animaux; mais la section des pédoncules qui unissent le cervelet à la moelle allongée est suivie d'un trouble considérable dans les mouvements généraux (*c*).

Dans une expérience faite par Rolando sur un Squale Roussette (*Scyllium catulus*), Poisson chez lequel le cervelet est plus développé, l'ablation de cet organe paraît avoir rendu la natation impossible (*d*).

(*a*) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du syst. nerveux*, p. 639.

(*b*) Flourens, *Rech. experim. sur le syst. nerveux*, p. 51.

(*c*) Vulpian, *Loc. cit.*, p. 835.

(*d*) Rolando, *Op. cit.*, p. 48.

utile d'examiner attentivement les désordres causés dans le fonctionnement de l'appareil locomoteur, non-seulement par l'ablation du cervelet, mais aussi par les lésions que peuvent subir les autres parties de l'encéphale, et cette étude nous conduira à penser que les actions nerveuses dont résulte le gouvernement de cet appareil moteur sont beaucoup plus complexes et d'origines plus variées que Flourens ne le supposait.

Existence  
des  
mouvements  
coordonnés  
malgré  
certaines  
lésions  
du cervelet  
chez  
l'Homme.

§ 4. — Pour montrer que dans l'espèce humaine la coordination des mouvements généraux dont résultent la marche, la préhension et d'autres actes analogues, tout en pouvant être soumise, dans certaines limites, à l'influence du cervelet (1), n'est pas dépendante de l'activité fonctionnelle de cet organe, il suffit de quelques faits fournis par la pathologie. Je ne citerai pas les cas dans lesquels l'autopsie a permis de constater l'existence de lésions organiques très-graves dans cette partie de l'encéphale chez des personnes qui, pendant la vie, n'offraient aucun indice de trouble dans les actes de cet ordre (2), car on pourrait objecter que l'intégrité d'un agent vital n'est pas toujours

(1) Pourfour du Petit cite le cas d'un soldat dont la partie gauche du cervelet et la partie adjacente du cerveau avaient été atteintes par un projectile d'arme à feu et dont les mouvements, à la suite de cet accident, étaient très-désordonnés (a).

(2) Afin d'examiner jusqu'à quel point l'opinion de Flourens, relativement à la localisation d'un pouvoir coordinateur des mouvements volontaires dans le cervelet, était fondée,

Andral réunit tous les cas dans lesquels, à sa connaissance, des désordres graves dans cet organe avaient été constatés par l'autopsie, et sur 93 il n'en rencontra qu'un seul (a) qui lui sembla être favorable à cette hypothèse (b). Dans divers cas rapportés par d'autres pathologistes, il y avait au contraire coïncidence entre des désorganisations partielles du cervelet et l'existence de troubles dans les fonctions musculaires (c).

(a) Petit, *Lettres sur le cerveau*. Namur, 1710.

(b) Andral, *Clinique médicale*, 2<sup>e</sup> édit., t. V, p. 735.

(c) Savoir l'observation recueillie en 1796 par Petiet (voy. *Journal de physiologie de Magendie*, t. VI, p. 164).

— Longet, *Anat. et physiologie du syst. nerveux*, t. I, p. 741.

nécessaire à l'accomplissement de ses fonctions; mais je rappellerai le cas de cette jeune fille dont j'ai déjà eu l'occasion de parler et dont le cervelet n'existait plus. Sa démarche n'était pas toujours bien assurée, parfois elle se laissait tomber, mais elle n'était pas incapable d'exécuter tous les mouvements ordinaires dont le concours est nécessaire pour la station et la locomotion; elle se servait de ses mains pour saisir les objets et les porter à sa bouche; or, aucun acte de ce genre ne peut être accompli volontairement sans une coordination du jeu des divers muscles, et, si cette coordination ne pouvait être déterminée que par l'action du cervelet, elle aurait dû manquer complètement chez un individu qui ne possédait pas cet organe.

Les partisans des idées absolues de Flourens écartent ces faits en disant que ce sont des anomalies et qu'à ce titre on peut les négliger; mais, pour raisonner ainsi, il faudrait supposer que l'anomalie ne consiste pas seulement dans l'absence de l'organe auquel on attribue le pouvoir coordinateur, mais dans le transfert de ce pouvoir à un autre agent nerveux qui normalement ne le posséderait pas; or, rien ne justifierait cette nouvelle hypothèse.

Du reste, divers faits fournis par l'expérimentation me paraissent être également défavorables à l'idée d'une localisation complète de la faculté coordinatrice des mouvements dans cette partie de l'encéphale (1).

(1) Au moment de mettre cette feuille sous presse, j'ai reçu, en manuscrit, un travail très-étendu de M. Cyon, destiné à être présenté à la Faculté de médecine comme thèse, et j'y lis le passage suivant : « Après avoir longuement discuté les différentes manières par lesquelles on peut produire chez les Animaux des troubles dans la coordination des

mouvements, j'insiste de nouveau sur l'inadmissibilité de localiser dans une partie quelconque de notre système nerveux la faculté de coordonner nos mouvements. » Le mémoire de M. Cyon a principalement pour objet l'étude des *fonctions des canaux semi-circulaires*, et paraîtra très-prochainement dans les *Annales des sciences naturelles*.

Effets  
produits  
par  
certaines  
blessures  
du cervelet.

§ 5. — Le cervelet, ainsi que nous l'avons vu précédemment (1), se compose d'une couche superficielle de substance grise et de substance blanche de structure fibreuse, qui s'étend de la face interne de cette espèce d'écorce vers la moelle allongée et vers les lobes optiques, pour constituer les pédoncules par l'intermédiaire desquels cet organe communique avec le reste de l'axe cérébro-spinal. Nous avons eu fréquemment l'occasion de constater que la substance grise, où se trouvent les cellules nerveuses, est le siège du travail vital dont résulte le développement de la puissance nerveuse, tandis que les nerfs et les filaments de substance blanche qui, dans l'axe cérébro-spinal, sont les représentants de ces cordons périphériques, remplissent les fonctions de conducteurs de la force dégagée dans les cellules de la substance grise. Il me paraît donc probable que la force nerveuse développée dans le cervelet doit avoir sa source dans la couche corticale de cet organe, et si la coordination des mouvements généraux dépendait de l'action de cette force sur les foyers excito-moteurs situés dans la moelle allongée ou dans la moelle épinière, je me serais attendu à ce que la section des pédoncules cérébelleux provoquât dans ces mouvements le même désordre que celui produit par la désorganisation du cervelet lui-même. Or, il n'en est pas ainsi.

Les blessures qui n'intéressent que la couche de substance grise dont la périphérie du cervelet est revêtue, ne déterminent ni douleur, ni convulsions, ni mouvements musculaires quelconques, et n'occasionnent que peu de trouble dans le mode de fonctionnement du système musculaire. Il en est de même des lésions qui s'étendent aux parties adjacentes de la substance blanche du cervelet;

(1) Voy. t. XI, p. 293 et suivantes

mais il en est tout autrement lorsqu'on a atteint les fibres blanches situées dans le voisinage des pédoncules. La progression devient alors difficile ou impossible, et parfois, lorsque l'Animal chez lequel ces fibres ont été coupées veut se déplacer, il ne peut le faire qu'en rétrogradant; parfois même il semble excité à exécuter malgré lui ces mouvements de recul, comme si une force indépendante de sa volonté mettait en jeu les muscles producteurs de ces effets mécaniques. Des phénomènes de ce genre avaient été observés par plusieurs chirurgiens du siècle dernier, mais l'attention des physiologistes y fut appelée surtout par des expériences de Magendie, qui, en 1824, ayant coupé transversalement les pédoncules cérébelleux, mit en pleine évidence le singulier caractère des effets déterminés par cette section (1).

§ 6. — Au premier abord, on pouvait considérer ces faits comme confirmatifs des vues de Flourens, relatives à la puissance coordinatrice du cervelet, puisque les parties dont la lésion avait produit un certain désordre dans les mouvements sont en quelque sorte des dépendances de cet organe. Mais bientôt après, Magendie, en poursuivant ses investigations sur les fonctions de l'encéphale, constata que des perturbations analogues, tout en offrant un caractère différent, peuvent être déterminées par la section des corps striés, organes qui n'ont rien de commun avec le cer-

Mouvements  
provoqués  
par  
les lésions  
des corps  
striés.

(1) Saucerotte fut le premier à remarquer cette tendance au recul chez les Animaux dont le cervelet avait subi des lésions profondes (a). En 1823, Fodera l'observa égale-

ment (b), et bientôt après Magendie la mit en pleine évidence par ses expériences sur les effets produits par la section transversale des pédoncules cérébelleux (c).

(a) Saucerotte, *Mémoires sur les contre-coups dans les lésions de la tête* (*Mémoires sur les sujets de prix proposés par l'Académie de chirurgie*, 1778, t. IV, p. 407).

(b) Fodera, *Op. cit.* (*Journal de physiol. de Magendie*, 1823, t. III, p. 193).

(c) Magendie, *Mémoires sur les fonctions de quelques parties du système nerveux* (*Journal de physiologie*, t. IV, p. 399).

velet (1). Effectivement, les Animaux sur lesquels il pratiqua cette opération se précipitèrent en avant avec impétuosité et lui parurent incapables de maîtriser ce mouvement (2).

Magendie observa le même phénomène chez des Animaux dont il avait désorganisé les corps striés au moyen d'un agent chimique, et, en rapprochant ces faits de ceux constatés à la suite de blessures infligées aux pédoncules cérébelleux, il crut pouvoir en conclure à l'existence probable de deux foyers de forces excito-motrices antagonistes qui auraient leur siège, l'une dans le cervelet ou dans la partie adjacente de l'axe cérébro-spinal, l'autre dans les corps striés, forces qui dans l'état normal se feraient équilibre, à moins d'être mises isolément en jeu par la volonté, mais qui, ne pouvant être maîtrisées lorsque cet équilibre était détruit par la désorganisation de l'un ou de l'autre de ces foyers, forceraient l'Animal, soit à avancer, soit à reculer malgré lui, suivant que l'organe resté intact et apte à fonctionner était le cervelet ou les corps striés (3).

(1) Voy. t. X, p. 308.

(2) Magendie remarqua ce phénomène à la suite de la section des faisceaux de substance blanche qui, en sortant des couches optiques, s'irradient dans les corps striés. L'Animal dont on a enlevé les lobes cérébraux et même le noyau de substance grise contenu dans les corps striés, ne présente dans ses allures rien d'anormal; mais, dès que les fibres blanches dont je viens de parler ont été divisées, il s'élance en avant, dit Magendie, et fuit comme s'il était poussé par une force irrésistible.

(3) Magendie observa ce singulier

phénomène sur des jeunes Lapins dont les deux hémisphères cérébraux, ainsi que la substance grise des noyaux caudés, avaient été enlevés sans que l'opération eût déterminé aucun changement important dans les allures de ces Animaux; l'incision des fibres blanches sous-jacentes qui unissent les corps striés aux couches optiques fut suivie de violents mouvements de progression. Ces animaux, ajoute Magendie, se précipitaient en avant et paraissaient être dans l'impossibilité de s'arrêter (a).

Ces observations et d'autres faits constatés à la suite de la section des pédoncules cérébelleux conduisirent

(a) Magendie, *Note sur les fonctions des corps striés, etc.* (*Journal de physiolo-*



Ce mode d'interprétation des faits observés par Magendie ne satisfait aucun de ses contemporains, et les physiologistes varièrent leurs expériences dans l'espoir de jeter quelques nouvelles lumières sur le rôle des diverses parties de l'encéphale dans la production des mouvements volontaires.

§ 7 — Vers le milieu du siècle dernier, Pourfour du Petit avait remarqué de singuliers mouvements de rotation chez des Chiens dont il avait piqué l'un des pédoncules cérébelleux (1), et, en 1824, Magendie, sans avoir eu connaissance

Mouvements  
déterminés  
par  
la piqure  
des  
pédoncules  
du cervelet.

Magendie à penser qu'il existe dans l'encéphale deux foyers de puissance excito-motrice dont l'un mettrait en jeu les muscles qui déterminent la progression et siègerait dans le cervelet, et dont l'autre, localisé dans les corps striés, provoquerait la contraction des muscles producteurs des mouvements de recul ; que, dans l'état normal, ces deux causes d'impulsion se feraient équilibre ou leur action serait subordonnée à la volonté ; mais qu'après la section, soit des fibres blanches situées entre les corps striés et les couches optiques, soit des fibres blanches situées entre le cervelet et la moelle allongée, l'action de l'une de ces deux puissances serait arrêtée, tandis que l'action de l'autre continuerait sans contrôle.

Longet et quelques autres physiologistes répétèrent les expériences de Magendie sur les corps striés, et

n'en obtinrent que des résultats négatifs, ou des effets dont l'explication leur sembla fournie par la cécité et la frayeur causées par l'opération (a).

Enfin M. Nothnagel, en détruisant au moyen des injections caustiques diverses parties des corps striés, a vu se produire des phénomènes analogues à ceux observés par Magendie, et il a conclu de ses expériences qu'il existe dans ces parties de l'encéphale un foyer spécial de puissance excito-motrice auquel il a donné le nom de *Nodus cursorius*, parce que, à la suite de la piqure de ce point, les Animaux ont une propension à courir en avant jusqu'à ce qu'ils rencontrent un obstacle ou qu'ils tombent épuisés par la fatigue (b).

(1) Ce chirurgien, ayant incisé la partie moyenne de l'un des pédoncules cérébelleux et la partie adjacente du cervelet sur plusieurs

gie, 1823, t. III, p. 377). — *Leçons sur les fonctions et les maladies du système nerveux*, t. I, p. 280, etc. (1844).

(a) Longet, *Anat. et physiol. du système nerveux*, t. I, p. 515 (1842). — *Traité de physiologie*, t. III, p. 417 (1869).

— Schiff, *De vi motoria baseos encephali*, p. 4.

— Lafargue, *Essai sur la valeur des localisations encéphaliques sensoriales et locomotrices proposées pour l'Homme et les Animaux supérieurs*. Thèse, Paris, 1838.

(b) Nothnagel, *Experiment untersuchungen über die Functionen des Gehirns* (*Archiv. für pathologische Anatomie und Physiol.*, 1874).

des observations de cet auteur, constata le même phénomène chez divers Mammifères. L'Animal sur lequel il divisa pour la première fois l'un des pédoncules cérébelleux, se mit incontinent à tourner sur lui-même sans pouvoir s'arrêter, et continua ce mouvement de rotation dans le même sens jusqu'à ce qu'il se trouvât arrêté par quelque obstacle. Lorsque l'opération avait été pratiquée à droite, l'Animal tournait du côté gauche, et lorsque le pédoncule gauche avait été divisé, la rotation avait lieu du côté droit (1); mais lorsque les deux pédoncules avaient été divisés, l'Animal cessait de tourner sur lui-même et restait immobile dans la position qu'on lui donnait. Enfin, Magendie trouva que la section du pont de Varole, commissure formée, comme nous l'avons vu, par la jonction des deux pédoncules cérébelleux au-dessous de la moelle allongée (2), déterminait des effets non moins remarquables : lorsqu'elle avait été pratiquée exactement sur la ligne médiane, l'Animal tournait sur lui-même, tantôt à droite, tantôt à gauche, suivant que son corps penchait de tel ou tel côté, et il restait pendant plusieurs heures dans cet état de ballottement singulier, comme si deux puissances impulsives étaient en lutte l'une avec l'autre (3).

Chiens, vit que ces Animaux ne pouvaient plus se soutenir et « se roulaient en boule » (a).

(1) Le mouvement rotatoire provoqué ainsi est souvent d'une rapidité vertigineuse. Ainsi, dans une des expériences de Magendie faite sur un Cochon d'Inde, l'Animal fit plus de soixante tours sur lui-même par minute (b).

(2) Voy. t. XI, p. 292.

(3) Au premier abord, ces phénomènes parurent faciles à expliquer; mais ils sont en réalité fort complexes et fort obscurs. Magendie, ainsi que je l'ai déjà dit, crut pouvoir rendre compte des effets produits par la section de l'un des pédoncules cérébelleux, en supposant qu'il existe dans l'encéphale

(a) Pourfour du Petit, *Recueil d'observ. d'anat. et de chirurg.*, 1766, p. 121.

(b) Magendie, *Mém. sur les fonctions de quelques parties du système nerveux* (*Journal de physiologie*, 1824, t. IV, p. 405).

Des anomalies analogues ont été observées à la suite de blessures portant sur d'autres parties de l'encéphale. Ainsi

deux forces impulsives agissant chacune sur les muscles du côté opposé du corps, s'exerçant par l'intermédiaire de ces pédoncules, et se faisant équilibre en passant par le pont de Varole, mais devenant l'une ou l'autre prédominante lorsque son antagoniste était affaibli ou détruite par la section du pédoncule correspondant (*a*) Serres se contenta d'une hypothèse beaucoup plus simple : il pensa que le mouvement rotatoire était dû à la paralysie des muscles des membres de l'un des côtés du corps et à l'excitation de ceux du côté opposé (*b*). Cette interprétation paraissait séduisante au premier abord, car théoriquement elle pouvait rendre compte du mode de locomotion en question, et elle s'accordait, d'une part, avec les résultats fournis par l'autopsie de plusieurs hémiplégiques, et, d'autre part, avec divers faits constatés expérimentalement sur des Chiens et des Chevaux. Elle fut corroborée par les recherches de Lafargue, qui chercha plus attentivement que ne l'avaient fait ses prédécesseurs à se rendre compte du mécanisme de ces mouvements anormaux, et qui présenta à ce sujet des remarques fort judicieuses. Ayant observé que les Animaux dont l'un des pédoncules cérébelleux a été coupé, tombent souvent du côté opposé, cet auteur ajoute : « Il suffit de réfléchir sur le mécanisme de la locomotion normale des Quadrupèdes pour voir que, étant donné deux

conditions : la chute sur un côté paralysé et l'activité isolée de deux membres du côté opposé, les efforts de ceux-ci produiront la rotation selon l'axe, par cela même qu'ils agiront seuls en poussant tout le corps vers le côté faible. Supposez qu'un Lapin paralysé du côté gauche (par la section du pédoncule droit), tombe sur ce côté (gauche), les membres droits occupant le plan supérieur pousseront à gauche et en bas, et dans leurs premiers efforts ils feront décrire au corps un quart de cercle, de manière à mettre le ventre en l'air; l'impulsion de droite à gauche répétée, faisant exécuter de nouveaux mouvements en quart de cercle, les extrémités paralysées, le dos, les membres sains, le ventre, occuperont successivement le plan supérieur, ainsi de suite, et le mouvement rotatoire résultera de cette succession (*c*). » Quelques années après la publication des travaux dont je viens de parler, Louget démontra que les mouvements de manège ou de rotation ne dépendaient pas d'une paralysie partielle des membres, car, en plaçant sur le dos un Animal dont l'un des pédoncules cérébraux avait été coupé il vit distinctement les pattes des deux côtés s'agiter d'une manière désordonnée, mais avec une égale énergie apparente (*d*). Cet auteur proposa alors une théorie nouvelle du phénomène; mais en cela il ne fut pas plus heureux que ses devanciers.

(*a*) Magendie, *Précis élémentaire de physiologie*, t. I, p. 409 (1836).

(*b*) Serres, *Anatomie comparée du cerveau*, t. II, p. 617 et suivantes.

(*c*) Lafargue, *Op. cit.* Thèse, 1838.

(*d*) Longet, *Traité de physiologie*, t. III, p. 401.

Flourens remarqua des mouvements de tournoiement chez des Mammifères, des Oiseaux et des Reptiles sur lesquels il avait pratiqué l'ablation de l'un des lobes optiques (1), et le même phénomène est déterminé par la piqure de ces organes. On doit à Baudelot des expériences très-curieuses sur les effets produits par ces blessures chez les Épinoches (2) et je citerai également ici des faits du même ordre observés par M. Vulpian à la suite de piqures faites à l'isthme cérébral (3). Il est également à noter que tantôt la rotation a lieu du côté de la blessure, tantôt du côté opposé (4).

Analyses  
de ces  
mouvements  
désor-  
donnés.

§ 8. — Les mouvements exécutés par les Animaux aux-

(1) Flourens ne donna que peu de détails sur ces expériences, mais il nota que les Animaux tournaient du côté opéré, tandis que la perte de la vue qui survenait également par suite de l'ablation du lobe optique n'existait que du côté opposé (a).

(2) Baudelot constata que l'ablation de la voûte des lobes optiques ne détermine chez ces Poissons aucun désordre dans les mouvements, mais que des blessures portant sur le plancher de l'un de ces lobes sont suivies de mouvements continus de roulement. Chez les Epinochettes, cette rotation autour de l'axe du corps a lieu en général de vingt-cinq à quarante fois par minute, mais parfois on compte jusqu'à cent et même cent vingt révolutions par minute, et d'autres fois ce phénomène alterne avec des mouvements de manège (b).

(3) Dans une des expériences faites sur des Têtards par M. Vulpian, l'Animal vécut plus de trois mois après l'opération, et, pendant tout ce temps, les mouvements de roulement (ou rotation autour de l'axe longitudinal du corps) se manifestèrent. Le trouble produit dans les autres fonctions par la piqure unilatérale de l'isthme encéphalique fut si peu grave, que les métamorphoses s'accomplirent de la manière normale (c).

(4) M. Vulpian a appelé, avec raison, l'attention des physiologistes sur les variations dans la direction des mouvements de tournoiement provoqués par des blessures infligées aux mêmes parties, non-seulement chez des Animaux de classes différentes, mais parfois aussi chez le même individu (d).

(a) Flourens, *Recherches expérimentales sur le système nerveux*, p. 151 et suiv. (édition de 1824).

(b) Baudelot, *Recherches expérimentales sur les fonctions de l'encéphale des Poissons* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1863, t. LVII, p. 949).

(c) Vulpian, *Leçons sur le système nerveux*, p. 863.

(d) Id., *ibid.*, p. 585 et suiv.

quels des blessures de ce genre ont été infligées se rapportent à trois types principaux ; savoir : le mouvement de manège, le pivotement sur place, et le roulement ou rotation autour de l'axe longitudinal du corps. Dans le premier cas, l'Animal décrit des cercles dont le rayon est plus ou moins grand ; dans le second cas, il n'avance pas, et, tout en conservant sa position normale, il tourne sur lui-même en pivotant sur le train postérieur ; enfin, dans le troisième cas, il tombe sur le flanc, puis sur le dos, et, à raison de l'impulsion même, complète la rotation latérale pour retomber aussitôt du même côté et pour recommencer ensuite un autre cycle d'évolutions semblables.

Avant d'examiner quelles sont les conséquences que l'on peut tirer de ces phénomènes relativement au rôle des diverses parties de l'encéphale dans la production des mouvements généraux, il est nécessaire d'analyser avec attention ce qui se passe alors dans le système musculaire, et de chercher à se rendre compte ainsi des actions nerveuses qui sont mises en jeu (1). Or, en poursuivant cette étude,

(1) Pour l'intelligence de ces phénomènes singuliers, il est nécessaire d'examiner en premier lieu comment le mouvement de manège peut être produit, et, pour faciliter l'étude du mécanisme de ce genre de locomotion, il est bon de prendre en considération soit un Bipède, soit un Quadrupède dont l'allure est l'amble. La progression en ligne droite ne peut s'effectuer que si les membres locomoteurs, dont l'action alterne, fonctionnent d'une manière également efficace, et cette égalité n'est pas facile à maintenir. Chacun de nous, dans ses jeux d'enfance, a pu reconnaître que, sans le secours de la vue, on ne parvient jamais à suivre

pendant longtemps une même direction ; sans s'en apercevoir, on dévie à droite ou à gauche, suivant que les accidents du terrain ou d'autres circonstances rendent prédominante l'action de l'une ou de l'autre jambe, ou que l'un de ces leviers travaille plus efficacement que l'autre, soit à raison de la puissance plus considérable de ses muscles, soit par suite de sa plus grande extensibilité. On conçoit donc que toute cause de nature à rompre l'équilibre entre les propulseurs de droite et ceux de gauche, soit en diminuant le travail relatif effectué par l'un d'eux, soit en l'augmentant, puisse déterminer une progression circulaire et faire

on constate facilement que le manque de coordination peut dépendre de causes très-différentes. Ainsi, tantôt le mouvement de manège est causé par un développement excessif de force excito-motrice et d'une répartition inégale de cette force des deux côtés de l'organisme, dont résulte, dans certains muscles, une contraction tétanique qui est une cause d'immobilité partielle ou complète pour le membre auquel ces muscles appartiennent, tandis que les muscles correspondants du côté opposé fonctionnent d'une façon normale. D'autres fois, il y a au contraire insuffisance d'action excito-motrice, et par conséquent faiblesse d'un côté, pendant que du côté opposé cette même action stimulante est

décrire à l'Animal des cercles dont le rayon sera d'autant plus court que l'inégalité sera plus grande. Des effets analogues, mais d'un caractère différent, seront produits si les pattes de l'un des côtés du corps cessent de fonctionner, tandis que celles du côté opposé agissent de façon à soulever le corps et à le jeter de côté; seulement, dans ce cas, ce sera le mouvement de roulement et non le mouvement de manège qui se produira. Enfin, le pivotement sur place pourra résulter d'une série de mouvements obliques exécutés par les deux membres antérieurs et l'un des membres abdominaux pendant que le quatrième levier reste immobile. Dans tous les cas, le tournoiement sera dû à une certaine inégalité entre le travail utile réalisé par les deux moitiés latérales de l'appareil locomoteur. Or, cette inégalité peut être produite de plusieurs manières : par l'affaiblissement des muscles moteurs de l'un de ces leviers locomoteurs; par la contraction permanente des mêmes muscles, qui empêche le raccourcis-

sement et l'allongement alternatif du propulseur; ou bien encore par la mise en jeu des muscles qui placent le membre dans des conditions défavorables à son fonctionnement, par exemple en le raccourcissant ou en l'empêchant d'exécuter des oscillations pendulaires suivant un même plan. Par conséquent, l'insuffisance de l'action nerveuse excito-motrice exercée sur les muscles de l'un des membres locomoteurs peut amener, quant à la direction du mouvement de progression, le même résultat que la surexcitation tétanique des mêmes muscles; et du seul fait de l'établissement d'un mouvement rotatoire, ou d'un mouvement de manège à la suite de la blessure d'une partie déterminée de l'encéphale, on ne saurait rien inférer quant aux propriétés excito-motrices de la partie lésée, car la lésion peut avoir agi en diminuant ou en augmentant l'action de cette partie, ou en établissant dans sa substance ou dans la substance des parties adjacentes de l'encéphale un état d'excitation anormale.

plus grande que d'ordinaire. Enfin, la surabondance de la force excito-motrice employée à mettre en action certains muscles ou groupes de muscles, peut dépendre, soit de l'action anormale du foyer producteur de cette force, soit d'une diminution dans le travail producteur de la force modératrice correspondante, ou d'une interruption dans les communications établies entre le siège de ce travail et la partie sur laquelle cette dernière force est destinée à exercer son influence.

On conçoit donc que les désordres dans les mouvements, dont les physiologistes ont cherché à tirer des conséquences, relativement aux fonctions des diverses parties de l'encéphale, puissent dépendre de causes très-diverses et être d'une interprétation incertaine. Mais les difficultés que l'on rencontre dans cette étude ne dépendent pas seulement des circonstances que je viens d'indiquer : il y a une autre cause d'erreur, dont la plupart des expérimentateurs ne se sont pas préoccupés et dont il est cependant nécessaire de tenir grand compte. Ainsi que M. Brown-Séguard l'a fait remarquer, les effets produits par la destruction d'une partie de l'encéphale ne dépendent pas nécessairement de l'abolition des fonctions spéciales exercées par elles; ils peuvent être dus à une excitation morbide ou autre que la lésion locale exerce sur une partie éloignée dont l'activité vitale se trouve ainsi accrue ou diminuée (1).

(1) M. Brown-Séguard, dont l'esprit pénétrant a été particulièrement appliqué à l'investigation des propriétés du système nerveux, soit à l'état normal, soit à l'état pathologique, a été aussi le premier à appeler l'attention des expérimentateurs

sur la nécessité de ne pas confondre, ainsi qu'ils l'ont souvent fait, les effets dus à l'excitation traumatique d'un centre nerveux avec les effets résultant de l'ablation de ce même centre (a). Ce physiologiste éminent est allé jusqu'à dire que, dans l'état

(a) Brown-Séguard, *Experimental researches applied to physiology and pathology*, p. 23 (1863).

— *Remarques sur la physiologie du cervelet et du nerf auditif* (*Journal de physiologie*, 1862, t. V, p. 485).

Troubles  
déterminés  
par  
les lésions  
des canaux  
semi-  
circulaires.

§ 9. — Une des expériences faites par Flourens, il y a un demi-siècle, mais dont on n'a pas suffisamment tenu compte, démontre clairement que l'action excito-motrice dont dépendent les mouvements désordonnés de ce genre, peut être développée à distance par cette espèce d'induction nerveuse.

Déjà, en 1824, ce physiologiste avait constaté que la division ou même la simple piqûre de l'un des canaux semi-circulaires de l'oreille interne détermine, d'abord dans la tête, puis dans l'ensemble de l'appareil locomoteur, des mouvements désordonnés fort analogues à ceux observés chez les Animaux privés de leur cervelet ou dont l'un des pédoncules cérébelleux avait été divisé (1).

actuel de nos connaissances, on ne peut tirer d'expériences de ce genre aucune conclusion digne de confiance relativement à la localisation de la puissance excito-motrice spéciale à telle ou telle partie du système musculaire, soit dans le cervelet, soit dans toute autre partie de l'encéphale (a).

(1) Ayant mis à découvert avec soin les canaux semi-circulaires sur un Pigeon, Flourens coupa le canal horizontal des deux côtés. « Chacune de ces sections, ajoute cet auteur, fut accompagnée d'une douleur aiguë et d'un mouvement horizontal de la tête, laquelle se portait de droite à gauche et de gauche à droite avec une rapidité inconcevable. Ce mouvement ne dura pas toujours : quelquefois, la tête restait un moment en repos ; mais, pour peu que l'Animal voulût se mouvoir, le bran-

lement singulier de la tête revenait soudain. L'Animal voyait, entendait, et paraissait conserver toutes ses facultés intellectuelles et sensitives. Son corps était dans un parfait équilibre durant la simple station ; mais, dès que l'Animal commençait à marcher, la tête recommençait à s'agiter, et cette agitation de la tête s'accroissant avec les mouvements du corps, et se communiquant bientôt à toutes les parties, toute démarche, tout mouvement régulier, finissait par devenir impossible, à peu près comme l'on perd l'équilibre et la stabilité de ses mouvements quand on tourne quelque temps sur soi-même ou qu'on secoue violemment la tête. Quelquefois effectivement, l'Animal se bornait à tourner sur lui-même, et en tournant il perdait l'équilibre, tombait et se roulait, ou se débattait longtemps sans pouvoir

(a) Brown-Séguard, *Introduction à une série de mémoires sur la physiologie et la pathologie des diverses parties de l'encéphale* (Archives de physiologie, 1877, série II, t. IV, p. 409 et suiv).



Plus récemment, M. Brown-Séguard a constaté que des effets analogues peuvent résulter d'une blessure du nerf auditif, et il a montré que c'est à la lésion de la portion terminale de ce nerf, logée dans les canaux semi-circulaires, qu'il faut attribuer les phénomènes observés par Flourens.

Enfin, d'autres expériences ont permis de constater que la direction du mouvement rotatoire provoqué par ces lésions varie suivant que l'excitation traumatique a porté sur tel ou tel canal semi-circulaire.

Or, nous savons que le nerf acoustique prend naissance d'un amas ou noyau de substance grise situé dans le bulbe rachidien, très-près du foyer initial des nerfs pneumogastriques et des nerfs hypoglosses (1), où s'effectuent des

réussir à se relever et à se tenir d'aplomb. La ressemblance de cette dernière partie du phénomène avec les phénomènes du cervelet pouvait faire croire à quelque lésion, sinon directe, du moins indirecte de cet organe. J'examinai donc le cervelet avec le plus grand soin : il me parut dans un état d'intégrité par-

fait (a). » Récemment, les effets produits par les lésions des canaux semi-circulaires ont été étudiés avec plus de soin par MM. Sowenberg, Cyon, Goltz et par plusieurs physiologistes (b). J'aurai à en parler de nouveau lorsque je m'occuperai des causes des sensations de vertige.

(1) Voy. t. XI, p. 284.

(a) Flourens, *Expériences sur le système nerveux*, 1825, p. 44 et suiv.

(b) Vulpian, *Leçons sur le système nerveux*, p. 601.

— Goltz, *Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths* (*Archiv für gesammte Physiologie*, 1878, p. 172).

— Löwenberg, *Ueber die nach Durchschneidung der Bogengänge des ohrlabyrinths auftretenden Bewegungsstörungen* (*Archiv für Augen und Ohrenheilkunde*, 1872, t. III).

— Lussana, *Sui canali semi-circulari ricerche fisio-pathologiche*, 1872.

— Cyon, *Ueber die Function der halbzirkelförmigen Canale* (*Pfleuger's Archiv der physiologie*, 1873, t. VIII, p. 306).

— Böttcher, *Sur la section des canaux semi-circulaires du labyrinthe de l'oreille interne et sur les hypothèses qui s'y rattachent* (*Journal de Robin*, 1875, p. 203).

— Mach, *Versuch über den Gleichgewichtssinn* (*Sitzungsbericht der Wiener Akad.*, 1874, t. LXIX, 2, p. 121).

— Crum Brown, *On the sense of rotation and the anat. and physiol. on the semi-circular canals of the internal Ear* (*Journal of anat. and physiol.*, 1874, t. VIII, p. 327).

— Breuer, *voy Anzeiger der K. Gesellschaft der Aerzte*, 1873, n° 7.

— Cyon, *Rech. expériment. sur les fonctions des canaux semi-circulaires*, 1878.

actions nerveuses réflexes dont résultent certains mouvements déterminés (1). Nous avons constaté également qu'il existe dans cette région de l'axe cérébro-spinal un foyer excito-moteur très-considérable, dont l'influence, susceptible d'être mise en jeu par des incitations sensibles, s'exerce sur les muscles de l'appareil locomoteur (2). Il est donc présumable que les mouvements spéciaux, provoqués par l'irritation de la portion terminale des nerfs acoustiques, dépendent de l'excitation de certaines parties de ce foyer excito-moteur, déterminée par l'activité fonctionnelle de ces nerfs centripètes, et que ces mouvements sont par conséquent le résultat d'une action nerveuse réflexe dont le siège est dans la portion bulbaire de la moelle allongée (3).

Il a été constaté, d'autre part, que l'excitation mécanique de cette même partie de la moelle allongée, ou de points qui en sont très-voisins, peut déterminer des mouvements rotatoires analogues à ceux que provoquent les excitations sensibles venant de l'oreille interne (4).

Expériences  
de  
E. Onimus.

§ 10. — Des expériences faites avec beaucoup de soin par M. Onimus mettent bien en évidence ce dernier fait, et sont d'autant plus instructives qu'ayant été pratiquées sur des Grenouilles, Animaux dont le cervelet est rudimentaire et n'exerce aucune influence appréciable sur les mouvements

(1) Voy. ci-dessus, p. 142 et suiv.

(2) Voy. ci-dessus, p. 132 et suiv.

(3) Vulpian, *Leçons sur le système nerveux*, p. 601.

(4) Un fait non moins important à noter et dont on doit la connaissance à MM. Brown-Séguard et Martin Magron, c'est que l'arrachement du nerf facial provoque également le tournoiement et le roulement.

Ces auteurs ont trouvé que, chez le Lapin, l'arrachement du nerf facial d'un côté détermine un mouvement de manège dirigé du côté lésé, et que l'arrachement du même nerf des deux côtés est suivi d'un mouvement de roulement. L'expérience ne réussit pas sur les Chiens, parce que, chez ces Animaux, le nerf se déchire dans le rocher (a).

(a) Martin Magron et Brown-Séguard, *Du tournoiement, etc.* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1849, t. I, p. 133).

généraux, on ne saurait attribuer à un trouble dans les fonctions coordinatrices de ce dernier organe les phénomènes qui se manifestent.

M. Onimus a vu que, si l'on pique ou si l'on lèse profondément des deux côtés l'isthme encéphalique, certaines parties de l'appareil musculaire sont excitées de façon à se contracter d'une manière intermittente, et par conséquent mettent en jeu les leviers locomoteurs correspondants, tandis que d'autres muscles, stimulés d'une manière plus intense, sont mis dans un état de contraction spasmodique continu, et deviennent ainsi tantôt des instruments inutiles, tantôt même des obstacles au mouvement progressif. De là une inégalité dans les impulsions imprimées aux deux moitiés de l'appareil locomoteur, et de là aussi lenteur ou immobilité d'un côté pendant que l'autre côté avance avec plus ou moins d'impétuosité.

Ainsi, M. Onimus a vu que ces blessures pratiquées des deux côtés déterminent une contraction tonique ou continue des muscles de l'un et l'autre côté du corps; les quatre membres restent ramassés contre le tronc, et lorsque l'Animal est placé dans l'eau, il tombe au fond, où il reste immobile. Mais, si l'on pratique la lésion d'un seul côté seulement, cet effet ne se produit que sur les muscles du même côté; ceux-ci, tout en n'étant pas paralysés, sont limités dans leurs mouvements, tandis que ceux du côté opposé continuent à obéir pleinement aux incitations de la volonté ou des actions excito-motrices réflexes, et par conséquent impriment à ce côté du corps un mouvement énergique, tandis que le côté opposé ne se déplace que par suite du jeu des muscles du côté sain: inégalité dont résulte un roulement de l'Animal sur lui-même (1).

(1) Le travail de M. Onimus est accompagné de figures qui représentent les positions prises par les Grenouilles sous l'influence de telle

Dans beaucoup d'expériences analogues faites sur des Mammifères, on a remarqué, sinon la contraction permanente ou tétanique d'une partie du système musculaire du côté entravé, tout au moins une certaine roideur qui devait produire, à un moindre degré, des effets analogues, et qui démontre une continuité dans l'action de la force excito-motrice. Nous devons donc penser que, dans ces circonstances, de même que dans les expériences de M. Onimus, le centre excito-moteur, stimulé par les effets de la blessure de la partie lésée de l'encéphale, comme il aurait pu l'être dans l'état normal par la volonté ou par des actions nerveuses réflexes, se développe d'une manière intermittente d'un côté de l'encéphale, et détermine dans la moitié de l'appareil moteur placée sous l'empire de cette partie un travail efficace, tandis que de l'autre côté la même force excito-motrice se développe d'une manière presque continue et détermine ainsi, dans certains muscles ou portions de muscles, un état de contraction permanente incompatible avec leur fonctionnement utile (1).

Explication  
d'autres  
perturba-  
tions.

§ 11. — Les perturbations musculaires déterminées par les blessures des corps striés, paraissent devoir être expliquées de la même manière. Les corps striés se relient à la partie antérieure de la moelle allongée par l'intermédiaire des fibres conductrices dont se composent essen-

ou telle lésion, et qui rendent faciles à suivre les perturbations déterminées de la sorte (a).

(1) M. Schiff s'est souvent occupé de l'étude de ces divers mouvements anormaux, et il les attribue, pour la plupart, à la paralysie partielle ou

complète de certains groupes de muscles, qui coïnciderait avec une forte excitation d'autres parties de l'appareil de la locomotion; ses vues à ce sujet ont été discutées attentivement par M. Vulpian et ne me paraissent pas être satisfaisantes (b).

(a) Onimus, *Recherches expérimentales sur les phénomènes consécutifs à l'ablation du cerveau et sur les mouvements de rotation* (Journal d'anat. et de physiol. de Robin, 1871, p. 669 et suiv.).

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiol. du système nerveux*, p. 593.

tiellement les couches optiques, et l'on conçoit qu'une force nerveuse, développée dans ces organes par une irritation locale, pourrait de la sorte agir comme stimulant sur des parties de l'appareil excito-moteur constitué par la moelle allongée.

Cette hypothèse, relative au mode de production des mouvements rotatoires et des autres phénomènes du même ordre, nous permet également de comprendre comment des effets de ce genre, qui ne diffèrent pas essentiellement entre eux, peuvent être déterminés par des lésions excitantes dont les sièges varient beaucoup (1). Or, le bulbe rachidien, les pédoncules qui relient au cervelet la partie supérieure ou dorsale de ce bulbe et les corps striés qui sont situés assez loin en avant de son extrémité antérieure, le pont de Varole et les nerfs auditifs, ne sont pas les seuls organes encéphaliques dont les lésions stimulantes puissent causer l'apparition de mouvements de manège ou de mouvements rotatoires. Ainsi que nous l'avons déjà vu, des effets analogues peuvent être produits par des lésions unilatérales des couches optiques, des tubercules quadrijumeaux ou lobes optiques, des hémisphères cérébraux et des nerfs optiques, ainsi que de points très-variés de la moelle allongée; or, toutes ces parties de l'axe cérébro-spinal sont en relations plus ou moins intimes avec le foyer excito-moteur dont l'action provoque directement la mise en jeu des muscles locomoteurs, et par conséquent on conçoit facilement que le développement de force nerveuse, déterminé dans l'une quelconque d'entre elles, puisse agir

(1) M. Brown-Séguard a constaté que l'irritation produite sur la substance grise du myélar par le contact de l'air suffit pour détermi-

ner chez les Oiseaux, dans les mouvements locomoteurs, des désordres analogues à ceux causés par les lésions graves du cervelet (a).

(a) Brown-Séguard, *Experimental researches*, p. 79.

comme stimulant sur une partie correspondante de l'appareil excito-moteur céphalo-rachidien, et développer dans celui-ci les actions propres à faire contracter, plus ou moins énergiquement, certains muscles déterminés (1).

Ces considérations sont également applicables à l'explication des perturbations résultant des plaies faites au cervelet ou aux pédoncules par l'intermédiaire desquels cet organe communique avec le foyer excito-moteur situé dans le bulbe rachidien. Par conséquent, l'hypothèse de l'existence d'un pouvoir coordinateur spécial dans le cervelet, proposée par Flourens, paraît être inutile, et toute hypothèse inutile doit être abandonnée.

La coordination des mouvements est subordonnée à certaines relations entre la puissance excito-motrice et l'action arrestative.

§ 12. — Je suis donc porté à croire que la puissance régulatrice des mouvements locomoteurs et préhenseurs n'est pas localisée dans le cervelet; que les effets attribués à cette force spéciale, loin de dépendre d'une cause unique, peuvent être dus à un défaut d'harmonie entre l'excitabilité de parties diverses de la région excito-motrice de la moelle allongée et le degré d'excitation produite sur ces foyers par les parties circonvoisines de l'encéphale. Le bon gouvernement du travail moteur effectué par le système musculaire est une résultante dont les facteurs principaux sont l'excitabilité du foyer excito-moteur, la puissance nerveuse apte à mettre cette excitabilité en jeu, et le pouvoir arrestateur, également de source nerveuse, qui est susceptible de déterminer le ralentissement du travail producteur de force excito-motrice, ou de contre-balancer les effets de cette force.

J'ajouterai que les causes déterminantes de ces divers

(1) Des vues très-judicieuses relatives aux phénomènes de cet ordre ont été publiées dès 1852 par M. Brown-Séguard (a).

(a) Brown-Séguard, *Experimental researches applied to physiology*, p. 19.

mouvements anormaux paraissent avoir beaucoup d'analogie avec celles dont dépendent les sensations de vertige, et que plusieurs physiologistes les considèrent comme étant une conséquence de phénomènes de ce genre ou d'impressions inconscientes du même ordre. Mais cette hypothèse ne me satisfait pas, et je ne crois pas nécessaire de m'y arrêter ici (1).

§ 13. — En résumé, les mouvements locomoteurs et préhensifs résultent des contractions coordonnées simultanément ou successivement d'un ou de plusieurs groupes de muscles, contractions qui sont provoquées par l'activité fonctionnelle des nerfs moteurs. Résumé.

Dans l'état normal de l'organisme, l'activité fonctionnelle de ces nerfs est à son tour déterminée par une puissance nerveuse excito-motrice développée dans certains foyers d'innervation, dont le plus important, chez les Vertébrés, est situé dans la portion post-cérébrale de l'axe cérébro-spinal, et acquiert le plus d'importance dans la partie antérieure ou bulbaire de cet axe.

La coordination normale, ou gouvernement des mouvements déterminés par ce foyer excito-moteur, dépend de la grandeur relative de plusieurs forces nerveuses dont

(1) Henle, puis Gratiolet et Leven ont attribué le mouvement de rotation et les autres mouvements analogues à des troubles dans le sens de la vue causés par les lésions de l'encéphale (a), et M. Cyon les considère comme étant dus à une espèce de vertige d'un autre genre. Pour plus de détails à ce sujet je renverrai à l'un des ouvrages de M. Vulpian, et au travail de M. Cyon que j'ai déjà eu l'occasion de citer (b).

(d) Gratiolet et Leven, *Sur les mouvements de rotation sur l'axe que déterminent les lésions du cervelet* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1860, t. LI, p. 917).

(b) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, p. 595 et suiv.

— Cyon, *De choreâ indoli*. Diss. inang., Berlin, 1864.

— Lussana, *Op. cit.* (*Journ. de physiol.*, 1862, t. V, p. 438).

— Cyon, *Sur les fonctions des canaux semi-circulaires et sur leur rôle dans la formation de la notion de l'espace* (*Annales des sciences naturelles*, 1878, t. VI, article n° 8).

l'une est produite sur place par le susdit foyer, tandis que les autres ont leur source dans des parties plus ou moins éloignées du système nerveux et sont de deux sortes, savoir : 1° des forces stimulantes qui tendent à activer le travail vital effectué par l'organe excito-moteur ; 2° une puissance sédatrice ou restrictive qui tend à arrêter ce travail ou à en contre-balancer les effets.

Les forces nerveuses stimulantes du travail excito-moteur sont : d'une part, les impressions sensibles qui se propagent de la périphérie de l'organisme vers le centre excito-moteur et y déterminent des actions réflexes ; d'autre part, des incitations dont la source est dans des cellules nerveuses en relation avec le susdit centre.

Les stimulants du travail excito-moteur qui sont susceptibles d'exercer cette influence sont la volonté et d'autres puissances nerveuses dont la source principale, chez les Vertébrés, est aussi dans le cerveau ou dans le cervelet (1), mais dont le développement peut avoir lieu d'une manière inconsciente.

Le travail vital dont résulte le développement de l'une de ces forces accélératrices du travail excito-moteur, de même que l'excitabilité de l'organe dans lequel ce dernier travail s'effectue, peuvent être augmentés d'une manière anormale par certains états pathologiques des parties circonvoisines du système nerveux qui sont en relation avec l'un ou l'autre de ces centres.

La force nerveuse restrictive ou suspensive du travail

(1) Le *nystagmus*, ou clignement convulsif des yeux, est une conséquence de diverses lésions de l'encéphale peut-être déterminées par la faradisation de l'écorce grise du cer-

velet (a). Dans les expériences traumatiques faites sur ce dernier organe, les mouvements désordonnés des yeux ont été remarqués par beaucoup d'autres physiologistes.

(a) Ferrier, *Experimental researches*, p. 65.



excito-moteur peut être développée soit dans le myélaxe, soit dans l'encéphale.

Le bon gouvernement des actions musculaires, c'est-à-dire la coordination de ces mouvements qui les rend aptes à remplir leurs fonctions comme instruments de locomotion, de préhension ou d'expression, dépend de l'existence de certaines relations de grandeur entre les trois puissances nerveuses : productrice, stimulante et restrictive.

La grandeur de la force productive d'un foyer excito-moteur dépend, toutes choses égales d'ailleurs, de son degré d'excitabilité, et cette excitabilité est subordonnée à l'activité du travail nutritif dont la substance constitutive du susdit centre nerveux est le siège, et dont la puissance à son tour dépend en partie de l'abondance du sang vermeil en circulation dans cette substance.

Par conséquent, lorsque l'excitabilité d'un centre excito-moteur est exaltée d'une manière anormale, soit par les effets de l'hyperhémie, soit autrement, l'harmonie entre ces diverses forces et qui est nécessaire à la coordination des mouvements, peut être rompue. Ainsi des contractions, qui, pour être utilisables, doivent être modérées, peuvent être déterminées d'une manière violente par une excitation volitionnelle ou réflexe, dont les effets, dans les circonstances ordinaires ou lorsqu'elle est dirigée sur d'autres foyers excito-moteurs, ne produisent que des mouvements très-faibles.

§ 14. — Dans la précédente leçon, nous avons vu que la puissance nerveuse restrictive est développable dans la moelle allongée (1). Mais elle paraît aussi avoir d'autres sources, et pour nous rendre compte des résultats produits par les blessures de l'appareil cérébelleux, ainsi que des effets déterminés par la section partielle ou complète

Diversité  
des source  
du  
pouvoir  
arrestateur

(1) Voy. ci-dessus, p. 273 et suiv.

des corps striés, ou par la blessure de quelques autres parties de l'encéphale, il faut chercher si ces divers organes sont susceptibles d'exercer sur les foyers excito-moteurs une influence analogue.

Pour le cerveau, cela est présumable. Chacun sait qu'une commotion cérébrale violente peut arrêter non-seulement l'exercice de la volonté et de la faculté de sentir, mais affaiblir ou suspendre l'excitabilité réflexe. Dans certains cas, des accidents de ce genre causent un grand ralentissement des mouvements automatiques et peuvent même suspendre les contractions du cœur. Or, sans l'interruption d'une action sédative de ce genre, lorsque les communications directes entre les lobes cérébraux et les foyers excito-moteurs du mésocéphale ont été rompues en totalité ou d'un côté seulement, par suite de la section complète ou unilatérale des corps striés, il me paraîtrait difficile de comprendre comment ces opérations auraient pu être la cause des mouvements violents et continus de locomotion en apparence involontaire dont les Animaux auxquels Magendie avait divisé ces parties de l'encéphale, nous ont présenté le singulier spectacle. Si ce phénomène dépendait seulement d'une excitation déterminée dans certains foyers excito-moteurs de la moelle allongée par l'irritation morbide des parties de l'encéphale avoisinant la blessure, on devait s'attendre à les voir se manifester avec la même violence lorsqu'on irrite directement les susdits centres; or, ce résultat ne s'obtint pas.

Les désordres dans les mouvements de locomotion qui suivent l'ablation du cervelet me paraissent dépendre principalement de l'irritation de la moelle épinière déterminée par les suites de l'opération (1); mais il est probable que le

(1) M. Vulpian pense que le désordre dans les mouvements qui se font remarquer à la suite des lésions du cervelet dépend non de la perte

défaut d'équilibration de ces actes, dont Flourens fut si vivement frappé, dépend en partie de l'interruption d'une action modératrice exercée par cet organe sur certains centres excito-moteurs de la moelle allongée.

Ces vues sont corroborées par les expériences de M. Lussana, qui parvint à conserver en vie pendant plusieurs mois un Dindon adulte auquel il avait enlevé la presque totalité du cervelet. L'Animal ne pouvait ni se tenir debout, ni utiliser les mouvements de ses membres pour marcher ou pour voler, et les tentatives qu'il faisait parfois pour saisir les aliments montraient qu'il n'était plus le maître de proportionner l'action de ses muscles à l'étendue des mouvements qu'il voulait accomplir (1).

La diversité des causes qui paraissent contribuer à empêcher la coordination normale des mouvements de locomotion et à déterminer soit la rotation, soit d'autres phénomènes analogues, nous aidera à concevoir comment des effets très-différents peuvent résulter parfois de lésions qui intéressent les mêmes parties de l'encéphale, et qui ne présentent entre elles aucune différence appréciable. D'ordinaire, à la suite d'une section unilatérale, soit des corps

d'une faculté régulatrice dont cet organe jouirait, mais d'une irritation morbide déterminée par ces lésions dans les parties adjacentes de l'isthme cérébral qui président aux mouvements de locomotion (a).

(1) M. Lussana fait remarquer que l'altération des fonctions locomotrices et préhensives ne tenait pas à un désordre dans les mouvements, mais à la difficulté extrême que l'Oiseau éprouvait pour les adapter à la réali-

sation de l'acte que celui-ci voulait réaliser. Il attribue ces accidents et les autres phénomènes du même ordre à la perte de ce qu'il appelle le *sens musculaire*, c'est-à-dire le sentiment de la résistance et la faculté de graduer l'effort musculaire à produire proportionnellement à cette résistance ou à la grandeur de l'effet à produire. Enfin, il pense que le cervelet a principalement pour fonction l'exercice de ce sens musculaire (b).

(a) Vulpian, *Leçons sur le système nerveux*, p. 637.

(b) Lussana, *Leçons sur les fonctions du cervelet* (*Journal de physiologie* de Brown-Séquard, 1862, t. V, p. 421).

striés, soit des pédoncules cérébelleux, l'Animal tourne sur lui-même du côté opposé, et continue à exécuter de la même manière ce mouvement jusqu'à ce que, épuisé par la fatigue, il s'arrête pour recommencer bientôt le même manège soit spontanément, soit sous l'influence stimulante d'une sensation douloureuse ou de toute autre excitation analogue. Mais parfois, au lieu de tourner alors du côté intact, il tourne du côté opposé, de telle sorte que l'effet produit par la blessure de l'encéphale, au lieu d'être croisé, devient direct. Au premier abord ce changement semble inexplicable; mais si l'on prend en considération les différences signalées précédemment dans ce que j'appellerai le mécanisme du phénomène, on peut s'en rendre facilement compte. En effet, lorsque la rotation dépend d'un développement excessif de force excito-motrice dans un centre nerveux situé du côté gauche, le résultat produit peut changer complètement de caractère suivant le degré d'excitation produite de la sorte; si cette excitation ne provoque dans les membres du côté opposé, ou dans l'un de ces membres seulement, que des contractions rythmiques quoique violentes, les membres de ce côté seront des propulseurs plus puissants que ceux du côté opposé, et l'Animal décrira des courbes dont la concavité sera de ce dernier côté; mais si l'excitation transmise aux mêmes muscles est plus intense, les membres auxquels ceux-ci appartiennent, au lieu d'être des moteurs plus puissants que ceux du côté opposé, deviendront des obstacles à la progression, et la direction du mouvement gyroïde se trouvera renversée. Un résultat analogue pourra être amené par la faiblesse relative de la force excito-motrice développée par la partie de l'encéphale soumise à l'influence de la blessure, faiblesse due à l'insuffisance du repos restaurateur de l'appareil surmené. Des variations de cet ordre n'impliquent

donc aucun changement fondamental dans la cause du désordre observé, et il n'y a pas lieu de nous en préoccuper ici.

D'autres variations dans les résultats produits par ce défaut de pondération des forces excito-motrices développées des deux côtés de l'encéphale par un même appareil pair peuvent dépendre de différences dans la structure anatomique des divers points sur lesquels porte le stimulant, différences qui ne sont pas toujours connues de l'expérimentateur. Ainsi, en piquant les couches optiques chez la Grenouille, on a observé tantôt comme d'ordinaire des effets croisés, tantôt des effets directs. Or, M. Shiff a constaté que ces variations dépendaient du point lésé : lorsqu'il retranchait la partie antérieure de l'une des couches optiques, l'Animal tournait du côté blessé, tandis qu'en opérant de la même manière sur le quart postérieur du même organe il déterminait des effets croisés, circonstance que ce physiologiste attribue à la prédominance de fibres entre-croisées dans cette dernière région et à leur infériorité numérique par rapport aux fibres longitudinales dans les trois quarts antérieurs de l'appareil.

Quelques auteurs ont appelé *sens musculaire* la faculté d'apprécier le degré de contraction qui doit être déterminé pour l'obtention du résultat voulu et la faculté de la dépense de force excito-motrice correspondante. M. Lussana attribue cette propriété physiologique au cervelet (1) ; mais les phénomènes dont l'étude vient de nous occuper ont une grande analogie avec ceux observés dans les maladies

(1) Cet auteur, ainsi que je l'ai dit précédemment, a publié des observations intéressantes sur les fonc-

tions du cervelet, mais à mon avis il généralise beaucoup trop les conclusions qu'il en tire (a).

(a) Lussana, *Op. cit.* (*Journ. de physiol.*, 1862, t. V, p. 418).

connues sous les noms de chorée ou danse de Saint-Guy et dans divers cas d'épilepsie ; or, ces affections paraissent consister essentiellement soit en une production excessive de force nerveuse dans un ou plusieurs foyers excito-moteurs, soit en une exaltation des propriétés conductrices des nerfs centrifuges ou connectifs appartenant à ces centres d'innervation. Ils peuvent être produits expérimentalement par l'électrisation des diverses parties de la couche corticale du cerveau, et ils sont jusqu'à un certain point comparables aux convulsions déterminées par l'action de la strychnine sur la moelle épinière. Dans l'état actuel de nos connaissances, les phénomènes de cet ordre ne peuvent donc nous fournir la solution des questions relatives à la théorie de la coordination des mouvements normaux, et au lieu de placer confiance en des hypothèses hasardées, il me paraît préférable de confesser notre ignorance.

Il est également à noter que des mouvements de manège se font remarquer aussi chez les Insectes lorsque les connectifs qui unissent les ganglions céphaliques aux ganglions thoraciques ont été coupés d'un côté du corps, et cependant cette opération n'entraîne aucune paralysie (1).

§ 15. — Pour avancer davantage dans l'étude des forces vitales qui influent sur la production, la coordination et l'objet des mouvements affectés par les Êtres animés, il est nécessaire de prendre en considération d'autres facultés qui,

(1) Yersin a fait sur divers Orthoptères des expériences très-intéressantes sur les effets produits par la section de l'un des connectifs, soit entre la tête et le prothorax, soit

plus loin en arrière (a). Des résultats semblables ont été obtenus sur les Dytisques par M. Faivre (b) et sur l'Écrevisse par M. Vulpian (c).

(a) Yersin, *Rech. sur les fonctions du syst. nerveux dans les Animaux articulés* (Bulletin de la Soc. vaudoise des sc. nat., n° 41).

(b) Faivre, *Du cerveau des Dytisques, considéré dans ses rapports avec la locomotion* (Ann. des sc. nat., 1857, sér. 4, t. VIII, p. 250 et suiv.).

(c) Vulpian, *Leçons sur le système nerveux*, p. 789.

de même que la volonté, sont la conséquence du travail mental, notamment la faculté de sentir ou d'avoir conscience des impressions produites sur l'organisme, soit par les agents extérieurs, soit par le mode de fonctionnement des diverses parties dont cette machine animée se compose. Il nous faudra aussi examiner comment la faculté de penser s'exerce, comment l'intelligence ou l'instinct devient un mobile d'actions mécaniques, et comment les autres opérations de l'esprit se réalisent, se combinent entre elles et donnent des résultats variés, non-seulement dans l'espèce humaine, mais aussi chez les Animaux placés aux différents degrés de l'échelle zoologique. Cette étude sera complexe, longue et ardue, mais elle est nécessaire au physiologiste qui cherche à se former une idée aussi complète que possible de la nature et des propriétés vitales des Êtres animés.

Dans une prochaine leçon nous aborderons cette partie de notre tâche ; mais, avant de passer à l'examen des facultés mentales, il faut que nous nous occupions de la production des décharges électriques effectuées par divers Poissons, phénomènes qui ont beaucoup d'analogie avec les décharges de la puissance excito-motrice développée dans certains foyers de force nerveuse et transmise aux muscles dont elle détermine la contraction.

---

## CENT VINGT-HUITIÈME LEÇON

COMMOTIONS PRODUITES PAR DIVERS POISSONS. — Observations faites à ce sujet sur les Torpilles, les Gymnotes, les Malaptérures, etc. — Preuves que ces phénomènes sont dus à un dégagement d'électricité. — Structure de l'appareil électrique de ces Animaux. — Rôle des nerfs et des centres nerveux dans la production des décharges électriques.

Poissons  
électriques.

§ 1. — La force excito-motrice n'est pas la seule puissance nerveuse dont les effets se manifestent par l'apparition de phénomènes physiques capables de jouer un rôle important dans les fonctions de relation. Quelques animaux ont la faculté de produire des décharges électriques, et cette propriété, comme la motricité, est subordonnée à l'activité physiologique du système nerveux. Elle est développée à un très-haut degré chez des Poissons qui appartiennent à trois groupes fort dissemblables entre eux : les Torpilles (1), les Gymnotes (2), et certaines Silures (3), animaux auxquels on a

(1) Les Torpilles (a) sont des Poissons cartilagineux à corps déprimé, qui ressemblent beaucoup aux Raies et aux Pastenagues.

(2) Les Gymnotes (b) sont de grands Poissons anguiformes à peau lisse et gluante, qui habitent les eaux douces des régions chaudes de l'Amérique méridionale. Ils atteignent jusqu'à 2 mètres de longueur.

L'astronome Richer qui, en 1671, les observa aux environs de Cayenne, fut un des premiers à les signaler à l'attention des naturalistes (c), mais il avait été précédé par plusieurs observateurs hollandais (d).

(3) Les Malaptérures ou Silures électriques (e) habitent le Nil (f), le Sénégal et la plupart des autres rivières de l'Afrique. Dès le XVI<sup>e</sup> siè-

(a) Voyez l'Atlas du Règne animal, de Cuvier, Poissons, pl. 116.

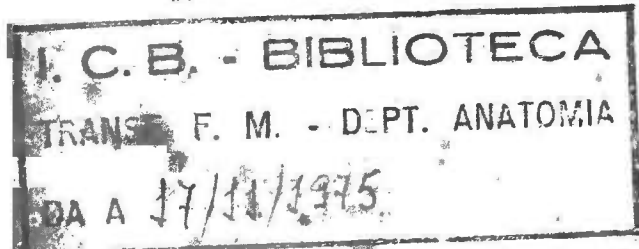
(b) Voyez l'Atlas du Règne animal, Poissons, pl. 110, fig. 1.

(c) Voy. Du Hamel, Hist. de l'Acad. des sciences, 1677.

(d) S'Gravesande, Van der Lott et Francin (Voy. Pringle, A discourse on the Torpedo, p. 16; 1771.

(e) Voyez l'Atlas du Règne animal, de Cuvier, Poissons, pl. 99.

(f) Cuvier et Valenciennes. Hist. nat. des Poissons, t. XV, p. 519.







**DEDALUS - Acervo - ICB**

Lecons sur la physiologie et l'anatomie comparee de l'homme et des animaux

QP31  
M659I  
1878  
v.13 t.1

S/S: 0295287



12100004776



