

964

---

**LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES**

*Collection de Monographies*

*publiées sous le patronage du Comité technique des Sciences naturelles  
des Presses Universitaires de France*

---

# L'EXCITABILITÉ

EN

# FONCTION DU TEMPS

La Chronaxie, sa signification et sa mesure

PAR

**Louis LAPICQUE**

*D. M., D. Sc. (Paris)*

*L. L. D., D. Sc. (Oxford)*

*Professeur de Physiologie générale à la Sorbonne*

*Membre de l'Académie de Médecine*

**LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE**

---

Vf 214864  
XX 00 2862537

# LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES

*Collection de Monographies*

*publiée sous le patronage du Comité technique des Sciences Naturelles  
des Presses Universitaires de France.*

Entre le périodique d'analyse, qui rend compte au jour le jour des travaux scientifiques, et le grand traité didactique, qui ne peut suivre rapidement l'évolution des Sciences, il y a place pour un instrument de travail différent : La Collection des MONOGRAPHIES, pour laquelle des spécialistes connaissant à fond une question déterminée, la traitent avec tous les développements nécessaires et en présentent la bibliographie complète.

L'utilité de tels ouvrages est aussi grande pour le chercheur que pour l'étudiant et le praticien.

C'est une Collection de Monographies de ce genre consacrée à la Biologie et à la Physiologie générale qu'entreprennent de publier les PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE sous le titre : **LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES.**

Voici la liste des premiers volumes de cette collection :

TERROINE et ZUNZ. — **Le Métabolisme de base.**

PRIX : 20 francs.

FAURÉ-FREMIET. — **La Cinétique du développement.**

PRIX : 35 francs.

R. LEGENDRE. — **La Concentration en ions hydrogène de l'eau de mer.**

PRIX : 30 francs.

LAPICQUE. — **L'Excitabilité en fonction du temps (La Chronaxie, sa mesure, etc.).**

PRIX : 45 francs.

DUESBERG. — **L'Œuf et ses localisations germinales.**

PRIX : 18 francs.

EN PRÉPARATION :

Biblioteka Gł. AWF w Krakowie

N. — **La Question des vitamines.  
nationale et pathologique du globulin.  
actuels de la physiologie du**



11. 45-



L'EXCITABILITE  
EN FONCTION DU TEMPS

# LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES

*Collection de Monographies*

*publiée sous le patronage du Comité technique des Sciences Naturelles  
des Presses Universitaires de France*

*et de l'Association pour la publication des « Problèmes Biologiques »*

## Comité des Sciences Naturelles

*des Presses Universitaires de France*

MM. BOUIN, Professeur à la Faculté de Médecine de Strasbourg; BOUVIER, Membre de l'Institut, Professeur au Muséum; CAULLERY, Professeur à la Sorbonne; CAYEUX, Professeur au Collège de France; CHATTON, Professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg; DELEZENNE, de l'Académie de Médecine, Professeur à l'Institut Pasteur; DOUVILLÉ, Membre de l'Institut, Professeur à l'École des Mines; DUBOSCO, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier; FAURÉ-FREMIET, Sous-Directeur du Laboratoire au Collège de France; GRAVIER, Membre de l'Institut, Professeur au Muséum; GUIGNARD, Membre de l'Institut, Professeur à la Faculté de Pharmacie; HAUG, Membre de l'Institut, Professeur à la Sorbonne; HENNEGUY, Membre de l'Institut, Professeur au Collège de France; LACROIX, Secrétaire perpétuel de l'Académie des Sciences; LECOMTE, Membre de l'Institut, Professeur au Muséum; MANGIN, Membre de l'Institut, Directeur du Muséum; MAYER, Professeur au Collège de France; MESNIL, Membre de l'Institut, Professeur à l'Institut Pasteur; MIRANDE, Pro-

fesseur à la Faculté des Sciences de Grenoble; MOLLIARD, Doyen de la Faculté des Sciences de Paris; MOREAU, Professeur à la Faculté des Sciences de Clermont; PÉREZ, Professeur à la Sorbonne; POLICARD, Professeur à la Faculté de Médecine de Lyon; RABAUD, Professeur à la Sorbonne; RICHTER, Membre de l'Institut, Professeur à la Faculté de Médecine de Paris; ROGER, Membre de l'Académie de Médecine, Doyen de la Faculté de Médecine de Paris; TERROINE, Professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg.

## Association pour la publication

*des Problèmes Biologiques*

COMAR et Co.

M. DESCHAMPS.

M. DETTELBACH.

Établissements FUMOUCHE.

Établissements KUHLMANN.

M. G. GRÉMY.

D<sup>r</sup> HALLION.

F. HOFFMANN-LA ROCHE et Co.

Institut de Sérologie, Bucarest.

Laboratoires DARRASSE.

LÉON PAUTAUBERGE.

Établissements BYLA.

Établissements POULENC FRÈRES.

Laboratoires Maurice ROBIN.

## Directeurs des Problèmes Biologiques

M. André MAYER, Professeur au Collège de France.

M. FAURÉ-FREMIET, Sous-Directeur du Laboratoire d'Embryogénie comparée du Collège de France.

LES PROBLÈMES BIOLOGIQUES

*Collection de Monographies*

*publiées sous le patronage du Comité technique des Sciences naturelles  
des Presses Universitaires de France*

# L'EXCITABILITÉ

EN

## FONCTION DU TEMPS

La Chronaxie, sa signification et sa mesure

PAR

**Louis LAPICQUE**

*D. M., D. Sc. (Paris)*

*L. L. D., D. Sc. (Oxford)*

*Professeur de Physiologie générale à la Sorbonne*

*Membre de l'Académie de Médecine*

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE  
49, BOULEVARD SAINT-MICHEL, PARIS

1926



706



## AVANT-PROPOS

Dans ce livre de Physiologie, il est parfois fait usage de l'algèbre. Dois-je m'en excuser ? On la trouve dès le début de l'historique. Ce n'est pas ma faute si Du Bois Reymond a fait reposer sur la dérivée de l'intensité par rapport au temps la loi générale de l'excitation électrique. Cette loi était fautive, totalement fautive, expérimentalement et mathématiquement ; elle n'en a pas moins dominé notre science pendant plus d'un demi-siècle. Une si longue usurpation n'a été possible qu'en raison de l'effroi que les mathématiques inspiraient aux Physiologistes ; elle démontre la nécessité de nous familiariser avec ce langage, d'abord pour n'en être pas dupes.

Il faut ajouter tout de suite que ce langage est un instrument incomparable dans les conditions qui légitiment son emploi, c'est-à-dire lorsqu'on s'est assuré des mesures précises. La Physiologie générale tend à devenir, suivant le programme de Claude Bernard, la Chimie et la Physique de la Vie. Comment faire un raisonnement physique sans algèbre ?

Toutefois, aux Biologistes et aux Médecins qui veulent bien s'intéresser à la chronaxie sans être Physiciens, aux Étudiants aussi, je crois pouvoir dire que cet ouvrage est lisible sans connaissances mathématiques dépassant le niveau du Baccalauréat ès lettres ; si telle ou telle formule leur est rebelle, qu'ils n'hésitent pas à la sauter ; ils en trouveront une paraphrase ou un graphique suffisant pour rattraper le raisonnement.

Si même ils ne désirent connaître la chronaxie qu'au point de vue pratique, ils n'ont pas besoin de mathématiques du tout. On peut correctement prendre des températures et diagnostiquer des fièvres sans aucune théorie du thermomètre. Il n'est pas nécessaire de comprendre la fonction exponentielle pour se servir de la constante de temps d'une décharge de condensateur et mesurer par là le degré de dégénérescence d'un muscle. Dans cet esprit, j'ai rédigé exclusivement en langage ordinaire la quatrième et dernière partie du présent exposé, commençant au point où la chronaxie s'individualise comme donnée expérimentale ; et j'ai traité la technique d'une façon tout à fait élémentaire, avec de minutieuses indications tirées d'une longue expérience, comme un vieil ouvrier parlerait de son métier à de jeunes compagnons.

L. L.



## INTRODUCTION

---

1. **L'irritabilité** est une propriété générale de la matière vivante. Lorsque cette matière reçoit de son milieu des ébranlements d'une modalité convenable, elle *réagit* : c'est-à-dire elle présente un changement qui n'est pas la conséquence simple et banale de l'action extérieure, mais qui est la mise en jeu d'un mécanisme particulier. Suivant la différenciation de l'organe en cause, on verra des réactions diverses.

Un muscle, par exemple, se contracte de la même manière, indifféremment sous un choc mécanique, une décharge de bouteille de Leyde, une brusque variation de température. La contraction musculaire est un changement de forme suivant des axes déterminés par la structure du muscle et non par l'orientation du phénomène excitateur. La déformation s'accomplit graduellement, atteint un maximum, puis la forme primitive se rétablit : la succession de ces phases se déroule suivant une loi de vitesse propre au muscle et indépendante de la cause provocatrice.

Une glande, d'autre part, ne pourra que sécréter quand on l'appellera à l'activité par un moyen quelconque, par les mêmes moyens en gros, qui provoquent la contraction musculaire.

De même, une sensitive, quelle que soit la perturbation qui l'atteigne, abaissera ses feuilles et repliera ses folioles, ou bien restera immobile.

Un organisme supérieur, un animal pourvu d'un système nerveux centralisé et hiérarchisé, présente des réactions aussi compliquées que sa structure même. Mais quand on analyse ces réactions, on trouve souvent que, dans les différentes réponses, ce sont des éléments différents qui ont fonctionné au point de départ ; alors il n'est pas étonnant qu'au point d'arrivée ce soient des organes différents qui entrent en jeu. Dans tous les cas, si l'on suit le trajet de la réaction à travers l'organisme, si l'on détermine la constitution de l'*arc réflexe*, on trouve que cet arc est constitué d'éléments distincts (neurones) placés bout

à bout ; la réaction du premier élément est une excitation pour le second et ainsi de suite ; or la portion de ce trajet située dans les centres est constituée par un enchevêtrement de neurones offrant des voies diverses, de sorte que la réponse d'un tel organisme succédant à la mise en jeu d'une seule et même voie d'entrée peut être très variée sans que pour cela aucun élément anatomique change sa réaction propre.

Dans un organisme simple, tel qu'une amibe, une masse unique de protoplasma peut bien présenter des réactions diverses à des excitations diverses : par exemple, elle s'étendra pour ramper au long de la lame de verre sur laquelle elle est tombée doucement, puis elle se rétractera en sphère quand cette lame lui transmet les vibrations d'un choc. Il y a *adaptation* des réponses aux conditions ; et souvent on verra des mouvements qui paraîtront spontanés, tout comme ceux d'un animal supérieur. C'est qu'un tel organisme est *simple* seulement en ce sens qu'il se compose d'une seule cellule, d'une masse de protoplasma non cloisonnée ; mais les fonctions de ce protoplasma sont à la fois complexes et diffuses. L'absence d'organes distincts rend l'analyse physiologique très difficile. Alors, comme en présence d'un automate dont les rouages nous sont cachés et que nous devons considérer en bloc, nous avons l'impression d'un *individu* ; il nous semble y voir, comme en notre propre personne, une certaine indépendance entre les actions et les réactions. Pour comprendre, il est préférable de nous adresser à des mécaniques que nous pouvons démonter.

Les cellules les plus strictement différenciées nous offrent les conditions d'étude les plus favorables par ce qu'elles présentent ainsi une modalité fonctionnelle constante. Quand nous voulons étudier sur un animal supérieur les propriétés d'un organe, d'un muscle par exemple, nous commençons par séparer ce muscle des centres nerveux ; ainsi nous supprimons cette indétermination qui revêtait les apparences de la spontanéité : le muscle isolé, une fois en équilibre avec un milieu convenable, restera inerte tant que nous ne ferons pas intervenir un changement ; s'il y a une réaction provoquée par un changement, ce sera la contraction propre à ce muscle-là, contraction caractéristique, liée à sa structure intime.

**2. Mesure de l'excitabilité.** — On peut donc s'attendre à ce que ce ne soient pas les mêmes actions de l'extérieur qui mettent en branle indifféremment des appareils à réactions différentes. On ne sonne pas une cloche de cathédrale comme on agite un grelot.

En fait, si toute matière vivante est irritable, l'irritabilité varie quand cette matière varie ; chaque portion de matière organisée qui

possède une fonction définie possède, par cela même, une excitabilité définie, son excitabilité, comme sa fonction, étant conditionnées par sa structure.

L'excitabilité est une abstraction.

La réalité mesurable c'est l'*excitant*, c'est-à-dire l'action qui provoque la réaction propre à l'objet considéré. Cet excitant peut, théoriquement, être connu d'une façon exacte. Un choc mécanique par exemple, c'est une certaine quantité de force vive, appliquée sur une certaine surface, en un certain temps ; étant bien entendu que pendant ce temps l'action peut n'être pas identique à elle-même d'un instant très court à un autre instant.

Une petite balle de plomb tombant d'une certaine hauteur sur un muscle le touche d'abord en un seul point ; à cet instant, elle possède sa vitesse maxima ; puis elle déprime le muscle, la surface de contact s'élargit ; en même temps la balle diminue de vitesse, puis elle s'arrête. Tous les détails de cette action sont théoriquement mesurables ou calculables. L'action dans son ensemble, peut être efficace pour déterminer une réponse du muscle ; alors, elle est une excitation. L'excitabilité est une valeur *réci-proque* de l'action excitante.

Par exemple recommençant l'expérience quelques instants plus tard, on observe que pour avoir la même réponse il est nécessaire de laisser tomber la même balle de plus haut ; l'excitation équivalente correspond à une plus grande force vive : l'excitabilité est diminuée.

Une autre balle plus grosse ou plus petite pourra déterminer la même contraction en tombant de moins haut ou de plus haut ; mais on voit tout de suite qu'on n'obtiendra pas des actions identiques en calculant sur la force vive. Une balle d'un poids double tombant de deux fois moins haut possédera au moment du contact la même énergie, mais elle dépensera cette énergie sur une surface plus grande, avec une vitesse moindre ; produisant dans le muscle une déformation différente dans un temps différent, il n'est pas probable qu'elle produise une excitation équivalente.

En fait, à de petites masses tombant de haut, il faut pour produire l'excitation, notablement moins d'énergie qu'à des masses plus grosses tombant de moins haut ; et ceci, même quand la surface d'action reste sensiblement constante, grâce à l'interposition d'un solide indéformable.

On peut songer à déterminer par tâtonnement, de quelles hauteurs il faut faire tomber des sphères de masses différentes pour avoir dans chaque cas particulier une excitation équivalente. On obtiendrait une série de valeurs conjuguées, telles que hauteurs, masses et rayons de courbure, et l'on pourrait déduire d'autres, telles que pressions, vitesses, etc. ; et c'est alors seulement que l'on serait en

droit d'exprimer l'excitabilité de l'objet étudié par la réciproque de l'action mécanique complètement définie.

Cette étude n'a pas été faite, et probablement ne peut pas l'être pour l'excitation mécanique. Outre que les calculs sont, par leur complexité, au moins difficiles, on ne peut réaliser la condition suivante dont la nécessité est claire : il faut que l'excitabilité demeure constante pendant la recherche.

Or les chocs mécaniques suffisants pour être des excitations lésent les tissus, y produisent des altérations ; aucune comparaison n'est plus possible. L'effet de lésion est encore plus évident pour les piqûres ou les sections qui sont plus aisément excitantes.

Il en est de même, plus ou moins, pour les excitants chimiques, pour un grain de sel qui provoque des changements de pression osmotique.

**3. L'électricité comme excitant.** — Mais il y a un agent d'excitation qui offre, au contraire, toutes les conditions désirables pour permettre une étude précise de l'excitabilité : c'est le courant électrique. Un passage de courant électrique juste suffisant pour produire une excitation ne provoque pas d'altération durable dans l'élément qu'il traverse ; on peut dix fois, vingt fois recommencer l'expérience avec un résultat égal pour une action égale. De plus, ce courant peut être non seulement connu, mais manié, modifié comme il nous convient : les physiiciens ont établi une théorie fort étendue, et en général facilement calculable pour les phénomènes électriques et leur propagation ; ils ont constitué aussi une technique très fine, facile à adapter aux recherches physiologiques. De sorte que nous pouvons raisonner avec sécurité sur des grandeurs très petites.

Or nous aurons précisément à déterminer, pour l'excitation, des actions électriques extrêmement petites, microscopiques, peut-on dire ; car elles sont à nos actions mécaniques usuelles, comme ordre de grandeur, ce que sont les éléments anatomiques à nos objets usuels. Pour exciter électriquement un muscle gastrocnémien de Grenouille par son nerf (la plus classique des excitations) il suffit d'une énergie électrique de l'ordre du millième d'erg (c'est-à-dire la centième partie de l'énergie dégagée par un poids d'un milligramme tombant d'un millimètre de haut) et le phénomène d'excitation s'accomplira en un temps de l'ordre du millième de seconde.

Ce n'est sans doute point par hasard que le courant électrique est si puissant pour mettre en jeu des appareils très évolués comme un muscle rapide et son nerf ; l'excitabilité physiologique paraît, dans son essence même, se trouver en relation étroite avec la conduction électrolytique, c'est-à-dire avec des mouvements d'ions ; l'excitation

électrique produirait directement la perturbation qui déclanche le fonctionnement ; dans une action mécanique, au contraire, la même perturbation ne se produirait qu'accessoirement, à côté de beaucoup d'autres processus sans intérêt pour l'excitation.

Mais en dehors de toute investigation sur la nature intime des processus d'excitation, le courant électrique est d'une incomparable commodité pour explorer l'excitabilité physiologique et ses différentes formes.

**4. Le muscle et son nerf moteur.** — De même parmi l'infinie diversité des tissus excitables, il est tout indiqué de commencer l'étude par la série des tissus contractiles, c'est-à-dire des muscles, à cause de leur réponse nette et facilement définissable. Mais on est amené, par la nature même des choses, à y joindre les nerfs moteurs, car la nature nous présente, d'une façon générale, ces deux espèces d'éléments intriqués de telle sorte qu'il faut une analyse délicate pour distinguer l'excitabilité d'une espèce de celle de l'autre.

La réaction propre du nerf moteur, c'est un phénomène de conduction, ce qu'on appelle l'*influx nerveux*, qui n'est pas directement apprécié par nos sens ; on juge de l'existence et des modalités de cet influx surtout par les réactions du muscle auquel il se rend ; l'excitabilité musculaire se trouve par conséquent interposée entre la réaction nerveuse et la contraction musculaire qui en est le signe sensible. D'autre part, on ne rencontre que tout à fait rarement des portions de tissus musculaires accessibles à notre intervention expérimentale sans que s'y trouve impliquée une certaine quantité de filets nerveux moteurs correspondants. Les perturbations mécaniques, thermiques, électriques, que nous employons comme excitants atteignent fatalement les deux espèces d'éléments ensemble, et nous ne pouvons pas immédiatement discerner lequel des deux a primitivement réagi.

Les physiologistes ont beaucoup travaillé à cette distinction ; à mon sens, ce travail n'a pas été heureux. Dans tous les traités on considère dans un chapitre l'excitabilité musculaire ; dans un autre l'excitabilité nerveuse ; dans tous les traités, on arrive par ce plan d'exposition à la fois à des redites et à des renvois arbitraires.

On peut se dispenser de faire, *a priori*, une telle séparation.

Un muscle, si l'on prend ce mot dans sa signification primitive, qui en est encore la signification pratique, c'est un organe contractile anatomiquement individualisé, pouvant par dissection se séparer du reste de l'animal. Cet organe est complexe ? Sans doute, mais s'il nous présente une réaction constante et une excitabilité constante, ne pouvons-nous, au moins à titre d'essai, considérer cette contractilité et cette excitabilité comme fonction l'une de l'autre ?

Lorsque le nerf moteur est de son côté anatomiquement distinct accessible à l'expérimentation, on trouve les mêmes caractères d'excitabilité, qu'on procède par *excitation directe* ou par *excitation indirecte*.

Ces expressions anciennes de la physiologie classique signifient, pour le premier cas, que l'on fait tomber les ondes électriques directement sur le muscle, au moyen d'électrodes posées sur sa surface ou piquées dans sa masse ; pour le second cas, que l'excitation est portée sur le nerf pendant que l'on examine le muscle. Cela ne veut pas dire forcément que l'on excite dans le premier cas l'élément musculaire par une action directe de l'électricité sur ses fibres ; c'est là le sujet de discussions qui sont à reprendre ; l'opinion générale est que, si le muscle a bien son excitabilité propre, l'élément mis en prise par l'expérience est, dans les conditions ordinaires, l'élément nerveux.

Je me rallie à cette opinion. Mais quel est l'élément nerveux en cause ? C'est, dans chaque expérience, celui du muscle choisi, c'est-à-dire un nerf particulier. Si l'investigation expérimentale portée sur un assez large choix de muscles, de complexes neuro-musculaires, nous montre régulièrement une certaine forme d'excitabilité liée à une certaine forme de contractilité, nous avons le droit de considérer en bloc l'irritabilité de chacun de ces complexes. La réception et la réaction étant dévolues à deux éléments anatomiques différenciés, l'expérience montre alors entre ces deux éléments un accord qui nous dispense de la distinction obsédante du nerf et du muscle.

Nous allons donc étudier expérimentalement l'excitabilité électrique des muscles et des nerfs moteurs, avec le projet avoué d'en obtenir des lumières sur l'excitabilité en général, c'est-à-dire l'excitabilité de n'importe quoi de vivant par n'importe quelle perturbation.

Nous nous attacherons spécialement à la question de vitesse dans l'excitabilité, notamment à la façon dont le temps intervient avec une valeur particulière dans chaque excitabilité. C'est une notion qui me paraît de grande importance ; il est curieux que la physiologie ne lui ait donné jusqu'ici pour ainsi dire aucune place dans ses systèmes, bien que divers physiologistes, et non des moindres, l'aient signalée depuis longtemps.

**5. Muscle strié et muscle lisse.** — Pour apercevoir tout de suite quelle large gamme de vitesses nous aurons à considérer, nous allons jeter un coup d'œil comparatif sur l'irritabilité d'un muscle lisse et celle d'un muscle strié. Des faits classiques autant que simples nous fourniront un exemple frappant de l'importance d'une plus ou moins grande vitesse ; la différence de degré est telle qu'elle se présente à notre imagination comme une différence d'espèces.

Chez les Vertébrés, les muscles du tube digestif, des vaisseaux, de



l'uretère sont appelés muscles *lisses*, par opposition aux muscles *striés* qui font mouvoir les membres.

La présence ou l'absence de la striation transversale constitue une grosse différence de structure facilement visible au microscope, et qui a depuis très longtemps été notée par les anatomistes ; corrélativement, il y a une grosse différence dans la forme de contraction, différence également reconnue dès l'aube de la physiologie : les muscles striés se contractent rapidement ; les muscles lisses se contractent très lentement. Cette différence tombe facilement sous le sens.

Prenons d'abord le gastrocnémien de la Grenouille. C'est un muscle strié *type*, en ce sens que c'est l'un des objets sur lesquels est basée la description classique de la physiologie du muscle strié.

Le gastrocnémien (littéralement ventre de la jambe) est le muscle du mollet ; tirant sur le talon, il étend le pied au bout de la jambe ; il prend une part importante au saut et à la nage. Tout le monde connaît le brusque élan de la Grenouille, qui du bord de la mare, va piquer une tête dans l'eau après avoir décrit dans l'air une ample trajectoire. Pour projeter ainsi l'animal à huit ou dix fois sa longueur, les membres postérieurs, repliés au repos, doivent s'étendre avec la rapidité d'un ressort ; les extenseurs du membre postérieur chez la Grenouille sont tous des muscles très rapides dans leur contraction.

Le gastrocnémien étant mis à nu, si on le soumet à une excitation efficace quelconque, mais à une excitation unique, un courant électrique constant durant un dixième de seconde (1), on le voit instantanément tressauter comme en une petite explosion. S'il est attelé par un fil à un levier léger qu'un poids ou un ressort tend à écarter de lui, on voit au moment de l'excitation, sans retard directement appréciable, le levier se déplacer vivement et revenir aussitôt à sa position première. Tout le phénomène dure l'espace d'un clin d'œil. Cette contraction élémentaire porte classiquement le nom de caractéristique de secousse.

Prenons maintenant un fragment d'estomac de la même Grenouille.

L'estomac, comme le tube digestif en général, est contractile ; la plus grande partie de l'épaisseur de sa paroi est constituée par des fibres musculaires lisses, les unes longitudinales, les autres en anneau, parfois obliques. Les contractions de cette tunique musculaire ont pour but de brasser les aliments, de renouveler les contacts entre ces aliments et les sucs digestifs, finalement de pousser la matière en digestion vers la portion suivante de l'intestin. Le travail digestif essentiellement chimique, d'astatique, est une affaire d'heures ;

---

(1) Ceci pour fixer les idées, et en choisissant une durée qui soit convenable en même temps pour l'expérience suivante.

rien ne presse pour les mouvements qui y contribuent ; ces mouvements sont lents.

Si, de deux coups de ciseaux parallèles, on découpe dans la région pylorique de l'estomac un anneau transversal, on obtient une préparation qui se peut commodément comparer au muscle gastrocnémien. Deux crochets d'argent passés dans cet anneau permettent de l'atteler de la même façon à un levier, et en même temps servent d'électrodes pour lui amener le courant excitant. Faisons passer une excitation, la même que pour le gastrocnémien, un courant électrique durant un dixième de seconde (1).

Après un temps très appréciable (on a le temps de douter s'il y aura ou non réponse) le levier indicateur se soulève graduellement, lentement, se ralentit encore, s'arrête, commence à redescendre et effectue très lentement le retour à sa position première. Tout ce mouvement peut être suivi avec une montre à secondes : on voit que dans sa totalité il dure près d'une minute.

La secousse du gastrocnémien, qui est le mouvement homologue à celui-là, nous a paru instantané ; on peut l'étudier en détail par la méthode graphique, tout simplement en faisant frotter la pointe du levier sur la surface enfumée d'un cylindre tournant. La courbe de contraction ainsi obtenue a la même forme, mais dure en tout dix à vingt centièmes de seconde, soit plusieurs centaines de fois moins de temps que le mouvement du muscle stomacal.

La réaction contractile de ces deux muscles diffère donc extrêmement par la vitesse. Voyons l'excitabilité correspondante.

L'expérience, quand on peut la mettre sous les yeux, montre une différence saisissante. Un exposé écrit malheureusement s'alourdit aux détails plus longs à décrire qu'à exécuter.

Nous allons prendre systématiquement une instrumentation rudimentaire, où notre main et notre œil conditionnent les durées expérimentales.

Pour graduer l'intensité, une gouttière rectiligne de section constante, environ un centimètre carré, et longue d'environ un mètre a été creusée dans une planche imprégnée de paraffine ; cette gouttière est remplie d'une solution de sulfate de zinc. Près de chaque extrémité une électrode fixe en zinc amalgamé plonge dans la solution et sert à y amener le courant entretenu par un ou deux accumulateurs. Le courant d'excitation est pris en dérivation sur cette gouttière ; il en part au moyen de deux électrodes également en zinc amalgamé, dont l'une est immobile en face d'une des électrodes d'aménée du courant, en un point de la gouttière que nous mar-

(1) Mais plus intense ; ce sera généralement nécessaire.

quons O; l'autre est portée par un curseur de porcelaine suffisamment stable et peut être posée en un point quelconque de la gouttière. Au moment même où on la pose, il s'établit instantanément dans le circuit d'excitation un courant dont l'intensité est proportionnelle à sa distance du point O et cette intensité se maintient constante jusqu'au moment où l'on enlève l'électrode (1).

**6. Différence d'excitabilité.** — Nous allons comparer sur nos deux muscles l'influence de la durée du courant.

1<sup>o</sup> *Gastrocnémien.* — On pique l'électrode cursive çà et là dans la gouttière, en faisant durer la plongée aussi peu longtemps que possible, un temps inappréciable en durée pour nos sens (2).

On voit qu'au-dessus d'une certaine distance de O, chaque plongée donne une belle secousse; si on rapproche peu à peu de O, la secousse diminue, puis disparaît; on peut marquer à un centimètre près le point limite, *le seuil*: au delà on a toujours une secousse; en deçà on ne l'a jamais. Disons à 10 centimètres de O.

Au lieu de faire une plongée aussi brève que possible, laissons chaque fois l'électrode immergée pendant une demi-seconde ou une seconde; nous trouvons que la limite est la même. Nous ne pouvons pas, en prolongeant la durée de passage, fût-ce en la prolongeant plusieurs secondes, gagner quoi que ce soit sur la distance, c'est-à-dire sur l'intensité nécessaire.

D'où semble-t-il cette constatation: *la durée ne compte pas pour l'excitation*;

2<sup>o</sup> *Estomac.* — Pour obtenir une contraction par la même plongée rapide que tout à l'heure, il faut attaquer la gouttière beaucoup plus loin, vers son extrémité opposée. Mais faisons durer le passage pendant que nous comptons 1, 2, 3, soit environ une seconde, nous obtiendrons une contraction avec une distance beaucoup moindre, vers le milieu de la gouttière. Nous pourrions revenir, par exemple, jusqu'à une vingtaine de centimètres de O si nous comptons jusqu'à 10 avant de relever l'électrode.

D'où semble-t-il, cette conclusion: *la durée est aussi importante que l'intensité pour l'excitation.*

Au lieu de poser et d'enlever vivement l'électrode mobile en plein courant de la gouttière, nous pouvons la poser d'abord au voisinage du point O; l'intensité dans le circuit d'excitation est alors sensiblement égale à O. Puis nous faisons glisser le curseur vers l'autre extré-

(1) Les conditions physiques nécessaires sont — électrodes impolarisables — grande résistance et très petite self-induction du circuit — Ces conditions sont facilement réalisées.

(2) Les durées réalisées de cette manière, quand on opère légèrement, sont voisines du dixième de seconde.

mité et nous le ramenons vers 0 : dans le circuit d'excitation l'intensité croît et décroît avec le déplacement. Au lieu d'un courant brusque, nous appliquons à nos muscles un courant qui s'établit progressivement et disparaît de même. Voyons les effets :

*Gastrocnémien.* — Du moment que le courant part de 0 pour aller progressivement à n'importe quelle valeur et qu'il revient de même, le muscle reste parfaitement indifférent. Même en opérant le glissement aussi rapidement que nous le pouvons, atteignant en une fraction de seconde trois fois, cinq fois, dix fois l'intensité qui était suffisante avec le courant brusque, on n'a aucune excitation.

*Conclusion : le courant progressif est inefficace.*

*Estomac.* — Déplaçons sans hâte le curseur depuis 0 jusqu'au milieu de la gouttière, laissons-l'y une seconde, puis ramenons le curseur à 0, l'estomac se contracte comme avec un courant brusque de même intensité et de même durée :

*Conclusion : le courant progressif est tout aussi efficace que le courant brusque.*

Voilà des conclusions opposées deux à deux qui séparent nettement les deux espèces de muscles ; n'avons-nous pas là deux formes d'excitabilités radicalement différentes ?

Eh bien, quand nous aurons fait l'étude qui constitue le présent ouvrage, nous pourrons, pour l'un et l'autre muscle, exprimer les faits par un même énoncé, dans lequel le temps seul sera compté d'une manière différente :

1<sup>o</sup> Influence de la durée du courant brusque. La durée du passage intervient concurremment avec l'intensité du courant jusqu'à quelques millièmes de seconde pour le gastrocnémien ; jusqu'à plusieurs secondes pour l'estomac ;

2<sup>o</sup> Influence de la pente du courant. Si le courant, au lieu d'être brusque s'établit progressivement, son efficacité est diminuée, et peut même devenir nulle pour une pente assez faible. L'influence de la pente commence à se faire sentir si le courant met, pour atteindre le niveau qui donnait le seuil en courant brusque, plusieurs millièmes de seconde avec le gastrocnémien, plusieurs secondes avec l'estomac. L'inefficacité est totale si pour atteindre ce niveau le courant met plusieurs centièmes de seconde avec le gastrocnémien, plusieurs dizaines de secondes avec l'estomac.

En symboles algébriques, cela pourrait s'exprimer bien plus nettement et plus brièvement, avec une seule et même formule pour tous les muscles, en divisant le temps, dans chaque cas, par une certaine constante caractéristique de ce cas.

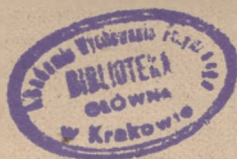
Entre les deux exemples que nous avons pris, on trouve d'ailleurs,

si on examine les divers muscles d'animaux variés, un nombre infini d'intermédiaires.

7. « On sent l'abscisse ». — Le physicien DOVE, qui fut le maître de Du Bois-Reymond, avait remarqué qu'une même quantité d'électricité, passant à travers notre corps, peut produire des sensations très différentes, plus ou moins vives jusqu'à la douleur, ou pas de sensation du tout, suivant la façon dont cette quantité est répartie dans le temps. En physicien habitué à porter toujours le temps en abscisse, voulant indiquer que l'intensité portée en ordonnée n'est pas tout, il formulait ce joli raccourci « On sent l'abscisse ».

Chacun sent l'abscisse à sa manière. Pour nous comme pour le muscle strié de la Grenouille, il faut donner à la seconde une longueur de l'ordre du décimètre si nous voulons représenter graphiquement d'une façon lisible les ondes électriques qui intéressent notre vie consciente. A cette échelle vue à la distance ordinaire de lecture, les lentes variations du courant qui affectent encore la musculature stomacale seraient insaisissables. En sens inverse, on n'aurait pas la place d'y figurer les oscillations à haute fréquence, se comptant en billions par seconde, que donnent les appareils de Hertz. Nos nerfs sont insensibles à celles-ci comme à celles-là.

Mais l'Ecrevisse, l'Escargot exigeraient une autre échelle des temps; et dans un seul et même organisme, où les muscles lisses et les muscles striés subissent d'une façon différente l'influence de la durée, chaque organe est sans doute caractérisé par une certaine *constante de temps* affectant ses processus d'excitation. Le présent ouvrage a essentiellement pour but de dégager et de préciser la notion de cette constante de temps.





## PREMIÈRE PARTIE

### HISTORIQUE

---

#### CHAPITRE PREMIER

#### Du Bois-Reymond et ses prédécesseurs

8. **La Grenouille et l'Homme.** — Les différences d'excitabilité des différents muscles ne pouvaient passer inaperçues. Depuis un demi-siècle, elles ont été plusieurs fois nettement saisies et signalées; chaque fois, en somme, qu'un physiologiste a pris comme objet de ses études myographiques autre chose que le gastrocnémien de la Grenouille.

La Grenouille a été introduite, je crois, par SWAMMERDAM au xvii<sup>e</sup> siècle, comme l'objet de choix pour étudier la physiologie générale des muscles et des nerfs moteurs. Dans un chapitre de sa *Bible de la Nature* il expose combien il est facile de disséquer chez cet animal un muscle de la jambe avec son nerf; sur cette préparation on peut exciter le muscle en pinçant ou en coupant l'extrémité du nerf, et on peut sentir entre ses deux mains la force avec laquelle le muscle revient sur lui-même. C'est une expérience très agréable, dit-il, *jucundissimum*; autant que de faire contracter le diaphragme en piquant le phrénique d'un chien après lui avoir ouvert la poitrine. Et combien plus commode! Nous ajouterons (mais on n'y pensait guère à cette époque), moins cruelle. Le chapitre en question porte le titre caractéristique que voici: « Expériences sur un mouvement particulier dans les muscles de la Grenouille, applicable à tous les mouvements musculaires de l'Homme et des grands animaux. *Experimenta circa particularem musculorum in rana motum quæ in genere ad omnes musculorum in hominibus æque ac brutis motus applicantur* » (1).

---

(1) *Biblia Naturæ*, in-folio, Leide, 1738, t. II, p. 839. « C'est une expérience, dit Swammerdam, de l'une d'entre elles, que j'ai montrée en 1658 au duc de Toscane. »

La trouvaille était heureuse et le choix a été ratifié par l'unanimité des physiologistes à travers plus de deux siècles, en passant par GALVANI. La Grenouille offre, en effet, des commodités incomparables. Vulgaire partout, elle vit très facilement dans les laboratoires avec l'installation la plus sommaire, de sorte que l'expérimentateur peut avoir des sujets constamment sous la main. Le muscle le plus employé, le gastrocnémien, se sépare du corps par une opération extrêmement simple, presque sans dissection ; il est innervé par un nerf (si l'on prend, comme c'est l'usage, le sciatique tout entier) distinct sur une grande longueur et peu délicat à manier. Qu'on l'excite par ce nerf, ou directement, il donne une réponse nette, énergique ; et aussitôt il est prêt à en donner une autre dans les mêmes conditions. Ceux qui ont essayé autre chose même avec succès sont revenus à cet objet avec satisfaction.

D'autre part, la Physiologie est constamment ramenée à l'Homme d'abord par les justes préoccupations de la Médecine et aussi parce que notre propre organisme est le réactif le plus direct des actions extérieures : les Physiiciens ont senti sur eux-mêmes l'effet des étincelles électriques avant que les Grenouilles de GALVANI n'aient réagi à la première pile cuivre-fer. Or les nerfs de la vie consciente, chez l'Homme et chez les Mammifères en général, sont des nerfs rapides, du même ordre de vitesse que le gastrocnémien de la Grenouille.

Il est arrivé ainsi que la doctrine de l'excitation électrique, et de l'excitabilité en général, laissant en marge les observations éparses sur les types lents, s'est constituée essentiellement sur le type rapide.

Mais l'étude d'une telle excitabilité exige une grande finesse d'instrumentation ; on n'avait que des expériences relativement grossières comme celles du chapitre précédent, quand DU BOIS-REYMOND formula *la loi générale de l'excitation*.

**8. Loi de Du Bois-Reymond.** — DU BOIS-REYMOND s'est exprimé ainsi en langage ordinaire :

« Ce n'est pas à la valeur absolue de la densité du courant que le nerf moteur répond par une secousse du muscle correspondant, mais c'est à la variation de cette valeur d'un instant à l'autre ; et l'impulsion motrice qui suit ces variations est d'autant plus forte qu'elles se produisent plus vite pour une même amplitude, ou qu'elles sont plus grandes par unité de temps » (1).

Et il précisait ainsi sa pensée sous la forme nette et brève des expressions mathématiques : « L'excitation est fonction de la *dérivée* de la densité du courant par rapport au temps ».

(1) T. I, p. 258.



Cette loi a tenu une place considérable dans la Physiologie ; l'intérêt qu'elle présente aujourd'hui n'est pas simplement historique, car elle est encore enseignée, quoique de moins en moins ; il n'y a pas encore bien longtemps qu'on la prenait comme base de raisonnements sur la nature des phénomènes nerveux (WILKE et ATZLER 1912).

Il est nécessaire que nous la discutions au début de cet exposé.

Voici textuellement traduit le développement mathématique de DU BOIS-REYMOND.

« Soit  $\Delta$  la densité (1) prise comme ordonnée sur le temps comme abscisse

$$\Delta = f(t)$$

si on appelle  $\varepsilon$  la mesure de l'incitation au mouvement, c'est-à-dire de l'excitation qui se produit dans chaque élément de temps,  $\varepsilon$  est, d'après ce qui précède, une fonction quelconque, croissante avec l'argument de la pente de la courbe de densité en chaque point ou du quotient différentiel de celle-ci

$$\varepsilon = F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right) \quad (1)$$

«  $\varepsilon$  est nul quand la densité reste constante. La somme totale  $\eta$  des excitations dont la conséquence nous apparaît sous forme d'un mouvement musculaire pourrait être calculée, si la fonction F était connue en posant l'excitation différentielle

$$\begin{aligned} \varepsilon dt &= d\eta = F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right) dt \\ \eta &= \int_T^{T_1} F\left(\frac{d\Delta}{dt}\right) dt \end{aligned} \quad (2)$$

ou T et  $T_1$  signifient les abscisses du commencement et de la fin de la variation.

« Si l'on imagine par exemple que l'excitation est simplement proportionnelle à la pente

$$\varepsilon = \alpha \frac{d\Delta}{dt}$$

alors  $\eta$  devient une grandeur proportionnelle à la somme des quotients différentiels de la courbe, autrement dit à sa pente en tous ses points

$$\eta = \alpha [f(T_1) - f(T)] \quad (3)$$

(1) Autrement dit, l'intensité par unité de surface, notion plus précise, plus exacte pour l'excitation comme venait de le démontrer DU BOIS-REYMOND, que la simple considération de l'intensité. Mais le raisonnement en fonction du temps reste identique.

« Il est après cela parfaitement clair que, conformément à ce qui précède,  $\eta$  (la somme de l'excitation), se trouve d'autant plus grand qu'est plus abrupte l'allure générale de la courbe qui représente la loi de la densité de courant. »

**10. Discussion de la formule.** — Ce dernier paragraphe est inexact en simple logique ; la formule (3) signifie tout le contraire de ce que veut dire DU BOIS-REYMOND ; en effet l'excitation intégrale proportionnelle à la différence d'intensité (ou de densité) entre l'instant  $T$  et l'instant  $T_1$ , ne dépend nullement de la façon dont s'est faite la variation de courant dans cet intervalle. Peu importe que cette variation au lieu de la forme  $a$  ait été de la forme  $b$  ou même  $c$  (fig. 1) car on ne peut préciser toujours la fin de la variation.

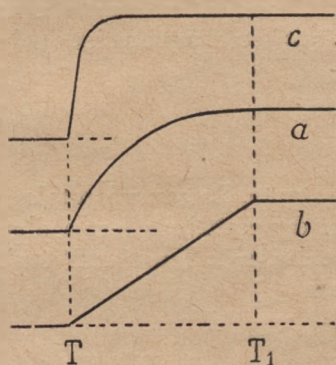


FIG. 1

C'est HOORWEG qui a fait cette juste remarque mathématique en 1896.

Mais DU BOIS-REYMOND n'a proposé la proportionnalité que comme un essai ; on pourrait sans doute trouver une autre fonction de la dérivée qui ne présentât pas cette contradiction avec l'idée fondamentale de la loi, une fonction par exemple, décroissante avec le temps, exprimant que la pente du courant sera d'autant plus efficace qu'elle sera plus marquée dans les premiers instants. Une fonction de ce genre indiquerait la fonction  $c$  comme plus efficace que  $a$  et que  $b$ , ce qui est bien

ce que voulait dire DU BOIS-REYMOND et qui est exact ; mais elle indiquerait aussi forcément que  $a$  est plus excitant que  $b$  ; je pense que DU BOIS-REYMOND aurait *a priori* considéré le courant s'établissant suivant la courbe  $a$  comme plus excitant que le courant s'établissant suivant la courbe  $b$ . Or l'expérience m'a montré le contraire (§ 22).

L. HERMANN, qui a été le principal soutien de la conception de DU BOIS-REYMOND et qui l'est resté jusqu'à sa mort (1914), sauf quelques amendements, se refusait à intégrer la dérivée pour calculer la cause de l'excitation ; ce serait la valeur même de la dérivée qui serait la grandeur efficiente, et le seuil de l'excitation serait atteint quand la dérivée atteindrait pour un point quelconque de la variation de courant une valeur suffisante. Il y a un phénomène physique auquel il est commode de penser pour préciser les idées dans ce sens : c'est l'*induction*. HERMANN fait implicitement cette comparaison que DU BOIS-REYMOND avait indiquée. Le courant induit est fonction en

effet seulement de la variation du flux inducteur, mais pour une même grandeur de variation de celui-ci il y a une même quantité d'électricité mise en mouvement dans le circuit induit, quelle que soit la forme, la durée de cette variation, tandis que l'intensité du courant induit dépend de la vitesse de cette variation. On peut supposer aisément un phénomène qui se produise à condition que le courant induit atteigne à un instant quelconque une intensité suffisante : telle serait l'excitation.

Cette conception est également contredite par l'expérience comparative entre le courant de forme *a* et le courant de forme *b*.

La fonction convenable de la dérivée paraît ainsi bien difficile à trouver. Mais il est inutile de la chercher, attendu que le principe est faux et contredit expérimentalement dans la plus directe de ses conséquences : le courant constant dont la dérivée est, par définition, égale à 0, peut avoir tout aussi bien que la variation son pouvoir d'excitation.

Le courant n'excite pas par sa variation, il excite par *les premiers instants de son passage*, variable ou constant.

C'était ce qu'avait dit VOLTA déclarant d'ailleurs qu'il n'en pouvait « pas fournir d'autre explication sinon que c'est la nature des nerfs moteurs volontaires... d'être excités par la première poussée du fluide électrique lancé dans le circuit et de ne plus l'être tandis que la même excitation continue sans changement ». DU BOIS-REYMOND cite cette phrase dont il souligne la fin pour regretter qu'un esprit « si bien doué pour l'abstraction, n'ait pas su voir que c'était la variation qui excitait et non pas le courant » (1).

*Constatations fondamentales.* — Il faut regarder les faits qui dans l'esprit de DU BOIS-REYMOND justifiaient sa conception. Ce sont toujours les mêmes qui la maintiennent encore là où elle subsiste. Il s'agit d'ailleurs de constatations non seulement réelles, mais importantes. Sur la préparation sciatique-gastrocnémien de Grenouille avec des durées perceptibles pour nos sens, ce sont des résultats d'expérience d'une netteté parfaite. La discussion ne peut porter que sur leur interprétation, ou leur analyse.

On peut ramener ces faits à deux constatations fondamentales : 1<sup>o</sup> L'excitation est consécutive à une variation de courant ; 2<sup>o</sup> L'excitation dépend de la rapidité de la variation.

**11. L'excitation est consécutive à une variation de courant.** — En fermant brusquement sur le nerf un courant constant (2) on a :

— Une réponse élémentaire (secousse) du muscle au moment de la fermeture.

(1) *Untersuchungen...*, t. I, p. 263.

(2) C'est-à-dire un circuit comprenant une force électromotrice constante et des électrodes impolarisables.

— Repos pendant tout le temps que passe le courant.

— Une nouvelle réponse quand on rompt brusquement le circuit (excitation d'ouverture).

Bien entendu c'est pour une intensité convenable qu'on obtient ce résultat ; la zone d'intensité convenable est d'ailleurs assez étendue. Pour une intensité plus faible, ou plus forte (1) on pourra n'avoir qu'une seule réponse, soit à la fermeture, soit à l'ouverture ; pour une intensité trop faible on n'aura aucune réponse. Mais le point à considérer, c'est que le courant ne produit d'effet, s'il en produit, qu'au moment de la fermeture ou au moment de la rupture ; quelle que soit son intensité, faible ou forte, le passage même du courant pendant une durée quelconque perceptible pour nos sens paraît absolument dénué d'efficacité (2).

On représente graphiquement sur une même échelle des temps

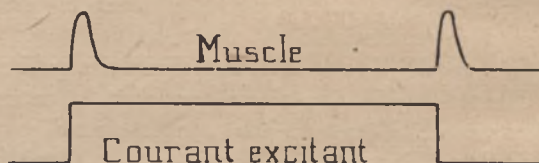


FIG. 2

comme abscisse la correspondance des phénomènes électriques et des phénomènes physiologiques (fig. 2). Il n'y a là pour ainsi dire aucune convention. Un tel graphique s'obtient directement avec un muscle attelé à un myographe et un signal magnéto-électrique sur le circuit excitant.

La fermeture et la rupture du courant provoquent chacune une excitation simple. Si l'on produit, au bout d'un certain temps de ce passage constant et inefficace, une nouvelle variation d'intensité de même sens et de même amplitude, on aura de nouveau le même effet d'excitation ; corrélativement, de cette intensité double, on peut redescendre à 0 en deux escaliers brusques de même amplitude ; on aura encore deux excitations (fig. 3).

Il est parfaitement légitime de dire : l'excitation s'est produite à chaque variation du courant et seulement quand il y a eu variation.

(1) *Loi des secousses*, aujourd'hui *loi de Pflüger*.

(2) La rupture, après un courant très prolongé, peut être suivie d'une contraction permanente (tétanos d'ouverture de Ritter). La fermeture d'un courant peut donner lieu aussi à une contraction permanente dont l'existence a été mise en lumière par Pflüger et dont l'analyse a donné lieu à plusieurs travaux récents ; il s'agit d'un tétanos à très grande fréquence, l'activité du nerf étant elle aussi rythmée suivant la même fréquence. Ces phénomènes sortent des conditions normales de l'excitation ; le tétanos d'ouverture, qui tient le muscle contracté en l'absence de tout courant électrique, suffit à montrer qu'il s'agit là d'autre chose que de l'action directe du courant sur le nerf.

Ce qui ne veut pas dire : le processus de l'excitation est limité à la période variable du courant !

Voici un second point expérimental qui est non moins net.

12. **L'excitation dépend de la rapidité de la variation.** — Un courant qui est fortement excitant lorsqu'on le fait passer brusquement dans l'organisme ne produira aucun effet si on l'établit progressivement ; de même, l'excitation de rupture manquera si l'intensité est ramenée par degrés à zéro. Manier ainsi le courant s'appelle en allemand *hinein* et *herausschleichen*, ce qui peut se traduire très convenablement, il me semble, par établir et supprimer *subrepticement* le courant.

Pour l'étude de ce point, les meilleures expériences que put citer DU BOIS-REYMOND étaient celles de RITTER.

Soit une pile (au sens primitif du mot, un empilement de couples

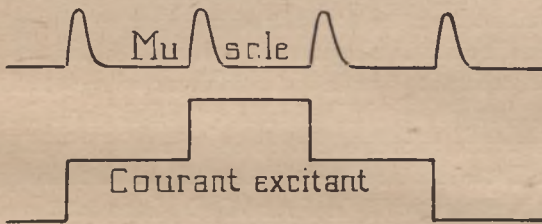


FIG. 3

zinc-argent) composée d'un assez grand nombre d'éléments pour qu'en saisissant chaque extrémité dans une main, on reçoive une forte commotion ; avec la main gauche, on touche l'extrémité gauche, soit un disque d'argent ; dans la main droite, on tient un fil métallique bifurqué, une petite fourche conductrice, avec deux pointes dont l'écartement correspond à l'épaisseur d'un couple ; de l'une des pointes on touche le zinc du premier couple à gauche, fermant ainsi le couple sur lui-même à travers le corps ; aucune excitation : la force électromotrice est trop petite pour une telle résistance. Puis cette pointe restant en contact avec le zinc du premier élément, on applique la seconde pointe sur le zinc du second élément, et alors on soulève la première pointe ; on est ainsi passé, sans revenir à zéro, de un à deux éléments ; on a dans le circuit une force électromotrice double : pas d'effet. Un demi-tour de la petite fourche vers la droite introduit de même un troisième élément ; on peut ainsi, un à un, en introduire des *centaines*, dit RITTER, sans que se produise la moindre commotion, pourvu qu'à aucun instant le circuit ne soit rompu.

RITTER a encore procédé d'une autre manière pour établir gra-

duellement une forte intensité, cette fois d'une façon continue et non plus marche à marche. La main gauche étant en contact avec l'extrémité gauche de la pile, l'extrémité droite de celle-ci est mise en connexion avec le fond d'un tube long et étroit rempli d'eau ; la main droite s'arme d'un fil métallique qu'elle introduit dans le tube et pousse peu à peu vers le fond. On peut ainsi aller jusqu'au bout sans rien sentir, mais si le fil métallique a préalablement été poussé à fond et qu'on le saisisse, on éprouve une forte commotion.

Ici le tube d'eau constitue une très grande résistance en série avec le corps ; l'intensité est minima quand le courant doit traverser le tube en entier ; elle augmente à mesure que le fil métallique court-circuite une portion de plus en plus grande de cette résistance.

Voilà pour les courants subreptices, avec quelques autres expériences du même genre. C'est frappant comme phénomène global, mais la graduation de la vitesse manque évidemment de précision.

D'autre part, dans les expériences de GALVANI sur *la secousse sans métal*, on avait reconnu la nécessité d'une grande brusquerie dans la fermeture du circuit. Il s'agit, sur une préparation de Grenouille, d'obtenir une excitation par la seule différence de potentiel des tissus, par *le courant propre de la Grenouille*, qui allait, avec les travaux de DU BOIS-REYMOND, prendre le nom de *courant de repos* des muscles et des nerfs. Cette différence de potentiel, qui est de quelques centièmes de volt, se trouve à la limite de la force électromotrice suffisante pour établir, à travers un nerf, un courant excitant ; si l'action du courant est diminuée, si peu que ce soit, par la lenteur de son établissement, la secousse fait défaut. Dans les expériences, fréquemment répétées en raison de leur importance (c'était l'existence même de l'électricité animale qui était en cause), on fermait, d'une façon ou d'une autre, mais sans conducteur métallique, le circuit nerf-muscle ; on employait souvent pour cela un fragment de viande cuite ; lorsqu'on déposait ce fragment avec précaution sur les tissus, on avait évidemment, entre des substances peu conductrices, un contact d'abord très étroit, par suite très résistant et il fallait une fraction de seconde, très petite mais ici non négligeable, pour que le passage du courant fût bien établi ; l'expérience était négative. Mais si on lançait le fragment de viande de façon qu'au choc les substances plus ou moins plastiques prissent rapidement un large contact, alors la secousse apparaissait. Il était facile de démontrer que ce n'était pas l'ébranlement mécanique qui causait l'excitation ; et la brusquerie de la variation électrique apparaissait à juste titre comme la condition de son efficacité.

A cette affirmation, rien à redire, sinon qu'il s'agit d'une brusquerie relative, et que *rapide ou lent* comme *chaud ou froid* sont des jugements

dépendant de la vitesse, de la température, propres au sujet. Mais si l'on traduit cette notion, comme le fait DU BOIS-REYMOND, en transportant l'action à la variation même, il faut démontrer que le régime permanent est inefficace ; non pas seulement le régime permanent loin de la perturbation, mais toute portion quelconque du courant constant aussitôt que la variation est terminée. L'expression mathématique ne permet point d'ambiguïté là-dessus ; la dérivée est nulle quand le courant ne varie plus : l'excitation doit être suffisante à ce moment-là, ou elle ne le sera jamais ; il est complètement inutile de laisser passer le courant aussitôt qu'il atteint sa valeur définitive. Voilà ce que comporte nécessairement la loi ; DU BOIS-REYMOND d'ailleurs ne se refusait pas à cette conséquence qu'il pensait vérifiée dans les faits et qu'il trouvait avantageuse pour les recherches. « Quant au rhéoscope physiologique, dit-il..., il n'y a heureusement aucune limite connue à la rapidité qu'on ne peut pas dépasser sans voir disparaître l'effet » (1).

Le rhéoscope physiologique, c'est la patte de Grenouille ; la limite n'avait pas été cherchée bien loin sur cet objet. Avec d'autres objets, elle allait apparaître nettement.

---

(1) *Untersuchungen...*, t. I, p. 412.

## CHAPITRE II

### De Pflüger à Engelmann

43. **Pflüger et l'électrotonus physiologique.** — Mais d'abord la question avait profondément changé d'aspect avec les travaux de PFLÜGER presque contemporains de ceux de DU BOIS-REYMOND.

Celui-ci avait découvert un phénomène électrique particulier dont le nerf devient le siège quand une portion quelconque de sa longueur est parcourue par un courant constant ; il avait appelé ce phénomène l'*électrotonus*. Déjà divers auteurs : RITTER, NOBILI, VALENTIN et surtout ECKHARD avaient constaté des variations d'excitabilité du nerf pendant le passage du courant constant. PFLÜGER (1859) éclaircit, systématisa les constatations de ces auteurs, et rapprochant ces perturbations physiologiques du phénomène physique observé par DU BOIS-REYMOND, il leur donna le même nom, *électrotonus*, cette fois *électrotonus physiologique* ou modification électrotonique de l'excitabilité.

Bien plus, il ramena l'excitation elle-même à l'électrotonus.

A l'électrode négative, ou catode, l'excitabilité est augmentée : c'est le *catelectrotonus* ; à l'électrode positive, ou anode, l'excitabilité est diminuée : c'est l'*anélectrotonus*. Cela, tandis que le courant passe et à partir de l'instant de la fermeture. Mais au moment où le courant est interrompu, il se produit un renversement des phénomènes : l'excitabilité est diminuée à la catode et augmentée à l'anode, cela, bien entendu, pour un peu de temps seulement, la modification disparaissant graduellement, mais rapidement.

Or, on sait, par d'autres expériences, que l'excitation de fermeture naît à la catode, l'excitation d'ouverture à l'anode. Rapprochant les deux séries de faits, PFLÜGER formule ainsi le phénomène : *l'excitation est produite soit par l'apparition du catelectrotonus, soit par la disparition de l'anélectrotonus*.

Quelle indétermination qui subsiste quant à la notion de l'électrotonus, celui-ci peut en tout cas être appelé une *polarisation*. Le phénomène physique allait, quelques années plus tard, être ramené



à une polarisation électrolytique sur le schéma du conducteur à noyau (MATTEUCCI). A l'époque dont nous parlons, on imaginait, avec DU BOIS-REYMOND, des molécules (on donnait à ce mot un sens spécial) douées de pôles électrostatiques, qui s'orientaient sous l'influence du courant ; c'est toujours une polarisation.

PFLÜGER aurait donc pu s'exprimer ainsi ; l'excitation est produite soit par l'établissement d'une polarisation catodique, soit par la disparition d'une polarisation anodique.

Ce serait la formule exacte de la position actuelle des recherches sur ce problème.

On voit facilement que ce terrain est tout à fait différent de celui de DU BOIS-REYMOND. Ce changement de point de vue a tout de suite sa répercussion sur la façon de comprendre les phénomènes qui suivent les variations brusques de courant dans le nerf.

D'abord l'excitation d'ouverture ne peut plus être rapportée au simple fait que le courant tombe de sa valeur constante à zéro. Le catélectrotonus s'établit progressivement pendant le passage du courant, avec une lenteur relative qui a permis de suivre sa marche même sur la Grenouille ; il faut évidemment qu'il ait atteint, au moment où on interrompt le courant, une valeur suffisante pour que sa disparition excite : l'excitation d'ouverture apparaît ainsi comme une fonction de la durée du courant électrique précédent.

14. **Recherches de von Bezold.** — Bientôt v. BEZOLD généralise (1861).

Sur divers muscles de la Grenouille (notamment sur le couturier qui est un muscle relativement lent, et souvent sur le couturier curarisé, c'est-à-dire ralenti encore quant à ses processus d'excitation), il mesure le *temps perdu* de la contraction ; il compare la différence dans ce retard suivant que l'excitation est produite en un temps négligeable par une onde induite d'ouverture ou par la fermeture d'un courant de pile ; dans ce second cas, outre *le stade de contraction latente*, le temps perdu comprend ; suivant l'expression de HELMHOLTZ, *un stade d'excitation latente*, c'est-à-dire un certain espace de temps, compté depuis l'établissement brusque du courant électrique, pendant lequel les effets de ce courant (constant) doivent s'ajouter les uns aux autres pour atteindre le seuil. BEZOLD opérant par la méthode graphique, trouve des valeurs très appréciables pour la durée de ce stade.

Voici textuellement traduite sa conclusion :

« Si les courants de pile, dont la fermeture ou l'ouverture est employée comme moyen d'excitation, sont au-dessous d'une certaine force, alors le processus moléculaire de l'excitation dans les fibres

nerveuses ou musculaires ne succède pas immédiatement à la variation de densité de courant positive ou négative, qui répond à la fermeture ou à l'ouverture, mais il s'écoule un temps d'arrêt dépendant de la force du courant et en proportion inverse de cette force, jusqu'à ce que le processus moléculaire de l'excitation se produise ».

« Ce n'est donc pas, en tel cas, à la variation de densité électrique que Muscle et Nerf répondent par le processus d'excitation, mais, lors de la fermeture, c'est le passage du courant sous une intensité constante qui accomplit l'excitation ; lors de la rupture, ce sont des perturbations ultérieures de l'équilibre organique persistant quelque temps après la rupture qui sont liées à l'excitation (1). »

Le livre qui comporte ces conclusions est dédié « au Maître et Ami Emile DU BOIS-REYMOND, en hommage de respect et de reconnaissance » et la préface indique que le travail, commencé au laboratoire de DU BOIS-REYMOND, a été poursuivi jusqu'au bout avec une amicale participation. Je n'ai pu y trouver la moindre allusion à la fameuse loi qui donne l'excitation comme fonction de la dérivée du courant par rapport au temps (2). Faut-il en conclure que DU BOIS-REYMOND et son école avaient *in petto* abandonné cette loi ? Ce serait sans doute la meilleure explication du silence auquel se heurtèrent les contradictions qui furent ensuite formellement opposées à cette loi, notamment le mémoire que FICK publiait en 1863, très peu de temps par conséquent après le travail de VON BEZOLD dont il n'avait pas eu connaissance.

15. **Recherches de Fick sur l'Anodonte.** — Ce mémoire de FICK (1863) est d'ailleurs très important pour notre question.

FICK avait entrepris, systématiquement, d'étudier la contractilité et l'excitabilité sur un muscle très différent du muscle strié de la Grenouille ; il choisit comme tel le muscle adducteur des valves de l'Anodonte.

Son dispositif était analogue à ceux que nous avons vus jusqu'ici et ne l'emportait pas beaucoup sur eux comme finesse, du moins au début de ses recherches. Ainsi, pour réaliser des courants progressifs, il y avait entre les électrodes une dérivation constituée de la façon suivante : un tube rempli de solution de sulfate de zinc et muni de deux électrodes de zinc amalgamé dont l'une, portée par un tube de verre glissant dans un bouchon, peut être déplacée simplement à la main, suivant l'axe du tube ; quand les deux électrodes de la colonne liquide sont au voisinage l'une de l'autre le courant est à peu près nul dans le circuit d'excitation ; son intensité s'accroît à mesure qu'on

(1) *Untersuchungen...*, p. 325.

(2) Même dans un chapitre de généralités intitulé : « Sur la loi de l'excitation des muscles et des nerfs par le courant électrique », p. 187-194.

éloigne l'électrode mobile, accroissant la résistance de la dérivation.

FICK constate les faits suivants :

1<sup>o</sup> *Influence de la rapidité d'établissement :*

(La manœuvre du rhéostat liquide se fait d'un mouvement aussi uniforme que possible, c'est-à-dire la variation de courant dans le circuit d'excitation est sensiblement linéaire.)

a) Il est indifférent que la période d'établissement soit infiniment petite ou dure plusieurs secondes jusqu'à 10 secondes.

b) Au delà de 10 secondes, l'efficacité diminue avec la durée de la période d'établissement pour devenir nulle quand cette durée approche de 120 secondes.

Il y a dans ces chiffres une certaine indétermination ; pour quelques expériences au moins, on peut calculer en degrés du galvanomètre de FICK la pente réelle, c'est-à-dire la fraction de voltage qui est introduite dans chaque unité de temps, mais cette pente n'est pas repérée par rapport à l'excitabilité de la préparation ; il y manque, par exemple, la détermination comparative du plus petit voltage qui excite lorsqu'on ferme rapidement le circuit. Il est clair néanmoins que cette pente relative ainsi précisée devrait être ici considérablement plus faible que sur la Grenouille pour que le courant puisse s'établir subrepticement.

On remarquera ce point *a* qui a été retrouvé plus tard, mais avec un autre degré de précision, sur les muscles du Crapaud et de la Grenouille (1) : pour avoir son plein effet, un courant prolongé doit s'établir avec une certaine vitesse, mais non avec une brusquerie absolue ; entre certaines limites, ici assez larges, la vitesse de la variation est sans importance.

Ce fait est nettement contraire à la conception de DU BOIS-REYMOND.

2<sup>o</sup> *Influence de la durée du passage :*

c) Pour une amplitude donnée de variation du courant, la nouvelle intensité doit persister un certain temps pour que la variation puisse agir comme excitant (2).

d) La secousse du muscle, « mesure de l'excitation », s'accroît, avec la durée du courant, jusqu'à une certaine limite, encore indéterminée ; cette limite atteinte, une durée plus prolongée est inutile.

Ces conclusions que je reproduis littéralement telles que FICK les a rédigées sont exactes, quoique les expériences sur l'Anodonte qui leur servent de base soient discutables. En voici le dispositif :

Une lame vibrante, *marteau de Wagner*, est placée comme inter-

(1) VON KRIES, 1884, SCHOTT, 1891, GILDEMEISTER, 1904, KEITH LUCAS, 1907 ; on trouvera loin (§ 60) le résumé de ces recherches. FICK n'est pas cité là-dessus par ces auteurs.

(2) Cet énoncé comprend la *durée de l'ouverture* ; FICK a démontré que l'interruption du courant doit occuper un certain temps pour être efficace.

rupteur périodique sur le courant excitant ; la durée de ses oscillations est modifiée dans une large mesure avec la longueur de la partie vibrante et le poids qui la charge ; le temps pendant lequel à chaque oscillation le circuit reste fermé croît et décroît évidemment avec la période d'oscillation. FICK constate que, pour obtenir un même effet physiologique, il faut toujours un courant plus intense quand les interruptions se font sur un rythme rapide que lorsqu'elles se font sur un rythme lent. Outre que les durées de fermeture sont impossibles à apprécier, il y aurait lieu de redouter comme influences perturbatrices, dans une telle expérience, d'une part, une différence probable dans les conditions d'établissement du courant suivant le rythme, d'autre part, une sommation des excitations également fonction du rythme.

**16. Généralisation à la Grenouille.** — Quoi qu'il en soit, FICK a vu juste, et il a vu large.

« Les expériences ci-dessus, écrit-il, m'ont amené à la pensée que pour les muscles striés de la Grenouille non plus, la loi de DU BOIS n'est pas la dernière expression de la réalité. Il était à croire que, là aussi, le courant, pour produire l'excitation, doit passer pendant un certain temps ; seulement, devait-on penser aussi, les durées pendant lesquelles le courant doit passer sont extraordinairement plus courtes que pour le muscle paresseux de l'Anodonte. »

FICK a construit un appareil pour régler en vue du muscle rapide les durées de passage nécessaires. Le long de deux tringles parallèles coulisse un petit plateau attaché à une lanière de caoutchouc ; on tire sur le plateau de façon à allonger la lanière, on le lâche, et il part avec une grande vitesse, fonction de l'étirement de la lanière ; pour mesurer cette vitesse, on lui fait rencontrer à angle droit l'extrémité d'une flèche oscillante ; l'amplitude de l'oscillation balistique permet de calculer la vitesse. Ce plateau porte un petit ressort métallique qui frotte au passage sur une bande également métallique ; le circuit d'excitation aboutit d'une part à ce ressort, de l'autre à cette bande ; la largeur de celle-ci divisée par la vitesse donne le temps de la fermeture. FICK n'hésite pas à exprimer en cent-millième de seconde les durées dont il se sert. Le courant constant ainsi fermé va exciter soit directement, soit par le nerf, un gastrocnémien de Grenouille attelé à un myographe.

On trouve alors, comme sur le muscle de l'Anodonte, que la hauteur de la secousse, pour une intensité constante, augmente avec la durée du passage, jusqu'à une certaine limite ; le temps efficace est d'autant plus grand qu'on prend une plus petite intensité. Le maximum obtenu dans les expériences a été de deux à trois millièmes de seconde. Inver-

sement, avec ces petites intensités, toute secousse disparaît pour les durées inférieures à un millième de seconde. La self-induction a été soigneusement évitée dans le circuit ; le courant peut donc atteindre sa pleine valeur en des temps plus petits que ceux-là.

FICK examine l'objection qu'on pouvait lui faire de la sommation entre une excitation de fermeture et une d'ouverture. HELMHOLTZ a montré que l'effet de deux excitations qui se suivent de très près diminue avec l'intervalle de temps qui les sépare quand cet intervalle est très petit. Est-ce cela qui se produit avec un passage de courant constant de durée décroissante ? Non, car en admettant que la sommation, c'est-à-dire ce qu'ajoute la seconde excitation, tende vers 0, il resterait toujours l'effet de la première excitation, de la fermeture qui est le plus grand. Cet argument, dit FICK, dispense de donner les autres qui se présentent à l'esprit.

En résumé, observant un muscle dont l'irritabilité est beaucoup plus lente que celle du gastrocnémien de la Grenouille, FICK voit sans peine que la brusquerie considérée comme nécessaire dans l'établissement du courant n'est qu'une rapidité relative ; il voit aussi que la durée du passage, abstraction faite du stade variable, joue un rôle dans l'excitation. Reprenant alors ce dernier point avec une instrumentation sommaire, mais qui permet d'étudier l'influence de temps très petits, il constate, sur le muscle rapide typique, que la durée du passage est effective pour l'excitation pendant quelques millièmes de seconde après la variation brusque.

C'est la démonstration formelle et directe de l'inexactitude de la loi de DU BOIS-REYMOND. C'est en même temps la notion, nettement affirmative, que la vitesse d'excitabilité varie avec la vitesse de contractilité ; le nerf moteur n'est point séparé de son muscle.

**17. Recherches de Brücke ; muscles paralytiques et curarisés.** — Cette séparation, destinée à devenir classique, entre l'excitabilité du nerf et l'excitabilité du muscle, a été effectuée par BRÜCKE (1867) dans un mémoire qui suivait de près le travail de FICK.

Les cliniciens allemands venaient de faire la découverte du phénomène fondamental en électrodiagnostic que les muscles paralysés après section de leur nerf moteur perdent leur excitabilité pour les chocs d'induction et la conservent pour les courants de pile. E. NEUMANN, en 1864, avait démontré, par quelques expériences simples, que le pouvoir de cette deuxième forme d'excitation était dû à sa plus longue durée. NEUMANN avait fait aussi des recherches expérimentales sur la Grenouille ; examinant des muscles et des nerfs au cours de la mort des tissus, il avait trouvé que l'excitabilité pour les courants brefs diminue bien plus rapidement que pour les courants prolongés.

BRÜCKE considère que l'assimilation faite par NEUMANN n'est pas exacte ; l'excitabilité nerveuse est totalement disparue dans les cas cliniques considérés. Pour reconstituer l'analogie de ces cas, il recourt à l'intoxication par le curare ; il constate, en effet, par diverses expériences comparatives, qu'une patte de Grenouille curarisée devient très peu excitable à toutes les ondes électriques brèves, mais reste à peu près aussi sensible aux courants prolongés et aux variations relativement lentes.

« Quelle que soit l'opinion que l'on ait sur la manière dont le curare soustrait les muscles à l'influence de leurs nerfs, que les appareils terminaux situés sous le sarcolemme soient mis hors d'état de fonctionner ou bien qu'ils puissent encore servir de point de réception aux excitations électriques, il est en tout cas hors de doute que les excitations électriques agissent sur les muscles en cet état *suivant de tout autres lois* que là où les nerfs sont vraiment actifs. »

C'est là le point de départ de cette doctrine suivant laquelle un muscle a une excitabilité différente de celle de son nerf moteur, et c'en est le seul fondement. Les expériences invoquées par BRÜCKE répétées à la clinique ou au laboratoire ne peuvent fournir que les mêmes résultats, fort nets, mais on n'en a pas discuté la signification. Je tiens cette distinction pour erronée ; admise par tous les physiologistes depuis 1868, elle a certainement beaucoup gêné le progrès des connaissances sur l'excitabilité. Mais d'autre part, en partant de ces mêmes expériences, BRÜCKE est arrivé sur l'excitation électrique en général à des considérations fort intéressantes, qu'il a exposées dans un second mémoire (1868). Sur le nerf moteur ou le muscle normal d'une part, sur le muscle paralysé ou curarisé d'autre part, quelle que soit l'explication de cette différence, la durée de passage du courant compte d'une façon différente pour l'excitation.

Voilà ce que BRÜCKE avait vu, avec une instrumentation des plus sommaires (pour obtenir des passages brefs de courant, il faisait simplement rebondir de plus ou moins haut sur une plaque métallique une lame métallique formant ressort, le circuit se trouvant fermé pendant le contact des deux parties), mais il avait bien vu qu'il s'agissait d'une question de degré, et non d'une différence essentielle comme pouvait le faire croire l'expression « *suivant de tout autres lois* » que j'ai citée plus haut.

18. **Essai d'expression du rôle de la durée dans l'excitation.** — « Si nous imaginons, dit-il, que la durée du courant excitant croisse à partir de 0, les nerfs s'excitent les premiers, et ensuite, quand la durée s'est accrue, les muscles peuvent s'exciter à leur tour » (p. 452).

Il trouve dans les expériences de FICK l'indication d'une substance

irritable, le muscle de l'Anodonte, pour laquelle les durées utiles sont encore plus grandes, et sur cet ensemble (sans parler d'une série d'expériences personnelles sur l'excitation d'ouverture manifestement faussées par la décharge de polarisation de ses électrodes) il établit une formule nouvelle de l'excitation électrique.

La conception fondamentale de BRÜCKE se rattache à celle de PFLÜGER et de VON BEZOLD.

« Il est naturel et inévitable de rapporter l'excitation au changement que le courant produit dans le nerf. Mesurons ce changement comme écart à partir de l'état normal et appelons le  $s$ ; le changement produit dans un temps infiniment petit  $dt$  devient  $ds$ . Appelons  $u$  l'élément d'excitation produit en même temps et posons  $\frac{ds}{dt} = u$ , c'est-à-dire qu'il se produit un élément d'excitation d'autant plus grand que le changement marche plus vite et la production de cause d'excitation cesse aussitôt que le nerf arrive à un état permanent, où  $s$  ne grandit plus, et  $\frac{ds}{dt} = 0$ . Ceci est l'analogie de la loi de DU BOIS-REYMOND, où je remplace l'intensité du courant par l'écart entre l'état actuel du nerf et son état normal » (1) (p. 455-456).

« L'excitation augmente avec la durée du courant, au-dessous d'une certaine limite ; donc les éléments d'excitation peuvent s'additionner d'un instant à l'autre. Mais ils ne peuvent évidemment pas s'additionner intégralement leur somme serait alors  $\int u dt$  et puisque  $u = \frac{ds}{dt}$  dans le cas où le changement  $s$  s'accroîtrait indéfiniment même très lentement, il y aurait toujours une secousse, pourvu que le courant durât assez longtemps et finalement fût assez intense pour amener  $s$  à la valeur nécessaire ; ce qui n'est pas exact, comme on sait. Il faut admettre que l'élément d'excitation, s'il n'est pas immédiatement efficace, s'atténue et ne peut que pendant un temps limité apporter un quantum additif à l'excitation » (p. 456).

Au bout d'un temps  $t = \alpha$ , on n'a donc pas affaire à la somme

$$\int_0^{\alpha} u dt \text{ mais à la somme } \int_0^{\alpha} (u - y) dt. \text{ } y \text{ est nul pour } t = \alpha, \text{ et,}$$

(1) Cette substitution est capitale quoique la loi soit analogue comme expression puisque le changement du nerf est un phénomène progressif qui se développe pendant les premiers instants du passage du courant constant. « Des principes généraux de la mécanique et des faits connus jusqu'à ce jour. . . nous déduisons, dit Brücke, un peu plus loin (p. 459) que même si le courant s'établit à sa pleine intensité en un temps infiniment petit à partir de la fermeture le nerf n'arrive pas à l'état stable dans ce même temps infiniment petit, mais il lui en faut un plus long. » Il est peut-être utile d'insister sur ce point, que Weiss semble avoir méconnu quand il écrivait à propos du passage de Brücke cité dans le texte : « En somme, jusqu'ici c'est la théorie de Du Bois Reymond où  $i$  est remplacé par  $s$  c'est-à-dire la cause par un effet supposé (Archives italiennes de biologie, t. XXXV, 1901, p. 418).

pour toute valeur du temps plus petite, telle que  $t = \alpha - h$  on a  $y = u - p$  où  $p$  représente ce qui reste au temps  $t = \alpha$  de l'élément d'excitation  $u$  produit à l'instant  $t = \alpha - h$ .

Il est clair par suite que la valeur de l'intégrale :

$$\int_0^{\alpha} (u - y) dt$$

ne croît pas indéfiniment avec la valeur de  $\alpha$  ;  $u$  devenant toujours nul au moment où le nerf atteint son état stable. Il vient alors ceci : pour un nerf donné et pour une intensité de courant donnée, il y a une limite de durée au delà de laquelle un prolongement du passage de courant n'augmente plus la réponse (p. 457).

L'élément d'excitation  $u$  tend à disparaître dès qu'il est formé ; au bout d'un certain temps  $k$ , son résidu est pratiquement nul.  $k$  dépend à la fois de la valeur de  $u$  et d'une propriété particulière à la préparation neuro-musculaire examinée ; il peut représenter une durée considérable. Dans ce cas, même des courants lentement progressifs pourront déterminer une réponse. Ainsi du muscle de l'Anodonte étudié par FICK : « Ici, la longue persistance de l'élément d'excitation une fois produit nous est directement démontrée par la longueur de l'intervalle qui peut s'écouler entre l'excitation et la contraction » (p. 460). Et que l'affaiblissement du processus soit lent, c'est encore apparent dans ce fait remarquable signalé par FICK ; sur ce muscle une série d'ondes électriques brèves se succédant rapidement agit comme un courant continu.

Cette conception établit un lien entre la lenteur de la contraction et de l'extension d'une part et d'autre part la durée pendant laquelle les excitations peuvent s'additionner (p. 457 en note). »

BRÜCKE lui-même résume ainsi son travail :

« J'ai essayé de trouver une formule qui montre, conformément aux résultats expérimentaux connus, que la durée, l'intensité du courant et la rapidité de son établissement sont complémentaires l'une de l'autre ; qui rend compte, d'autre part, de ce fait que les diverses préparations neuro-musculaires réagissent d'une façon si différente à la même forme d'excitation électrique (p. 466). »

On pourrait sans doute reprocher à la théorie de BRÜCKE d'être à la fois vague et arbitraire. Quel est ce changement qui se produit dans le nerf par le passage du courant électrique, et comment tend-il vers une valeur constante ? Suivant quelle fonction de l'intensité du courant se développe-t-il ? La fonction  $y$  de la formule est très indéterminée, mais sûrement compliquée. De telles objections ont peut-être empêché cette théorie d'avoir en son temps le succès qu'elle méritait ; mais quand nous la comparerons aux théories les plus récentes



nous aurons l'occasion de voir que BRÜCKE avait posé la question sur son véritable terrain ; et la solution qu'il en avait donnée, toute imparfaite qu'elle fût, aurait pu utilement servir de guide à des recherches modernes qui se sont bâties en la laissant pratiquement dans l'oubli et qui sont, par quelque côté, moins exactes ou moins complètes.

Il est étrange vraiment, et peu réconfortant, que du travail de BRÜCKE la conclusion erronée sur la différence d'excitabilité du nerf au muscle soit devenue un dogme classique et la conception si intéressante du rôle de la durée dans l'excitation, rôle variable suivant l'irritabilité en jeu, n'ait pris aucune place dans la science.

Mais avant que de passer à la longue éclipse de cette conception nous avons encore à voir le mémoire, publié par ENGELMANN en 1870, qui est riche de faits aussi bien que de considérations intéressantes dans cet ordre d'idées.

**19. Recherches d'Engelmann sur l'uretère.** — ENGELMANN a expérimenté d'abord sur l'uretère de Lapin, c'est-à-dire en somme sur un muscle lisse. Tous les phénomènes se déroulent assez lentement pour que l'on puisse en suivre les diverses phases ; on a sous les yeux, comme dans une cinématographie ralentie, les temps successifs du processus d'excitation qui sur le nerf ou le muscle rapide s'accomplit en un clin d'œil. Veut-on connaître la localisation polaire des excitations ? A la fermeture du courant, on voit une contraction se produire à la cathode et une onde contractile se propager à partir de là ; à l'ouverture du courant, si celui-ci a été assez fort et assez prolongé pour donner lieu à une excitation d'ouverture, celle-ci naît visiblement à l'anode comme la précédente à la cathode.

Sur un tel objet, l'influence de la durée du courant constant n'est pas difficile à constater, ni même à mesurer. Les passages de courant sont simplement effectués par la main de l'expérimentateur, qui ferme le circuit en plongeant vivement une pointe de cuivre amalgamé dans un godet de mercure, compte un certain nombre de quarts de seconde en suivant les battements d'un métronome, et rompt le circuit en relevant vivement la pointe. Plus le passage est long pour une intensité donnée, et jusqu'à une certaine limite, plus la contraction ainsi excitée est forte ; il n'y a pas de contraction du tout si la durée du passage n'excède pas une certaine limite. Et cette limite (qui est toujours bien au delà du temps nécessaire pour que le courant atteigne son régime) est d'autant moins élevée que le courant est plus fort. Voici sur ce dernier point les chiffres d'une expérience (1).

(1) P. 226. Les intensités sont représentées en centimètres du rhéocorde ; cette longueur mesure la résistance shuntant le circuit d'excitation ; la différence de potentiel aux extrémités de ce circuit, et par conséquent l'intensité du courant qui le parcourt, sa propre

Intensités	Durée
4.000 .....	1/4
500 .....	1/2
50 .....	1
25 .....	2
15 .....	3
12 .....	4
11 .....	5
10,5 .....	6

Nous voyons apparaître une relation régulière entre l'intensité et la durée du passage. Portons ces chiffres en graphique, l'intensité en ordonnée sur le temps en abscisse, il se dessine une courbe continue

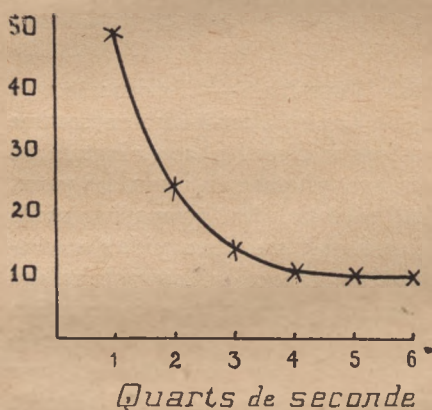


FIG. 4

dont l'allure est intéressante. Naturellement pour le 1/4 ou le 1/2 quart de seconde, les mesures manquent de précision; nous avons néanmoins la première esquisse, juste en ses traits généraux, d'une loi qui sera retrouvée par des travaux plus récents et que nous aurons à étudier de très près.

20. L'influence de la pente d'établissement est bien moins clairement analysée. On voit qu'une phase d'établissement (linéaire) durant seulement quel-

ques quarts de seconde suffit à supprimer la contraction que produisait la fermeture brusque du courant sous la même différence de potentiel. Mais combien de temps le régime permanent est-il maintenu? « Jamais plus de cinq secondes », dit le texte; le renseignement est insuffisant. En outre, comme dans les expériences de FICK, les pentes ne sont pas repérées par rapport à l'excitabilité en jeu. ENGELMANN d'ailleurs ne considère pas cette notion de pente du courant qui lui permettrait de préciser; néanmoins la différence à ce point de vue entre l'irritabilité lente et l'irritabilité rapide est manifeste.

« Toute réponse (à la fermeture) disparaît si la durée de la variation de courant dépasse une certaine limite; cette limite est plus élevée pour les courants forts que pour les courants faibles, mais en général elle est

résistance étant beaucoup plus grande et constante, est à peu près directement proportionnelle à ce nombre.

*extraordinairement* plus élevée que pour les muscles striés volontaires ».

Pour l'excitation d'ouverture, l'influence de la durée de fermeture du courant se mesure en *dizaines de secondes* ; il s'agit donc de temps beaucoup plus longs encore que pour l'excitation de fermeture.

21. Les ondes induites « qui agissent essentiellement comme des courants extrêmement brefs » (1) sont remarquablement peu efficaces si l'on considère l'effet d'une onde unique. Avec des électrodes impolarisables, à cause de la résistance supplémentaire qu'elles introduisent, ENGELMANN n'obtenait jamais de réponse. Il lui fallut, pour observer un effet d'excitation avec une onde isolée, atteindre une telle intensité, que ces mêmes ondes, passant en série rapide (*courant tétanisant*) carbonisaient le segment intra-polaire de l'uretère en quelques secondes (p. 279).

L'addition latente, par contre, se manifeste d'une façon éclatante sur l'uretère ; mais c'est un point en dehors de la ligne de cet exposé. Nous laisserons aussi de côté l'électrotonus de l'uretère, l'influence d'un courant constant sur son excitabilité et sa conductivité. Mais il nous faut noter l'acquisition d'une notion nouvelle, importante pour l'intelligence des phénomènes d'excitation : c'est la distinction entre la réaction locale et la propagation d'une onde fonctionnelle.

WUNDT avait remarqué (1859) que le muscle, outre une secousse de fermeture et une secousse d'ouverture, reste contracté d'une manière permanente aussi longtemps que le courant le traverse.

Sur l'uretère, l'œil peut suivre le décours des phénomènes. ENGELMANN avait vu distinctement d'une part un gonflement permanent autour de la cathode, d'autre part une onde contractile partant de là pour parcourir tout l'uretère. Au moyen d'un artifice assez simple, il démontre que, sur le couturier de la Grenouille, seule la région catodique est le siège d'un raccourcissement permanent. Les choses se passent donc de la façon suivante. Soit en A un point fixe auquel est attachée une extrémité du muscle servant en même temps d'anode. En l'absence de courant (schéma 1) le muscle a une longueur AB. La cathode est placée en C ; tant que le courant passe (schéma 2) la région voisine de C est contractée, par suite l'extrémité inférieure du muscle a remonté en B ; ce raccourcissement de la longueur totale, fait constaté par WUNDT, ne comporte pas, on le voit, une contrac-

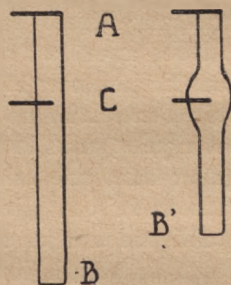


FIG. 5

(1) « Quoique, dit Engelmann, elles soient constituées, comme on sait, par une série d'oscillations électriques très rapides. » Engelmann a évidemment transposé à l'onde électrique passant par un conducteur continu la notion de décharge disruptive, d'étincelle.

tion de la totalité du muscle, ni même de toute sa partie interpolaire. Au début seulement de la fermeture du courant et de cette contraction catodique persistante se produit une onde contractile qui se propage à tout le muscle. Les conditions d'excitabilité pour la contraction catodique et pour l'onde propagée ne sont pas les mêmes.

22. **Généralisation. — Temps physiologique.** — Passons à la remarquable généralisation qu'ENGELMANN a établie en partant des résultats que nous avons relevés soit dans son propre travail, soit dans ceux de VON BEZOLD, de FICK, de NEUMANN et de BRUCKE.

Pour tous les éléments excitables, dit-il (p. 306 et suivantes), nous voyons que l'excitation est, entre certaines limites, fonction de la durée du courant. Celle-ci doit, pour atteindre le seuil de l'excitation de fermeture, dépasser un temps que nous appellerons  $T_s$  ; et, pour atteindre le seuil de l'excitation d'ouverture, dépasser un temps que nous appellerons  $T_o$  et qui est plus grand que  $T_s$ .

Nous avons vu cette relation pour l'uretère. Avec le dispositif le plus simple, on peut la retrouver sur des objets très divers ; le circuit d'excitation se ferme par le contact de deux fils de cuivre ; l'un est rigide ; nous le tenons à la main ; l'autre occupe une petite longueur dans une rainure creusée à la surface d'une plaque de bois ; si nous faisons glisser le premier fil dans la rainure, le contact est établi pendant un court instant, d'autant plus court que le mouvement de translation est plus rapide.

De cette manière et en différenciant les électrodes par leur surface, on peut constater sur les nerfs comme sur les muscles striés de la Grenouille que  $T_s < T_o$ . Mais  $T_s$  et  $T_o$  sont, toute chose égale d'ailleurs, plus petits sur le nerf que sur le muscle (curarisé) et, pour ces deux cas, considérablement plus petits que sur l'uretère. « Ces différents tissus se comportent donc essentiellement les uns comme les autres, mais les valeurs de  $T_s$  et de  $T_o$  sont plus grandes dans les tissus où les processus d'excitation d'une manière générale se déroulent plus lentement, dont le *temps physiologique* (1) est également plus long » (p. 309). Si l'on opère de même sur des pointes de ventricule de Grenouille, on trouve encore  $T_s$  et  $T_o$  ( $T_s < T_o$ ) considérablement plus grands que sur les muscles volontaires de la Grenouille, ce qui correspond à la plus grande lenteur du muscle cardiaque.

« La faune microscopique des eaux stagnantes offre un matériel commode pour reconnaître la généralité de cette loi. On y trouve côte à côte de petits Arthropodes transparents, avec des muscles

(1) *Physiologische Zeit* : l'expression n'est pas soulignée dans le texte elle n'est pas définie, et je ne l'ai pas retrouvée antérieurement dans le mémoire, ni nulle part dans les écrits d'Engelmann.

striés et des muscles lisses plus lents ; des Vers, des Rotifères, des Infusoires dont les éléments contractiles offrent la gamme de motilités la plus variée, enfin les Amibes aux lentes reptations protoplasmiques. On place une goutte d'eau contenant divers animalcules sur un porte-objet muni d'électrodes, et, observant au microscope, on fait des passages de courant plus ou moins rapides avec le dispositif décrit ci-dessus. (On n'obtient guère, sauf sur les éléments les plus mobiles, que des secousses de fermeture, c'est-à-dire des valeurs de Ts.) Ces valeurs présentent une relation saisissante avec le degré de motilité normale. Tandis que les muscles striés des petits Arthropodes (Cyclopes par exemple) donnent encore une secousse même pour les mouvements les plus rapides du contact mobile (à la vérité, d'autant plus faible que le contact est plus court), on doit, même pour des intensités beaucoup plus fortes, faire durer la fermeture un quart ou une demi-seconde pour mettre en contraction le tube digestif des mêmes animaux. Parmi les Infusoires on trouve de très petites valeurs de Ts pour ceux qui peuvent effectuer de rapides mouvements de secousse, par exemple *Stylonichia mytilus*, *Oxytricha pellionella*, *Halteria grandinella*. D'autres plus lents, comme *Chilodon*, *Amphileptus*, exigent, à même intensité de courant, de plus longues durées de fermeture. Il en faut de plus longues encore, parfois jusqu'à une seconde, pour les Amibes. En général, semble-t-il, il faut aussi pour arriver n'importe comment au niveau de l'excitation des courants d'autant plus forts que la réaction de l'objet est plus lente (p. 311 et 312). »

Si on compare non plus divers objets l'un à l'autre, mais le même objet à lui-même dans deux conditions différentes où son *temps physiologique* (1) est changé, on trouve encore que Ts et To suivent les variations de ce temps physiologique. Ainsi le froid allonge la secousse des muscles, il augmente la durée nécessaire du courant excitant ; ceci est vrai pour l'uretère comme pour le muscle strié de la Grenouille, pour des fibres du myocarde ou des fibres lisses préparées sous le microscope. Il est probable qu'il existe aussi des différences notables de Ts et de To, non seulement entre les fibres nerveuses et les cellules ganglionnaires, mais même entre les différentes espèces de fibres nerveuses et de cellules ganglionnaires. « Il se pourrait, par exemple, que quelques-uns de ces éléments, je pense en première ligne aux cellules ganglionnaires (substance grise principalement), aux faisceaux blancs de la moelle et aussi aux fibres sympathiques, peu ou pas sensibles aux chocs d'induction en raison des valeurs élevées de Ts

(1) « Pour employer notre expression de tout à l'heure » dit Engelmann sans plus d'explication qu'aparavant.

et  $T_0$  soient très sensibles aux fermetures et ouvertures d'un courant constant... J'espère revenir sur ce point dans un travail ultérieur » (p. 314).

ENGELMANN n'a pas, que je sache, expliqué ce qu'il entendait au juste par le *temps physiologique* d'un organe ; ce terme semble s'être présenté sous sa plume au cours de la rédaction ; il peut être très compréhensif, mais il est resté dans le vague ; le terme algébrique  $T_s$  est lui-même assez vague ; il n'est en général pas mesuré, mais simplement apprécié comme plus grand ou plus petit dans tel cas que dans tel autre, il n'est pas même défini abstraitement ; dans les expériences sur l'uretère, les seules où il soit mesuré, il varie de plus de un à douze, suivant l'intensité du courant.

Mais la notion d'une vitesse caractéristique de l'irritabilité, affirmée dans les travaux précédents par la comparaison de deux types, était ici étendue expérimentalement à un tel nombre d'exemples qu'on ne pouvait plus, semble-t-il, avoir aucun doute sur sa valeur comme loi générale.

---

## CHAPITRE III

### Trente ans de dogmatisme

23. **Recherches de J. König.** — De PFLÜGER à ENGELMANN, en passant par VON BEZOLD, FICK et BRÜCKE, s'était donc établie une doctrine de l'excitation électrique, auprès de laquelle la loi de DU BOIS-REYMOND apparaissait comme une approximation beaucoup trop rudimentaire pour être conservée.

En opposition avec cette remarquable série de mémoires tous signés de physiologistes marquants et logiquement appuyés les uns sur les autres, on ne trouve qu'un mince travail d'un élève de HELMHOLTZ, d'ailleurs inconnu, J. KÖNIG ; la place qui a été faite à ce travail dans la bibliographie de notre question nous oblige à l'examiner en détail.

J. KÖNIG (1870) au moyen du pendule de HELMHOLTZ faisait passer dans le sciatique de la Grenouille un courant constant de durée variable, très courte, et enregistrait la secousse du gastrocnémien. L'intensité du courant était invariable ; elle était prise légèrement supérieure à celle qui donnait le maximum de la secousse pour une durée prolongée ; le sens du courant était descendant ; on n'observait en aucun cas d'excitation d'ouverture. Le contrôle de l'appareil fait par la méthode de POUILLET (galvanomètre balistique) donna des quantités d'électricité proportionnelles aux temps, par conséquent la période d'établissement était négligeable.

Les résultats sont les suivants : durée de un millième de seconde : pas de contraction ; deux millièmes de seconde : contraction manifeste ; trois millièmes de seconde : contraction plus haute.

KÖNIG introduit ensuite dans le circuit une self-induction considérable ; au lieu de s'établir brusquement, l'intensité s'accroît progressivement suivant la formule exponentielle de HELMHOLTZ

$$i = \frac{E}{R} \left( 1 - e^{-\frac{R}{L} t} \right)$$

où E représente la force électromotrice, R la résistance, L le coeffi-

cient de self-induction du circuit,  $t$  le temps depuis la fermeture du circuit,  $e$  la base des logarithmes naturels. Dans les expériences de KÖNIG, le courant met environ 2 centièmes de seconde pour arriver aux 95 centièmes de son intensité de régime ; le retard est donc considérable. L'effet physiologique de ce retard est une diminution de l'excitation ; la secousse arrive seulement aux deux tiers de la secousse produite par le courant brusque de même intensité. Enfin (le fait est énoncé sans détails et l'auteur ne paraît pas s'y intéresser) si le nerf est refroidi au voisinage de 0, il faut que le courant passe pendant deux centièmes de seconde pour déclencher la secousse minimale et le retard à l'établissement causé par la self n'a plus d'influence sensible. Ces faits sont en accord avec ceux du chapitre précédent ; ils n'apportent même rien de nouveau, sauf que l'établissement du courant est de forme exponentielle au lieu d'être linéaire (différence qui n'est pas sans importance, mais que précisément KÖNIG n'a pas aperçue).

Mais les conclusions sont inverses. « Ces expériences montrent, dit KÖNIG, que même pour des courants faibles et des fermetures brèves, la loi de DU BOIS-REYMOND est valable. » Comment pourrait-on concilier avec cette loi l'æcroissement observé des effets de l'excitation par le simple accroissement de la durée du courant constant ? Il ne le dit pas. Quand l'établissement du courant est ralenti par une self, l'excitation diminue ; cela lui suffit : « l'excitation dépend avant tout de la variation de densité du courant électrique. » Et il reprend la formule de DU BOIS-REYMOND. Toutefois, il reconnaît nécessaire de corriger l'erreur mathématique qu'elle comporte dans le cas où l'on écrit simplement  $\varepsilon = \alpha \frac{di}{dt}$ . L'excitation  $\varepsilon$  est, suivant lui, donnée par l'expression

$$\varepsilon = \int_0^t F(t) \frac{di}{dt} dt$$

le facteur  $F(t)$  étant tel qu'il ait une valeur finie pour  $t$  très petit et tende rapidement vers 0 quand  $t$  grandit.

Tout indéterminé qu'il soit, ce facteur  $F(t)$  ainsi défini introduirait pour sa part une erreur dans la formule ; il comporte que le courant exponentiel est plus excitant que le courant linéaire. KÖNIG, il est vrai, n'avait pas les moyens de faire la comparaison, les mesures sur le courant linéaire appliqué aux muscles rapides ne devant être faites que quatorze ans plus tard. Du moins la formule avec ce facteur représente bien ce que DU BOIS-REYMOND voulait lui faire signifier : l'excitation est fonction de la vitesse du changement d'intensité du courant excitant — la contre-partie qui était la pensée explicite



de DU BOIS-REYMOND subsiste clairement — le courant constant n'apporte aucun élément d'excitation ; quel que soit  $F(t)$ ,  $F(t) \frac{di}{dt}$  est nul quand l'intensité ne varie pas.

Ceci est en contradiction avec les expériences de KÖNIG, aussi bien qu'avec celles de FICK, de BRÜCKE et d'ENGELMANN.

Quant à la diminution d'efficacité par certaine lenteur dans l'établissement du courant, elle n'a jamais été niée par ces derniers auteurs qui, au contraire, ont commencé à définir cette influence. KÖNIG polémique à ce point de vue uniquement contre v. BEZOLD. « Pour mettre le nerf en état électrotonique, dit-il, il est tout à fait indifférent que pendant la durée d'un dixième de seconde l'ascension du courant se fasse d'une façon ou d'une autre ; donc, on devrait avoir dans l'un ou l'autre cas la même excitation. » KÖNIG montre ici une méconnaissance profonde de la théorie qu'il combat ; si, avec v. BEZOLD, cette théorie était vague, ensuite elle a été singulièrement précisée. KÖNIG peut légitimement ne pas connaître la publication d'ENGELMANN antérieure de peu à la sienne ; il ne devrait pas ignorer le travail de BRÜCKE, qui a paru deux ans auparavant dans le recueil où lui-même publie.

KÖNIG ajoute, ce qui n'apparaît nullement dans sa formule. « Le courant électrique, pour déclencher dans la substance nerveuse la perturbation moléculaire correspondant à l'excitation, doit agir pendant un certain temps, environ 0,0015 seconde. » Il ne se demande pas si avec un courant plus intense il n'aurait pas une excitation en un temps moindre ; la réponse affirmative se trouvait pourtant dans les travaux des expérimentateurs précédents.

La contribution de KÖNIG à la connaissance de l'excitation électrique est, on le voit, assez pauvre, soit comme faits, soit comme raisonnement. Voici pourquoi j'ai dû en faire un exposé et une discussion détaillés.

24. Le « *Handbuch* » de HERMANN. — En 1879 a paru le *Handbuch der Physiologie* de L. HERMANN, le grand manuel qui a été pendant trente ans l'ouvrage classique par excellence de la Physiologie allemande, de la Physiologie mondiale, peut-on dire ; c'était la source où l'on allait d'abord se renseigner sur toute question, qu'il s'agit de faire un cours ou d'entreprendre un travail. Or, HERMANN, qui a personnellement traité la physiologie générale des muscles dans le premier volume et celle des nerfs dans le second, est resté un partisan résolu de la loi de DU BOIS-REYMOND ; il donne celle-ci dans les termes mêmes de son auteur, et presque sans restriction, comme *loi générale de l'excitation*. Les justifications expérimentales sont celles mêmes de

Du Bois-REYMOND. Pour les recherches postérieures, HERMANN accorde quelques lignes, peu claires, guère plus que des allusions, à FICK, BRÜCKE et ENGELMANN ; il consacre deux pages à KÖNIG dont il adopte toutes les conclusions.

Désormais, tous les progrès accomplis dans la question depuis 1848 sont pratiquement anéantis ; la belle œuvre édiflée de 1861 à 1870, qui pouvait servir de base à des développements divers, est définitivement abandonnée ; il faudra qu'une série d'autres chercheurs, trente ou quarante ans plus tard, la reconstituent sur nouveaux frais. A ce recul de la Physiologie dans l'étude de l'excitation, je ne vois pas d'autre cause essentielle que le choix arbitraire d'HERMANN, d'autre mécanisme que le monopole de fait du *Handbuch*. Y a-t-il eu aussi des questions de personne ? des influences qui ne s'expriment point dans les publications scientifiques ? Il n'est pas nécessaire, je crois, de faire de telles suppositions. Un traité général dispense légitimement de recourir aux travaux originaux s'il est à la hauteur de son rôle ; dans le besoin où l'on se trouve d'économiser le temps on est naturellement porté à lui attribuer cette qualité et à s'en reposer sur lui. Les opinions de HERMANN sont devenues tyranniques parce qu'elles n'ont pas trouvé de contre-partie. La France, en fait de Physiologie, avait assez à faire dans les nombreuses voies ouvertes par Claude BERNARD, et comme celui-ci ne s'était pas occupé, sinon tout incidemment, d'électrophysiologie, c'était une question très négligée chez nous. Ainsi, ce qu'adopta HERMANN devint classique ; le reste fut comme nul et non avenu.

25. **Recherches de von Kries.** — Le premier mémoire qui ensuite apporte une contribution notable à notre question, celui que VON KRIES publia en 1884 sur les courants progressifs, ne connaît plus que la loi de Du Bois-REYMOND. Il débute ainsi. « Comme particularité caractéristique de la manière dont le courant électrique agit sur les nerfs pour les exciter, on sait depuis longtemps que ce n'est pas sa durée en régime constant, mais sa variation qui entre en ligne de compte » et il reproduit la phrase classique de Du Bois-REYMOND. Mais VON KRIES ajoute tout de suite que cette loi fondamentale a grand besoin d'être étudiée plus à fond, et, puisque c'est la variation de courant qui est la cause du phénomène, il faut arriver à manier cette variation et à mesurer ses effets. Dans ce but, il se sert de l'orthorhéonome, appareil qui donne des variations linéaires.

Cet appareil tel qu'il avait été imaginé par VON FLEISCHL sept ans auparavant, se composait d'une gouttière circulaire creusée dans un plateau d'ébonite horizontal ; la gouttière étant remplie d'une solution de sulfate de zinc, deux électrodes diamétralement opposées y

amenaient le courant d'une pile. Une dérivation était prise sur le courant de la gouttière au moyen de deux pointes de zinc portées par une tige horizontale tournant autour d'un axe vertical fixé au centre du plateau ; quand cette tige est perpendiculaire au diamètre passant par les électrodes d'amenée du courant ses deux pointes sont au même potentiel, le courant dérivé est nul ; quand, après une rotation de quatre-vingt-dix degrés, ces deux pointes se trouvent au contraire chacune en regard d'un des pôles de la gouttière, le courant est maximum. La tige horizontale étant animée d'une rotation constante, on obtenait donc dans la dérivation un courant alternativement croissant et décroissant par des variations linéaires équivalentes. Chaque variation est représentée par une ligne droite, d'où le nom de l'appareil (*nome* : loi ; *rhéo* : courant ; *ortho* : rectiligne).

VON KRIES veut avoir une seule variation linéaire amenant l'intensité de 0 à une valeur constante en un temps court et connu. Pour cela il donne à la gouttière la forme non d'une circonférence entière, mais d'un arc de circonférence ; les électrodes d'amenée ne comprennent entre elles qu'une partie de cet arc ; un des départs de dérivation est fixé à demeure à une extrémité de la gouttière ; le départ mobile, placé d'abord à la même extrémité, est lancé vivement jusqu'à l'autre par le déclic d'un ressort. Ainsi est réalisée la forme de courant désirée figurée en *a b c d* ; la hauteur d'ordonnée entre *ab* et *cd* dépend de la force électromotrice qu'on applique aux électrodes d'amenée ; la vitesse de variation dépend de la distance de ces électrodes et des constantes mécaniques de l'appareil.

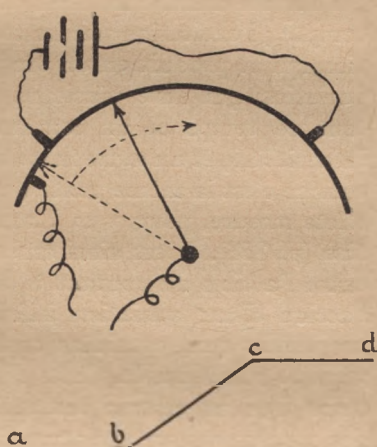


FIG. 6

Si le circuit dérivé étant ouvert en un point quelconque, son départ mobile est placé à l'extrémité opposée au départ fixe, quand le circuit est refermé par un contact métallique, le courant s'y établit instantanément à la même intensité qu'il le ferait progressivement par le fonctionnement de l'appareil à ressort.

On peut donc, en plaçant une préparation physiologique dans ce circuit, comparer l'efficacité de deux ou plusieurs établissements et mesurer la diminution d'efficacité qu'entraîne le ralentissement de l'établissement. Soit  $I_m$  l'intensité juste nécessaire pour obtenir une réponse de grandeur donnée, avec une fermeture brusque (et ensuite

un passage indéfini) ; soit  $I_p$  l'intensité nécessaire pour obtenir le même effet quand le courant s'établit progressivement et met un temps  $t$  à atteindre cette intensité  $I_p$  (continuant ensuite à passer sous cette même intensité) ; on observe généralement  $I_p > I_m$ . Le rapport  $I_p : I_m$  est appelé *diviseur de l'excitation* ; il mesure la diminution d'efficacité par l'effet de la pente.

La question expérimentale est ainsi bien posée ; elle est fort intéressante pour la connaissance de l'excitation électrique, abstraction faite de toute théorie *a priori*. D'ailleurs, VON KRIES ne se préoccupe pas de justifier ni de discuter aucune théorie, mais la conception qu'il a dans l'esprit pèse sur ses raisonnements.

Pour lui aucune fraction du régime constant n'entre en ligne de compte ; l'excitation par un courant brusque, c'est l'effet de la variation qui se produit en un temps infiniment court ; au contraire, une variation qui dure plusieurs centièmes de seconde excite pendant tout ce temps. Si un courant met 0 seconde 10 à monter à une intensité 10, et un autre met 0 seconde 15 à monter à une intensité 15, comme c'est la même pente dans les deux cas la comparaison de leurs effets mesure, pour VON KRIES, l'influence de la *durée de l'excitation* (p. 358). Il est ainsi amené à trouver une différence essentielle entre l'action du courant à début brusque, qu'il considère comme l'action d'une variation infiniment brève, et l'action du courant progressif, qu'il considère comme agissant durant un temps relativement considérable. Cette distinction des *Momentreize* et des *Zeitreize* a eu un certain retentissement ; elle a conduit VON KRIES à des conclusions sur la nature de l'influx nerveux qui sont manifestement erronées, mais ce n'est pas le lieu de les discuter ici.

Néanmoins, ses expériences sur le diviseur de l'excitation ont donné une série de faits généraux désormais acquis à la science. En outre, c'est le premier expérimentateur dont les chiffres mêmes peuvent être encore utilisés, parce qu'il est sorti de cette complication consistant à intriquer des grandeurs diverses de réponse dans les grandeurs diverses d'excitation ; ses mesures consistent systématiquement à déterminer en des conditions diverses les grandeurs d'excitation nécessaires pour avoir toujours la même grandeur de réponse, particulièrement la réponse minima, c'est-à-dire en ce cas à déterminer le seuil de l'excitation (1) :

1° *Jusqu'à une certaine limite la vitesse de l'établissement n'a aucune importance.*

VON KRIES employait comme plus petite durée d'établissement

(1) Antérieurement une seule série de mesure de ce genre a été extraite par Engelmann lui-même d'une série plus nombreuse de ses mesures complexes (voir plus haut § 19).

12,5 millièmes de seconde ; il observait pour cette disposition un diviseur de l'excitation relativement petit, généralement de 1,3 à 1,5. Or, comme il le remarque fort justement, dans le cas du courant brusque, la pente est énormément plus forte, montée de 1 en 1 cent-millième de seconde, au lieu de 1,3 en 1 centième ; la dérivée est d'un tout autre ordre ; la petite différence de leurs effets était bien faite pour surprendre un partisan de DU BOIS-REYMOND. Il admet donc qu'il est indifférent que le courant s'établisse en un cent-millième ou en un millième de seconde.

FICK avait signalé le même phénomène avec un autre ordre de grandeur sur muscle de l'Anodonte (voir plus haut, § 15) ;

2° *A partir d'une certaine durée d'établissement, le diviseur de l'excitation croît proportionnellement à la durée ; autrement dit, l'intensité nécessaire augmente proportionnellement à la durée de la montée linéaire ; la pente d'ascension devient constante ; c'est la pente la plus petite qui puisse produire l'excitation.*

Si pour une montée de 1/40 de seconde, l'intensité finale doit être 3 et qu'ensuite, pour une montée de 1/20 de seconde l'intensité finale doit être 6, VON KRIES en déduit logiquement que l'effet d'un courant progressif linéaire indéfini est entièrement terminé en 1/40 de seconde au plus ;

3° *Si l'on refroidit la préparation, les diviseurs de l'excitation sont diminués pour toutes les pentes et la pente limite est abaissée.*

Voici les chiffres d'une expérience :

	DURÉE						
	DE LA MONTÉE EN MILLIÈMES DE SECONDE						
	12,5	25	50	100	50	25	12,5
<i>Diviseur de l'excitation :</i>							
Température ordinaire . . . . .	1,3	1,7	3,2	6,7	3,6	2,0	1,4
Voisinage de 0° . . . . .	1,1	1,2	1,3	2,6	1,4	1,2	

Ce sont là des constatations d'une portée générale, bien que VON KRIES ait opéré sur une seule espèce de préparation, sur le sciatique de la Grenouille en observant la réponse du gastrocnémien ; il n'attache manifestement aucune importance aux différences signalées entre ce type de muscle et les muscles lents ; il mentionne à peine les expériences de FICK, dont le rapprochement avec ses propres résultats est pourtant très intéressant.

26. **Point de vue comparatif de Grützner.** — GRÜTZNER au contraire s'orienta sur cette différence d'excitabilité entre muscles différents ; il avait entrepris dans cette direction une série de recherches qu'il a fait continuer par quelques-uns de ses élèves. Il pensait même

que les muscles, entités d'anatomie macroscopique, ne sont pas des unités physiologiques ; dans chacun d'eux, d'après lui, on trouverait des fibres de plusieurs espèces, distinctes par leurs caractères histologiques comme par leurs propriétés fonctionnelles ; en particulier les muscles striés des Batraciens se composeraient d'un mélange de fibres fines, à contraction lente, et de fibres épaisses, à contraction rapide. GRÜTZNER attribuant à ces fibres des excitabilités également distinctes, se proposait d'en exciter sélectivement l'une ou l'autre espèce, au moyen de certains artifices dans l'emploi du courant électrique (1).

La réalité de cette distinction, du moins dans ces muscles striés des Batraciens, me paraît fort douteuse ; en tout cas l'analyse n'a jamais pu en être clairement réalisée, soit du point de vue histologique (2), soit du point de vue physiologique.

Mais GRÜTZNER et son école ont fortement marqué la différence d'excitabilité entre deux muscles pris chacun dans son ensemble : le gastrocnémien de la Grenouille d'une part, le gastrocnémien du Crapaud de l'autre ; ils ont même exagéré certainement les conclusions, peut-être aussi quelque peu les phénomènes. Le gastrocnémien de la Grenouille et celui du Crapaud sont séparés par un certain degré de vitesse qui n'est qu'une nuance par rapport à l'énorme variation que présente la série animale. Avec une recherche spécialement poussée dans ce sens, on a pu mettre cette nuance dans une telle lumière qu'elle apparaisse comme une différence radicale.

La loi de la brusquerie s'applique à la Grenouille ; pour le Crapaud c'est l'inverse qui est vrai : les courants à variations lentes sont plus efficaces. Voilà la conclusion à laquelle arrive l'école de GRÜTZNER. Une fois de plus, il a suffi de considérer une excitabilité plus lente que la Grenouille, même de peu, pour trouver la loi de DU BOIS-REYMOND en défaut. Mais cette fois, la formule classique a conservé sur l'esprit des expérimentateurs une telle emprise qu'ils n'ont pas su s'en dégager, même quand ils en prennent le contre-pied. Et plus encore que pour VON KRIES, la doctrine de l'excitation liée à la seule variation du courant embarrasse les recherches comme l'exposé.

**27. Recherches de Schott.** — Ce travail (1891) mérite une analyse critique détaillée :

(1) GRÜTZNER in *Tageblatt der 59 Versamml. deutscher Naturforscher...* Berlin, 1886, p. 202 (cité d'après V. Kries et J. Schott).

(2) BONHÖFFER (*Ueber einige physiologische Eigenschaften dünn und dickfaseriger Muskeln bei Amphibian.* — *Archives de Pflüger*, t. 47, p. 125, 1890), sous les auspices de Grützner, affirme cette distinction et compte la proportion des fibres de l'une et de l'autre espèces dans divers muscles. La proportion de fibres fines serait plus considérable dans les muscles relativement lents comme le couturier. Sa description n'est pas facile à suivre et son mémoire ne comporte aucune figure.

1<sup>o</sup> Avec la bobine d'induction, en cherchant le seuil comparative-ment pour l'onde induite de fermeture et pour l'onde induite d'ouverture, on trouve une plus grande différence sur la Grenouille que sur le Crapaud.

Le fait est exact, mais il est fort mal mesuré ; les distances des bobines sont, par exemple, sur la Grenouille 30 (pour l'ouverture et 14 pour la fermeture) ; sur le Crapaud 17 (pour l'ouverture et 14 pour la fermeture). SCHOTT en tire cette conclusion, qu'il souligne : *le choc d'ouverture est ici relativement peu efficace*. Or les intensités des ondes induites ne sont nullement proportionnelles aux distances des bobines ; la différence est beaucoup moins marquée que ne semblent l'indiquer les chiffres. En tout cas, il n'est pas discutable que l'onde d'ouverture demeure toujours plus efficace que l'onde de fermeture.

En cherchant le maximum de la contraction, on obtient souvent sur le Crapaud un maximum plus grand, par l'onde induite de fermeture, que le maximum réalisable avec l'onde induite d'ouverture. Ce fait aussi est exact, je l'ai vérifié. Mais est-il permis d'en conclure que l'onde induite de fermeture est *plus excitante* que l'onde d'ouverture ? C'est-à-dire peut-on conclure d'une réponse plus ample à une excitation plus forte ? La relation entre la grandeur de la réponse et la grandeur de l'excitant est trop incertaine.

Pour le muscle en particulier, je partage l'opinion de KEITH LUCAS ; à savoir que si l'on considère le muscle élémentaire, la fibre musculaire striée, la grandeur de la réponse n'est *aucunement* fonction de la grandeur de l'excitation (1).

La fibre musculaire suit la loi du *tout ou rien* ; pour un muscle entier, somme de milliers de fibres, le mouvement obtenu au myographe dépend alors des conditions mécaniques complexes ; il s'agit d'un *démarrage* où interviennent l'inertie de l'appareil, l'élasticité et contradictoirement la brusquerie de sa contraction ; et dans une préparation donnée attelée à un myographe donné, l'élément variable est essentiellement le nombre de fibres entrant en activité ; accessoirement la simultanéité plus ou moins parfaite, ou la succession plus ou moins fusionnée des efforts des diverses fibres. On voit combien alors on est loin d'une simple mesure de l'excitation.

D'autre part, il est vrai, j'ai constaté que sur des organes lents des ondes trop brèves sont incapables de mettre en jeu convenablement la contractilité ; en augmentant leur intensité, on n'arrive jamais à obtenir que des contractions peu amples, mais durables, des *contractures*. Ce phénomène, que j'ai vu très marqué sur la pince de Crabe,

(1) Société de Biologie, juillet 1913.

sur le manteau de l'Aplysie, peut bien exister sous une forme rudimentaire quand on excite le gastrocnémien du Crapaud avec l'onde d'ouverture des appareils d'induction usuels en physiologie. Mais il s'agit d'actions électriques portées directement sur l'organe contractile ; il s'y passe sans doute, sous une décharge à grande énergie, en un temps très court, quelque chose qui diffère beaucoup des excitations naturelles ; la contracture semble révéler une lésion. C'est une question qui est à peine posée, et qui sort du terrain de l'excitabilité normale.

Dans tous les cas où nous avons des mesures bien claires, nous voyons, quelle que soit la rapidité propre de l'objet considéré, l'onde induite d'ouverture exciter avec une quantité d'électricité moindre que l'onde induite de fermeture. Les observations sur les secousses maximales sont trop ambiguës pour qu'on puisse les mettre en opposition avec cette loi générale.

2° *Sirène d'excitation.* — La *sirène d'excitation* de GRÜTZNER permet d'obtenir des ondes de formes variables. Les pôles d'un aimant permanent en fer à cheval sont munis de bobines à noyaux de fer doux laissant entre eux un intervalle assez étroit, mais réglable ; dans cet intervalle vient passer une dent de tôle de fer portée par un disque de laiton qui tourne avec une vitesse déterminée. Le passage de ce morceau de fer entre les noyaux des bobines provoque des variations dans la distribution du champ magnétique et par suite il y a des courants induits dans le fil des bobines. Si le profil de la dent est abrupt, la tôle étant découpée radialement, la variation est brusque, le courant intense et bref ; si le profil de la dent est allongé suivant une spire à rayon lentement croissant, la variation du champ est progressive, le courant est faible et durable. On a là deux ondes assez comparables aux deux ondes induites de la bobine. Les résultats sont les mêmes.

Dans les conditions réalisées par SCHOTT, la Grenouille donne généralement des secousses un peu moins hautes avec la dent allongée qu'avec la dent abrupte ; le Crapaud donne une secousse un peu plus haute avec la dent allongée qu'avec la dent abrupte ; cela, avec un écartement de bobines donné et une vitesse de rotation donnée.

L'expérience au fond est identique à la précédente.

3° *Orthorhéonome.* Avec l'appareil même de VON KRIES, qui le lui avait prêté, SCHOTT examine comparativement les effets d'une variation linéaire de courant durant  $1/10$  de seconde. Sur la Grenouille on sait quelle diminution d'efficacité entraîne une telle durée d'établissement ; sur le Crapaud il n'y aurait pour le seuil aucune différence par rapport au courant brusque. Ceci est sûrement inexact.

Mais en outre SCHOTT affirme que si l'on augmente notablement



l'intensité, on voit sur le Crapaud la secousse devenir plus haute pour le courant progressif que pour le courant brusque. Je pense démontrer ci-dessous qu'il y a eu là une erreur expérimentale. Notre auteur n'a fait qu'un très petit nombre d'expériences pour établir ce résultat, dont le côté paradoxal ne lui apparaissait pas.

Pour lui, la question était encore la même que dans les expériences faites avec les ondes induites de la bobine ou de la sirène magnétique. Expliquant le fonctionnement de l'orthorhéonome, il a correctement représenté les courants fournis par l'appareil, une variation brusque ou lente suivie d'un passage indéfini sous régime constant (fig. 1 et 2). Mais quand il explique schématiquement son expérience comparative, il ne fait entrer en ligne de compte que la période variable; le courant à progression linéaire est figuré comme s'il retombait brusquement à zéro au moment où il cesse de croître; quant au courant brusque, il est figuré par un simple trait vertical comme s'il n'avait pas de durée appréciable.

Si le principe de ce raisonnement était vrai (c'est le principe de DU BOIS-REYMOND), alors en effet les trois séries d'expériences devraient donner le même résultat; les trois dispositifs s'équivaldraient à quelques détails près. La totalité des éléments d'excitation serait fournie soit dans un temps très petit, soit dans un temps assez long.

Mais nous savons que le régime constant du courant entre en ligne de compte et SCHOTT aurait dû le savoir, puisqu'il cite FICK et ENGELMANN. Il les cite, il est vrai, sous une forme qui lui permet de ne prendre dans leurs conclusions que ce qui lui plaît. Ces auteurs, dit-il (p. 356), « dans leurs recherches bien connues, ont démontré qu'en général les *excitations à décours lent* (*langsam verlaufende Reize*) sont les excitations appropriées aux muscles paresseux, les excitations à *décours rapide* (*schnell verlaufende*) aux muscles vifs ». Ces expressions conviennent bien aux ondes induites de SCHOTT, dont toutes les phases, montée, sommet, descente, s'accomplissent en un temps plus ou moins long suivant l'onde choisie; elles conviennent beaucoup moins bien aux ondes rectangulaires de FICK et d'ENGELMANN dont seule la durée sous régime constant est changée; mais après les avoir appliquées à de tels passages de courants, plus ou moins brefs, commençant et finissant brusquement, si on les applique encore aux *Zeitreize* et aux *Momentanreize* de VON KRIES elles deviennent franchement équivoques.

L'expérience paraît pourtant donner raison à cette assimilation; les courbes myographiques de SCHOTT, sur un gastrocnémien de Crapaud montrent une hauteur manifestement plus grande pour le courant qui s'établit linéairement en un dixième de seconde que pour

le courant brusque. (Il est vrai que les courbes reproduites relativement à la Grenouille dans les mêmes conditions montrent aussi une différence très petite, mais dans le même sens.)

28. **Critique expérimentale des résultats de Schott.** — En 1914 (inédit), j'ai repris ces expériences qui me paraissaient constituer, si elles ne contenaient pas quelque erreur, un paradoxe insoutenable. On ne peut pas identifier à deux ondes induites, l'une brève et l'autre longue, deux courants constants très prolongés, dont l'un débute brusquement et l'autre progressivement. GRÜTZNER, rapporte SCHOTT, proposait à ses élèves la comparaison suivante : vous pouvez, en lançant une pierre contre une porte, la faire tourner sur ses gonds ; tirez contre cette même porte un coup de fusil, vous pouvez bien y faire un trou, mais elle ne tournera pas. Son inertie résiste à une quantité d'énergie même supérieure à celle du premier cas, parce que dans le second cas cette énergie a été appliquée trop rapidement.

La comparaison est fort juste (et je m'en suis servi moi-même sans l'avoir lue ici) lorsqu'il s'agit d'ondes électriques limitées dans le temps mais non s'il s'agit du courant constant prolongé ; que son début soit brusque ou non, il y a une poussée continue après le choc, et c'est bien l'action la plus propre à faire tourner les portes les plus lourdes.

En fait le courant constant prolongé, *le courant de pile*, même à début brusque, est l'excitant de choix pour les muscles lents ; pour le muscle de l'Anodonte, pour l'uretère, etc., il provoque des contractions d'une belle ampleur, tandis que l'onde induite d'ouverture dans la bobine de DU BOIS-REYMOND est peu efficace pour l'Anodonte, presque inefficace pour l'uretère.

L'identification faite par SCHOTT est donc inconciliable avec ce que nous savons d'autre part et pourtant l'expérience semble lui donner raison.

En répétant son essai sur le Crapaud, j'ai obtenu les mêmes résultats : l'orthorhéonome donne un myogramme notablement plus élevé que le maximum donné par la fermeture du circuit dans le mercure. Mais cet accroissement de contraction, je l'ai obtenu aussi sur la Grenouille, et tout aussi ample, non pas seulement à l'état de faible indication, comme sur le graphique publié par SCHOTT. Déjà il ne peut plus être question d'un rapport entre l'excitabilité lente ou rapide, et la durée de la période variable du courant. En outre, tandis que la réponse au courant brusque est chez la Grenouille comme chez le Crapaud parfaitement régulière et toujours semblable à elle-même, tant comme hauteur que comme durée et comme forme, la réponse aux excitations par l'orthorhéonome est variable, plus ou moins haute et plus ou moins étalée, parfois même nettement complexe,

présentant un ressaut dans son décours. D'où l'hypothèse que l'orthorhéonome pourrait bien introduire avec la condition visée, à savoir l'établissement linéaire du courant, un phénomène perturbateur tel qu'une excitation réitérée.

Quand on examine le fonctionnement de l'appareil on voit que ce phénomène a grande chance de se produire. Mon orthorhéonome n'était point identique à celui de VON KRIES qui a servi à SCHOTT, mais il lui était semblable en tous les points essentiels (1). Les défauts de l'un ont grande chance de se retrouver dans l'autre ; j'avais choisi les mêmes conditions de temps que SCHOTT, un dixième de seconde pour la durée de la période variable ; cela faisait, sur mon appareil, une longueur de gouttière de six centimètres environ, soit une vitesse linéaire de soixante centimètres par seconde pour la pointe de zinc mobile dans la solution. A cette vitesse le liquide est fortement agité par le passage de la pointe : le contact est variable. Je ne pense pas qu'il arrive jamais à être complètement rompu. Mais étant donnés les voltages relativement élevés qu'on emploie dans ces expériences sur le maximum, une variation d'intensité égale à une fraction seulement de l'intensité totale, surtout dans la zone où l'on devrait avoir la valeur définitive du courant, peut facilement devenir une excitation efficace. Or, on sait fort bien que le maximum de la réponse à une excitation unique est inférieur à ce que donne la sommation de deux excitations. Chez la Grenouille comme chez le Crapaud, la réponse à l'excitation par l'orthorhéonome serait donc plus élevée que la réponse au courant brusque, non en raison de la différence de forme d'une excitation unique, mais parce qu'elle serait la réponse à une sommation d'excitations. Il ne s'agit donc nullement des qualités propres de l'objet excité.

Comme vérification, j'ai cherché l'effet d'un courant progressif obtenu par un autre dispositif, ne laissant pas de place à cette cause d'erreur. Il est facile d'obtenir un courant à progression exponentielle de la forme

$$i = A(1 - e^{-xt})$$

par un dispositif purement électrique, en introduisant dans le circuit soit une grande self en série comme le faisait KÖNIG, soit plus commodément, une capacité en dérivation. Dans ces conditions, on arrive à une secousse maximale régulière, toujours semblable à elle-même et ce maximum est égal, chez le Crapaud comme chez la Grenouille, au maximum pour le courant brusque (2).

(1) Voir § 61.

(2) Sous réserve pour l'un comme pour l'autre d'un deuxième maximum supra-maximal qu'a signalé Fick, et qui est réel, mais qui doit être rapporté, je pense, à la sommation par une excitation d'ouverture.

Il ne me paraît pas douteux que SCHOTT a obtenu avec son orthorhéonome ce que j'ai obtenu avec le mien. Ses conceptions théoriques lui faisant trouver le fait tout simple, il s'en est tenu là, sans contrôle et sans discussion. J'ai insisté sur cette erreur de l'école de GRÜTZNER, non seulement par ce qu'il fallait débarrasser la science d'une apparence de fait inconciliable avec les faits réels, mais encore pour montrer, par un exemple, combien le retour à la théorie de DU BOIS-REYMOND a été fâcheux pour la physiologie, en particulier combien il a gêné des observateurs assez fins pour reconnaître la différence des vitesses d'excitabilité sur deux objets aussi peu éloignés l'un de l'autre que le gastrocnémien de la Grenouille et celui du Crapaud (1).

---

(1) Le rapport des chronaxies est seulement de un à deux ou trois, tandis qu'il est peut-être de un à cent quand on passe du gastrocnémien de la Grenouille à l'adducteur de l'Anodonte.

Un autre expérimentateur de cette école, BURKER, qui d'ailleurs n'a point insisté sur la dernière et critiquable expérience de Schott, a esquissé diverses tentatives de généralisation ; notamment il a interrogé l'excitabilité du pneumogastrique en tant que nerf d'arrêt du cœur ; et il s'étonne de ne pas trouver de différence suivant qu'on fait l'épreuve sur la Grenouille, *animal rapide*, ou sur le Crapaud, *animal lent*. Dans sa pensée, par conséquent, la différence posée par Grützner caractérisait moins deux muscles donnés que deux espèces animales données.

## CHAPITRE IV

### Débuts de la période moderne

29. **Recherches de Hoorweg.** — Sur ces entrefaites, parut un court mémoire de HOORWEG (1892) qui est d'une grande importance. A ce mémoire, en effet, on doit faire remonter la série moderne des recherches sur l'excitation électrique. Il contient à la fois une critique péremptoire de la loi de DU BOIS-REYMOND et la relation expérimentale entre la durée et l'intensité, celle-ci, avec une expression mathématique suffisante pour en marquer tous les grands traits.

HOORWEG n'était pas physiologiste ; c'était un physicien.

Quand il commence son travail, il ne connaît que la doctrine classique des manuels et des cours, la théorie de DU BOIS-REYMOND. En tête de son premier mémoire il reproduit la « loi générale de l'excitation » seule et dans les termes consacrés, et quand il combat cette théorie avec netteté et vigueur, il pense être le premier à en montrer l'insuffisance. En tête de son deuxième mémoire, qui suit le premier à quelques mois d'intervalle il écrit : « Jusqu'ici, *toutes* les considérations et *toutes* les théories sur l'excitation électrique des nerfs reposent, explicitement ou implicitement, sur la loi de DU BOIS-REYMOND, suivant laquelle la cause de cette excitation se trouve dans une variation du courant. » (1)

Ses expériences sont peu nombreuses et simples ; son instrumentation se réduit presque à une batterie de piles, un galvanomètre et un condensateur à sections ; il cherche, sans vivisection, sur l'Homme, comment les diverses grandeurs électriques varient avec la capacité du condensateur lorsque le courant de charge provoque dans tous les cas la contraction minimale d'un muscle. Son mémoire (je parle du premier, le plus important, plus important de beaucoup que nombre des publications dont il l'a fait suivre) a la netteté et la sécheresse des travaux de physique. La forme en est si condensée que je serai

---

(1) Archive de Pflüger, t. LIII, p. 587, 1893.

obligé de le commenter plutôt que de le résumer, afin que l'exposé n'en soit pas trop abstrait et reste sur le même ton que ce qui précède.

*Généralités sur le condensateur.* — Le condensateur permet d'envoyer au tissu excitable des ondes électriques très brèves, d'une forme moins simple que les passages de courant constant mécaniquement limités, mais qui peuvent être parfaitement connues et exactement réglées. Depuis qu'on possède un système d'unités électriques homogènes, il est très facile, avec les instruments gradués vendus par les constructeurs, de mesurer ou de calculer toutes les grandeurs qui peuvent jouer un rôle.

Dans les conditions des expériences physiologiques, où la résistance du circuit est très grande, de l'ordre de  $10^4$  ou  $10^5$  ohms, et la self-induction très petite, l'onde est parfaitement amortie, nullement

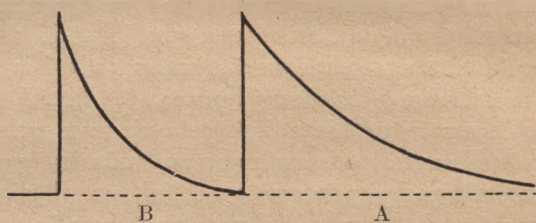


FIG. 7

oscillante. Ceci est démontré, d'une part, par des mesures faites au galvanomètre balistique sur des tranches déterminées de telles ondes, mesures dont on trouvera des exemples au § 55 ; d'autre part, par des oscillographies directes de décharges à travers un muscle.

L'intensité du courant de charge ou de décharge d'une capacité  $C$  sous un voltage  $V$  à travers une résistance (sans self)  $R$  a alors pour formule

$$i = \frac{V}{R} \cdot e^{-\frac{t}{RC}}$$

$e$ , base des logarithmes naturels,  $t$ , le temps compté à partir de la fermeture du circuit ; les durées pratiquement employées dans les expériences vont de l'ordre du dix-millième de seconde au centième de seconde. La quantité d'électricité mise en mouvement est le produit du voltage par la capacité :

$$Q = VC$$

L'énergie dépensée par le passage de cette quantité à travers le circuit est égale au demi-produit de la capacité par le carré du voltage

$$W = 0,5 CV^2$$

La formule de la dérivée de l'intensité par rapport au temps est :

$$\frac{di}{dt} = \frac{V}{R} \cdot \frac{1}{RC} \cdot e^{-\frac{t}{RC}}$$

Ces formules signifient, en prenant le cas simple réalisé dans les expériences physiologiques où la résistance est constante, que, pour un même voltage de charge, la durée de l'onde diminue et la pente du courant augmente à mesure que la capacité diminue. La figure 7 représente la forme de deux ondes, la capacité en A étant double de celle de B, toutes choses égales d'ailleurs. Sans analyse mathématique on voit intuitivement que, suivant la loi de DU BOIS-REYMOND, A devrait être moins excitant que B. L'expérience va montrer le contraire.

**30. Formule de Hoorweg.** — HOORWEG constate d'abord les relations suivantes, qui ne font que traduire la série des chiffres expérimentaux. Quand la capacité *décroit* (la résistance restant constante) :

- 1° Le voltage *croît* continuellement ;
- 2° La quantité *décroit* régulièrement ;
- 3° L'énergie *décroit* d'abord, puis recommence à *croître*.

Toutes ces relations peuvent s'exprimer par la formule :

$$V = aR + \frac{b}{C} \quad 1$$

où V désigne le voltage de charge, R la résistance du circuit de charge, C la capacité, *a* et *b* deux constantes. De cette formule se déduit en effet, par un calcul algébrique simple, pour la quantité :

$$Q = VC = aRC + b \quad 2$$

et pour l'énergie

$$E = 0,5 V^2C = 0,5 \left( a^2R^2C + \frac{b^2}{C} + 2abR \right) \quad 3$$

équations qui satisfont aux variations de grandeur exprimées ci-dessus en langage ordinaire.

A mesure que C décroît, 1 donne pour V une valeur qui croît jusqu'à l'infini ; 2 donne pour Q une valeur qui décroît jusqu'à ce que pour C = 0, elle soit égale à b ; 3 indique pour E une valeur minima lorsque C =  $\frac{b}{aR}$ .

La formule 1 est la formule principale ; HOORWEG la compare quantitativement aux chiffres expérimentaux. Ayant par exemple

huit déterminations prises consécutivement sur une personne (huit capacités et huit voltages de charge correspondants) cela fait huit équations qui doivent se trouver exactes quand on remplace :

1°  $R$  par sa valeur constante (c'est la résistance du corps humain entre les deux électrodes ; elle est mesurée au commencement et à la fin de la série par le galvanomètre, fonctionnant en ampèremètre, autant que permet de le préciser la description très brève que donne HOORWEG de son dispositif) ;

2°  $V$  et  $C$  par les deux valeurs expérimentales conjuguées qu'a fournies l'expérience ;

3°  $a$  et  $b$  par les valeurs calculées (dans plusieurs couples d'équations et en tirant une sorte de moyenne aussi favorable que possible). Les équations se vérifient alors avec des écarts qui ne dépassent pas 5 à 6 pour 100.

HOORWEG s'en déclare satisfait et conclut que cette formule 1 principale est l'expression mathématique de la loi de l'excitation des nerfs par les condensateurs. Or, il est impossible de concilier cette loi expérimentale avec la loi élémentaire de

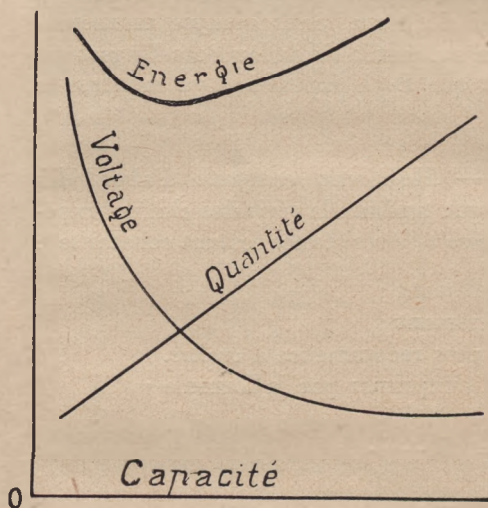


FIG. 8

DU BOIS-REYMOND, sous sa forme simplifiée

$$\varepsilon = \alpha \left( \frac{di}{dt} \right)$$

Si l'on admet que l'excitation différentielle n'est pas proportionnelle à la dérivée de l'intensité, mais que l'efficacité de la dérivée va en décroissant au fur et à mesure du processus, et ceci, suivant une exponentielle du temps (1), soit

$$\varepsilon = \alpha \frac{di}{dt} e^{-\beta t} \quad 4$$

on arrive à reconstituer la relation 1 entre la capacité, la résis-

(1) Je remarque que HOORWEG retombe ainsi sur la conception de König (§ 23) avec  $F(t)$  précisé en  $e^{-\beta t}$ .



tance et le voltage. Mais dans cette relation ainsi reconstituée déductivement, il apparaît que le coefficient du temps,  $\beta$  dans la formule 4, devrait être inversement proportionnel au carré de la capacité. Ici je vais traduire textuellement HOORWEG. « Je dois considérer comme vain cet effort pour sauver la vieille loi classique. Il est vraiment bien peu admissible que  $\beta$ , que nous pouvons appeler le coefficient d'extinction de l'excitabilité, dépende de la capacité du condensateur. Vraisemblablement c'est une valeur constante, qui est fonction seulement de l'état intime du nerf. »

« Et puis M. ENGELMANN a appelé mon attention sur des expériences dont ressort une conception tout autre que celle de DU BOIS-REYMOND. Ce sont nommément celles de M. ENGELMANN lui-même sur l'uretère, expériences rapportées dans le tome III des *Archives de Pflüger*. »

Or, dans ces expériences, écrit HOORWEG en soulignant, on trouve qu'un courant de durée limitée doit pour exciter se prolonger un certain temps sous intensité constante après sa variation et il ajoute gravement : « ce fait me paraît très important et en opposition avec toute la conception de DU BOIS-REYMOND ».

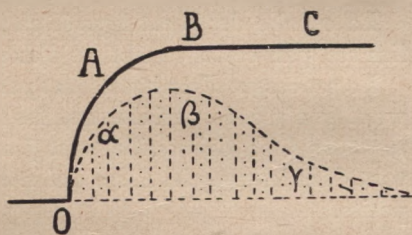


FIG. 9

Aussi il a fallu qu'ENGELMANN, à ce moment professeur à l'Uni-

versité d'Utrecht, rencontrât personnellement HOORWEG et lui fit oralement la révélation de ses magnifiques recherches ensevelies depuis vingt-deux ans dans la poussière de l'oubli. Et encore, de tout l'édifice expérimental et théorique rejeté au néant par HERMANN, il ne reparait plus qu'un fragment, utilisé dans une construction nouvelle et plus petite.

De ses constatations et discussions, et aussi de celles d'ENGELMANN, HOORWEG conclut que l'excitation instantanée est conditionnée, non par la vitesse de changement d'intensité à l'instant considéré, mais par l'intensité elle-même à cet instant ; et que l'efficacité de ce facteur décroît logarithmiquement avec le temps.

$$\epsilon = \alpha i \cdot e^{-\beta t} \quad 5$$

Telle est la loi élémentaire à laquelle il arrive et qu'il propose pour remplacer celle de DU BOIS-REYMOND.

Il montre comment elle s'applique à la fermeture d'un courant constant. Soit un courant qui s'établit rapidement de 0 à l'intensité constante  $J$  par une montée exponentielle

$$i = J (1 - e^{-\gamma t}) \quad 6$$

Ce courant est figuré par la courbe O A B C de la fig. 9.

L'excitation différentielle s'obtient en remplaçant  $i$  dans  $\delta$  par le second membre de  $\delta$ , il vient

$$\varepsilon = \alpha J (1 - e^{-\gamma t}) e^{-\beta t}$$

et l'excitation totale est l'intégrale de cette dernière expression, soit :

$$\eta = \frac{\alpha J}{\beta} \cdot \frac{\gamma}{\gamma + \beta}$$

ou sensiblement si  $\gamma$  est très grand (par rapport à  $\beta$ )

$$\eta = \frac{\alpha}{\beta} J.$$

La courbe des  $\beta$  est figurée en O $\alpha\beta\gamma$  et l'intégrale  $\eta$  est la surface limitée par cette courbe et l'axe  $ox$ .

Le processus d'excitation est partout le même, dit finalement Hoorweg. Il n'y a de variable que les valeurs de  $\alpha$  et de  $\beta$ . Dans les nerfs moteurs de la Grenouille,  $\alpha$  et  $\beta$  sont grands... Dans les muscles, surtout dans les muscles lisses qui se contractent si lentement,  $\alpha$  et  $\beta$  sont petits.

**31. Discussion.** — Les contributions apportées par ce mémoire à la physiologie de l'excitation peuvent être résumées et appréciées de la façon suivante :

1<sup>o</sup> Les trois constatations sur la variation du voltage, de la quantité et de l'énergie nécessaire en fonction de la capacité sont exactes et ont été vérifiées par tous les observateurs subséquents ;

2<sup>o</sup> La formule principale qui implique cette triple relation :  $V = aR + \frac{b}{c}$ , n'est qu'approchée comme je le montrerai plus loin, paragraphe 51.

Mais elle garde un intérêt pratique. Elle revient à assimiler le lieu des voltages liminaires en fonction de la capacité (mesure de la durée) à une branche d'*hyperbole équilatère* rapportée à ses deux asymptotes. L'une des asymptotes est l'axe des voltages, l'autre une parallèle à l'axe des capacités élevée d'une hauteur  $aR$  au-dessus du zéro des voltages.

Or la formule hyperbolique est d'un maniement très commode. WEISS est postérieurement retombé sur cette formule et pour ma part, j'en ai fait grand usage. Il est juste que l'assimilation (approchée) de la relation étudiée à l'hyperbole s'appelle *loi de Hoorweg* ;

## 3° La loi élémentaire

$$\varepsilon = \alpha i \cdot e^{-\beta t}$$

est insuffisante comme loi générale de l'excitation. D'abord, elle conduit pour la relation entre l'intensité et la durée liminaire à une formule (HOORWEG ne le dit pas)  $i = \alpha \frac{B_s}{(1 - e^{-\beta t})}$  qui n'est pas la formule hyperbolique et qui ne représente les faits physiologiques qu'avec une approximation encore moindre (voir § 78). D'autre part, relativement aux courants progressifs, elle est nettement erronée.

En effet, le terme  $e^{-\beta t}$  égal à 1 au début de l'excitation, tend vers zéro plus ou moins vite suivant la grandeur de  $\beta$ , mais indépendamment de la forme de l'excitation. Un certain temps après le début de l'excitation, il vaut une fraction donnée de l'unité,  $1/3, 1/4, 1/10$ , et par conséquent toute la valeur de l'excitation différentielle  $\varepsilon$ , dont il est facteur (décroissement), est descendue à la même fraction  $1/3, 1/4, 1/10$  de sa valeur primitive, quel qu'ait été le début, et quoi qu'il se soit passé entre ce début et l'instant  $t$ .

Ainsi considérons un courant constant à début brusque, OAB.

L'effet d'excitation est représenté (en supposant  $\alpha = 1$ ) par la partie hachurée, la courbe qui limite en haut cette partie représentant  $\varepsilon$ .

Considérons ensuite un courant constant brusque de faible intensité O'A'B' qui au temps  $t_1$  remonte brusquement à l'intensité A'' égale à l'intensité de l'excitation précédente au temps  $t_1$ , on aura dans les deux cas la même valeur pour  $e^{-\beta t}$ . L'effet total d'excitation dans le second cas est mesuré par la surface hachurée ; si le courant O'A'B' est à la fois très faible et assez prolongé, il n'apportera pratiquement rien à l'excitation, mais rendra totalement inefficace l'onde B'A'B'', quelle que soit son intensité. Ce qui est non seulement contraire aux faits, mais logiquement inadmissible (1).

On voit combien cette conception est inférieure à celle que BRÜCKE formulait un quart de siècle plus tôt (voir § 18).

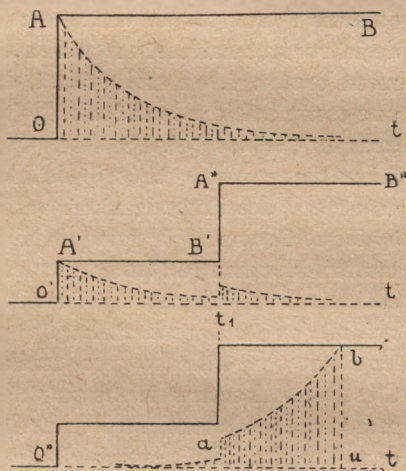


FIG. 10

[1] Cette remarque est de GILDEMEISTER.

POUR BRÜCKE le décrément porte, non pas sur l'efficacité instantanée de l'excitant, mais sur l'élément d'excitation produit à chaque instant. A un moment donné, on retrouve les effets de l'excitation aux instants précédents mais diminués d'autant plus qu'il s'est écoulé plus de temps depuis leur apparition. Il faut donc compter le temps *en reculant* à partir de l'instant considéré. Si le décrément était de forme logarithmique, l'efficacité instantanée étant toujours  $\alpha i$ , les éléments subsistants et devant s'intégrer au moment  $u$  seraient de la forme

$$r_1 = \alpha i \cdot e^{-\beta(u-t)}$$

et dans l'exemple de GILDEMEISTER, l'excitation serait de la forme de la surface hachurée représentée en  $ab u$ . Pour le courant indéfiniment prolongé, on arriverait à des difficultés que BRÜCKE évite par une complication de théorie. Mais pour des passages de courant finissant en  $t = u$ , le résultat est sinon exact, du moins bien plus satisfaisant que par la théorie de HOORWEG. Celle-ci apparaît simpliste au regard des investigations oubliées. Mais si on se limite aux ondes à début brusque, la formule simple de HOORWEG a l'avantage de parler facilement à l'imagination. Ainsi, on voit fort bien comment le courant indéfini agit seulement pendant les premiers instants qui suivent son établissement. Et il apparaît aussitôt que le temps pendant lequel il sera efficace sera facilement variable avec la constante  $\beta$ . C'est une chose très remarquable que HOORWEG, ayant opéré sur une seule espèce de nerf ou de muscle, est conduit à la constante de temps dans l'excitabilité par la seule logique de l'algèbre. Le temps se trouvant introduit sous une forme correcte, et telle qu'on la rencontre fréquemment en physique, on se trouve obligé de l'affecter d'un coefficient sans même faire aucune hypothèse sur la nature du phénomène en jeu. On a vu plus haut qu'au point de vue expérimental HOORWEG pose fort bien la question en disant que ce coefficient d'extinction  $\beta$  doit représenter quelque chose de l'état intime du nerf (1). Le court travail d'HOORWEG contient donc beaucoup de choses intéressantes, il a eu fort peu d'influence. Non qu'il soit tombé dans le silence. Il a au contraire soulevé de vives discussions.

32. D'abord une réclamation de CYBULSKY et ZANIETOWSKI ; je ne puis pas dire « réclamation de priorité », puisque les physiologistes de Cracovie, tout en se plaignant vivement qu'HOORWEG n'ait pas cité leurs travaux, se mettent en opposition formelle avec lui.

(1) Il remarque en outre, d'une façon purement algébrique et sans y ajouter aucun commentaire, que ce facteur du temps  $\beta$  est égal au rapport  $ab$  des coefficients de la loi d'excitation par condensateurs ; point dont l'importance est apparue plus tard et que je dois m'excuser ici de citer tardivement.

Leur mémoire extrêmement long paru dans *les Archives de Pflüger* en 1894, se réfère à une publication antérieure, faite en polonais en 1890 et 1891. Encore qu'on puisse facilement excuser l'ignorance d'un travail publié uniquement en polonais, la priorité leur serait acquise s'ils avaient formulé les lois de l'excitation par condensateurs. Mais en réalité ils ont méconnu ces lois. Je vais montrer leur opinion par quelques citations textuelles :

« La formule de HOORWEG, d'après nos expériences, est complètement erronée. En allant des petites capacités aux grandes, il faut employer les différences de potentiel les plus diverses et les quantités d'électricité les plus diverses. Les premières vont constamment en diminuant à mesure que les capacités s'accroissent. L'énergie se comporte tout autrement. Pour les très petites capacités, l'énergie décroît rapidement jusqu'à une certaine limite ; puis elle reste à peu près fixe à la même valeur, pour recommencer à s'accroître lentement quand la capacité devient plus grande.

« Dans les expériences d'HOORWEG, la quantité s'accroît constamment avec la capacité, par suite de l'inexactitude de sa méthode. »

Il y aurait à retenir du travail de CYBULSKY et ZANIETOWSKI la loi de variation de l'énergie avec la capacité. Voulant *a priori* ramener l'excitation à une grandeur électrique qui restât constante pour diverses décharges d'égale efficacité, il leur a semblé que l'énergie pouvait seule répondre à ce desideratum, et, au lieu de signaler le minimum qui existe dans leurs chiffres, ils parlent d'une énergie constante ; à la vérité elle est seulement « à peu près constante » et entre certaines limites ; il faut en effet, disent-ils, que les décharges ne soient ni trop brèves, ni trop longues, sans quoi elles exigent un supplément d'énergie. Quand on examine leurs chiffres, on voit que la zone d'énergie constante s'étend par exemple de 1000 à 2000 farad  $10^{-11}$ . Disons de 1 à 2 centièmes de microfarad et nous ramènerons cette zone au minimum de HOORWEG avec une tendance différente. Mais leur loi de quantité (croissante quand la capacité diminue pour les petites capacités) repose manifestement sur une erreur expérimentale, dont la cause la plus vraisemblable est un défaut d'isolement, d'où perte de charge relativement importante pour les petites capacités, par suite nécessité d'un voltage de charge excessif pour que ce qui en reste dans la décharge suffise à l'excitation. Par contre, ils ont bien vu que le voltage va constamment en diminuant à mesure que les capacités s'accroissent, et ils ont bien reconnu que la capacité infinie, correspondant au courant constant, garde une certaine hauteur de seuil. Mais ils n'en ont tiré aucune systématisation intéressante.

Ce dernier fait, d'ailleurs, appartiendrait à tout le moins à un pré-

décèsseur : DUBOIS (de Berne) qui l'avait publié dès 1888 ; DUBOIS avait même donné une théorie dont une partie a été reprise plus tard par CLUZET (voir § 53). Le nerf, disait DUBOIS, réagit à une quantité d'électricité qui est constante, et que l'on calcule en retranchant de la charge totale la quantité qui s'écoule sous potentiel trop petit, au-dessous d'une certaine valeur  $V_0$ . Il y avait là une conception du phénomène qui était bien dans la direction où la science s'est orientée dans la suite. On en aurait même pu déduire la relation de forme hyperbolique entre la capacité et le voltage.

Mais HOORWEG avait explicité l'antinomie entre de telles constatations et la loi de DU BOIS-REYMOND. D'où entre HERMANN et lui une vive et longue polémique. Les deux adversaires se battant surtout à coups de différentielles et d'intégrales, les physiologistes, pour lesquels la première publication d'HOORWEG avait sans doute été peu claire en raison de son laconisme, semblent s'être désintéressés de ce mouvement, et l'on continua à vivre sur les données classiques du *Handbuch*.

33. La « caractéristique » de Waller. — Néanmoins on éprouvait le besoin de penser sur l'excitation électrique quelque chose de plus réel qu'une dérivée.

C'est du côté de l'énergie qu'on tendit à s'orienter. La conception simple qu'un effet constant répond à une dépense constante d'énergie, comme WERTHEIM SALOMONSON avait d'abord cru le voir, s'était trouvée en désaccord avec les faits. Mais la constatation du minimum d'énergie dans les décharges de divers condensateurs permettait de replacer la question sur un nouveau terrain ; CYBULSKI et ZANIEWSKI avaient essayé une explication quasi tautologique en disant que les meilleures conditions étaient réalisées lorsque la dépense d'énergie n'était ni trop rapide ni trop lente pour produire son plein effet.

WALLER reprit le problème en 1899 d'une façon fort intéressante en partant de la notion si souvent négligée de rapidité diverse dans l'excitabilité. « L'objet de la présente série d'expériences préliminaires était de déterminer si l'excitabilité (ou, comme j'aimerais mieux dire dans cette vue, la *mobilité*) de la matière vivante peut être mesurée par la vitesse du choc formant stimulus efficace ; en d'autres termes, si pour des espèces différentes de protoplasma plus ou moins mobiles on peut trouver un gradient optimum de stimulation, au-dessus et au-dessous duquel la courbe de stimulation est moins exactement adaptée au mouvement causé par cette stimulation. Par exemple dans le cas du roulis d'un navire, il y a un optimum dans la longueur et la pente de la vague, en dehors duquel la *mobilisation* reste au-

dessous de son maximum, et comme précisément la longueur de la vague optima donnant le plus grand ébranlement avec la moindre dépense d'énergie s'accorde avec la période d'oscillation du navire considéré et en fournit par suite une mesure, de même le gradient optimum de l'énergie excitante qui fournit la plus grande excitation avec la moindre énergie doit fournir une mesure de la période d'excitation propre à un tissu donné, et *caractérise ce tissu* ».

Ayant pensé dans ce domaine mécanique, WALLER ne peut mettre en doute que le « stimulus ébranle la matière excitable en raison de son énergie actuelle et non simplement de sa quantité » et il ajoute : « Nous avons une connaissance adéquate de la valeur physiologique d'un stimulus, quand nous connaissons : 1° sa valeur absolue en erg ou fraction d'erg ; 2° la vitesse avec laquelle cette énergie frappe et met en mouvement les molécules excitables soumises à l'investigation. »

« Le meilleur instrument à notre disposition pour une telle recherche est manifestement le condensateur. » La décharge d'une capacité C sous un potentiel V dégage une énergie égale  $= 0,5V^2C$  (en ergs, C étant exprimé en microfarads) et la vitesse du choc de cette énergie dépend de la vitesse de la décharge  $\frac{V}{RC} \times$  une constante (1).

Quand on a déterminé la décharge qui atteint le seuil avec la dépense d'énergie minima, la valeur  $V/RC$  de cette décharge est la caractéristique du nerf étudié.

Nous aurons à reprendre ultérieurement la discussion de cette caractéristique et à montrer comment WALLER a passé tout près d'une mesure pratique de l'excitabilité. Pour le moment remarquons seulement que *c'est la vitesse de variation du débit d'énergie* qui a retenu l'attention de l'auteur (c'est même la vitesse de *décroissance* de ce débit), de sorte que la théorie prise dans sa forme précise n'est pas transportable aux passages limités de courant constant. Sa conception purement mécanique (il voudrait remplacer le mot excitabilité par celui de mobilité) aurait dû, semble-t-il, l'amener à considérer, comme GRÜTZNER, la plus ou moins grande vitesse avec laquelle le choc fournit l'énergie, c'est-à-dire le débit d'énergie lui-même et non sa dérivée.

Quoi qu'il en soit, la caractéristique de WALLER subit d'énormes variations de valeurs sous des influences tout à fait contingentes. Un sciatique de chat donne 2165, et 20 minutes plus tard 613. Le nerf sciatique de la Grenouille au contact direct des électrodes donne des

---

(1) V représente la dérivée négative de l'intensité à l'origine de la décharge ; la dérivée de la dépense d'énergie serait juste deux fois plus grande. J'avoue ne pas comprendre ce que vient faire ici la constante à laquelle WALLER attribue une valeur de 868.700 lorsqu'on prend la seconde comme unité de temps.

valeurs voisines de 200, le nerf cubital de l'homme, excité à travers la peau, donne 48.250, soit un rapport de 1 à 250 entre les caractéristiques de deux excitabilités qui sont en réalité assez voisines. WALLER envisage l'influence de la différence de la température entre 15 et 37° qui peut faire varier l'excitabilité dans la proportion ci-dessus : l'écart tient à la formule qui pose en numérateur le voltage et en dénominateur la constante de temps ; la vieille considération de la pente (que ce soit du courant ou de l'énergie), de la dérivée par rapport au temps de l'agent excitant a encore une fois entraîné à l'erreur.

En cette même année 1899 paraissait dans les *Göttinger Nachrichten* une courte note de NERNST qui contenait en abrégé une théorie de l'excitation destinée, neuf ans plus tard, quand son auteur la développerait dans un recueil physiologique, à éclipser toutes les autres théories. Sur le moment elle passa, je crois, inaperçue, et n'exerça en tout cas aucune influence visible sur le cours des recherches.

34. **Recherches de Georges Weiss.** — En 1901, G. WEISS attaque de son côté le problème de l'excitation électrique. Il est d'abord orienté, lui aussi, vers l'énergie comme facteur essentiel, et ce sont les conditions de la dépense minima d'énergie qu'il veut étudier (*Archives italiennes*, p. 429 et 431). Mais avec le condensateur « on ne sait à quel moment on doit considérer la décharge comme terminée ». Il décide donc de se servir de courants continus de courte durée et pour ce faire, il imagine son *rhéotome balistique*.

Une balle de carabine, de vitesse connue, coupe successivement deux fils métalliques fins séparés par un intervalle mesuré. Le premier fil faisait court circuit devant les électrodes et le nerf ; le courant commence donc à traverser celui-ci au moment de la section de ce premier fil, et il est interrompu par la section du second fil. Etant donné la grande vitesse du mobile, des temps très courts sont représentés par des longueurs faciles à manier (treize centimètres pour un millième de seconde).

En outre, ce dispositif évite toute imperfection des contacts.

WEISS s'est assuré, en intercalant dans le circuit d'excitation un galvanomètre THOMSON fonctionnant en balistique, que le courant prend presque instantanément sa valeur constante ; à partir de cinq à six centimètres, le retard est négligeable ; *a fortiori* quand la self du galvanomètre n'est pas dans le circuit.

Ses recherches ont été publiées d'abord dans une série de notes à la Société de Biologie, puis dans un mémoire d'ensemble. On peut suivre l'évolution de ses idées au cours même de son travail.

La première note (9 mars) débute ainsi :

« Les recherches qui ont été faites jusqu'ici sur l'excitation des nerfs



pendant des temps très petits n'ont porté que sur des durées supérieures à 0 s. 001. Le dispositif que j'ai décrit m'a permis d'étendre cette étude à de plus petites fractions de seconde. Contrairement à ce qu'avancent les auteurs, je n'ai pas trouvé de durée trop petite pour permettre au courant d'exciter le nerf ; si cette durée existe, elle est inférieure à 0,0001. Mais là n'était pas mon but ; j'ai voulu rechercher quelles étaient les dépenses d'énergie nécessaires pour l'apparition de la secousse minima en fonction de l'excitation. »

Vient une expérience avec détermination du voltage liminaire pour 6 durées variant de 0,15 à 1,23, et calcul de l'énergie correspondante : « Il y a un minimum d'énergie dépensée pour une durée de passage d'environ 0 s. 0006 ». Puis après allusion à quelques autres expériences personnelles, WEISS reprend : « D'une façon générale on voit que dans l'excitation des nerfs et des muscles, il y a une durée d'excitation plus favorable, c'est-à-dire exigeant pour obtenir la secousse minima une moindre dépense d'énergie. »

« CYBULSKI et ZANIETOWSKI ont montré les premiers qu'il y avait dans l'emploi des décharges de condensateurs des conditions de meilleure utilisation de l'énergie. Je ferai voir comment il y a lieu de rapprocher les expériences de ces auteurs et les miennes. »

Il est facile de voir que WEISS en commençant son travail partait de la base classique du *Handbuch* de HERMANN ; notamment il opposait sa seule contradiction personnelle à l'affirmation sans preuve de KÖNIG telle qu'elle est passée dans les manuels ; les expériences de FICK, si nettes en sens contraire, lui étaient donc alors inconnues. Je les ignorais également et je lui posai au moment où il présenta sa note à la société de Biologie la question suivante sans penser que FICK se l'était posée déjà et en avait fourni quarante ans plus tôt une solution :

Est-ce que les variations de l'intensité nécessaire suivant la durée du passage ne tiennent pas une influence réciproque de l'excitation de fermeture et de l'excitation d'ouverture, excitations comprises au sens de DU BOIS-REYMOND ?

Ma question, qui n'était pas neuve, ne fut pas inutile, car pour y répondre, WEISS imagina et réalisa une expérience qui, non seulement fournit contre la théorie de la dérivée une réponse bien plus péremptoire que celle de FICK, mais encore modifia complètement la position d'esprit de WEISS.

« Cette remarque m'ayant été présentée par M. LAPICQUE, j'ai cherché à trancher la question et voici le raisonnement que j'ai fait. Prenons une onde constituée par le passage du courant continu durant un temps très court ; si pendant ce passage j'interromps le courant pour faire une sorte de lacune dans l'onde, il doit arriver de deux choses l'une :

« Ou bien l'excitation est due aux périodes de rupture et de ferme-

ture et alors l'opération que je viens de faire devra favoriser l'excitation ; on pourra baisser le voltage et rester au seuil de l'excitation.

« Ou bien l'excitation se fait même pendant le passage du courant continu, et alors on devra forcer le voltage pour remonter au seuil de l'excitation.

« L'expérience m'a prouvé que dans les limites de temps où j'ai opéré, c'est-à-dire pour des durées inférieures à 0,0023, chaque fois que l'on fait une lacune, il faut forcer le voltage d'autant plus que la lacune est plus grande. » (20 avril).

Par conséquent, il est bien certain que ce n'est pas la variation du courant qui excite. Mais d'autre part, faisant le calcul de l'énergie débitée dans chaque cas, soit par l'onde unique, soit par le système des deux ondes occupant la même durée, WEISS voit que l'énergie n'est pas du tout la même ; au contraire, la quantité reste constante. Par conséquent, dit-il, « quand on se place au voisinage de l'optimum d'excitabilité du nerf pour des ondes de même durée, l'excitation est directement liée à la quantité d'électricité mise en jeu et non à la quantité d'énergie dépensée » (27 avril).

Si les deux ondes contenues dans la durée de l'onde unique sont inégales entre elles, soit comme durée, soit comme intensité, on trouve encore, quand l'excitation liminaire est réalisée, des quantités égales (1).

« Il s'agissait maintenant de savoir comment variait cette quantité d'électricité, quand la durée de l'excitation variait elle-même. Pour cela je commençai par reprendre mes anciennes expériences faites pour établir le minimum d'énergie, je calculai les quantités d'électricité et je les reportai sur un graphique. Aussitôt, je vis que les points se rapportant à une même expérience se disposaient suivant une droite ne passant pas par l'origine, c'est-à-dire que pour chaque

(1) Telle est la conclusion dont Weiss accompagne ses chiffres, mais si l'on regarde de près, on voit que l'égalité n'est pas parfaite. Dans le tableau A, p. 439, il y a dix expériences. La différence entre la quantité  $Q$  de l'onde unique et la quantité  $Q_1$  de l'onde interrompue de même durée,  $Q-Q_1$  est négative ou nulle pour les cinq premières ; mais elle est toujours positive pour les cinq dernières, où elle atteint en moyenne 4 pour 100. Dans les cinq premières, la longueur mesurant les temps des ondes interrompues est de 3 à 5 : dans les cinq dernières elle varie de 6 à 10. Il y a donc une différence systématique et un déficit de quantité apparaît dès que l'onde atteint une certaine longueur. Si l'on calcule les temps correspondant à ces longueurs, on trouve que dans les cinq premières expériences la durée des ondes a atteint au maximum 0 s. 0004 (d'après les valeurs données par Weiss). Pour des temps aussi courts, est-il possible d'affirmer que la période d'établissement du courant est négligeable, et que l'on mesure exactement la quantité en multipliant le voltage par le temps ? Weiss lui-même, à la suite des expériences de contrôle qu'il a faites sur son appareil, admettait que l'erreur sur la quantité devenait négligeable à partir de cinq ou six centimètres ; au-dessous de ce temps il y a un retard ; si faible soit-il, son effet est nécessairement beaucoup plus marqué sur la somme de deux ondes de longueur 3 et de voltage 15 par exemple que sur une onde de longueur 9 et de voltage 10. On doit donc admettre que l'onde dédoublée atteint le seuil avec une quantité plus petite que l'onde unique, mais que la différence est masquée, lorsqu'il s'agit d'ondes très courtes, par l'erreur sur le calcul de cette quantité. On verra plus loin à propos des décharges de condensateurs, une différence de même sens que le galvanomètre balistique met directement en évidence.

expérience les quantités d'électricité pouvaient être représentées par la formule :

$$Q = a + bt$$

$t$  étant la durée de la décharge (*sic*),  $a$  et  $b$  deux coefficients dépendant de la disposition de l'expérience. » (p. 438).

Cette loi est générale, dit-il, et s'applique à des ondes de forme quelconque. « Toutes les quantités déterminées par cette formule sont physiologiquement équivalentes. Les autres éléments ou facteurs n'ont aucune influence, pourvu que la condition que je viens d'énoncer soit satisfaite. »

Donc l'excitation d'un nerf exige deux espèces de quantités d'électricité, l'une constante,  $a$  ; c'est celle qui représente réellement l'excitation, et une autre proportionnelle au temps. Pour mieux faire ressortir la différence entre ces deux quantités d'électricité, je vais me servir des expressions de HERING, je dirai alors :

*La désassimilation nécessaire pour exciter le nerf exige la dépense d'une certaine quantité d'électricité a. Mais pendant cette opération il se produit d'une façon constante une assimilation qu'il faut combattre à l'aide d'une dépense d'électricité b par unité de temps (4 mai).*

35. Cette loi linéaire, qui est apparue à WEISS quand il a porté en graphique les quantités liminaires, nous la reconnaissons, elle est figurée dans le graphique de HOORWEG reproduit § 30. D'ailleurs cette loi

$$Q \text{ ou } \frac{V}{R} t = a + bt$$

nous pouvons l'écrire identiquement :

$$\frac{V}{R} = \frac{a}{t} + b.$$

Il suffit de remplacer  $t$ , durée mesurée directement, par RC constante de temps de la décharge, pour revenir à la formule générale de HOORWEG,

$$\frac{V}{R} = \frac{a}{RC} + b \quad \text{ou} \quad V = \frac{a}{c} + bR.$$

L'intensité liminaire (ou le voltage, la résistance restant constante) est liée à la durée par la formule de l'hyperbole équilatère. WEISS connaissait le travail d'HOORWEG, peut-être pas quand il a commencé le sien, mais en tout cas quand il a publié sa loi. Il a cité son prédécesseur dans une forme que je vais reproduire textuellement et sans

commentaire, en notant seulement que HOORWEG n'en a pas été satisfait, et a réclamé sa priorité avec énergie et insistance.

« Pour voir si cette règle s'étendait aux Mammifères et en particulier à l'Homme, j'ai employé un autre procédé de vérification qui ne peut laisser aucun doute : j'ai comparé les résultats de mes calculs avec les expériences d'autres observateurs. J'ai trouvé les chiffres qu'il me fallait pour cela dans les mémoires de DU BOIS (de Berne) et de HOORWEG. Ces expériences ont été faites avec le condensateur ; or la formule de décharge de cet appareil est

$$i = \frac{V}{R} \cdot e^{-\frac{t}{CR}}$$

« Pour que la décharge puisse être considérée comme terminée, il faut que CR ait pris une certaine valeur K ; on a donc

$$t = KCR.$$

« En portant cette valeur dans ma formule on aura :

$$Q = a + AC$$

*a* et *A* étant deux constantes dépendant de l'expérience et que l'on calcule dans chaque cas au moyen de deux déterminations. C'est ce que j'ai fait pour une série de DU BOIS et une série de HOORWEG. »

36. WEISS s'est fort peu occupé de la comparaison d'excitabilités différentes ; et ça été surtout pour faire rentrer les diverses espèces sous la même loi.

Voici, textuellement, tout ce qu'il en dit :

« Il était indispensable de savoir si cette règle s'appliquait aux autres animaux que la Grenouille. GRÜTZNER et ses élèves ont fait voir que la loi d'excitation du nerf du Crapaud ne semble pas être la même que celle de la Grenouille. En examinant les faits, je vis que tout pouvait s'expliquer par une différence dans les coefficients *a* et *b* de la formule fondamentale, et que, chez le Crapaud, le rapport *a/b* devait être plus grand que chez la Grenouille. Je fis alors des expériences comparatives sur ces deux animaux en me plaçant dans les mêmes conditions de résistance du circuit, de température, etc. Mes prévisions furent absolument réalisées. Je trouvai que chez la Grenouille, dans les conditions où je me plaçais, le rapport *a/b* avait une valeur moyenne de dix, tandis que chez le Crapaud elle était de dix-huit. Chez la Tortue, elle fut d'environ quinze » (p. 440).

« Pour la Tortue, je pensais trouver un rapport *a/b* encore plus grand que sur le Crapaud, étant donné la lenteur des mouvements de cet animal. Je constatais que ma loi s'appliquait avec la même per-

fection que pour la Grenouille ou le Crapaud, mais la valeur du rapport  $a/b$  fut intermédiaire entre les deux précédentes.

« Je n'ai malheureusement pas d'autres animaux intéressants à ma disposition pour le moment, mais déjà la précision avec laquelle se font ces vérifications sur des animaux pour lesquels l'excitation électrique des nerfs semblait suivre des lois différentes, permet de prévoir que les expériences ultérieures ne feront que confirmer la généralité de la loi que j'ai énoncée. »

Les allusions à la variation systématique de la loi en fonction de la lenteur du muscle sont bien vagues, et les chiffres donnés ne sont nullement significatifs. En effet, sur la seule espèce *Grenouille*, WEISS trouve qu'avec le changement de longueur de nerf interposé aux électrodes le minimum d'énergie (qui par simple conséquence algébrique de la formule hyperbolique coïncide avec le rapport  $a/b$  comme l'a montré HOORWEG) se déplace de 8 à 16, soit une marge de variation exactement aussi grande que le maximum de différence notée d'espèce à espèce.

A partir d'ici commence, pour notre question, une période nouvelle, où les recherches s'entre-croisent. Nous ne suivrons plus un ordre historique, mais nous prendrons systématiquement les diverses faces du problème.

---



## DEUXIÈME PARTIE

### LES DONNÉES QUANTITATIVES DE L'EXPÉRIENCE

---

#### CHAPITRE V

#### Relation entre l'intensité et la durée liminaire du courant constant

37. **Inexactitude de la loi hyperbolique pour les temps courts.** — La relation qui, pour une préparation donnée, unit l'intensité et la durée de l'excitant, lorsqu'un courant commençant brusquement atteint juste le seuil, a été aperçue par FICK, qui en a figuré les traits généraux dans un graphique relatif à la lacune. La courbe indique, en effet, pour les temps longs, une valeur finie et constante de l'intensité liminaire figurée par une droite parallèle à l'axe des temps ; pour les durées courtes, un relèvement de cette intensité dont la pente augmente à mesure que la durée diminue.

Nous avons retrouvé ce même dessin en portant en graphique une expérience d'ENGELMANN.

HOORWEG, après des expériences sur les décharges de condensateurs qui lui donnaient la même courbe pour le voltage liminaire en fonction de la capacité (résistance constante), l'a identifiée à une branche d'hyperbole équilatère ; WEISS est arrivé à la même identification pour les ondes rectangulaires.

Cela donne, pour l'intensité  $i$  en fonction de la durée  $t$

$$i = a + \frac{b}{t},$$

formule simple, facile à calculer, et prenant l'allure commode à figurer d'une loi linéaire, quand on écrit la quantité au lieu de l'intensité.

Cette loi est-elle exacte, ou du moins suffisamment approchée ? Est-elle générale ?

Les recherches anciennes, disposant d'instruments insuffisants, antérieures à la définition des unités électriques, donnent des appréciations plus que des vraies mesures.

Les expériences de HOORWEG, où le potentiel ne pouvait varier que par élément entier de pile, soit un volt et quelque chose, sont évidemment assez grossières.

Celles de CYBULSKI et ZANIETOWSKI comportent une erreur manifeste pour les petites capacités.

Les expériences de WEISS, plus précises et bien contrôlées, au point de vue physique, montrent un accord excellent entre les mesures physiologiques et la formule, mais la durée ne varie, dans ces expériences (ondes rectangulaires), que de 0,3 à 3 millièmes de seconde ; et le seul objet étudié est le gastrocnémien de la Grenouille (excitation indirecte), sauf quelques déterminations sur des muscles peu différents.

Des vérifications plus étendues s'imposaient avant que de pouvoir appliquer cette formule, soit à la mesure des excitabilités diverses, soit à la théorie physico-chimique du processus d'excitation.

L'allure générale de la relation paraît, d'après les expériences ci-dessus, valable pour une famille d'ondes quelconques, sans qu'il soit nécessaire d'en définir la forme (1).

Les premières recherches que j'ai effectuées personnellement (en 1903, avec M<sup>me</sup> LAPICQUE), ont tout de suite montré que la formule hyperbolique ne s'applique pas exactement aux décharges de condensateurs. Bientôt après, nous avons vu que les ondes rectangulaires présentent aussi des écarts si on les applique à des excitabilités lentes. Bien que les écarts soient de même sens, bien que la formule puisse, dans un cas comme dans l'autre, rendre les mêmes services comme première approximation, il faut, pour une étude précise, traiter ces deux cas séparément. Nous allons commencer par le cas le plus simple, les passages limités de courant constant.

**38. Nos expériences d'Arcachon.** — J'ai obtenu, en 1903, avec M<sup>me</sup> LAPICQUE, au laboratoire d'Arcachon, sur divers Invertébrés

---

(1) Au point de vue mathématique, il faut préciser ici que *forme* ne signifie pas des figures homothétiques ; mais l'intensité sera une fonction donnée du temps, l'intensité et le temps étant affectés chacun d'un coefficient arbitraire ; soit  $F$  la fonction, on considérera  $i = a F\left(\frac{t}{b}\right)$  ; les facteurs  $a$  et  $b$  mesureront, entre deux ou plusieurs ondes que nous appelons de même forme les intensités et les durées relatives ; ainsi, dans les décharges de condensateurs, la résistance étant constante, le voltage de charge sera la mesure de l'intensité, et la capacité la mesure de la durée, sans que l'on ait besoin de définir autrement cette intensité et cette durée.



marins, une série de mesures dont nous nous sommes beaucoup servis et qui ont été utilisées aussi par d'autres auteurs. Comme FICK, nous cherchions des excitabilités nettement différentes de celles du rapide sciatique de Grenouille, et nous comptions sur les lenteurs de contractilité pour nous indiquer les lenteurs d'excitabilité ; quelques années auparavant, JOLYET et SELLIER avaient publié une série de courbes de contractions simples avec enregistrement de temps, prises sur divers animaux, notamment des Invertébrés marins. Ce matériel ainsi repéré devait faciliter nos recherches, et en effet nous avons trouvé tout de suite des excitabilités lentes, plus ou moins comparables à celle de l'Anodonte de FICK. Les préparations qui nous ont donné les mesures les plus significatives ont été l'adducteur de la pince du Crabe (*Carcinus maenas*), et le manteau de l'Aplysie (*Aplysia punctata*). Le laboratoire où nous opérions ne comportait pas de chauffage ; pour les expériences, cela nous offrait l'avantage d'une température assez constante, mais cette température était peu élevée, dix à douze degrés. Il en résulte que la lenteur naturelle des préparations physiologiques apparaît exagérée ; il faudra tenir compte de ce fait quand on voudra les comparer à d'autres.

39. **Précautions à prendre avec les muscles lents.** — a) Préablement à toute mesure, dans des recherches de ce genre, il est nécessaire évidemment d'obtenir un état stable de l'excitabilité ; si au cours d'une expérience, on revient à une mesure déjà prise, on doit, pour la même durée, retrouver la même intensité liminaire. Or ceci ne s'obtient pas d'emblée. Pour supprimer l'intervention perturbatrice des centres nerveux, il faut ou bien détruire les centres, ou couper les nerfs qui se rendent à la partie du corps sur laquelle on opère, ou enfin (et c'est ce procédé que nous avons toujours employé à Arcachon), exciser une portion de l'animal et expérimenter sur ce membre ou ce lambeau détaché ; de toute façon, la lésion opératoire retentit sur l'excitabilité ; ses effets vont s'atténuant peu à peu, mais dans les premiers instants après l'opération, une patte de Crabe coupée ou un lambeau taillé dans le manteau d'une Aplysie reste contracturé et pratiquement inexcitable ; l'irritation traumatique cesse graduellement ; en même temps commence à se développer un autre processus, le vieillissement de la préparation, c'est-à-dire la mort graduelle du tissu ; cette évolution qui est marquée par une variation systématique de l'excitabilité (1), se déroule elle-même de plus en plus lentement. Il faut attendre, pour faire des mesures, un

(1) Suivant la notation que nous établirons plus loin, la *chronaxie* augmente et la *rheobase* s'abaisse à mesure que la préparation vieillit.

moment où la vitesse soit assez faible pour que, du commencement à la fin de la série, la variation n'ait pas le temps de prendre une valeur importante.

Cette condition est générale ; mais avec le gastrocnémien et le sciatique de la Grenouille, il suffit de quelques quarts d'heure pour arriver à un état pratiquement stable ; sur les tissus lents que nous étudions à la température de dix-douze degrés, il fallait des heures ; le *temps physiologique* d'ENGELMANN affecte aussi ces processus comme la contractilité et l'excitabilité. Sur l'Aplysie, nous en étions venus à préparer chaque soir le lambeau contractile sur lequel nous voulions expérimenter le lendemain.

b) Chaque excitation, chaque essai, c'est-à-dire chaque passage de courant, efficace ou non, entraîne une modification passagère de l'excitabilité. Ceci aussi est général, mais la différence est encore plus marquée que pour le phénomène précédent entre les muscles de relation de la Grenouille et les muscles des Invertébrés. Dès qu'on étend ses recherches à des tissus contractiles tant soit peu divers, on est frappé d'une qualité remarquable que possède l'appareil neuromusculaire volontaire des Vertébrés, le muscle strié commandé par le nerf à myéline, et tout spécialement le muscle classique de la Grenouille ; c'est la rapidité et l'exactitude avec lesquelles il revient à son état primitif après un ébranlement. Vous lui faites subir une excitation, faible ou forte, tout une série d'excitations ; il donne une ou plusieurs secousses, même une contraction tétanique (toutefois peu prolongée de façon à ne pas atteindre la fatigue), et quand vous répétez l'excitation après les quelques secondes nécessaires à la moindre manœuvre, vous le retrouvez avec toutes ses virtualités immédiates exactement au même point ; le seuil sera le même, et pour une excitation supra-liminaire donnée la réponse sera toujours la même. Cette docilité, ce parfait *retour au zéro* sont choses banales pour l'expérimentateur qui s'en tient à la Grenouille ; mais on les apprécie quand on s'attaque à d'autres objets. Déjà le gastrocnémien du Crapaud, s'il peut, comme on sait, fournir avant fatigue appréciable un plus grand travail que le gastrocnémien de la Grenouille, n'a pas un seuil aussi stable ; le seuil est sensiblement abaissé à la suite d'une excitation efficace (1).

Déterminant ce seuil par des tâtonnements successifs, on va tomber par hasard *trop bas* (pas de réponse : excitation d'intensité trop faible ou de durée trop courte) et il faudra remonter peu à peu

---

(1) Peut-être est-il un peu relevé à la suite d'une excitation inefficace ? Ceci, bien entendu, après un intervalle plus grand que ce qu'il faut considérer pour l'addition latente ; je parle d'excitations qui apparaissent à notre imagination comme isolées, provoquées chacune par une volition distincte de l'expérimentateur.

pour obtenir une réponse ; ou *trop haut* (réponse ample, ou simplement réponse nette), il faut redescendre l'échelle des durées ou des intensités jusqu'au moment où la réponse disparaîtra. Et bien, on n'obtient pas le même seuil suivant qu'on y arrive en montant ou en descendant ; il est plus bas quand on l'atteint en descendant ; et si on y est arrivé en montant, on peut, après la première excitation qui s'est montrée efficace, obtenir alors une réponse par des excitations qui, sensiblement au-dessous de ce seuil, se montreraient tout à l'heure inefficaces.

Sur les muscles d'Invertébrés, ce phénomène est assez marqué pour qu'il puisse entraîner à des erreurs notables si on n'y prend pas garde.

Voici deux exemples :

1<sup>o</sup> Pince de *Carcinus maenas*. Durée de passage du courant constant, 0 s. 0121 — 1<sup>er</sup> essai avec une différence de potentiel (circuit total) de 5<sup>v</sup>5 — pas de réponse. Ensuite : 6<sup>v</sup>, rien — 6<sup>v</sup>4, rien — 6<sup>v</sup>75, secousse (secousse très petite, ayant bien l'apparence d'une secousse minimale) — ensuite (toujours avec le même intervalle, la fraction de minute nécessaire pour manœuvrer l'appareil à chute donnant l'onde rectangulaire), 6<sup>v</sup>4, secousse (pareille à la précédente) — puis 6<sup>v</sup>2, secousse (toujours pareille) — 6<sup>v</sup>, réponse douteuse ;

2<sup>o</sup> Exemple sur une autre préparation de même espèce. Durée du passage de courant constant : 0 s. 0205. Voltage 3,05 : rien — 3,25 : rien — 3,5 : rien — 3,7 : rien — 4,0 : secousse — 3,8 : secousse — 3,6 : secousse — 3,6 : secousse (répétition de l'essai précédent, par suite d'une irrégularité accidentelle). Alors, interruption des essais pendant plusieurs minutes, puis reprise — 3,6 : rien — 3,7 : rien — 3,8 : secousse.

Dans ce dernier exemple, doit-on prendre le seuil à 3,6 ou à 3,8 ? Évidemment à 3,8. C'est ce que nous avons fait ; nous avons toujours noté comme voltage liminaire le seuil trouvé *en montant* ; on ne peut pas hésiter, car si l'on a fait d'abord une excitation sensiblement au-dessus du seuil, puis qu'on descende peu à peu jusqu'à voir disparaître toute réponse, le voltage le plus bas qui se montre encore efficace dépend manifestement de la série des excitations antérieures et peut être déplacé considérablement suivant la façon la plus ou moins rapide dont s'est faite cette descente. Par le seuil lu *en descendant*, on obtiendrait donc une mesure, non pas de l'excitabilité caractéristique de la préparation, mais de l'excitabilité transitoire créée par un fonctionnement récent. C'est une excitabilité augmentée ; le fait est connu depuis longtemps, depuis que BOWDITCH l'a signalé sous une forme différente (phénomène de

l'escalier), sur un tissu bien différent, la paroi ventriculaire du cœur de Grenouille. (Remarquons en passant qu'il s'agit d'une excitabilité très lente par rapport au gastrocnémien du même animal.)

Sur les muscles d'Invertébrés, ce *décalage* du seuil est de règle ; il est parfois si important qu'il fournirait à l'observateur non prévenu des valeurs deux fois trop basses.

Quand on arrive au seuil en montant, on obtient une mesure meilleure ; encore faut-il y arriver sans précipitation ; l'intervalle à laisser entre deux essais augmente avec la lenteur du tissu. Sur l'Aplysie, pour arriver à des lectures régulières et vérifiables par répétition, nous avons été amenés à nous imposer, après chaque essai, avant de recommencer la manœuvre, un certain tour de promenade dans le laboratoire ; cet exercice nous facilitait la patience nécessaire ; car pour obtenir une demi-douzaine de chiffres, un après-midi entier n'était pas toujours suffisant.

40. **Résultats expérimentaux.** — 1° *Pince de Crabe*. La pince fraîchement coupée est fixée sur un morceau de liège ; le doigt mobile est relié à un myographe ; deux électrodes de platine sont introduites dans le muscle adducteur : l'une par la section qui a séparé la pince du segment proximal, l'autre par un petit trou pratiqué au milieu de la pince.

Voici les chiffres d'une expérience :

Expérience du 10 avril. Pince de *Carcinus maenas*.

Temps	Voltage liminaire
0 s. 0305	2,85
0 s. 0205	3,85
0 s. 0104	5,50
0 s. 0061	7,50

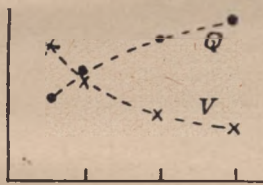
La loi des voltages en fonction des durées,  $V$ , présente bien une courbe de la forme indiquée depuis FICK, mais elle ne peut pas être assimilée à un arc d'hyperbole. En effet, si on la figure par la quantité en fonction de la durée, les points expérimentaux ne sont nullement en ligne droite : ils jalonnent une courbe  $Q$  nettement concave vers l'axe des temps (fig. 11).

2° *Aplysie*. — Un lambeau, long de quelques centimètres et large de quelques millimètres, est découpé dans le manteau, généralement dans le sens de la longueur de l'animal et dans la région latérale. Aux deux extrémités du lambeau on fixe deux crochets de platine qui serviront d'électrodes et par lesquels on l'attelle à un myographe qui exerce sur lui une traction de quelques grammes. Toute la pré-

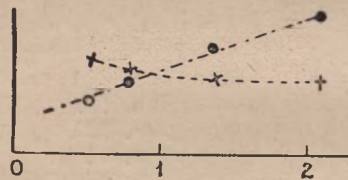
paration est entourée d'un petit manchon de verre qui la préserve de la dessiccation.

Au bout de quelques heures la préparation est en état convenable pour servir à une expérience : sous l'influence d'une fermeture de courant durant environ une seconde, on obtient une contraction qu'on peut appeler une secousse, si l'on veut désigner par ce mot un phénomène qui est certainement l'homologue de la secousse d'un muscle de Grenouille ; mais si ce phénomène avait été primitivement étudié chez l'Aplysie, jamais on n'aurait pensé à l'appeler secousse, tant il est lent. Il dure plus d'une minute ; la courbe inscrite a pourtant bien l'allure générale de ce qu'on appelle une secousse, et on peut la comparer à n'importe quelle secousse musculaire en modifiant l'échelle des abscisses.

Etant donné cette lenteur, il faut, pour saisir la contraction minima,



Centièmes de seconde  
FIG. 11



Seconde  
FIG. 12

se servir de la méthode graphique avec certaines précautions : avant l'excitation, faire tourner un peu le cylindre : puis, le cylindre étant immobile, au moment de l'excitation, on imprime à la platine du myographe de légers chocs qui font vibrer la pointe du style ; enfin, on fait tourner le cylindre d'un petit angle : on perçoit alors nettement si la droite tracée par le style est ou non dans le prolongement de la droite tracée précédemment.

Voici les chiffres de quelques expériences : pour les deux premières, les durées de passage sont notées en millièmes de seconde ; pour les deux autres, en secondes.

18 avril :

Temps $10^3$	Voltage
4	9
6	8
12	5,6
24	3,9
34	3,4
48	2,5
78	2,1

19 avril :

Temps $10^3$	Voltage
6	7,6
9	6,2
18	5,0
27	4,3
48	3,6
78	3,1
157	2,7
223	2,3
$\infty$	2,0

20 avril :

Temps	Voltage
0 s. 54	1,85
0 s. 80	1,75
1 s. 33	1,60
2 s. 07	1,45

21 avril :

Temps	Voltage
0 s. 048	3,6
0 s. 157	2,8
0 s. 223	2,6
0 s. 54	2,5
0 s. 80	2,25
1 s. 37	1,95
2 s. 07	1,87

Dans chacune de ces expériences on voit le voltage (par conséquent l'intensité) liminaire varier avec la durée, d'autant plus que cette durée est plus petite, d'autant moins qu'elle est plus grande; si l'on fait le graphique, on obtient dans chaque expérience une portion de la courbe de FICK plus ou moins reconnaissable suivant son étendue et suivant la zone où elle tombe. Mais dans toutes les expériences aussi, la courbe dessinée par les points expérimentaux lorsqu'on prend comme coordon-

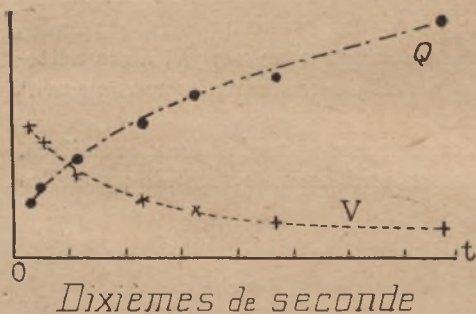


FIG. 13

nées la quantité et la durée apparaît concave vers l'axe des durées. La loi ne peut donc pas être confondue avec l'hyperbole équilatère. La courbe s'écarte peu d'une droite quand l'expérience ne comprend que des durées relativement grandes (20 avril, fig. 12), s'en écarte

beaucoup quand il n'y a que des durées relativement petites (18 avril, fig. 13) ; enfin elle est fortement arquée vers l'origine et tend vers la droite à mesure qu'elle s'en écarte, s'il y a à la fois des temps courts et des temps longs (19 et 21 avril) (1).

41. **Réponse aux objections.** — Nos électrodes étaient polarisables ; peut-on attribuer à l'erreur ainsi introduite les écarts par rapport à l'hyperbole ? Une discussion aisée montre que cette erreur tend au contraire à masquer ces écarts.

Cette inflexion, par conséquent, bien loin d'être due à la polarisation des électrodes, serait plus marquée sans ce défaut instrumental.

Peu après la publication de ces expériences, HOORWEG (1904) déclara ne pouvoir en accepter « le résultat inattendu » et il invoqua une tout autre cause d'erreur. Pour lui, dans les conditions où nous opérons, nous aurions dû trouver la ligne droite de WEISS, et non une courbe ayant sa concavité vers l'axe des  $x$ . Selon lui, le résultat serait faussé par l'introduction des électrodes dans les muscles qui, en se contractant, feraient varier la position mutuelle des électrodes et par cela même la résistance du circuit. Comme nous ne mesurons pas l'intensité, mais seulement la tension, chaque variation de résistance donnerait des erreurs dans la grandeur de la tension acceptée (*sic*).

Il est facile de répondre à cette critique.

1<sup>o</sup> En admettant l'objection de HOORWEG, c'est-à-dire que le muscle se contractait pendant le passage des courants un peu longs, cherchons ce que deviendrait le voltage pour ces temps, en admettant que la loi des quantités soit une droite. Prenons comme exemple l'expérience du 18 avril sur l'Aplysie.

Pour que la loi des quantités soit une droite passant par les points expérimentaux des deux durées 0 s. 004 et 0 s. 012, il faudrait que le voltage liminaire des temps longs soit au moins deux fois celui que nous avons observé (le résultat est facile à calculer algébriquement, encore plus facile à obtenir graphiquement) ; si on partait des deux durées les plus brèves, 0 s. 004 et 0 s. 006, c'est le triple de notre lecture qui serait nécessaire. Calculons de combien il faut qu'un muscle se raccourcisse pour que son changement de résistance occasionne quantitativement l'erreur supposée par HOORWEG.

Dans un muscle qui se contracte, l'épaisseur du tissu (section du conducteur) augmente en même temps que sa longueur diminue.

(1) L'exp. VII comporte une irrégularité, un décrochement manifeste au temps 0,54, à ce moment on venait de substituer un système de rhéotome à un autre. Mais si les deux portions de courbe se raccordent mal par suite évidemment d'une perturbation tenant à l'un des appareils, l'allure générale est très reconnaissable, presque rectiligne à droite, arquée vers le bas à gauche.

Si nous le ramenons théoriquement à un cylindre et que nous supposions la longueur de ce cylindre réduite de moitié, la résistance ne sera plus que le quart de la résistance primitive ; la résistance variera donc comme le carré de longueur. Or, dans l'expérience ci-dessus, il faudrait que la nouvelle résistance tombât à moitié de la résistance primitive ; il aurait donc fallu que le muscle se contractât jusqu'à

$\sqrt{\frac{1}{2}}$  de sa longueur primitive, c'est-à-dire se raccourcît des trois dixièmes de cette longueur. C'est une forte contraction ; encore le calcul suppose que le raccourcissement est tel depuis le début du passage du courant. Or, 1<sup>o</sup> nous opérions sur la contraction minimale, le raccourcissement de la bande contractile était si faible qu'on ne l'aurait pas aperçu s'il n'avait été amplifié par le levier du myographe ; 2<sup>o</sup> le début de cette contraction minimale était bien postérieur à la fin du passage de courant. Nous n'avons pas mesuré exactement la période d'excitation latente, mais nous pouvons dire qu'approximativement elle est pour la pince du Crabe de 0 s. 20, pour le tissu contractile de l'Aplysie de trois secondes. Sur ce dernier animal, après avoir déclenché l'appareil à chute fixé dans un angle du laboratoire ; après avoir assisté à la descente du mobile, nous avons le temps de nous retourner vers la table d'expérience et d'attendre s'il y aurait ou non réponse. Par conséquent, nous pouvons affirmer que dans nos expériences il n'y a pas trace de la cause d'erreur imaginée par HOORWEG. Il s'agit bien d'un écart réel entre l'expérience et la formule hyperbolique.

42. **Généralisations des résultats.** — Une telle inflexion n'apparaît nullement dans les expériences de WEISS sur le sciatique et le gastrocnémien de la Grenouille. Je ne l'ai non plus jamais trouvée, même dans les expériences où j'ai cherché un maximum de précision, expériences que l'on verra un peu plus loin. Est-ce à dire que la formule hyperbolique, valable pour la Grenouille, est en défaut seulement pour les Invertébrés ? En tout cas, il s'agirait non pas d'une différence entre Vertébrés et Invertébrés, mais d'une différence entre muscles rapides et muscles lents, car l'estomac de la Grenouille donne une courbe entièrement semblable à celle de l'Aplysie.

*Expériences sur l'estomac de Grenouille.* — On sait qu'un anneau d'estomac de Grenouille, découpé par deux sections transversales parallèles, constitue une préparation commode, comme exemple de muscle lisse, pour observer la contractilité.

Pour l'étude de l'excitabilité, on a généralement considéré que le réseau nerveux contenu dans les tuniques de l'estomac introduisait une complexité inextricable ; c'est pourquoi ENGELMANN, voulant



étudier l'excitabilité des muscles lisses, s'était adressé à l'uretère des Mammifères ; mais l'expérience est laborieuse et délicate, et, d'autre part, le tissu de l'uretère n'est point purement musculaire comme on le croyait à l'époque d'ENGELMANN.

Pour moi, suivant une conception que j'exposerai en détail au chap. XII, il n'y a pas lieu de distinguer l'excitabilité d'un muscle de l'excitabilité de son nerf moteur.

Dans le cas de l'estomac, on pouvait, il est vrai, se demander si on n'aurait pas affaire à des centres nerveux, et alors à des phénomènes très instables, ne permettant pas une détermination de l'excitabilité analogue à celle que nous avons effectuée sur divers nerfs et muscles de vertébrés et d'invertébrés.

En réalité, on obtient facilement des faits extrêmement nets ; nous avons pu employer l'estomac de Grenouille dans des expériences de cours, pour montrer, à côté du classique sciatique, un type d'excitabilité qui est à l'autre extrémité de la série.

Pour obtenir une préparation facilement excitable, il faut choisir un anneau découpé dans la région pylorique. Comme électrodes, il suffit de deux crochets en

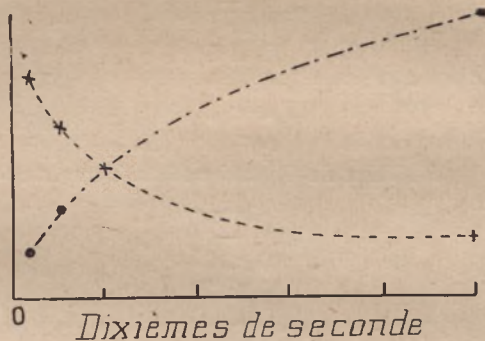


FIG. 14

fil d'argent (préalablement chlorurés par électrolyse). On peut, au moyen de ces crochets, passés dans l'ouverture de l'anneau stomacal, atteler directement celui-ci à un myographe ordinaire. La préparation doit être préservée de la dessiccation avec autant de précaution que s'il s'agissait d'un sciatique.

Sous une excitation unique, de durée convenable, l'anneau d'estomac donne une contraction très lente, dont l'allure générale, sous réserve de la différence chronologique, est celle d'une secousse musculaire typique. La durée totale, pour une température de quinze à vingt degrés, est d'environ *une minute* (durée de la secousse du gastrocnémien de *Rana esculenta*, quinze *centièmes de seconde*).

Conformément à la loi générale, à cette contractilité très lente correspond une excitabilité très lente. Il suffit, comme dans les expériences d'ENGELMANN, de fermer le circuit d'excitation à la main pendant des temps réglés par les battements d'un métronome, et l'on voit la force électromotrice nécessaire pour atteindre le seuil varier avec la durée du passage de courant ; l'intensité liminaire est

sensiblement plus petite pour deux secondes que pour une seconde, plus petite encore pour trois secondes. Si l'on fait l'essai avec des temps relativement courts, de l'ordre du dixième ou du centième de seconde, on obtient le seuil avec des voltages très élevés. En opérant avec une patience suffisante, comme pour l'Aplysie, en laissant un intervalle de plusieurs minutes entre deux essais successifs, on peut constater que l'excitabilité se maintient constante, et l'on peut alors obtenir pour un intervalle étendu la relation entre l'intensité et la durée. Voici quelques séries de chiffres recueillis par M<sup>me</sup> LAPICQUE.

I. Exp. du 22 mai 1909. Temp. 23<sup>o</sup>5.

Temps	Voltage
4 s.	1,95
2 s. 5	2,05
1 s.	2,30
0 s. 5	3,0
4 s.	1,95

II. Exp. du 4 janvier 1910. Temp. 18<sup>o</sup>

Temps	Voltage
0 s. 05	41
0 s. 10	30
0 s. 50	18
1 s.	11,8
2	9,1
3 s.	8,3
10 s.	6,5
∞	6,5

III. Exp. du 17 janvier. Temp. 27<sup>o</sup> (1)

Temps	Voltage
0 s. 05	9,5
0 s. 10	7
0 s. 50	3,3
5 s.	2,3
∞	2,3

Le lieu des produits  $Vt$  ou des quantités est — dans la première expérience, où les temps sont longs, très sensiblement une droite — dans l'expérience III, où les temps, comptés en dixièmes de seconde, sont courts pour l'excitabilité en jeu, c'est une courbe à concavité

(1) L'anneau d'estomac avec ses électrodes était dans un tube de verre à double paroi, maintenu à température constante par circulation d'eau entre ces deux parois.

inférieure très accentuée (fig. 14). Dans l'expérience II, où il y a à la fois des temps longs et des temps courts, la courbe est rectiligne vers la droite et nettement incurvée vers la gauche.

43. **Expériences sur le pied et le cœur de l'Escargot.** — D'autre part, voici deux expériences sur deux organes différents de l'Escargot (*Helix pomatia*).

D'abord une expérience sur les muscles du pied, excités par leurs nerfs au moyen d'électrodes impolarisables.

*Technique.* — Sur un Escargot en train de ramper et bien étalé, on coupe horizontalement avec des ciseaux, en une seule attaque franche, tout ce qui est hors de la coquille à ras du péristome ; tous les viscères sont restés dans la coquille ; sur la surface de section qui limite maintenant le pied en haut, quand la contraction produite par le traumatisme a cessé, on trouve facilement le ganglion pédieux, d'où partent vers la partie postérieure de nombreux filets nerveux. On enlève le collier périœsophagien, mais non le ganglion pédieux, puis on charge un certain nombre de ces filets sur l'excitateur. On observe, comme réponse, la rétraction de la partie postérieure de la sole pédieuse ; suivant le hasard qui a présidé à l'arrangement des filets nerveux sur l'excitateur, le point qui donne la première contraction visible varie d'une expérience à l'autre ; mais l'observation de ce point, reconnu aux premiers essais, donne un seuil bien régulier si on a soin de laisser un intervalle suffisant entre deux excitations successives. Comme toujours, les excitations brèves, fatalement intenses si on les veut efficaces, laissent derrière elles des contractures prolongées, qu'il faut patiemment laisser disparaître.

Expérience du 31 mars 1913. Temp. 18° :

Les durées sont exprimées en millièmes de seconde, puis en secondes.  $V'$  est une seconde série de voltages liminaires mesurés comme contrôle de la constance de l'excitabilité.

Temps	Voltage	Voltage'
14	8,2	—
21	6,4	6,4
36	5,0	4,8
57	4,0	3,9
86	3,5	—
1 s.	3,1	3,0
3 s.	3,1	—

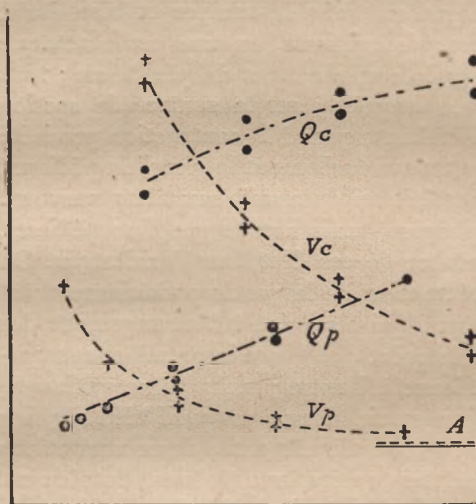
La courbe des  $Q = Vt$  est une droite, à l'approximation des mesures ; à peine les trois excitations les plus brèves indiquent-elles le commencement de l'incurvation vers le zéro (fig. 15,  $Qp$ ).

La seconde expérience porte sur le ventricule cardiaque de la même espèce.

Les mesures d'excitabilité sur le cœur de l'Escargot nécessitent des précautions spéciales. Si on amène le courant à l'organe comme dans les cas précédents, par deux électrodes semblables, on obtient des résultats confus ; en effet, chacune des électrodes agit à la fermeture et à l'ouverture de courant, l'une produisant une excitation, l'autre une inhibition.

On arrive à des résultats réguliers et entièrement comparables à tous ceux dont nous nous occupons ici, en employant une anode différenciée et une cathode diffuse. Le dispositif est le suivant :

Le ventricule, saisi entre deux ligatures, une à l'origine de l'aorte, l'autre dans le sillon auriculo-ventriculaire, est suspendu verticalement par les fils de ces ligatures. Il continue à battre rythmiquement. On le plonge jusqu'à moitié de sa hauteur dans un bain de solution physiologique (hémolymphe d'Escargot ou liqueur de Sydney Ringer) ; un fil d'argent chloruré, relié à un pôle d'une



Centièmes de seconde

FIG. 15

pile, plonge dans ce bain, qui constitue ainsi une électrode diffuse ; l'électrode différente est constituée par un autre fil d'argent chloruré appliqué tangentiellement en un point quelconque de la partie émergée du ventricule. Ce système d'électrodes est à peu près impolarisable.

Ces conditions particulières de l'excitabilité du cœur de l'Escargot ont été définies par CARDOT et moi en 1909 (1).

Les mesures ci-dessous ont été prises par CARDOT suivant notre dispositif de 1909 ; la durée des passages est déterminée par le pendule de Keith LUCAS. Le voltage liminaire a été déterminé seule-

(1) C'est l'anode qui est excitante à la fermeture, exception apparente avec la loi de Pflüger ; il n'y a pas lieu d'en tenir compte ici. Pour la discussion de ce point, comme pour tout ce qui se rapporte à l'action des pôles dans l'excitation électrique, voir la thèse de CARDOT, *Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et du muscle*, Paris, 1912, et *Annales des Sciences naturelles*.

Particulièrement pour le point en question, voir pages 167 à 170 de cet ouvrage.

ment avec une certaine approximation (ces mesures sont difficiles) il était compris entre les deux chiffres donnés dans la deuxième colonne, le premier des voltages indiqué s'étant montré inefficace et le second efficace, sans qu'ensuite on ait cherché à resserrer l'intervalle.

Durée (en centièmes de seconde)	Voltage liminaire
∞	0,30 et 0,35
10,0	0,70 et 0,75
7,1	0,90 et 1,00
5,0	1,25 et 1,35
2,9	1,90 et 2,00

Je porte en graphique tous les chiffres ci-dessus, c'est-à-dire des valeurs qui encadrent les valeurs exactes d'une loi d'excitabilité. Obtenue sur des durées de même ordre que la loi sur le muscle pédieux, la loi de quantité (fig. 15, Qc) est ici, même avec l'indétermination qui lui est laissée, nettement concave vers le bas.

44. **Discussion pour le gastrocnémien de la Grenouille.** — Je ne vois aucune raison de penser que la relation entre l'intensité et la durée liminaire n'est pas toujours semblable à elle-même, quel que soit le tissu excitable que l'on interroge. Mais, prise entre des limites trop rapprochées, cette relation peut présenter des faciès différents. Sur l'Aplysie, la courbe des quantités est nettement arquée pour les durées de l'ordre du centième de seconde ; elle est sensiblement rectiligne pour les durées de l'ordre du dixième de seconde. Sur la Grenouille, les expériences de WEISS comme les miennes ne descendent pas pour la durée au-dessous du tiers ou du quart d'un millième de seconde, et il est impossible de compter sur des ondes rectangulaires au-dessous de cette durée. Si docile, si rapide que soit l'électricité, sa docilité et sa rapidité ont des bornes. Nous admettons que l'établissement du courant se fait en un temps infiniment petit. Infiniment petit par rapport à quoi ? Quand nous en arrivons à un temps de passage de l'ordre du dix-millième de seconde, pour que la phase d'établissement fût négligeable, on voit quelle devrait être sa brièveté ; pratiquement, les expériences physiologiques montrent que l'instantanéité n'est plus suffisante.

Des contrôles que j'ai faits sur la décharge des condensateurs m'ont d'autre part montré pour les durées de cet ordre un retard sensible dans le passage des quantités calculées (§ 56).

M. GILDEMEISTER et O. WEISS, dans une série de recherches publiées en 1909, ont essayé des passages de courant constant beaucoup plus courts, seulement quelques cent-millièmes de seconde.

Leur instrumentation se composait d'un pendule de HELMHOLTZ fermant et rompant le circuit au moyen de contacts spécialement étudiés pour ces passages très courts. L'objet étudié étant aussi le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille, ils ont obtenu pour les excitations linéaires des courbes de *quantité* (produit du *voltage* par le temps) qui, disent-ils, « ne suivent pas toujours la loi de WEISS ; souvent elles sont un peu concaves vers l'axe des temps, comme LAPICQUE l'a observé. » (p. 335) En fait, on voit des irrégularités manifestes pour les temps au-dessous de trois dix-millièmes. Les auteurs eux-mêmes déclarent dans un autre passage que pour les temps très courts, le calcul est hasardeux (p. 332).

Mais sans faire intervenir une erreur de ce chef, le raccourcissement du passage de courant à cette durée nous amène seulement à relever l'intensité linéaire au double ou guère plus de l'intensité linéaire pour la durée infinie. Si nous nous guidons sur cette variation pour chercher la durée correspondante eu égard à la vitesse d'excitabilité, sur nos préparations d'Aplysie, nous trouvons plusieurs centièmes de seconde. Or, c'est seulement là, en allant vers les durées plus brèves, que s'accuse nettement l'inflexion qui nous occupe; pour les durées plus longues, la courbe des quantités, sans suivre exactement une droite, s'en écarte assez peu.

Il y a donc, pour chacune de ces excitabilités, une région limitée où la forme hyperbolique (ou linéaire) peut traduire les faits ; la région des excitations plus brèves, qui montre sur le Crabe et l'Aplysie des écarts notables de cette loi, est inaccessible sur le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille.

#### 45. Inexactitude de la loi hyperbolique du côté des temps longs. —

On peut, sur la préparation sciatique-gastrocnémien de Grenouille, pousser l'investigation expérimentale de l'autre côté vers les durées relativement longues. Que devient dans cette zone la relation de l'intensité à la durée linéaire ? Elle présente par rapport à la formule hyperbolique un écart inverse du précédent : les chiffres expérimentaux passent au-dessus de la valeur théorique.

En approchant de cette zone, pour les temps les plus longs employés par WEISS, les intensités ne varient que fort peu avec la durée. Si l'on veut faire des mesures significatives, il faut examiner de grandes différences de durée. Passons tout de suite à l'extrême et cherchons l'intensité nécessaire pour une durée d'une seconde ou davantage, pour une durée pratiquement infinie, relativement aux durées limitées de l'ordre du millième de seconde ; nous avons ainsi sûrement la valeur invariable vers laquelle tend l'intensité linéaire pour les longues durées.

Quand on a une série de mesures faites dans la zone où la formule hyperbolique s'applique avec une exactitude satisfaisante, il est facile de calculer ce que doit être cette valeur pour s'accorder aussi avec la formule.

On prend deux déterminations dans la série de mesures; on a obtenu le seuil avec l'intensité  $i_1$  passant pendant un temps  $t_1$ ; également avec l'intensité  $i_2$  passant pendant le temps  $t_2$  on écrit (1) :

$$i_1 = \frac{a}{t_1} + b \quad \text{et} \quad i_2 = \frac{a}{t_2} + b.$$

De ces deux équations, on peut facilement obtenir la valeur des deux constantes,  $a$  et  $b$ ; on peut faire une vérification au moyen d'une troisième mesure, qui pour une durée de passage  $t_3$  a donné  $i_3$  comme intensité liminaire; en calculant  $\frac{a}{t_3} + b$  sur les valeurs trouvées pour  $a$  et  $b$ , on doit retrouver  $i_3$ ; c'est ce qu'on constate en effet avec une concordance remarquable dans les expériences de WEISS comme dans les miennes.

La formule exige alors que pour une durée infinie l'intensité liminaire égale  $b$ . En effet, le terme  $\frac{a}{t}$  va diminuant à mesure que  $t$  augmente et tend vers zéro quand  $t$  tend vers l'infini.

Or l'intensité trouvée expérimentalement est toujours notablement supérieure à la valeur de  $b$  calculée comme ci-dessus.

Cet écart apparaît nettement dans une expérience de WEISS, la seule de son mémoire où soit donnée la valeur expérimentale du seuil pour  $t = \infty$ .

Voici cette expérience (2), qui me sert d'exemple général. Les durées sont exprimées en centimètres de l'appareil balistique, chaque centimètre représentant  $\frac{1}{13000}$  de seconde; au lieu des intensités, on a les voltages liminaires, exprimés d'ailleurs en unités arbitraires, de l'ordre probablement des centièmes de volt; la résistance étant constante, ces chiffres mesurent les intensités relatives.

6 décembre 1900. — Grenouille. Distance des électrodes, 8 millimètres. Résistance approximative du circuit, 500.000 ohms. Excitation descendante.

(1) La signification des lettres  $a$  et  $b$  est prise ici comme dans Weiss, au rebours de ce qu'elle est dans Hoorweg.

(2) L. c., Archives italiennes de Biologie, p. 434.

Durée du passage	Voltage observé	$V = \frac{168}{t} + 21$
3	82	71
4	63	63
6	49	49
8	41	42
12	35	35
16	32	31,5
$\infty$	30	21

Je prends les chiffres relatifs à la durée 4 et à la durée 12 ; cela donne les deux équations

$$63 = \frac{a}{4} + b \quad \text{et} \quad 35 = \frac{a}{12} + b$$

d'où on tire  $a = 168$  et  $b = 21$ . Les voltages correspondants aux durées 3, 6, 8, 16 sont alors calculés au moyen de ces valeurs de  $a$  et de  $b$  ; l'accord est excellent comme on le voit en comparant les chiffres de la troisième colonne à ceux de la seconde, sauf pour la durée 3 qui est sans doute, comme on l'a déjà vu, trop brève pour que la période d'établissement puisse être négligée. Mais le voltage liminaire pour la durée infinie devrait mathématiquement être 21 ; l'observation donne 30 ; la formule hyperbolique conduit à un résultat trop faible de 30 pour 100.

WEISS a signalé cet écart, mais nullement comme une objection contre la formule. Chose étrange, cet auteur, qui pensait construire une loi générale de l'excitation électrique, n'a pas cherché dans la loi elle-même une réponse à cette question fondamentale ; pourquoi le courant constant, qui est efficace dans les premiers instants de son passage, cesse-t-il ensuite d'agir ? Cette question se trouve inévitablement posée aussitôt qu'on abandonne la conception de DU BOIS-REYMOND. BRÜCKE avait envisagé théoriquement le problème et fourni une hypothèse indéterminée mais satisfaisante pour le raisonnement, au point de vue physique. HOORWEG, dès son premier mémoire, pourtant très bref, laconique, avait tenu à montrer explicitement comment, par déduction immédiate, sa loi générale

$$\varepsilon = \alpha i e^{-\beta t}$$

explique (algébriquement !) cette efficacité limitée du courant constant.

Voici comment WEISS raisonne dès ses premières communications.

46. **Hypothèse de Weiss sur la limite de la durée d'excitation.** — Aussitôt après avoir posé la formule  $Q = a + bt$  et l'avoir explicitée en langage ordinaire, il ajoute :



« Il y a lieu de se demander ce qui se passe quand on fait une simple fermeture du courant. Il semble à première vue que, d'après la loi formulée on puisse baisser indéfiniment l'intensité en augmentant indéfiniment le temps. On sait qu'il n'en est rien. Mais l'électricité débitée nécessaire à l'excitation se partage, nous le savons, en deux parts, dont l'une est proportionnelle au temps et égale à  $bt$ . Retrançons  $b$  de l'intensité minima du courant continu produisant l'excitation, il nous restera un courant  $i - b$  qui devra fournir la quantité  $a$  produisant réellement l'excitation. D'après d'anciennes expériences, j'ai calculé que toujours cette quantité  $a$  était fournie dans un temps d'environ 0 s. 003. c'est-à-dire dans le temps qui représente approximativement la période latente.

« Donc, on ne peut pas, en prolongeant indéfiniment la durée du courant, diminuer indéfiniment l'intensité :

« 1<sup>o</sup> Parce qu'il faut que la quantité  $a$  tombe dans la période latente ;

« 2<sup>o</sup> Parce qu'en surplus il faut toujours l'intensité  $b$  pour contrebalancer l'assimilation. »

Il y a là deux explications essentiellement distinctes l'une de l'autre ; si la seconde tient à la théorie de WEISS, la première fait intervenir une condition extérieure à cette théorie et liée à une hypothèse nouvelle. Comment celle-ci est-elle justifiée ? et n'est-elle pas en contradiction avec la seconde ? La rédaction de la note forcément brève, et manifestement hâtive, ne permet pas d'en rien savoir.

Le mémoire des *Archives italiennes* ne revient pas sur ce point.

Mais en 1902, pour répondre à une objection d'HOORWEG (objection qui d'ailleurs ne tient qu'à un malentendu sur le sens du mot « temps de fermeture »), WEISS reprend la question sous une forme plus développée.

On retrouve côte à côte les deux théories de la note de 1901, nettement en contradiction l'une avec l'autre, et sans aucune explication. Faut-il se rallier à la première hypothèse, admettre une « période réfractaire » interrompant net le processus d'excitation ? C'est là une théorie toute nouvelle qui serait fort importante par elle-même ; elle vaut la peine d'être examinée en détail. Je renvoie cette discussion à plus loin de façon à y faire entrer les arguments décisifs, à mon sens, que fournissent les courants progressifs. Faisant état par avance de ces résultats, pour le moment, je me contenterai de dire ceci : contre cette hypothèse, outre des objections logiques, j'ai apporté en 1908 une expérience formellement inconciliable ; ce dernier argument est, depuis lors, resté sans réplique (voir § 66).

**47. Allure exacte de la loi expérimentale.** — Mais cette discussion m'a amené à regarder de plus près la courbe expérimentale,

pour tâcher d'apercevoir, si elle existe, la discontinuité que suppose l'hypothèse de WEISS et de CLUZET.

En fait, avec les bonnes expériences sur le gastrocnémien de la Grenouille, si l'on porte en graphique avec précision les produits des voltages expérimentaux par les durées correspondantes, on voit que les points obtenus se disposent presque en ligne droite, mais pas tout à fait, et, si petits que soient les écarts, ils sont systématiques : les points expérimentaux décrivent une sinuosité qui est toujours la même : entre un et deux ou trois millièmes de seconde, le ou les points expérimentaux tombent au-dessous de la droite qui passe par les points inférieurs et les points supérieurs. Cet écart ne serait rien constaté une fois ; mais on le retrouve à peu près dans toutes les expériences de WEISS, et je l'ai retrouvé aussi dans les miennes, que j'avais d'abord considérées comme suffisamment représentées par une droite.

C'est WEISS qui a le premier remarqué cette sinuosité, non pas dans une publication, mais dans une lettre amicale qu'il m'adressait le 26 avril 1903. Je lui avais demandé les chiffres de ses expériences sur le crapaud, dont il avait publié une seule. En m'envoyant ces chiffres, WEISS m'écrivait : « Les trois courbes ont une allure nettement rectiligne, mais cependant avec une inflexion entre les points 10-15 (centimètres de son appareil, environ  $1\sigma$ ) ». A ce moment le fait nous a paru curieux, mais nous ne l'avons ni l'un ni l'autre rattaché à rien.

Quatre ans plus tard, sous l'empire d'une idée théorique qui s'est profondément modifiée par la suite, je suis revenu à cette sinuosité et j'ai refait des expériences, toujours sur le même objet — gastrocnémien de Grenouille, excitation par le sciatique — en prenant toutes les précautions que je pus imaginer pour assurer la précision des chiffres.

#### 48. Expériences précises sur le gastrocnémien de la Grenouille. —

Les électrodes employées étaient impolarisables (type d'OSTWALDT, mercure-calomel — eau physiologique) ; j'avais vérifié que ces électrodes étaient pratiquement impolarisables dans les conditions de leur emploi ; l'expérience avait lieu dans une grande étuve réglée à température constante et saturée d'humidité ; le nerf ayant d'ailleurs sa petite chambre humide usuelle. La température était réglée plusieurs heures d'avance : les grenouilles vivantes destinées à l'expérience, les électrodes, les instruments, tout était placé d'avance dans l'étuve de façon à être en équilibre de température ; chaque série de déterminations était faite en double, et dans les deux sens : c'est-à-dire qu'après avoir fait les déterminations des temps les plus longs aux temps les plus courts, on les faisait des temps les plus courts aux

temps les plus longs ; de la sorte, on n'est pas exposé à rapporter à l'influence de la durée ou du voltage un effet de l'altération progressive et inévitable du nerf. On est en droit de raisonner sur les moyennes des deux lectures.

La détermination du seuil pour le courant de durée indéfinie n'était faite qu'à la fin de l'expérience, de crainte que ces longs passages ne produisent une altération permanente, mais immédiatement après une détermination du seuil pour le temps mesuré le plus long ; on rectifiait le chiffre de cette détermination unique de façon à le mettre d'accord avec la moyenne.

Voici deux expériences ; les chiffres expérimentaux sont reproduits dans l'ordre où ils ont été obtenus ; les temps sont exprimés en centimètres du rhéotome (vingt-sept centimètres font un millième de seconde) ; les voltages, en millimètres d'un pont de platine iridié servant de réducteur de potentiel.

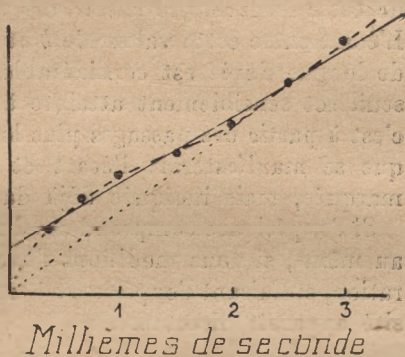


FIG. 16

Exp. I, température 12°

Temps	Voltage	Temps	Voltage
81	58	18	115
67	62	27	92
54	66	40	77
40	76	54	70
27	91	67	67
18	115	81	64
9	175	∞	63

La moyenne donne avec les durées transcrites en millièmes de seconde

Temps	Voltage
0,33	175
0,66	115
1	92
1,5	76
2	68
2,5	64
3	61

pour  $t = \infty$ , nous appuyant sur la constatation faite en terminant la série, nous prendrons  $V$  à une unité au-dessous de la moyenne pour  $t = 3$ , c'est-à-dire à 60.

Ici, les points expérimentaux, exprimés en  $Vt$  sur  $t$  comme abscisse s'écartent peu d'une droite ; la formule hyperbolique rendrait bien compte des sept déterminations à durée limitée. Mais les constantes de cette formule présentent les valeurs suivantes :  $a=44$  ;  $b=46,5$ . L'écart entre cette valeur de  $b$  et le voltage liminaire pour le courant de longue durée est considérable. D'ailleurs, la limite inférieure de seuil est sensiblement atteinte à notre durée finie la plus grande ; c'est à partir des passages plus longs que trois millièmes de seconde que se manifesterait l'écart et que s'accuserait la sinuosité, peu marquée, mais indiquée déjà dans cette expérience.

Si l'expérience comprend ces durées plus longues, ou, ce qui revient au même, si nous modifions l'excitabilité dans le sens d'une accélération, en faisant l'expérience à une température plus élevée, la sinuosité apparaît directement.

Exp. II, température 24°

Temps	Voltage	Temps	Voltage
81	111	18	190
67	112	27	156
54	115	40,5	127
40,5	125	54	115
27	154	67	113
18	185	81	112,5
9	270	$\infty$	112

Dans cette série, faite à une température relativement élevée, le temps trois millièmes de seconde (81 centimètres) est relativement très long : on voit le voltage liminaire s'approcher asymptotiquement de sa valeur minima, atteinte à très peu de chose près pour cette durée.

En prenant la moyenne de ces chiffres très peu éloignés, et en comparant à la formule hyperbolique, on obtient le tableau suivant :

Durée du passage	Voltage observé	$V = \frac{60}{t} + 92$	Ecart p. %
0,33	270	272	< 1
0,66	187	182	- 2,5
1	155	152	- 2
1,5	126	132	+ 4,5
2	115	122	+ 6
2,5	112,5	116	+ 3
3	112	112	0
$\infty$	111,5	92	- 18

De la durée 1 à la durée 3, les valeurs expérimentales de  $Vt$  marquent une concavité vers le haut bien accentuée (fig. 16).

Ainsi, entre trois et trente dix-millièmes de seconde, sur la sciaticque de la Grenouille, la portion de courbe expérimentale traitée par WEISS comme une droite est réellement une courbe sinueuse. L'inflexion du côté des temps longs est concave en haut de façon à se raccorder à la droite qui monte au-dessus de la droite de WEISS.

D'autre part, vers le milieu de la région que WEISS a étudiée, cette inflexion se renverse. Sur la Grenouille, le renversement donne, vers les durées courtes, une droite qui peut bien n'être qu'une apparence, étant donné l'extrême brièveté des passages considérés comme constants. Sur les tissus plus lents, nous avons vu cette région de la courbe s'infléchir en une concavité très marquée vers le bas, c'est-à-dire en sens inverse de l'inflexion précédente.

**49. Forme générale de la loi chez les animaux.** — Il apparaît donc que la loi expérimentale, représentée par la quantité, présenterait comme forme d'ensemble celle d'une S très allongée et retournée. Dans sa partie moyenne, elle peut être pratiquement confondue avec une droite, mieux évidemment qu'une simple courbe du deuxième degré. Représentée par l'intensité (ou le voltage), elle garde toujours, en gros, l'allure de la courbe de FICK. Mais on voit que l'assimilation de cette courbe à une hyperbole équilatère n'est valable que comme formule empirique grossière et entre certaines limites.

Cette forme en S retournée est-elle bien la forme générale ?

Chaque expérience n'en fournit d'ordinaire qu'une portion, qui diffère suivant la région où sont tombées les mesures. Avec les excitabilités lentes, c'est le plus souvent la concavité vers le bas qui se présente ; avec les tissus plus rapides, une droite plus ou moins arquée dans ce sens vers son extrémité gauche. L'inflexion concave vers le haut ne se rencontre guère sans qu'on la cherche, car dans cette région l'influence de la durée sur le voltage liminaire ne se traduit plus que par des variations très faibles, et les questions posées d'ordinaire sont plus facilement résolues dans la région où ces variations sont plus accusées. Mais quand on calcule, sur les chiffres obtenus dans cette région, la valeur de l'intensité liminaire pour  $t = \infty$ , soit la constante  $b$  de la formule hyperbolique, on trouve toujours une valeur inférieure à celle que donne l'expérience. L'écart est bien marqué sur les muscles rapides et les nerfs à myéline ; WEISS et CLUZET sont d'accord avec moi sur le fait, s'ils diffèrent encore sur l'interprétation. Nous l'avions signalé sur l'Aplysie dans notre premier mémoire ; mais nos électrodes étaient polarisables. Il faut rapporter une partie au moins de l'écart à l'erreur systématique ainsi introduite.

Les expériences sur l'estomac de Grenouille rapportées § 41 ne sont pas sujettes à cette erreur. Les électrodes, en fil d'argent chloruré au lieu d'être en fil de platine et les voltages élevés employés pour l'excitation rendent la polarisation de ces électrodes, déjà moindre en elle-même, relativement très petite; l'erreur est certainement négligeable à l'approximation où nous raisonnons. Eh bien, dans l'expérience II (4 janvier 1910), le voltage liminaire pour un temps très long est 6 v. 5; la valeur trouvée pour  $b$  en calculant par la loi linéaire sur une seconde et trois secondes est 6,55. Ecart nul. Mais, avec les mêmes valeurs des constantes, calculons le voltage liminaire pour dix secondes; nous trouvons 7,4 au lieu de 6,5 observés.

L'expérience du 31 mars 1913 sur le pied de l'Escargot refaite tout exprès en vue de ce point, avec des électrodes impolarisables, donne 3 v. 0 à 3 v. 1 pour le voltage liminaire des temps infiniment longs; en calculant sur les temps 2,1 et 8,6 on trouve  $b = 2,6$ . Ecart, 15 pour 100.

Sur le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille, l'écart atteint 20 à 30 pour 100.

Or, l'excitabilité du pied de l'Escargot est, suivant les comparaisons précises par la chronaxie, 70 fois moins rapide que le gastrocnémien et 50 fois plus rapide que l'estomac de la Grenouille. (La quasi-totalité des excitabilités que j'ai mesurées sont comprises entre ces deux dernières.)

L'écart va donc en diminuant des tissus rapides aux tissus lents; il arrive à être pratiquement nul pour les tissus extrêmement lents, mais la concavité vers le haut subsiste néanmoins.

**50. Extension aux Protozoaires et aux Algues.** — La même forme en  $S$  se retrouve dans les déterminations que j'ai faites avec FAURÉ-FREMIET de l'excitabilité d'un Protozoaire (1913).

Je n'ai trouvé dans la science aucune recherche précise sur l'excitabilité électrique des Infusoires. Ce que VERWORN (in *Physiologie générale*) désigne, après KUHNE, sous le nom d'excitation galvanique pour ces êtres est, en réalité, une chose toute différente de ce que nous étudions ici.

Les Vorticelles, avec la réaction si nette de leur style, offriraient un objet favorable. Notre dispositif fut le suivant :

Les Infusoires sont disposés sous le microscope entre lame et lamelle dans de l'eau de fontaine; en maniant sous la loupe avec une pince le brin d'Algue qui leur sert de support, on peut les orienter à peu près comme l'on veut. Le courant est amené par deux languettes d'étain laminé (papier à chocolat), qui se terminent sous la lamelle en face l'une de l'autre par deux sections rectilignes égales et paral-

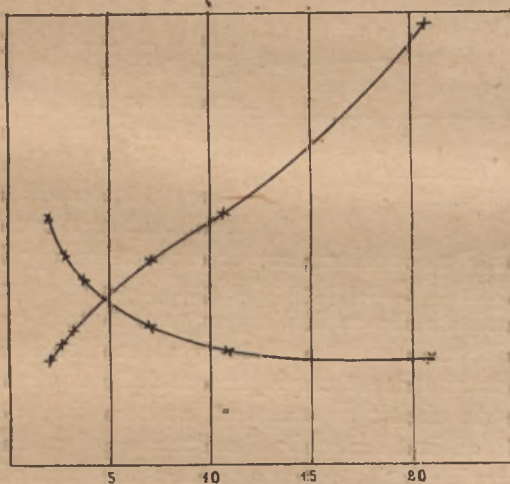
lèles. Les lignes de courant vont ainsi en ligne droite d'une électrode à l'autre à travers l'eau suivant une direction bien déterminée. Il faut des passages de courant très brefs, et par conséquent un rhéotome mécanique ; la limite de l'efficacité du courant constant est en effet atteinte vers deux centièmes de seconde.

Voici les durées et les voltages liminaires obtenus dans une expérience prise comme exemple :

Temps $10^3$	Voltage	$V_t$
50	10,5	525
21	10,5	220
10,7	11,7	125
7,1	14,5	103
3,6	18,5	66
2,85	21,5	61
2,15	25	53

La courbe des quantités en fonction des durées est représentée dans la figure 17.

J'ai même récemment retrouvé encore cette forme dans la loi



Millèmes de seconde

FIG. 17

d'excitation d'un organe végétal, le premier objet de ce règne sur lequel j'ai réussi à obtenir des mesures d'excitabilité électrique.

Dans une cellule de *Spirogyra*, genre d'algue d'eau douce bien connu, la chlorophylle est contenue dans un ou plusieurs bâtonnets

enroulés en spirale autour du protoplasma. Sous l'influence d'un champ électrique convenable orienté parallèlement à la génératrice du cylindre on voit ce ou ces bâtonnets verts se rétracter sur eux-mêmes. Si l'on s'arrête à une très petite déformation, celle-ci se répare spontanément ; avec de la patience, on peut déterminer un seuil d'excitation semblable pour des excitations diverses et ainsi caractériser une excitabilité.

Pour avoir des conditions électriques constantes et définissables nous avons eu recours au dispositif suivant : dans une grande lamelle couvre-objet rectangulaire, on découpe au diamant deux bandes que l'on colle avec du baume de Canada, en long, parallèlement, à cinq millimètres l'une de l'autre, sur une lame de verre ; on obtient ainsi un canal rectangulaire profond d'environ deux dixièmes de millimètre ; les extrémités de ce petit canal sont obturées par un petit rectangle de papier filtre ; d'un de ces bouchons à l'autre, on dispose longitudinalement des filaments de Spirogyres ; on remplit d'eau de fontaine et on couvre avec une lamelle. Les électrodes sont constituées chacune par un fil d'argent, chloruré par électrolyse, recourbé à angle droit et touchant dans toute sa largeur le

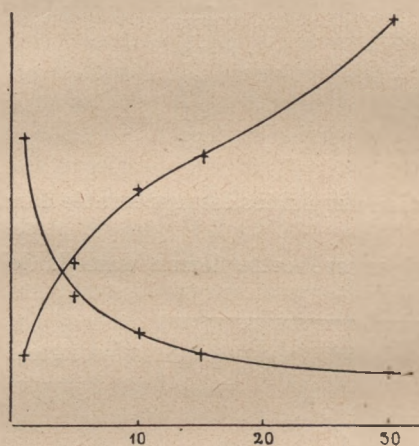


FIG. 18

bord extérieur d'un bouchon ; sur ce contact, on applique une pâte épaisse de kaolin et d'eau physiologique qu'on recouvre d'une colle-rette de caoutchouc liée au fil d'argent pour éviter l'évaporation. On observe certaines cellules déterminées, vers le milieu de la préparation. Les forces électromotrices à employer sont de l'ordre du volt ; les durées de fermeture du circuit se comptent en secondes, c'est-à-dire très facilement. On obtient des seuils d'excitation qui sont assez stables et on peut mesurer la relation entre la durée et l'intensité liminaires avec une précision comparable aux expériences d'excitation de muscles.

Voici les chiffres d'une expérience :

Temps (en secondes)	Voltage (en volts)
100	1,0
30	1,1
15	1,45



Temps (en secondes)	Voltage (en volts)
10	1,9
5	2,6
1	5,8

Les mesures ont été faites dans l'ordre ci-dessus ; à la fin de cette série, on a obtenu comme vérification :

Temps	Voltage
100	0,95
10	1,9
1	6,0

L'excitabilité est donc restée stable à très peu de chose près.

La courbe des quantités en fonction des durées représentée fig. 18, présente nettement la double inflexion.

Trop nettement, probablement, pour une excitabilité aussi lente ; on s'est efforcé dans le dispositif ci-dessus d'avoir des électrodes impolarisables ; on a même contrôlé, en mettant un galvanomètre dans le circuit, qu'on avait bien, sous un volt, une déviation constante ; mais avec des forces électromotrices aussi faibles et des temps aussi longs, cette qualité peut s'être trouvée, momentanément et partiellement en défaut ; il est possible que les voltages liminaires des temps longs soient ainsi entachés d'une erreur en plus, qui relève la partie droite de la courbe et exagère la concavité vers le haut. C'est un point à vérifier.

Les expériences sur les Vorticelles, sans aucune précaution spéciale dans le dispositif, ne comportent pas ce défaut d'une façon appréciable, étant donné que les temps sont courts et les voltages élevés. Mais si nous ne pouvons apprécier quantitativement le degré d'inflexion pour l'Infusoire et pour l'Algue, il est hors de doute que la forme de la loi est bien celle que nous avons définie plus haut pour les muscles et pour les nerfs, et, par suite, que cette forme est tout à fait générale pour la loi d'excitation par passage de courant constant.

## CHAPITRE VI

### La durée dans l'excitation par décharges de condensateurs

51. **Inexactitude de la formule de Hoorweg pour les décharges rapides.** — Pour l'excitation par décharges de condensateurs, l'écart entre les résultats expérimentaux et la formule hyperbolique s'est révélé, comme pour l'excitation par courant constant, dans les recherches sur des muscles plus lents que le gastrocnémien de la Grenouille. Mais ici, il n'y a pas eu besoin de recourir à des excitabilités bien différentes. La divergence s'est manifestée dès les premières expériences que j'ai entreprises sur cette question, dans l'hiver 1903-1904, en collaboration avec M<sup>me</sup> LAPICQUE.

Notre instrumentation était des plus limitées, un seul condensateur, un microfarad divisible par dixième ; nous nous arrangions pour avoir toujours à peu de chose près 25.000  $\omega$  de résistance dans le circuit de décharge ; la constante de temps de la décharge la plus brève était donc égale à  $2,5 \cdot 10^{-3}$ , ce qui est déjà long pour le gastrocnémien de la Grenouille. Sur ce muscle à la température ordinaire la formule d'HOORWEG s'appliquait exactement ; les produits du voltage par la capacité portés en graphique s'alignaient sur une droite sans s'écarter de l'épaisseur d'un trait de crayon.

Il a suffi de passer au gastrocnémien de Crapaud pour voir, dans les mêmes conditions instrumentales, le lieu des quantités prendre la forme d'une courbe concave vers l'axe des capacités. Nous obtînmes encore le même résultat sur le gastrocnémien de la Grenouille simplement en refroidissant la préparation au-dessous de dix degrés.

L'emploi de capacités plus petites amena naturellement à constater une incurvation plus accentuée.

Nos électrodes étaient polarisables ; la discussion, à la fois théorique et expérimentale, de cette condition nous montra qu'on ne pouvait pas lui attribuer la production des écarts constatés par rapport à la loi hyperbolique.

Indépendamment d'un calcul de correction, qui ne modifierait que fort peu les courbes observées, il faut remarquer ceci :

1<sup>o</sup> Quelle que soit l'erreur, elle est d'autant plus petite que la capa-

ité du condensateur est plus petite ; or c'est précisément pour les petites capacités que s'accuse la courbure ;

2<sup>o</sup> Dans les mêmes conditions physiques, on obtient une droite ou une courbe suivant qu'on a affaire à un muscle ou à un autre, ce qui démontre bien qu'il s'agit d'une propriété physiologique et non d'une constante de notre appareil.

Enfin, quand on regarde les expériences des auteurs antérieurs, celles de DUBOIS, celles de HOORWEG lui-même, on y retrouve l'inflexion lorsque ces expériences portent sur une série suffisante de décharges brèves.

L'incurvation fut d'ailleurs bientôt vérifiée.

CLUZET dans un travail qui se trouve plus loin analysé et critiqué en détail (§ 53), a publié en 1905 quelques séries de trois voltages liminaires pour trois condensateurs dont les capacités sont entre elles comme 1, 10 et 100.

Ses expériences faites sur le sciatique gastrocnémien de Grenouille avec électrodes impolarisables montrent bien la concavité inférieure pour la loi des quantités ; le voltage correspondant à la plus petite capacité est toujours nettement inférieur à la valeur calculée sur les deux plus grandes d'après la loi hyperbolique.

52. A la même époque et sans connaître les recherches de CLUZET ni les nôtres, en 1905, L. HERMANN publie une note dans laquelle il déclare, d'après ses expériences personnelles, que la formule d'HOORWEG n'est qu'approchée. Dans un mémoire plus important publié l'année suivante, reprenant la question, il donne les chiffres de nombreuses séries de déterminations de seuil sur le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille, avec des capacités descendant jusqu'à un millième de microfarad ; la résistance étant parfois voisine de 20.000 ohms, on a affaire dans ce cas à des ondes extrêmement brèves, dont la durée dépasse à peine le dix millième de seconde (pour autant que les formules sont applicables encore à cette limite). D'autre part, c'est la décharge du condensateur qui est utilisée pour l'excitation ; mais au lieu de se servir d'une clef à double contact qui ouvre d'abord le circuit de décharge, laissant entre les deux un intervalle de temps redoutable pour ces petites charges si l'isolement n'est pas parfait, HERMANN ferme et ouvre un interrupteur entre l'accumulateur et le réducteur de potentiel, suivant le dispositif que je décris plus loin (§ 55) ; de cette façon, le début de la décharge coïncide avec la rupture du circuit de charge, et il n'y a aucun danger de perte.

Dans ces conditions, les voltages liminaires présentent des écarts notables par rapport à la formule hyperbolique ; et ces écarts, dit HERMANN, « ne sont pas irréguliers, mais suivent une loi manifeste ;

ils sont positifs pour les grandes capacités, puis deviennent négatifs, et finalement de nouveau positifs pour les plus petites capacités ». Ceci, bien entendu, quand on a calculé sur les valeurs les plus probables des constantes.

Représentés comme nous l'avons fait, par la quantité en fonction de la capacité, les chiffres de HERMANN montrent nettement l'incurvation inférieure pour les petites capacités.

HOORWEG a essayé de contester les expériences de HERMANN à peu près comme il l'avait essayé pour les miennes. Voici comment HERMANN expose la discussion et y répond :

« HOORWEG exprime l'opinion que la résistance, supposée constante, a pu éprouver pendant l'expérience des variations petites et pourtant notables. Ce ne sont pas de petites variations, mais, comme je vais le montrer des variations impensables qu'il faut admettre pour accorder par ce moyen l'expérience et la formule. D'ailleurs, on ne voit pas la plus petite raison pour laquelle un nerf reposant dans une chambre humide sur des électrodes liquides subirait des altérations profondes de sa résistance dans les douze à vingt minutes que dure l'expérience.

« Dans l'expérience publiée la résistance mesurée immédiatement avant était de 17.250. Si l'on calcule les valeurs qu'il faudrait introduire dans la formule  $V = aR + \frac{b}{c}$  afin de reproduire les valeurs

de V observées, on trouve (dans l'ordre des déterminations), 11.886, 12.804, 13.550, 14.902, 17.454, 20.751, 23.258, 24.258, 19.765, 13.839.

« Ainsi la résistance aurait dû, dans l'espace de quelques minutes, faire plus que doubler, puis revenir presque à sa valeur primitive. En essayant d'autres vérifications, on arrive à des résultats encore plus invraisemblables. » (*Archives de Pflüger*, t. 111, p. 538.)

HERMANN donne en détail quinze séries de chiffres, qui, toutes, aboutissent à la même conclusion. Ainsi, il est bien établi, par nos recherches, puis par celles de HERMANN qui apporte une confirmation tout à fait indépendante, et aussi par l'examen de toutes les expériences qui présentent les conditions nécessaires, que le voltage liminaire pour les décharges rapides est plus petit que ne le comporte la formule hyperbolique.

Dans l'autre sens, observe-t-on aussi l'écart reconnu pour les ondes rectangulaires ? Le voltage liminaire des grandes capacités est-il plus grand que la valeur  $bR$  calculée sur quelques déterminations prises dans la zone où la formule hyperbolique s'applique avec une exactitude suffisante ? L'écart est ici insignifiant.

53. **Durée utile des décharges.** — Mais quelle est la durée utile des décharges de condensateurs ?

En particulier, quand on veut comparer exactement la relation entre la capacité et le voltage liminaire à la relation entre l'intensité et la durée liminaires des courants de pile, il faut préciser comment la constante de temps de la décharge mesure la durée de cette décharge au point de vue physiologique.

La durée utile pourrait être proportionnelle à la constante de temps, simplement à la capacité quand la résistance est invariable : c'est l'hypothèse qu'avait d'abord faite WEISS (1); cela veut dire que la décharge cesse d'être efficace quand l'intensité est tombée à une fraction déterminée de sa valeur initiale. Dans ce cas la quantité utile est aussi proportionnelle, c'est-à-dire à la quantité totale et la loi  $Q = a + bt$  doit s'appliquer identiquement en remplaçant  $t$  par  $KRC$  ( $K$  facteur de proportionnalité).

Lorsqu'on fait une série de mesures sur les voltages liminaires en ne changeant que la capacité,  $bKR$  est une constante, soit  $B$ , et on a

$$Q = a + BC.$$

La formule de WEISS est alors identique à celle d'HOORWEG. En première approximation cette formule s'applique aux décharges de condensateurs comme aux ondes rectangulaires; à un plus haut degré de précision, elle ne s'applique ni à l'une ni à l'autre, mais dans les deux cas, l'écart est de même sens, comme nous venons de le voir.

*Théorie de Cluzet.* — CLUZET a travaillé dans une direction différente. Il veut au contraire différencier la loi de WEISS de la loi de HOORWEG. Pour lui, la loi de WEISS est « rigoureusement exacte... dans les limites où M. WEISS s'est tenu lui-même » (2) et c'est « la seule qui doive être considérée comme exacte » (3). CLUZET part de là pour déduire le temps utile des décharges liminaires de condensateurs.

Une capacité  $C$  chargée à un potentiel  $V$  étant fermée au temps  $O$  sur un circuit de décharge de résistance  $R$ , la quantité débitée par la décharge au temps  $t$  est :

$$VC \left( 1 - e^{-\frac{t}{RC}} \right)$$

En vertu de la loi de WEISS, si cette décharge est liminaire pour une préparation dont la formule d'excitation (déterminée par des ondes rectangulaires) est  $Q = a + bt$ , sa durée utile  $x$  est telle que l'on ait l'égalité  $VC \left( 1 - e^{-\frac{x}{CR}} \right) = a + bx$ .

(1) *Archives italiennes de Biologie*, t. XXXV, p. 442.

(2) *Thèse*, p. 29.

(3) *Ibid.*, p. 32.

Cette équation est transcendante, mais si on observe que pour une décharge liminaire on a la droite  $a + bt$  tangente à la courbe  $VC\left(1 - e^{-\frac{t}{RC}}\right)$ , on voit que la valeur cherchée est la racine double de l'équation

$$VC\left(1 - e^{-\frac{t}{RC}}\right) = a + bt$$

Or l'équation dérivée étant  $\frac{V}{R}e^{-\frac{t}{RC}} = b$ , qu'on peut écrire identiquement  $e^{-\frac{t}{RC}} = \frac{V}{bR}$  ou encore  $\frac{t}{RC} = \log. \text{nat.} \frac{V}{bR}$ , la solution est la valeur de  $t$  qui satisfait à cette équation, soit :

$$x = RC \ln \frac{V}{bR}$$

Cette expression donne en secondes la durée d'action de la décharge si  $V$  est exprimé en volts,  $C$  en farads,  $R$  en ohms.

La valeur du potentiel au moment où finit cette action est  $v = bR$ .

La quantité qui a été utilisée pour exciter est

$$C(V - bR)$$

et quel que soit  $C$ , on devra toujours avoir, pour satisfaire à la loi de WEISS,

$$C(V - bR) = a + bRC \ln \frac{V}{bR}$$

Tel est ce que CLUZET appelle *la loi d'excitation par décharges de condensateurs* (1); elle est déduite de la loi de WEISS sans autre hypothèse que l'exactitude rigoureuse et la valeur générale de la loi.

Pour ne pas s'en tenir à une pure formule algébrique, on peut moins abstraitement l'exprimer comme suit, en la divisant en deux points :

1<sup>o</sup> L'action physiologique de la décharge liminaire se termine quand l'intensité est tombée, non pas à une fraction donnée de l'intensité initiale, mais à une certaine valeur qui est constante, quelle que soit la capacité.

Ce premier point est commun à la théorie de CLUZET et à la théorie de DUBOIS (de Berne). Les deux théories ont encore ceci de commun qu'elles considèrent la quantité débitée par la partie utile de la

(1) Thèse, p. 33 à 36.

décharge comme la grandeur électrique efficiente dans l'excitation ;

2<sup>o</sup> La quantité utile augmente proportionnellement à la durée utile  $\theta$  suivant la relation :

$$Q = a + b\theta$$

Ici les deux théories divergent.

Pour DUBOIS, cette quantité est constante. Si l'on cherche à quelle relation entre la capacité et le voltage de charge correspondrait cette hypothèse, on retrouve exactement la formule de HOORWEG.

En effet, soit comme précédemment  $bR$  le potentiel au-dessous duquel la décharge est inactive ; avec une capacité quelconque  $C$ , pour laquelle le potentiel limite est  $V$ , la quantité utile est  $VC - bRC$ , écrivant que cette quantité est constante et égale à  $a$

$$VC - bRC = a$$

$$\text{ou } VC = a + bRC$$

c'est-à-dire la loi de quantité en fonction de la capacité est une droite et enfin

$$V = \frac{a}{C} + bR,$$

soit exactement la formule de HOORWEG.

Cette formule ne représente pas exactement les expériences, la théorie de DUBOIS ne peut donc pas être exacte en ses deux points.

Pour CLUZET, la quantité utile varie avec la durée utile (par suite avec la capacité) et la relation de la quantité utile à la durée utile suit la formule de WEISS. Ce qui mène deductivement à la formule d'excitation par décharge de condensateur qu'on a vue plus haut.

Puisque la loi de WEISS n'est pas exacte, celle-ci, à moins d'être inexactement déduite, ne peut pas non plus être exacte.

CLUZET n'a pas, que je sache, essayé de faire directement une comparaison quantitative entre cette formule et une bonne série de chiffres expérimentaux, de façon à mettre en regard, suivant l'usage, le chiffre observé et le chiffre calculé. Il s'est livré à diverses vérifications indirectes, ces vérifications ont été toujours peu satisfaisantes et parfois désastreuses pour la formule (1).

(1) Une première vérification est abandonnée par lui-même comme « sans aucune valeur » (thèse, p. 64) après avoir été présentée comme satisfaisante à l'Académie des Sciences. — Une deuxième, qui tient une place prédominante dans la thèse, consiste à calculer la constante  $a$  suivant la formule sur tous les chiffres d'une expérience ; on doit trouver une valeur constante naturellement. Dans ses propres expériences, Cluzet ne fait le calcul que sur 3 capacités petites, attendu que sur les grandes « l'équation ne paraît pas vérifiée » mais comme « l'erreur possible dans l'évaluation de  $a$  est très grande pour ces mêmes capacités, on ne peut rien conclure de ce défaut de vérification (thèse, p. 66). »

Sur les expériences des auteurs, le calcul donne pour la constante  $a$  des valeurs qui vont de

Celle-ci est en réalité plus inexacte que la formule de WEISS appliquée aux ondes rectangulaires ; en effet, deux ondes de forme différente et de même durée utile n'exigent pas exactement la même quantité d'électricité, et l'erreur de ce chef s'ajoute à l'erreur sur la relation entre deux ondes de même forme et de durée inégale.

Elle donne, il est vrai, une courbe concave vers l'axe des capacités. Néanmoins elle ne peut pas servir comme formule approchée, ses erreurs sont trop fortes et elle n'est pas pratiquement maniable.

Reste la question de fait : à quel moment prend fin l'efficacité d'une décharge de condensateur ?

Là-dessus CLUZET a fait quelques expériences, consistant à interrompre une décharge liminaire pour reconnaître ce qu'on peut retrancher de la fin de cette décharge sans en supprimer l'action.

Il se servait du rhéotome balistique de WEISS, mais avec la lourde modification suivante : le début du courant (courant constant ou décharge) ne part plus d'une rupture de court-circuit, mais d'une fermeture par contact. Un interrupteur que CLUZET appelle un *relais* (*sic*) tend, sous l'action d'un ressort, à rester fermé ; mais un fil de verre le maintient ouvert, avec un intervalle égal à l'épaisseur d'une certaine feuille de papier.

La balle de carabine brise le fil de verre ; l'interrupteur sous l'action du ressort, ferme le circuit que la même balle rompt au bout d'un instant en coupant un fil métallique placé à une distance donnée du fil de verre. Le temps perdu du fonctionnement de l'interrupteur est taré expérimentalement au galvanomètre balistique.

Malgré cette correction on voit que l'avantage du dispositif de WEISS est perdu et qu'on retombe sur tous les inconvénients des fermetures par établissement d'un contact. En fait, CLUZET a constaté que les erreurs deviennent négligeables seulement à partir d'une durée de passage supérieure à deux millièmes de seconde.

Les expériences ont porté exclusivement sur la préparation scientifique-gastrocnémien de Grenouille. Elles sont peu nombreuses, et assez floues.

La seule chose démontrée c'est que, conformément à l'hypothèse de DUBOIS (de Berne) il y a, dans la décharge de condensateur une

0,48 à 1,4 (p. 94) ; de 0,23 à 0,90 ; de 0,28 à 1,6 (p. 95) ; les écarts sont d'ailleurs des plus systématiques et impossibles à attribuer à des erreurs accidentelles.

Plus tard, M. Cluzet a indiqué une méthode pour calculer  $b$  par sa formule au moyen de 4 déterminations de décharges liminaires de condensateurs (*Société de Biologie*, t. LXII, p. 300, 1907) ; j'ai montré que l'écart entre le résultat de ce calcul et l'expérience (intensité du courant constant liminaire) était à peu près double de l'écart que donne le même calcul avec la formule de Weiss sur les ondes rectangulaires et pouvait dépasser 50 pour 100 (*Société de Biologie*, t. LXII, p. 666 et 797). C'est alors que Cluzet a déclaré que l'identification de  $b$  et de la valeur liminaire du courant constant, identification développée et démontrée par lui dans sa thèse, était une hypothèse, imputable à moi-même, et fautive, puisque le courant électrique n'a qu'un temps limité pour agir. Nous tombons ici dans la question posée § 45, et qui sera reprise au § 66.



partie terminale qui ne compte pas, mais qu'on peut supprimer sans diminuer en rien l'efficacité; encore, ce point n'étant démontré que pour des décharges relativement lentes, dont la partie utile dure au moins deux millièmes de seconde, on arrive avec ces durées aux limites d'action du courant constant lui-même; de sorte qu'on peut se demander si la forme de la décharge est pour quoi que ce soit dans le fait étudié.

Qu'est-ce qui se passerait pour des ondes plus brèves, pour des décharges se différenciant nettement du courant constant par un décours rapide? CLUZET avoue ne pouvoir le dire. C'est là pourtant qu'est la question.

54. **Hypothèse de Hermann.** — HERMANN, dans le travail que nous avons déjà cité (1) énonçait presque à la même époque, pour rendre compte de la relation entre la capacité et le voltage limites des décharges de condensateurs, une théorie absolument différente de celle que CLUZET tire de la loi de WEISS; et, chose curieuse, la base de son raisonnement coïncide avec l'autre hypothèse de WEISS, admise secondairement par CLUZET, c'est à savoir que l'onde électrique n'est effective que pendant un temps limité, égal au temps de latence du muscle.

« J'ai été, dit HERMANN, très vivement frappé du fait signalé par HOORWEG (2) d'un optimum d'énergie qui se rencontre pour une certaine capacité du condensateur... Il m'est apparu d'autre part que cet optimum correspond à la décharge dont la plus grande partie se déroule en une durée dont l'ordre de grandeur est celui que GAD, TIGERSTEDT, SANDERSON, BERNSTEIN et autres ont assigné au *temps de latence* de l'élément musculaire.

« La courbe du courant de décharge étant :

$$i = \frac{V}{R} \cdot e^{-\frac{t}{RC}}$$

la courbe de l'énergie est

$$Ri^2 = \frac{V^2}{R} e^{-\frac{2t}{RC}}$$

« Pour que l'une et l'autre des grandeurs tombent à un millième de leur valeur primitive, il faut des temps :

pour l'intensité  $\theta i = RnCl 1000 = 6,9 RC$ .

pour l'énergie  $\theta e = 1/2 RC \ln 1000 = 3,45 RC$ .

(1) *Archives de Pflüger*, t. CXI, 1906, cf. p. 100.

(2) Et qu'Hermann a vérifié dans ses propres expériences.

« Si au lieu du 1.000<sup>e</sup>, on veut penser au 100<sup>e</sup> ou au 10.000<sup>e</sup>, il n'y a qu'à substituer le logarithme naturel de 100 ou de 10.000, c'est-à-dire 4,6 ou 9,2 au lieu de 6,9. La fraction à laquelle on se limite ne change pas l'ordre de grandeur. »

HERMANN calcule ainsi que dans ses expériences,  $\theta_e$ , pour les décharges donnant le seuil avec le minimum d'énergie varie de  $1\sigma$ , 2 à  $2\sigma$ , 4.

Il lui paraît vraisemblable que ce qui importe pour l'excitation du muscle, c'est la somme d'énergie arrivant pendant le temps de latence ; s'agissant de la secousse minimale, la quantité d'énergie qui tombe après ce temps ne compte plus. La décharge optima est celle dont le développement d'énergie occupe aussi exactement que possible ce temps de latence, de façon qu'aucune portion n'en soit perdue. Quant aux décharges des capacités plus petites, elles sont relativement moins efficaces parce que leur énergie, quoique toute entière utilisée, occupe une petite partie seulement du temps de latence et constitue ainsi un choc trop fugace.

Il y a donc un *temps critique* pour l'excitation. On peut déduire de cette hypothèse une relation entre la capacité et le voltage liminaires. Soit  $\theta$  le temps critique, il faudra qu'on ait toujours

$$V^2C \left( 1 - e^{-\frac{2\theta}{CR}} \right) = \text{constante}$$

du moins pour toutes les capacités plus grandes que la capacité optima. HERMANN compare cette formule aux chiffres expérimentaux ; il trouve un accord très satisfaisant dans ses treize séries de déterminations comprenant chacune six ou huit capacités variant dans le rapport de 1 à 100.

Or son *temps critique* varie de un millième et demi à trois millièmes de seconde ; ce sont précisément les limites entre lesquelles CLUZET a montré qu'on pouvait, sans diminuer l'efficacité, couper les décharges.

L'accord de la formule et des voltages liminaires est bien meilleur et bien plus étendu dans la théorie de HERMANN que dans celle de CLUZET ; les expériences de section de CLUZET s'accordent avec l'une aussi bien qu'avec l'autre. Ces expériences étaient donc loin de trancher la question. Il fallait vérifier directement la durée utile de décharges plus brèves que le *temps critique* de HERMANN.

C'est ce que j'ai entrepris en 1907.

55. **Expériences personnelles.** — Le défaut des recherches de CLUZET consistait dans le dispositif employé pour fermer le circuit de décharge. Or ce défaut est facile à éviter, et l'on peut, avec le

rhéotome de WEISS, sans y rien changer, sectionner les décharges de condensateurs avec la même finesse que le courant constant, finesse absolument nécessaire quand on prend comme objet le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille, pour lequel les durées intéressantes dépassent à peine le millième de seconde.

Le principe est le suivant (fig. 19) :

Soit en P une pile ; en AB une résistance considérable sans self. P étant réuni à A et B par des conducteurs de résistance négligeable, la différence de potentiel entre A et B égale celle de la source elle-même. Un condensateur C dont les armatures sont réunies respectivement à A et B est chargé à ce potentiel. Si maintenant on coupe PA, ou PB le condensateur commence immédiatement à se décharger à travers AB, et la décharge est interrompue au moment où l'on coupe AC ou BC (1).

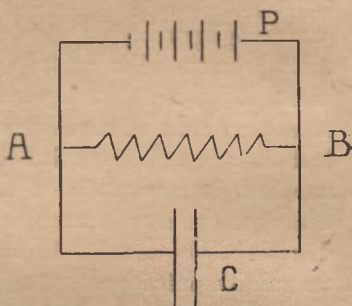


FIG. 19

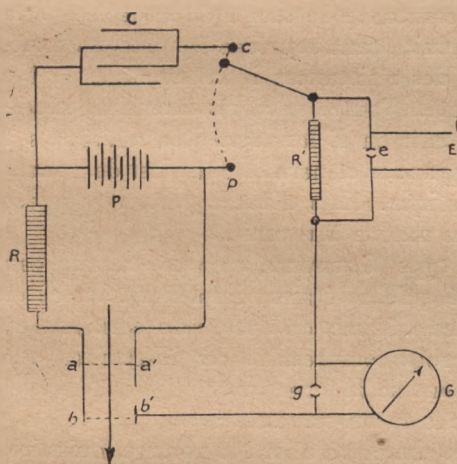


FIG. 20

Voici le dispositif réalisé qui permettait à volonté des lectures au galvanomètre, et l'emploi de courants constants dans le même circuit.

Soient  $aa'$   $bb'$  (fig. 20) les deux fils du rhéotome balistique, coupés par la balle dans le sens indiqué par la flèche ; en P, la force électromotrice avec son réducteur ; en R, une résistance de l'ordre de  $10^3$  ;  $aa'$  fait court-circuit ; le circuit d'excitation passe par  $bb'$ , par le galvanomètre G, va aux électrodes en E ; la résistance considérable constituée par le nerf, les électrodes impolarisables, et une résistance

(1) Ce dispositif peut être d'une grande utilité dans bien des cas ; il était trop facile à imaginer pour qu'il vaille la peine de le désigner du nom de son inventeur, qui est peut-être un auteur déjà ancien. Mais je tiens à dire qu'en tout cas on ne doit pas le baptiser du nom de Radakovic, par qui il a été conseillé à Hermann en 1906, alors que je l'ai publié en 1905 avec Mme Lapique, Soc. de Biologie, 1<sup>er</sup> juillet. La présente remarque se justifie par ce fait que Bayliss, dans ses *Principes of general Physiology*, le grand manuel de la Physiologie moderne, recommande le dispositif en question sous le nom de Radakovic (p. 381, 3<sup>e</sup> édition).

additionnelle, en tout environ 200.000 ohms, est shuntée par une résistance  $R'$  de l'ordre de  $10^4$ . En  $e$  et en  $g$  peuvent, d'ailleurs, être fermés des courts-circuits mettant  $E$  et  $G$  hors de cause. Le pôle de la pile relié à  $R$  est relié aussi, par une communication de résistance négligeable, à l'une des armatures du condensateur  $C$ . L'extrémité du circuit d'excitation, après  $E$  et  $R'$ , peut être mise en communication directe soit en  $p$  avec le second pôle de la pile, soit en  $c$  avec la seconde armature du condensateur. La communication étant établie avec  $p$ , le dispositif est exactement celui de WEISS. La communication étant établie en  $c$ , on pourra faire passer une portion de décharge du condensateur exactement dans les mêmes conditions de direction, de circuit, de fermeture et d'ouverture que l'onde rectangulaire précédente. On ferme  $g$  et  $e$ , on place les fils  $aa'$  et  $bb'$ ; le condensateur se charge au potentiel  $P$  sans ébranler le galvanomètre ni exciter le nerf : on ouvre  $g$  et  $e$ , on coupe  $aa'$ ; le condensateur se décharge par le circuit  $R'GR$ ; et la décharge est interrompue net par la rupture de  $bb'$ .

Le nerf est excité en dérivation; en voici les avantages : la résistance de  $E$  étant grande par rapport à  $R'$ , il n'y a pas lieu d'en tenir compte au point de vue de la constante de temps de la décharge, la résistance de l'ensemble du circuit étant représentée presque exactement par la somme  $R + R'$  des résistances instrumentales faciles à connaître et réglables à volonté. D'autre part, les intensités nécessaires dans ce circuit pour obtenir en  $E$  les intensités suffisantes à l'excitation sont relativement grandes et permettent ainsi de bonnes lectures au galvanomètre balistique. Mais d'autre part, il y a des inconvénients sur lesquels nous aurons à revenir.

Les électrodes étaient du type OSTWALD, mercure-calomel-eau physiologique; on avait vérifié qu'elles étaient impolarisables en ce sens qu'une force électromotrice minime, de l'ordre du centième de volt, maintenait dans un circuit comprenant ces électrodes une intensité constante dès le moment de la fermeture.

L'expérience est conduite de la façon suivante :

Pour une capacité donnée, on cherche d'abord le voltage liminaire, en coupant seulement le premier circuit par une balle, le second restant intact; la décharge passe tout entière. Ensuite on coupe les deux fils par une même balle, d'abord à une distance relativement grande, puis on diminue la distance jusqu'à ce que la secousse minimale disparaisse.

Le résultat est net.

Pour un centimètre de distance des fils du rhéotome, un vingt-sept millième de seconde, en plus ou en moins, si on est bien au seuil comme voltage, l'effet physiologique d'une décharge liminaire reste

intact ou disparaît. Voici, comme exemple, les tâtonnements d'où résulte une détermination :

Centimètres..	40	30	20	24	28	26	24	25
Réponse.....	+	+	0	0	+	+	0	+

La durée utile, c'est la plus petite durée efficace ; ici, c'est vingt-cinq centimètres ; on voit que c'est une notion précise, au moins pour les capacités pas trop grandes par rapport à l'excitabilité étudiée.

J'ai fait porter mes expériences sur le gastrocnémien de la Grenouille, excité par le sciatique, pour obtenir des chiffres directement comparables à ceux de CLUZET et de HERMANN, puisque c'était parfaitement possible avec ce dispositif.

Les expériences montrèrent tout de suite que la durée utile, toute chose égale d'ailleurs, diminue avec la capacité. Il m'a été assez difficile de maintenir une excitabilité invariable pendant toute une expérience (1), car je recueillais, en vue de la discussion des théories une série complexe de mesures. Mes expériences ne sont pas toutes assez homogènes pour se prêter à la discussion d'ensemble ; mais sur le point particulier de la durée utile le résultat ci-dessus apparaît toujours clairement.

Voici la marche et les chiffres d'une des premières expériences (16 février 1907) :

$$R = 20.000 \omega, R' = 8.500$$

La capacité  $5.10^{-8}$  atteint le seuil de l'excitation sous un potentiel de 1 volt 22 (décharge totale provoquée par la section du fil  $aa'$  seul). En plaçant les deux fils sur le trajet de la balle à des distances de plus en plus rapprochées, on interrompt la décharge au bout de durées de plus en plus courtes. A 34 centimètres rien n'est changé ; à 32 l'effet est douteux, à 30 il a certainement disparu ; à 33 on a la limite de la durée utile de la décharge.

Changeant la communication de  $c$  en  $p$ , on cherche la force électromotrice qui donne le seuil pour cet écartement des fils, on trouve 0 v. 825.

En coupant seulement le fil  $aa'$  et laissant passer le courant 1 s. et davantage, on trouve une force électromotrice nécessaire de 0 v. 65. Rétablissant la communication avec  $c$  on trouve pour la capacité  $1.10^{-6}$  le voltage du seuil à 0 v. 675.

Pour la capacité  $2.10^{-8}$ , voltage : 1,75 (décharge totale), l'écartement minimum des fils qui laisse subsister l'effet de cette décharge

(1) J'arriverais beaucoup plus facilement à ce résultat avec mon petit excitateur à couvercle ; en 1907, j'établissais autour du nerf une petite chambre humide avec du papier à filtre mouillé.

est 18 centimètres. Le courant constant correspondant à cet écartement atteint le seuil pour une force électromotrice de  $1 \sigma .07$ .

Les temps utiles sont  $1 \sigma 22$  pour la capacité 5;  $0 \sigma 67$  pour la capacité 2. Ces temps sont nettement différents, et ce n'est pas parce que la décharge de la plus petite capacité est passée tout entière que l'on peut couper le circuit au bout d'un temps moitié plus petit que pour l'autre; il y a dans cette décharge rapide encore une partie inutile.

Si l'on suppose que la formule exponentielle  $v = V.e^{-\frac{t}{RC}}$  donnant la décharge de condensateurs pour les circuits à self négligeable s'applique exactement, les ondes étudiées sont représentées par les figures ci-contre.

Le calcul donne, pour le voltage auquel est tombée la charge au moment où on peut arrêter la décharge sans inconvénient, les valeurs suivantes :

- 1° Capacité 5 :  $v = 0,52$
- 2° Capacité 2 :  $v = 0,54$

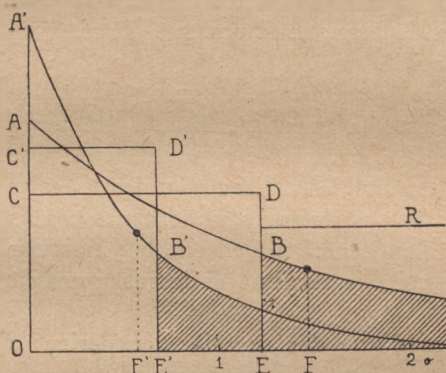


FIG. 21

Représentation graphique de l'expérience du 16 février  $OAB$ ,  $O A' B'$  parties utiles des deux décharges des condensateurs.  $F$ ,  $F'$ , valeurs respectives de leurs constantes de temps.  $CDE$ ,  $O C' D E'$ , passages et courants constants équivalents.  $R$ , intensité liminaire pour le courant constant prolongé. Les parties inutiles des décharges sont hachurées. Les temps 1 et 2 sont comptés en millièmes de seconde, on voit que tous les phénomènes intéressants sont compris dans moins de 2 millièmes de seconde.

c'est-à-dire que la première capacité aurait gardé environ les quatre dixièmes de sa charge, la seconde les trois dixièmes.

Ces résultats sont en contradiction formelle avec l'hypothèse de HERMANN.

Toutes les expériences vont de même.

En voici une plus étendue qui a souvent été citée.

Expérience du 28 février :

Capacité $\times 10^8$	Voltage liminaire	Durée utile $\times 10^3$
100	0,106	1,81
10	0,123	1,54
5	0,140	1,35
2	0,185	0,93
1	0,255	0,63

Et de même, si l'on calcule le voltage restant à la fin de la durée utile, on trouve, comme ici, des valeurs peu divergentes pour les

diverses capacités. Il semble donc que l'expérience justifie l'hypothèse d'ailleurs assez satisfaisante pour l'esprit au premier abord : le courant de la décharge agit efficacement tant qu'il est au moins égal à une intensité limite.

Cette intensité limite est-elle la même que pour le courant constant ? J'ai fait la comparaison expérimentale un certain nombre de fois et j'ai trouvé, chaque fois, que la plus petite intensité efficace, celle du courant constant à début brusque qui atteint juste le seuil pour une durée de passage infinie, est sensiblement plus élevée. Par exemple, dans l'expérience ci-dessus, où le calcul nous donne 0,52 et 0,54 pour le potentiel jusqu'auquel les décharges restent efficaces, il faut, pour le courant constant sur le même circuit, 0,65.

J'ai encore fait systématiquement la comparaison suivante :

Aussitôt après la détermination expérimentale de la durée utile d'une décharge, je cherchais le potentiel liminaire pour le courant constant limité par le rhéotome avec le même écartement des fils. Si on ne demande à l'expérience que ce voltage, le calcul fait ressortir égalité de quantité pour ces deux ondes de même durée.

Exemple de ce calcul sur les chiffres de l'expérience du 16 février.

La quantité  $Q$  de la décharge coupée au temps  $t$  est :

$$Q = VC \left(1 - e^{-\frac{t}{RC}}\right)$$

et la quantité du courant constant durant le temps  $t$  est

$$Q' = \frac{Vt}{R}$$

1° Capacité 5

$$Q = 1,22 \times 5 \cdot 10^{-8} \times 0,577 \quad 3,5 \cdot 10^{-8} \text{ coulomb}$$

$$Q' = \frac{0,825 \times 0,00122}{28.500} \quad 3,5 \cdot 10^{-8} \text{ coulomb}$$

2° Capacité 2

$$Q = 1,75 \times 2 \cdot 10^{-8} \times 0,69 \quad 2,4 \cdot 10^{-8} \text{ coulomb}$$

$$Q' = \frac{1,07 \times 0,00067}{28.500} \quad 2,4 \cdot 10^{-8} \text{ coulomb}$$

Les autres expériences donnent en général, sinon une égalité exacte comme ici, du moins un très bon accord.

Voici les chiffres pour l'expérience du 28 février (résistance,  $7 \cdot 10^4$ ).

$t \times 10^3$	V constant	$Q'$	$Q$
1,85	0,1045	0,280	0,276
1,55	0,109	0,242	0,247
0,93	0,130	0,173	0,177
0,63	0,170	0,153	0,153

56. **Inexactitude de la formule simple pour les décharges aussi brèves.** — Mais quelle confiance doit-on avoir en ce calcul quand le phénomène tout entier ne dure qu'un demi-millième de seconde ? Peut-on négliger le retard à l'établissement ou toute autre perturbation par rapport à une si petite durée ? J'ai mesuré ces quantités au galvanomètre balistique. Pendant la détermination des seuils le galvanomètre était dans le circuit, immobile au zéro ; au moment du passage de l'onde il marquait une élongation de quelques millimètres, un peu faible pour une bonne lecture. Aussitôt les déterminations finies, on reprenait la série des ondes liminaires et sans rien changer au dispositif, laissant à chacune sa forme et sa durée, mais en multipliant le potentiel par un même facteur.

Pour l'expérience du 28 février, voici les chiffres.

Capacité	Décharge totale	Quantité utile	FRACTION UTILE	
			observée	calculée
100	300	9,7	<0,03	0,026
5	22	7,3	0,32	0,32
2	12	5,3	0,44	0,48
1	8	4,3	0,54	0,60

Les petites capacités présentent un déficit par rapport au calcul.

Dans l'expérience du 16 février avec un potentiel quintuple on a obtenu les élongations suivantes :

Capacité	Intervalle	33 c/m	Voltage	6,1	Elongation	52 m	m 5
Courant continu	—	33	—	4,1	—	54	— 5
Capacité 2	—	18	—	8,75	—	39	—
Courant continu	—	18	—	5,35	—	36	—

Le galvanomètre montre une différence faible mais manifeste pour la plus grande capacité et la plus grande durée, une différence assez importante (18 pour 100) pour la plus petite capacité et la plus petite durée.

Cette différence se retrouve dans toutes les expériences pour la quantité utile des petites capacités comparées à la quantité des ondes rectangulaires ayant même durée, quoique le calcul leur assigne des valeurs très voisines ou égales.

Cette différence tient à une perturbation qui porte sur la décharge de condensateur ; le courant sous potentiel constant est pratiquement régulier, même pour les durées envisagées dans ces expériences. Au contraire la décharge de condensateur s'écarte des valeurs théoriques ; les écarts constatés sont tels qu'on ne peut les annuler par aucune correction de grandeur des variables capacité ou voltage ; c'est la forme qui est différente de la forme théorique.



Voici les chiffres d'une expérience faite uniquement à ce point de vue électrique. Les résistances et les connexions sont celles mêmes qui ont servi à une série d'expériences physiologiques. Capacité :  $5.10^{-8}$ ; résistance 27.000 ohms; constante de temps  $1,35.10^{-3}$ . La décharge totale donne une élévation de 94 millimètres. On la coupe au moyen du rhéotome avec les écartements de fils 36, 18 et 9 centimètres, soit au bout des temps 4,2 et 1 tiers de millième de seconde, respectivement égaux à 1,5 et  $1/4$  RC. Les quantités qui passent ainsi donnent au balistique les élévements indiqués dans la première colonne du tableau ci-dessous. La deuxième colonne indique les rapports de ces élévements à celle de la décharge totale. La troisième colonne donne  $1 - e^{-\frac{t}{RC}}$  calculé avec les valeurs de  $t$  correspondantes; si tout se passait exactement suivant la théorie, les chiffres de ces deux colonnes seraient égaux deux à deux.

Elongation mesurée	Rapport à la décharge totale	$1 - e^{-\frac{t}{RC}}$	Déficit %
51	0,54	0,632	14
30	0,32	0,393	18
16	0,17	0,220	21

On voit qu'il y a un déficit dont l'importance relative est plus grande pour les premières fractions; c'est-à-dire que le retard se produit surtout dans les premières parties de la décharge.

Il faut donc tenir compte des quantités qui ont réellement passé et non des quantités calculées, mais des quantités qui ont passé à travers le nerf; pour mesurer ces quantités, il faut que le nerf soit placé directement dans le circuit et non en dérivation; en effet, la résistance du nerf, qui est pour une part due à la polarisation, ne suit pas exactement les lois d'OHM et de KIRCHHOF; les ondes brèves et intenses le traversent mieux que les ondes moins intenses et plus durables.

C'est ce qu'a révélé, depuis longtemps, le phénomène de FLEISCH, qui a donné lieu à des discussions sur son mécanisme mais qui est incontestable: les ondes induites d'ouverture et de fermeture dans une bobine d'induction débitent des quantités égales d'électricité à travers un conducteur ordinaire; à travers le nerf, l'onde induite d'ouverture débite plus que l'onde induite de fermeture (1).

Dans les conditions de nos expériences, par conséquent, le nerf shunté prend, sur la quantité d'électricité qui passe, une proportion plus forte lors d'une décharge de condensateur sous potentiel 1,75 que

(1) FLEISCH, Académie des Sciences de Vienne, 1878. — Voir le *Handbuch* de Nagel, t. IV, pp. 919-922.

lors d'un passage de courant constant sous potentiel 1,07; (au moins pour les premiers instants qui sont les plus importants); or, nous avons raisonné comme si les mesures faites au balistique pour l'ensemble des deux courants dérivés étaient applicables au nerf à un *facteur constant près*. Nous avons fait ainsi une erreur dans un sens propre à corriger l'erreur commise en calculant la décharge sur la formule exponentielle simple.

Mais de quelle grandeur est cette erreur connexe à l'effet FLEISCHL ?

J'ai trouvé que si, au lieu d'un voltage 1 agissant pendant une durée 1, on faisait agir un voltage 4 pendant une durée  $1/4$  (potentiel et temps de même ordre que dans nos expériences) la quantité débitée était accrue de 12 pour 100. Les différences constatées plus haut dans la comparaison du courant continu à la décharge du condensateur sont plus fortes pour des différences de potentiel bien moindres, par conséquent subsistent malgré la correction à y apporter.

J'ai d'ailleurs refait l'expérience physiologique en mettant le nerf en série; j'ai retrouvé le même résultat. Par exemple, dans ces conditions d'où l'erreur en question est éliminée, 1 centième de microfarad, déchargé à travers une résistance de 70.000 ohms (nerf compris) atteint le seuil pour un voltage de 0 v. 255; la partie utile de cette décharge est terminée au bout de 0σ,63; à ce moment il a passé 0,153 coulomb d'après le calcul; 0,121 seulement d'après la mesure en balistique (un peu moins de la moitié de la charge totale). On obtient le seuil par un courant constant durant le même temps, 0σ,63, sous un voltage de 0,170, ce qui donne 0,153 coulomb, exactement la quantité utile de la décharge calculée, 25 pour 100 de plus que la quantité de cette décharge ayant réellement passé.

La formule exponentielle simple dont nous nous sommes servis suppose, au début de la décharge, que l'intensité passe de 0 à  $\frac{V}{R}$  en un temps infiniment petit. C'est pratiquement vrai par rapport à des temps de l'ordre du centième de seconde. Je l'ai constaté directement par oscillographie en 1904; une capacité de 1 m. f. déchargée sur un circuit physiologique d'une résistance de 5.000 ω environ (constante de temps, un demi-centième de seconde) donne la courbe exponentielle simple sans écart appréciable (1) et je me suis fondé là-dessus dans mes premières recherches. Mais ici, nous considérons des temps beaucoup plus courts. Sur l'oscillographie en question, le millième de seconde occupe un millimètre d'abscisse; sur le dessin schématique de la figure 21, il en occupe *vingt-cinq*. Ici, un retard

(1) *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, t. VI, p. 849.

à l'établissement de l'ordre du dix-millième de seconde n'est plus négligeable. Sans faire un calcul précis on obtient une représentation approximative des résultats de cette expérience en remplaçant la figure 21 par la figure 21 bis (traits continus, la figure 21 étant reproduite en pointillés). La différence de quantité entre la partie utile de la décharge et l'onde rectangulaire durant le même temps se voit ainsi et s'explique. D'autre part, le retard de la décharge fait que l'intensité à la fin de la période utile est plus

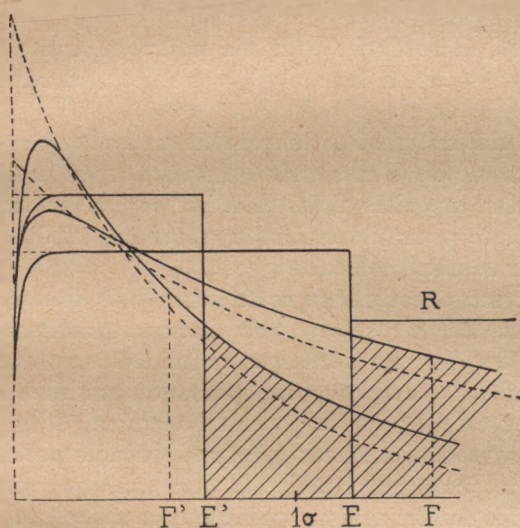


FIG. 21 bis

grande que ne l'indiquait le calcul et se rapproche sensiblement de l'intensité liminaire du courant constant prolongé.

57. Nous pouvons maintenant confronter avec l'expérience les théories exposées plus haut :

1<sup>o</sup> L'hypothèse de HERMANN, à savoir une même durée utile (temps critique) pour toutes les décharges, est nettement contredite.

HERMANN d'ailleurs l'a reconnu de fort bonne grâce après avoir contrôlé ses expériences ;

2<sup>o</sup> La loi générale de HOORWEG, comme HERMANN l'a fait remarquer, ne peut s'accorder avec la limitation constatée pour le temps utile des décharges. Suivant cette loi, on aurait à peu près, comme dans l'hypothèse précédente, une seule et même limite pour toutes les décharges et pour le courant constant ; une décharge, comme n'importe quel courant, devrait compter jusqu'au moment où  $e^{-\beta t}$  est devenu pratiquement égal à zéro ; toute décharge qui est devenue

elle-même pratiquement nulle à ce moment, c'est-à-dire pour laquelle on a  $RC < \frac{1}{\beta}$ , devrait compter tout entière ;

3<sup>o</sup> L'application de la loi de WEISS faite par CLUZET se trouve doublement en défaut. D'une part, il n'y a pas égalité de quantité pour deux ondes liminaires de forme différente et de même durée ; la décharge sectionnée excite avec une masse électrique moindre que l'onde rectangulaire durant le même temps, du moins pour les petites capacités qui donnent seules des décharges différant notablement de la forme rectangulaire.

D'autre part, le potentiel actif n'a pas pour limite inférieure la valeur  $bR$  déduite de la formule  $Q = a + bt$  ; sa limite se trouve sensiblement plus haut.

Cet écart, d'ailleurs, n'est autre que l'erreur systématique à laquelle conduit la formule de WEISS quand on veut, à partir d'une série de mesures sur des capacités finies déduire, comme le faisait CLUZET dans sa thèse, le potentiel liminaire d'une capacité infinie, autrement dit : du courant constant ;

4<sup>o</sup> Si on renonce à considérer cette formule de WEISS, l'hypothèse de DUBOIS (de Berne), reprise par CLUZET, paraît confirmée ; la partie active des diverses décharges examinées finit au moment où le courant tombe à une valeur fixe, voisine du minimum. Les chiffres obtenus par le calcul pour le potentiel terminal de la partie utile apparaissent systématiquement *plus petits* que le potentiel observé pour le courant constant ; mais les quantités qui ont réellement passé étant plus faibles que ce qu'indique le calcul, la correction à faire tend à combler la différence constatée. On doit dire tout au moins que, *dans les limites des expériences ci-dessus*, il n'y a aucun fait en contradiction avec cette conception du potentiel inactif.

Mais le champ de ces expériences est insuffisant : nous avons pu à peine descendre, comme durée utile, au quart de la limite d'action du courant constant lui-même, et déjà les ondes sont déformées d'une façon sensible. Nous retombons une fois de plus sur la difficulté des recherches précises avec la Grenouille, où l'excitabilité trop rapide nous oblige à opérer sur des temps presque infiniment petits.

**58. Expériences sur l'Escargot.** — En 1911, j'ai, avec M<sup>me</sup> LAPICQUE, repris ces recherches sur l'Escargot où les temps effectifs sont bien plus maniables (1).

L'animal était préparé comme il est indiqué § 42 ;

Le rhéotome était le pendule de KEITH LUCAS. Les recherches

(1) La chronaxie est près de cent fois plus grande.

étaient conduites comme les précédentes, le seuil étant observé sur le bord du pied. Les électrodes étaient des fils d'argent, peu ou point polarisables. Toutes les expériences ont été concordantes.

A cause de la patience qu'il faut avoir entre deux essais, surtout après l'emploi des excitations à durée courte et à voltage élevé, la précision relative n'a pas été poussée aussi loin que sur la Grenouille. Voici, par exemple, une série de tâtonnements pour déterminer un temps utile :

Capacité, 4,10—7.	Voltage liminaire. 6 v. 7			
Degrés du pendule. .	20	25	22	20
Réponse.....	0	+	+	0

Nous avons noté comme temps utile  $22^{\circ} = 16\sigma$ . On verra qu'une telle approximation suffit à donner des résultats nets.

D'autre part, en raison de la durée des décharges, le retard observé dans les expériences précédentes est relativement peu de chose, comme le montrent les contrôles physiques.

*Expérience du 26 avril.* — Les deux électrodes sous le nerf en série avec une résistance instrumentale de 48.000.

Résistance totale, environ  $5.10^4$ . Voltage liminaire pour le courant constant 3,4.

Capacité $10^6$	Voltage liminaire	Durée utile	Rapport à RC	Voltage restant
1	6,8	38	0,75	3,2
0,5	9,0	13	0,52	5,3
0,3	11,5	9	0,60	6,3
0,1	18	4,3	0,86	7,6

La forme des décharges a été contrôlée de la façon suivante : Un galvanomètre balistique a été intercalé dans le circuit d'excitation ; chacune des capacités, chargée à un potentiel convenable pour une bonne lecture, a été déchargée sur ce circuit ; l'élongation correspondant à la décharge totale a été notée ; puis une décharge sous le même potentiel a été interrompue à la limite trouvée ci-dessus pour le temps physiologiquement utile. La proportion de la fraction passant dans ce temps  $u$  à la décharge totale est alors comparée à la valeur de  $1 - e^{-\frac{u}{RC}}$  qui donne théoriquement cette proportion

Capacité	Potentiel de charge	Décharge totale	Quantité utile	PROPORTION	
				Observée	Calculée
1	1	156	80	0,52	0,53
0,5	2	154	60	0,39	0,41
0,3	4	182	78	0,43	0,45
0,1	4	61	33	0,54	0,58

La proportion observée est toujours un peu plus faible ; le retard est de 5 % avec la plus petite capacité. Mais alors le voltage liminaire est quintuple du voltage minimum ; la durée utile est 20 ou 30 fois plus courte que la durée utile du courant constant, et à la fin de cette période, même d'après le calcul qui le compte un peu trop faible,

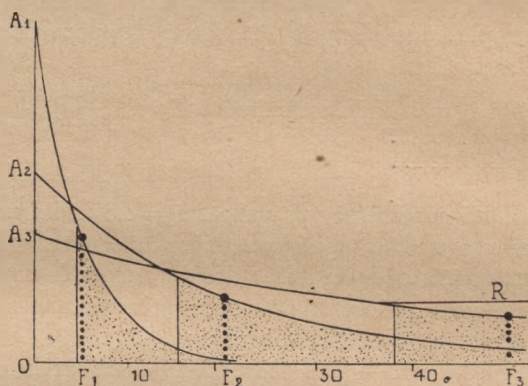


FIG. 22

Représentation graphique de l'expérience du 26 avril. Décharges liminaires des capacités 1 ( $OA_3F^3$ ) et 0,1 ( $OA_1F_1$ ) ; pour ne pas entremêler inextricablement les lignes, au lieu des graphiques des capacités 0,5 et 0,3, on a porté en graphique leur moyenne ;  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  sont les constantes des temps des décharges ; leur partie inutile est en pointillé. R, intensité liminaire pour le courant constant prolongé. Les temps sont notés en millièmes de seconde. L'ensemble de la figure occupe environ 5 centièmes de seconde.

le voltage est encore plus du double du voltage liminaire pour le courant constant prolongé.

Toutes nos expériences ont donné régulièrement des résultats analogues.

Voici, par exemple, les chiffres de celle que nous avons publiée en 1911.

Expérience du 28 avril. Résistance = 56.500  $\omega$ . Voltage pour courant constant prolongé, 2 volts.

Capacité $\times 10^6$	Voltage liminaire	Durée utile $\times 10^3$	$R \times C$ $\times 10^3$	Voltage résiduel calculé
105	4,0	42	59,0	1,9
70	5,1	26	39,5	2,6
40	6,7	16	22,5	3,3
25	8,2	12	14,0	3,5
10	14,0	6,5	5,6	4,5

Il est ainsi démontré que les décharges qui sont brèves par rapport

à l'excitabilité en jeu cessent d'agir bien avant que leur intensité soit descendue au niveau minimum du courant constant. Le potentiel de la charge restante s'élève régulièrement à mesure que la capacité diminue.

Aucune des hypothèses que nous avons passées en revue n'est vérifiée. Nous reviendrons sur la question au chapitre des théories, § 77.

---

## CHAPITRE VII

### Courants progressifs

59. « Le courant électrique n'excite que par les premiers instants de son passage », disait VOLTA. Nous venons de voir en détail ce que signifie cette expression lorsque le courant atteint sa valeur constante ou maxima avec toute la rapidité possible, pratiquement en un dix-millième de seconde au plus. Ces premiers instants comprennent deux ou trois millièmes de seconde pour les nerfs et les muscles rapides de la Grenouille et des Mammifères, quelques centièmes, quelques dixièmes de seconde pour d'autres muscles, des secondes entières pour les muscles lisses, jusqu'à une minute pour un organe végétal. Nous allons examiner maintenant ce qui se passe si le courant s'établit progressivement, en un temps plus ou moins long.

Nous avons vu, dans l'histoire des recherches faites au XIX<sup>e</sup> siècle, des faits expérimentaux très significatifs, qu'il faut rappeler en tête de ce chapitre.

Il est reconnu, depuis les débuts de l'excitation électrique, qu'un courant qui s'établit lentement est inefficace (RITTER). Mais cette lenteur est relative. Tandis que sur la Grenouille, il suffit que la période d'établissement (linéaire) atteigne quelque centième de seconde pour supprimer l'effet d'un courant constant qui était efficace, quand il commençait brusquement, sur le muscle de l'Anodonte. FICK voit que cette période peut atteindre jusqu'à dix secondes sans entraîner aucune diminution d'efficacité et qu'il lui faut s'étendre jusqu'à 120 secondes pour supprimer tout effet. Sur l'uretère, ENGELMANN, sans préciser, déclare que la limite jusqu'à laquelle on peut prolonger la durée d'établissement du courant sans en supprimer l'efficacité est « extraordinairement plus élevée » que pour les muscles striés volontaires.

VON KRIES n'a fait porter ses recherches que sur le sciatique gastrocnémien de la Grenouille, mais quand il refroidit sa préparation, (nous pouvons dire quand il la ralentit par le froid), il voit pour chaque pente de courant l'efficacité bien moins diminuée qu'à la température ordinaire.



Aussi, quand j'eus retrouvé la notion d'une vitesse d'excitabilité variable de tissu à tissu, je fus naturellement amené à vérifier systématiquement la relation entre cette vitesse, mesurée par l'influence de la durée du courant brusque, et l'inefficacité du courant progressif ; il me parut intéressant d'opérer sur des vitesses voisines l'une de l'autre, et non avec la différence énorme du muscle strié au muscle lisse. La comparaison de la Grenouille au Crapaud, après les exagérations de l'école de GRÜTZNER, était à reprendre.

60. Au même moment, un jeune physiologiste de Cambridge, KEITH LUCAS, entreprenait la même comparaison. Nos résultats qui, au fond, concordent parfaitement, parurent à quelques jours d'intervalle sans que nous ayons eu réciproquement connaissance de nos recherches.

Je vais exposer d'abord celles de K. LUCAS (1907).

Celui-ci s'était construit un orthorhéonome suivant un autre principe que l'appareil classique : sur le trajet du courant excitant, une vanne isolante (en ébonite), mue d'un mouvement uniforme au moyen d'un appareil à gravitation freiné par un liquide visqueux, ouvre une large communication entre deux vases remplis d'une solution conductrice ; la résistance varie ainsi linéairement d'une valeur très grande à sa valeur minima ; l'intensité varie évidemment en sens inverse.

Les vérifications obtenues en enregistrant le courant au moyen du galvanomètre à corde furent tout à fait satisfaisantes. Il convient de remarquer que, comme dans les expériences de VON KRIES, le courant établi en des temps variables à des intensités variables continue, après la variation linéaire, à passer sous intensité constante.

Voici deux expériences à titre d'exemple ; après les valeurs liminaires observées, K. LUCAS donne, comme VON KRIES, ces valeurs recalculées en faisant égale à 1 l'intensité du courant constant à début brusque (et à durée indéfinie). J'ai choisi deux expériences directement comparables, l'une sur le Crapaud, l'autre sur la Grenouille-

#### *Sciatique de Crapaud :*

Temps d'établissement	Intensité liminaire	Intensité relative
Instantané	4,51	1
0,031	7,08	1,57
0,051	10,23	2,27
0,092	18,0	4

#### *Sciatique de Grenouille :*

Instantané	1,36	1
0,030	2,89	2,13
0,054	5,03	3,70
0,092	9,14	6,72

On voit que pour une même durée d'établissement, il faut remonter l'intensité notablement plus pour la Grenouille que pour le Crapaud.

K. LUCAS s'intéressait plus à la ressemblance qu'à la différence entre ces deux objets. Voici ce qu'il en dit : « SCHOTT avait conclu de ses expériences que pour exciter le nerf sciatique du Crapaud, il faut la même intensité de courant, que la période d'établissement soit instantanée ou dure un dixième de seconde. Mes propres expériences sont en complet désaccord avec cette conclusion, car elles montrent que le courant s'établissant en 0 s. 1 aurait besoin, en moyenne, d'être 4,6 fois plus fort que s'il était brusque. SCHOTT considère que la loi pour le nerf du Crapaud diffère fondamentalement de celle de la Grenouille. Je ne puis accepter cette opinion, car les courbes représentant l'intensité liminaire en fonction de la période d'établissement sont de la même forme pour la Grenouille et pour le Crapaud. La seule différence que je puisse découvrir entre les préparations prises à ces deux animaux consiste dans le fait que la pente limite est légèrement plus inclinée pour la Grenouille que pour le Crapaud. »

Fort bien ! Mais c'est précisément cette petite différence qui nous intéresse, et les chiffres de K. LUCAS nous en fournissent une bonne mesure.

Le calcul ou la représentation graphique montrent qu'on a atteint la pente limite dès que la période d'établissement a duré quelques centièmes de seconde. En exprimant cette pente par le rapport de l'intensité qu'elle atteindrait en une seconde à l'intensité liminaire pour le courant brusque, K. LUCAS calcule qu'elle est en moyenne de 60 pour la Grenouille, de 45 pour le Crapaud.

K. LUCAS a poursuivi ses investigations sur le muscle couturier du Crapaud (au moins une heure après la dissection), les excitations portant sur l'extrémité pelvienne de ce muscle, dépourvue de fibres nerveuses comme on sait. Il trouva d'abord, en examinant la contraction à l'électrode même, que le ralentissement de l'établissement du courant n'avait aucune influence, durât-il plus d'une seconde. Mais c'est un autre phénomène qu'il s'agit d'observer, à savoir la propagation d'une onde de contraction ; on sait en effet que le muscle reste contracté localement sous la cathode pendant tout le temps du passage d'un courant constant, tandis que le reste du muscle donne une secousse à la fermeture et une secousse à l'ouverture. C'est ce qu'ENGELMANN a clairement démontré sur l'uretère.

En étudiant cette contraction propagée, homologue de l'influx nerveux, objet des études précédentes, K. LUCAS trouve alors pour le couturier des résultats comme celui-ci.

Temps d'établissement	Intensité liminaire	Intensité relative
Instantané	31,2	1
0,096	32,0	1,02
0,182	32,8	1,05
0,364	36	1,15
0,77	47,7	1,53
1,43	79,3	2,54

c'est-à-dire que les dixièmes de seconde se comportent ici comme les centièmes avec le sciatique-gastrocnémien. En calculant pour la pente limite combien de fois l'intensité du courant brusque est multipliée au bout d'une seconde, on trouve en moyenne 4,4.

Pour K. LUCAS, cette différence caractérise l'excitabilité de la substance musculaire par opposition à la substance nerveuse, dont la pente limite, trouvée ci-dessus, s'exprime par les chiffres 46 et 60 au lieu de ce 4,4. Et il rappelle que VON KRIES, sur le gastrocnémien curarisé de la Grenouille a trouvé le même seuil soit avec le courant brusque, soit après un établissement linéaire durant 0 s. 125.

Pour moi, il s'agit, dans l'expérience de K. LUCAS, de la différence entre le gastrocnémien et le couturier, ce dernier muscle ayant d'ailleurs notablement changé d'excitabilité pendant qu'il baigne dans la solution de RINGER, ainsi que K. LUCAS l'a montré ; dans l'expérience de VON KRIES, il s'agit d'une action spéciale du curare sur le muscle, action que je crois avoir bien mise en évidence (1). Quoi qu'il en soit, notons que le couturier de Crapaud, qui présente, dans les conditions où K. LUCAS l'examine, une excitabilité relativement lente quant à la durée efficace du courant brusque, tolère des établissements relativement lents.

61. De mon côté, ayant en vue l'application de ce caractère d'excitabilité à une théorie du fonctionnement nerveux (1907), je m'étais servi de passages de courant croissant linéairement avec une certaine pente pendant un temps donné, et revenant à zéro suivant la même pente, soit aussitôt (ondes isocèles), soit après un temps court et mesuré (ondes à plateau).

Pour cela j'avais repris l'orthorhéonome suivant le principe de VON FLEISCHL, sauf que l'aiguille (en zinc amalgamé) qui prend la dérivation sur la gouttière circulaire remplie d'une solution de sulfate de zinc ne parcourait qu'un arc limité. Un volant horizontal assez lourd et monté sur un roulement à billes très doux était amené à une vitesse de rotation déterminée ; par le jeu d'un déclic, il entraî-

(1) Cette discussion viendra plus loin quand nous prendrons pour elle-même la question des rapports du nerf et du muscle.

nait alors sur un quart de tour la potence légère portant l'aiguille. Sur la fraction correspondante de la gouttière étaient posées à des distances réglables trois ou quatre électrodes d'amenée du courant, les électrodes extrêmes reliées à un pôle, la ou les électrodes médianes au pôle opposé de la pile.

On obtenait la fermeture instantanée d'un courant constant prolongé, dans les conditions du circuit, en soulevant la potence à la main, puis en plongeant brusquement l'aiguille de zinc dans la gouttière entre deux électrodes reliées au pôle convenable de la pile.

La comparaison de la Grenouille au Crapaud (gastrocnémien excité par le sciatique, sur électrodes impolarisables) montre que chez les deux animaux un courant commençant graduellement est moins efficace qu'un courant commençant brusquement, mais cette diminution d'efficacité est moindre chez le Crapaud (*Bufo vulgaris*) que chez la Grenouille (*Rana esculenta*).

Exemple. — Voici les voltages liminaires observés pour diverses ondes, sur une Grenouille et sur un Crapaud ; cet exemple particulier est typique :

Courant indéfini Fermeture brusque	Grenouille	Crapaud
—	0,05	0,08
Ondes isocèles Durée de la variation		
0 s. 02	0,125	0,130
0 s. 03	0,150	0,150
0 s. 04	0,180	0,165

La différence est encore plus marquée quand on établit un plateau ; si, après une montée de trois centièmes de seconde, on maintient l'intensité à sa valeur maximale pendant deux centièmes avant de redescendre en trois centièmes, le voltage nécessaire est, par rapport à l'onde isocèle de même durée de montée, abaissé d'un tiers environ chez le Crapaud, d'un dixième seulement chez la Grenouille.

Mais même avec les ondes sans plateau, on voit qu'à mesure que l'étalement de l'onde augmente, le seuil apparent remonte beaucoup plus rapidement chez la Grenouille que chez le Crapaud ; dans l'exemple ci-dessus le seuil pour le courant brusque indéfini était, comme c'est la règle, plus bas chez la Grenouille ; quand la montée dure trois centièmes, les voltages nécessaires sont égaux ; à quatre centièmes, le voltage nécessaire pour la Grenouille est *plus élevé* que pour le Crapaud.

Nous savons que si on prenait des ondes d'une forme quelconque, mais de plus en plus brèves, au-dessous d'une certaine durée, il faudrait relever le voltage ; et contrairement à ce que nous venons de voir

avec l'étalement des ondes, il faudrait, à mesure du raccourcissement, le relever plus rapidement pour le Crapaud que pour la Grenouille.

Mais l'orthorhènome n'est pas apte à fonctionner sur des durées suffisamment brèves ; pour obtenir des ondes de durée largement variable, toujours de même forme, sauf l'étalement de l'abscisse, et présentant une phase ascendante qui occupe une proportion notable de cette durée, j'ai recouru à un dispositif tout autre (1908).

62. **Double condensateur** (fig. 23). — Sur le circuit de décharge d'un condensateur C, entre deux points quelconques *a* et *b* de ce circuit, plaçons une autre capacité, C', celle-ci fait pour ainsi dire court-circuit entre ces deux points, au début de la décharge, de sorte que le courant entre *a* et *b* commence par être nul ; ce courant augmente à mesure que C' se charge, puis la charge de C allant en diminuant, le courant vient bientôt à diminuer aussi pour tomber à zéro quand les deux capacités sont déchargées. Par un choix convenable des capacités et des résistances, on peut largement varier cette décharge du *double condensateur* suivant une courbe calculable.

Soit R la résistance entre *a* et *b*, R' le reste de la résistance. Si C et C', R et R' sont quelconques, l'expression sera très compliquée ; mais prenons C' = C, et R' comme un multiple de R, soit *mR*, on trouve, en appelant *i* l'intensité à l'instant *t* après la fermeture du circuit de décharge, et V le potentiel de charge de la capacité C (*e* base des logarithmes naturels) :

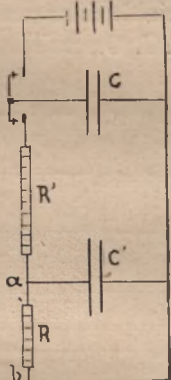


FIG. 23

$$i = \frac{V}{R \sqrt{m^2 + 4}} (e^{-st} - e^{-s't})$$

avec

$$s = \frac{2 + m - \sqrt{m^2 + 4}}{2mRC}$$

$$s' = \frac{2 + m + \sqrt{m^2 + 4}}{2mRC}$$

Une combinaison convenable pour l'expérience consiste à placer la seconde capacité aux trois quarts de la résistance, c'est-à-dire prendre  $R' = 3R$ . Dans ce cas, en remplaçant dans la formule ci-dessus *m* par sa valeur 3 et effectuant, on obtient :

$$i = \frac{V}{3,55 R} \left( e^{-\frac{0,242 t}{RC}} - e^{-\frac{1,415 t}{RC}} \right)$$

La courbe représentant cette formule est figurée en trait plein sur la figure ci-contre. Sur la même figure et à la même échelle est représentée à titre de comparaison, en trait interrompu, la courbe de l'intensité

$$i' = \frac{V}{4R} \cdot e^{-\frac{0.25t}{RC}}$$

de la décharge ordinaire (c'est-à-dire de la même capacité C chargée au même potentiel et déchargée sur le même circuit  $R + R'$ , la capacité  $C'$  étant supprimée.)

L'unité d'abscisse est  $RC$  ; si  $R$  (et par conséquent  $R'$ ) est invariable dans une série d'expériences, les temps seront proportionnels à  $C$ . On voit sur la figure que la période ascendante est sensiblement

égale à  $1,5 RC$  ; pour fixer les idées, soit  $R = 40.000$  ohms ; avec un centième de microfarad, la durée de cette période sera égale à six dix-millièmes de seconde ; avec un microfarad, à six centièmes de seconde. Nous arrivons à l'ordre de vitesse des variations de courant étudiées avec l'orthorhéonome.

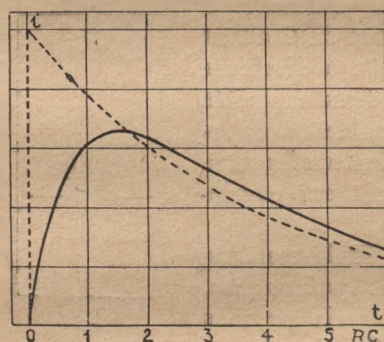


FIG. 24

Voici un exemple des résultats obtenus sur le gastrocnémien de la Grenouille (*Rana esculenta*, excitation par le sciatique, électrodes imparialisables).

Expérience du 12 février. — Température 15 degrés.  $R = 40.000\omega$ .

Capacité $10^8$	VOLTAGE LIMINAIRE	
	C. simple	C. double
1	2,20	2,70
2	1,80	2,30
5	1,45	2,05
10	1,35	2,10
20	1,15	2,45
40	1,10	3,20
70	—	4,30
100	—	5,40

La série des chiffres relatifs au double condensateur (3<sup>e</sup> colonne) montre, comme c'était prévu, que le voltage liminaire présente un minimum pour une certaine durée. Quand la capacité est de l'ordre du centième de microfarad, nous retrouvons l'influence de la durée

telle que nous l'avons étudiée dans le chapitre VI : le voltage décroît quand la capacité s'accroît. A partir du moment où il s'agit de dixièmes de microfarad, nous trouvons l'influence de l'établissement progressif qui diminue l'efficacité ; le voltage liminaire s'accroît avec l'accroissement de capacité, c'est-à-dire avec la durée totale de l'onde ; disons mieux, avec la durée de la période d'établissement.

Quand on étudie avec ce dispositif des excitabilités plus ou moins rapides, soit par le caractère propre de l'objet, soit par la température, on voit la courbe se modifier et le minimum se déplacer conformément à la relation déjà reconnue. (L. et M. LAPICQUE, 1908.)

Exemples. — Sciatique-gastrocnémien de *Rana esculenta* à diverses températures ( $R = 15.000 \omega$ ).

Capacité $10^8$	à $15^\circ$	à $31^\circ$
1	5,8	6,5
2	4,9	5,5
5	4,2	4,8
10	3,7	5,0
20	3,7	5,7
50	4,2	7,4
70	4,6	8,5
100	5,2	

Sciatique-gastrocnémien de *Bufo vulgaris*. Mêmes valeurs de résistances.

Capacité $10^8$	à $18^\circ$	à $22^\circ$
1	6,0	6,7
2	4,8	5,5
5	3,6	4,4
10	3,1	3,9
20	2,9	3,9
50	2,8	—
70	2,7	—
100	2,7	4,2

63. **Conclusion ; excitations sélectives suivant la durée.** — J'avais en vue, disais-je, lorsque j'ai fait ces expériences, une application particulière des propriétés de ces ondes ; il n'est pas difficile, en intercalant au besoin des résistances convenables, d'obtenir que pour les ondes brèves le voltage liminaire du Crapaud soit légèrement en dessus de celui de la Grenouille ; on observe même cette différence, le plus souvent, sans aucune précaution spéciale. Dans ce cas, la courbe pour la Grenouille ayant passé par son minimum avant celle du Crapaud et remontant quand celle-ci baisse encore,

les deux courbes se coupent ; pour une série plus ou moins longue d'ondes brèves, le seuil de la Grenouille est au-dessous de celui du Crapaud ; pour les ondes longues, c'est l'inverse. On en déduit immédiatement la conséquence suivante : si l'on met les deux circuits d'excitation en dérivation l'un sur l'autre, et qu'on fasse traverser les deux préparations par la même décharge, on pourra, par un choix convenable de la capacité, c'est-à-dire de la durée de l'onde, obtenir une réponse dans l'un seulement des muscles en laissant l'autre en repos.

L'expérience est facile à réaliser et donne en effet régulièrement le résultat cherché.

Cette excitation sélective par la durée est intéressante pour la théorie du fonctionnement des centres nerveux, car la décharge du double condensateur présente une forme analogue à celle de la variation électrique qui accompagne l'influx nerveux et qui paraît bien être une image exacte de cet influx, sinon se confondre avec lui.

Je n'insiste pas en ce moment sur cette application ; ce qui nous importe, c'est la conclusion suivante :

La brusquerie nécessaire pour l'efficacité de l'excitation électrique est non pas absolue, mais relative. Dès l'introduction de cet ouvrage, j'ai montré, par la comparaison du muscle strié et du muscle lisse, que pour ce dernier la brusquerie ne *semblait* pas du tout nécessaire. FICK et ENGELMANN déjà avaient bien constaté que les muscles lents tolèrent des pentes très douces sans cesser de répondre au courant. Les recherches de K. LUCAS et les miennes montrent qu'une différence de rapidité fonctionnelle relativement petite, telle qu'on peut l'observer entre les muscles homologues de deux animaux voisins, se marque aussi bien sur la pente tolérable que sur la durée utile des excitations. La liaison entre ces deux aspects de l'excitabilité est manifeste ; il faut admettre qu'il s'agit dans un cas comme dans l'autre d'une même propriété du tissu excité.

**64. Durées comptant dans l'excitation par courants progressifs.** — Mais quand on considère ces établissements linéaires de courant, les durées qui entrent en jeu sont beaucoup plus longues que les durées intéressantes pour les courants à début brusque. Les chiffres relatifs au sciatique-gastrocnémien de la Grenouille obtenus par VON KRIES, K. LUCAS ou moi portent tout de suite sur des centièmes de seconde. Il est vrai que les temps un peu longs n'ont plus de signification physiologique. A partir du moment où l'on est arrivé à la pente limite, on peut prolonger *ad libitum* la durée de l'établissement, on verra bien croître la valeur finale que doit atteindre le courant, cela n'a pas plus d'intérêt que la prolongation du courant constant



au delà du *temps utile*. VON KRIES l'a bien montré, par le simple raisonnement : « Si la montée en  $1/40$  de seconde, dit-il, exige une intensité finale de 3, et qu'ensuite la montée en  $1/20$  de seconde exige une intensité finale de 6, nous comprenons que la montée en  $1/10$  de seconde en exigera une de 12, et ainsi de suite ; le courant progressif linéaire indéfini pourra indéfiniment monter suivant la même pente, mais tout l'effet utile est terminé au bout de  $1/40$  de seconde au plus. » Si nous suivons le plan expérimental de VON KRIES et de K. LUCAS, à savoir la recherche du *diviseur de l'excitation* pour le courant constant indéfini précédé d'un établissement linéaire de plus en plus long, l'effet utile est complet dans le temps d'établissement qui pour la première fois atteint la pente limite. Dans l'expérience citée de VON KRIES, ce temps est sensiblement de 25 millièmes de seconde. Dans les expériences de K. LUCAS sur la Grenouille, c'est entre 30 et 40  $\sigma$  pour les préparations vieilles, sans doute un peu au-dessous de 30 pour les préparations fraîches ; sur le Crapaud, c'est 50 à 60.

L'expérience n'a pas été faite, à ma connaissance, de couper en ce point le courant linéaire pour voir si réellement son effet excitant était terminé ; on trouvera plus loin une expérience que j'ai faite sur un établissement de forme en apparence bien différente mais qui pratiquement se ramène à celle-là.

En tout cas, il est sûr que l'action excitante se prolonge au moins durant ce temps d'environ 30  $\sigma$  pour la Grenouille et le double pour le Crapaud. C'est sensiblement 10 fois la durée de l'action utile du courant constant à début brusque. VON KRIES avait été très frappé de ce fait, que pour sa plus petite durée expérimentale d'établissement, à savoir 12  $\sigma,5$ , durée énorme par rapport à l'établissement du courant brusque qui est au-dessous du dix-millième de seconde, c'est-à-dire des centaines de fois plus rapide, il faut remonter l'intensité dans une proportion relativement insignifiante comme de 1 à 1,3 ou 1,5 ; il en concluait que l'établissement aurait pu se faire, par exemple, en 1 millième de seconde sans entraîner aucune diminution d'efficacité. FICK avait, d'après expériences directes, affirmé qu'un établissement linéaire durant 10 secondes n'affectait en rien l'efficacité du courant excitant appliqué à l'Anodonte. Il ne paraît pas probable que l'établissement progressif diminue l'efficacité du courant après un délai pendant lequel son influence serait rigoureusement nulle. Mais on peut dire que jusqu'à une certaine limite, variable avec chaque excitabilité, la durée de la période d'établissement est pratiquement indifférente.

Outre la durée, il faut considérer la forme d'établissement. GILDEMEISTER (1904) opérant sur le sciatique de la Grenouille avec

des courants à établissement exponentiel gradué au moyen de la self-induction du circuit, a constaté que la diminution d'efficacité commence à se faire sentir quand l'établissement dure plus de  $0\sigma,3$ ; cet auteur trouve étonnant, par rapport à la loi de DU BOIS-REYMOND, que la diminution de dérivée entre le courant brusque et cette pente n'ait pas d'importance. D'après ce qui précède, nous pourrions trouver étonnant que la tolérance pour la progression ne dépasse pas un temps si court. Je crois qu'il y a dans ce chiffre, souvent cité, une erreur de position de la virgule; j'ai observé, en effet, dans des expériences récentes visant un tout autre but, que l'établissement du courant prolongé peut être retardé exponentiellement jusqu'à trois millièmes (et non trois dix-millièmes de seconde) sans diminuer son efficacité pour le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille (§ 110). La

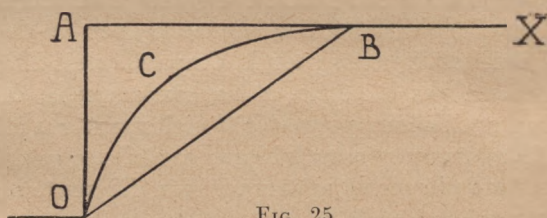


FIG. 25

lecture du mémoire de GILDEMEISTER ne m'a pas montré par où a pu s'introduire l'erreur, mais j'ai revisé mes expériences après avoir aperçu la contradiction et je crois pouvoir répondre de mon chiffre. Il me semble que celui-ci seul peut s'accorder avec les résultats de VON KRIES confirmés par ceux de KEITH LUCAS pour le courant linéaire, et aussi, pour les courants exponentiels eux-mêmes, avec d'autres expériences de GILDEMEISTER publiées en 1913 (voir paragraphe suivant).

Néanmoins il n'est pas possible de comparer directement un établissement linéaire à un établissement exponentiel; la forme exponentielle entraîne une beaucoup plus grande diminution d'efficacité que la forme linéaire.

Une différence dans ce sens ne laisse pas que de paraître un peu paradoxale. Soit (fig. 25) schématiquement le courant à établissement linéaire OXB, et d'autre part, l'établissement par une courbe telle que OCB; il semblerait que le courant OCBX doit, des deux, être le plus efficace. Une étude toute théorique ayant indiqué le contraire, j'ai fait la vérification expérimentale.

Voici le dispositif instrumental (fig. 26) :

Au moyen d'une pile P (accumulateurs) et d'un réducteur de potentiel AB, on établit le long de la gouttière XY d'un orthoréonome une

distribution de potentiel réglable. 1, 2, 3 et 4 sont des lames de zinc amalgamé amenant le courant à la gouttière avec les intervalles que l'on veut ; 1 et 4 sont réunis à un pôle de la pile, 2 et 3 à l'autre pôle.  $a$  et  $b$  sont aussi des lames de zinc amalgamé : le circuit d'excitation part de  $a$ , en face de 1, et revient en  $b$  qui, mobile avec la patence de l'orthorhéonome autour du point  $O$ , centre de la gouttière, peut parcourir celle-ci de  $X$  en  $Y$ . Ce circuit  $ab$  est ouvert ou fermé au moyen d'un interrupteur  $M$  ; il comprend deux résistances sans self,  $R$  et  $R'$ , la seconde shuntant le nerf et les électrodes  $E$  ; en outre, par un interrupteur  $c$ , on peut mettre en dérivation sur ce circuit, entre  $R$  et  $R'$ , un condensateur  $C$ .

Cette instrumentation permet de faire passer dans le circuit d'excitation trois espèces de courant :

1<sup>o</sup> La lame  $b$ , étant fixée entre 2 et 3,  $c$  et  $M$  ouverts, en fermant  $M$ , on fait passer un courant constant à début brusque ;

2<sup>o</sup> Dans les mêmes conditions, mais  $c$  fermé, en fermant  $M$ , on fait passer un courant constant précédé d'une croissance logarithmique ;

3<sup>o</sup> La lame  $b$  étant au voisinage de  $X$ ,  $M$  étant fermé, si  $b$  se déplace d'un mouvement uniforme de  $X$  en  $Y$ , on fait passer un courant linéaire (de 1 en 2), puis constant (de 2 en 3), puis décroissant de (3 en 4).

Le circuit matériel étant le même dans tous les cas, on est sûr que les résistances sont identiques, et qu'on peut exactement comparer les intensités prenant pour mesures les différences de potentiel.

Pour le courant III, la gouttière est graduée en centièmes de circonférence et la patence marche à la vitesse d'un tour par seconde. Aucune difficulté dans la mesure des temps.

Pour le courant II, voici le calcul :  $r$  étant la résistance de  $R$ , appelons  $r'$  la résistance du double circuit composé de  $R'$  et de  $E$ . Dans cette partie du circuit l'intensité du courant au temps  $t$  après la fermeture de  $M$  est :

$$i = \frac{\varphi}{r + r'} \left( 1 - e^{-t \frac{r' + r}{r r' c}} \right)$$

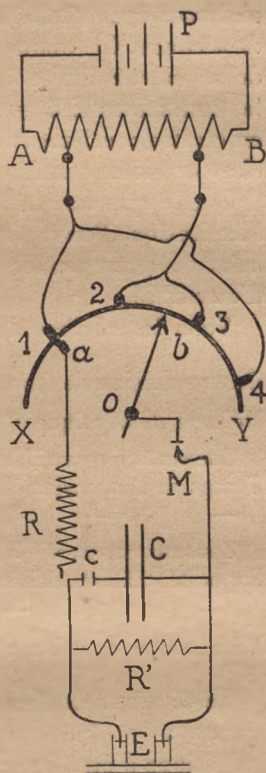


FIG. 26

$c$  différence de potentiel entre  $a$  et  $b$ ,  $c$  capacité de  $C$ ,  $e$  base des logarithmes naturels. J'ai pris  $r = 6.10^4$ ,  $r' = 1,2.10^4$  soit  $\frac{rr'}{r+r} = 10^4$

Avec la capacité égale à 1 *mf.*, soit  $10^{-6}$ ,  $\frac{rr'c}{r+r} = 10^{-2}$ , un centième de seconde ; par conséquent, le logarithme de l'expression ci-dessus égale 1, 2, 3... suivant que le temps égale 1, 2, 3... centièmes de seconde. Or, quand ce logarithme égale 4, le courant s'est approché de sa valeur limite à moins de 2 pour 100, c'est-à-dire que dans les conditions ci-dessus il a atteint pratiquement cette valeur limite en quatre centièmes de seconde. Si l'on prend comme capacité 0,5 *mf.*, c'est en deux centièmes de seconde qu'on arrive au même résultat.

Quelle que soit la forme du courant, il faut avoir soin d'éliminer l'excitation d'ouverture, lorsqu'il s'agit des courants I et II ; pour cela, on pousse avec la main  $b$  au voisinage de X ou de Y avant d'ouvrir M.

Voici les chiffres d'une expérience :

Gastrocnémien de *Rana fusca* excité par le sciaticque.

Voltage rhéobasique, 0,25.

Courant progressif linéaire :

Temps de l'ascension, 0 s. 02. Voltage liminaire 0,29.

— — 0 s. 04. — — 0,34.

Courant progressif logarithmique :

Capacité, 0,5 *mf.* Voltage liminaire 0,47.

— 1 *mf.* — — 0,65.

Vérification du voltage rhéobasique, 0,25.

Le diviseur de l'excitation (au sens de VON KRIES) est, par conséquent :

Période d'établissement 0 s. 02 : courant linéaire 1,15 ; courant logarithmique 1,88.

Période d'établissement 0 s. 04 : courant linéaire 1,36 ; courant logarithmique 2,60.

Une autre expérience m'a donné, pour le diviseur de l'excitation. Établissement de 0 s. 04 : linéaire 1,46 ; exponentiel 2,10. Et une troisième (même durée d'établissement) : linéaire 1,44 ; exponentiel 2,80 (1909).

Aujourd'hui, en regardant ces chiffres de mes anciennes expériences en exposé d'ensemble, et les comparant à ceux des auteurs, je me convaincs que la différence est exagérée ; je crois que mes chiffres d'établissement linéaires sont erronés ; l'orthorhéonome n'avait été vérifié physiquement en aucune manière, et cet appareil, malgré

son apparence simple, s'écarte facilement de ce que l'on calcule pour lui ; les temps indiqués sont trop longs, je pense.

Mais, si elle doit être réduite, la différence d'efficacité entre ces deux formes d'établissement est pourtant réelle. Mes chiffres sur l'établissement exponentiel sont entièrement d'accord avec ceux que GILDEMEISTER a publiés quatre ans plus tard (1913), et qu'on trouvera reproduits au paragraphe suivant.

Si alors, abandonnant pour l'établissement linéaire mes propres chiffres, on prend ceux de VON KRIES (§ 25) et de K. LUCAS (§ 60), d'accord entre eux, pour les comparer à l'établissement exponentiel tel qu'il résulte de mes chiffres et de ceux de GILDEMEISTER, également d'accord entre eux, il subsiste une différence systématique bien manifeste.

Pour un même retard, le diviseur de l'excitation est considérablement plus grand avec un établissement exponentiel qu'avec un établissement linéaire.

**66. Durée utile des courants à croissance exponentielle.** — En 1908, j'ai fait une détermination expérimentale de cette durée, en procédant comme pour les décharges de condensateurs, c'est-à-dire en cherchant à partir de quel moment on peut interrompre le courant sans rien changer à la réponse physiologique ; il faut seulement prendre garde que le courant ne retombe pas brusquement à zéro, sinon on pourrait avoir une excitation d'ouverture.

La raison qui m'avait amené à réaliser cette expérience était la discussion de l'hypothèse de WEISS et de CUZET (voir § 52), à savoir que le courant électrique disposerait, sur un nerf donné, d'un temps déterminé pour y produire l'excitation ; ce temps écoulé, que le seuil soit atteint ou non, toute action serait nulle et non avenue. Avec le courant brusque sur la Grenouille, la limite du temps utile est incontestablement voisine de trois millièmes de seconde ; dans l'hypothèse ci-dessus, cette limite ne peut changer avec la forme du courant. Or toutes les expériences sur le courant progressif nous amènent à concevoir un temps utile beaucoup plus long ; c'est ce point que j'ai voulu vérifier.

Avec un dispositif analogue au précédent, le condensateur étant dans le circuit, on établit dans le nerf en fermant M, comme nous l'avons vu, un courant de la forme

$$i = \frac{V}{r + r'} \left( 1 - e^{-t \frac{r + r'}{rr'c}} \right)$$

Si alors au temps  $t_1$  après cette fermeture, on rompt le circuit au

même point, l'intensité étant alors  $i_1$ , le courant revient à zéro suivant la loi ordinaire des décharges de condensateurs.

$$i = i_1 \cdot e^{-\frac{t-t_1}{r'c}}$$

c'est-à-dire avec une constante de temps plus grande que dans la montée du courant ; si nous prenons  $r = r'$  la constante de temps est double, la dérivée est moitié moindre, et cette variation de courant sera sûrement inefficace. Tout l'effet physiologique sera donc dû au courant progressif jusqu'au temps  $t_1$ .

Dans l'expérience réalisée, on avait  $r = r' = 16.10^4$  ;  $C = 10^{-6}$ , ce qui donne pour  $\frac{rr'c}{r+r'}$  la valeur 0,08,  $r'c$  étant d'ailleurs égal à 0,16.

L'objet est un gastrocnémien de Grenouille excité par le sciatique ; seuil pour le courant brusque indéfini sous le voltage 0,30.

L'onde définie ci-dessus, avec une valeur de  $t_1$  égale à un dixième de seconde, exige un voltage de 2,80.

On raccourcit progressivement la durée ; à 3 centièmes de seconde, l'effet est le même ; à 2 centièmes, l'effet disparaît ; il faut remonter le voltage à 2,90 pour atteindre le seuil avec cette durée d'ascension de la courbe ; à 1 centième et demi, ce voltage est inefficace ; il faut le monter à 3,90 pour voir réapparaître la plus petite secousse perceptible. Comme contrôle, on cherche de nouveau le voltage liminaire pour une onde croissant jusqu'à 2 centièmes et demi de seconde ; on trouve 2,80. Ainsi, avec un courant progressif de cette forme, il est démontré directement que l'excitation s'accomplit en temps fini qui est de plusieurs centièmes de seconde, ne s'accroît nullement dans les instants suivants quoique le courant continue à monter.

La durée utile trouvée ici sur le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille, durée qui se définit, comme on le voit, avec une assez bonne précision, concorde remarquablement avec le chiffre, 1/40 de seconde, déduit par VON KRIES de ses expériences avec le courant linéaire.

La concordance s'explique par ce fait que la partie utile de notre établissement exponentiel se confond sensiblement avec une droite.

Suivant la courbe utilisée dans notre expérience, pour  $t = 0,025$ , l'exposant de  $e$  atteint seulement la valeur de 0,31 et le facteur  $1 - e^{-x}$  la valeur 0,27 ; calculées de 5 en 5 millièmes de seconde, les valeurs successives de ce facteur sont, en arrondissant le second chiffre significatif 0,06, 0,12, 0,17, 0,22, 0,27. On voit combien ces valeurs diffèrent peu d'une progression linéaire telle que 0,055, 0,11, 0,165, 0,22, 0,275. A l'approximation des mesures expérimentales c'est superposable et l'accord de cette détermination de durée utile avec les

expériences de VON KRIES, K. LUCAS et moi-même s'explique fort bien.

Il faut remarquer que le voltage appliqué étant 2,80, l'intensité atteinte au moment où l'onde cesse d'avoir un effet utile correspond seulement à un voltage de 0,76 sur les résistances en jeu, soit deux fois et demie l'intensité liminaire du courant brusque.

Pour des constantes de temps plus petites, c'est-à-dire des établissements plus rapides, GILDEMEISTER a fourni les chiffres suivants en 1913. Il opérât avec une self en série, au lieu d'une capacité en dérivation, ce qui donne la même forme exponentielle où la constante de temps est alors le coefficient de self-induction divisé par la résistance ohmique du circuit (1).

Voici ses deux séries de chiffres se rapportant à la Grenouille (sciaticque-gastrocnémien), la première prise à une température de 20°, la seconde de 15°.

Durée d'établissement	Voltage liminaire	Temps utile
0	21	0,2
0,7	25	0,4
2,4	45	1,6
7,7	79	2,3
0	27	0,3
0,9	30	0,8
3,0	45	1,8
9,6	63	2,3

67. **Quantité utile.** — Sur les chiffres de mon expérience ci-dessus, il m'a paru intéressant de calculer le rapport entre la quantité débitée par la partie utile du courant progressif et celle que débiterait le courant liminaire brusque durant le même temps ; en prenant pour mesure de cette dernière le produit du voltage par le temps en millièmes de seconde, il vient  $25 \times 0,30 = 7,5$  ; la mesure pour le courant linéaire est  $\frac{25 \times 0,76}{2} = 9,5$ , et pour le courant exponentiel 10 et quelque chose. Soit un rapport de 4/3 environ, qui ne dépasse que peu l'unité.

Mais nous savons que le courant constant à début brusque n'avait

(1) Au lieu de la valeur de cette constante de temps, G. donne ce qu'il appelle le *temps de moitié*, soit la durée pour laquelle l'intensité atteint la moitié de sa valeur finale, durée égale aux 69 centièmes de la constante ; c'est une complication de calcul pour un avantage pédagogique douteux. Dans le tableau ci-dessous, je donne comme précédemment en centièmes de seconde la durée pour laquelle l'intensité finale est atteinte à 2 pour 100 près, soit six fois le *temps de moitié* de G.

besoin de passer que pendant 3 millièmes de seconde. La quantité liminaire dans ce cas était donc, avec les unités ci-dessus, seulement 0,9. Tout courant brusque, plus bref, sous une intensité relevée en conséquence, exciterait avec une quantité encore moindre.

Nous voyons donc que le courant progressif linéaire, aux environs de la pente limite, dépense pour atteindre le seuil dix fois plus d'électricité que le courant à début brusque qui en exige le plus.

---



## TROISIÈME PARTIE

# ESSAIS DE THÉORIE

---

### CHAPITRE VIII

### Théorie de Nernst

68. Toute la physiologie moderne, quand elle a fait effort pour constituer une théorie physique de l'excitation électrique, a pris la conception de NERNST pour point de départ. Voici comment NERNST lui-même expose ce point de départ.

« On sait depuis longtemps que l'organisme humain peut supporter des courants alternatifs relativement forts, s'il s'agit de très haute fréquence : par exemple, les courants de TESLA. A ce propos, on trouve encore souvent exprimée l'opinion que les courants à alternances rapides passent uniquement par la surface du corps humain ; c'est ainsi qu'ils seraient inefficaces ; D'ARSONVAL s'est déjà élevé contre cette conception ; plus tard, on a démontré que, d'après l'électrodynamique, il peut se produire un écartement notable des lignes de courant de Tesla dans les très bons conducteurs comme les métaux, mais nullement dans les tissus organiques mauvais conducteurs et j'ai vérifié expérimentalement, au moyen de mesures de résistance, que les courants de Tesla occupent toute la section transversale des solutions salines.

« Mais alors se posait la question : sur quoi repose cette insensibilité ? J'ai pensé tout de suite à la condition suivante : les changements de concentration qui doivent se produire par un courant galvanique au sein des tissus organisés deviennent de plus en plus petits avec la fréquence croissante des courants alternatifs ; on peut donc expliquer ainsi la décroissance de l'action physiologique.

« D'après nos connaissances actuelles en électrochimie, le courant

galvanique agissant sur un tissu organisé, c'est-à-dire sur un conducteur de nature purement électrolytique, ne peut produire autre chose que des déplacements d'ions, c'est-à-dire des changements de concentration ; nous concluons donc que ces derniers sont nécessairement la cause de l'effet physiologique. Les courants alternatifs produisent des changements de concentration dans deux sens opposés, suivant la direction du courant ; si ces changements atteignent une certaine valeur, l'action physiologique devient sensible, c'est-à-dire le seuil de l'excitation est atteint.

« Or il est possible de calculer ces changements de concentration sans être obligé de faire appel à des représentations trop particulières. On sait que dans un tissu organisé la composition de la solution aqueuse qui forme le conducteur électrolytique n'est pas partout la même et, en particulier, qu'elle est différente à l'intérieur et à l'extérieur des cellules ; des membranes semi-perméables empêchent l'égalisation par diffusion. Ce n'est qu'à ces membranes que des changements de concentration peuvent résulter du courant ; au sein d'une solution homogène, le courant ne peut pas avoir un tel effet, puisque dans chaque élément de volume, à chaque instant, il entre autant d'ions qu'il en sort. Au contact des membranes semi-perméables, par contre, il doit se produire des changements de concentration, car le courant amène là certains sels dont la membrane empêche le transport ultérieur, d'autres sels qui sont en état de traverser la membrane assurant la conduction du courant.

« Traitée au point de vue de la physique-mathématique, cette conception a conduit à une loi simple pour les relations entre l'excitation physiologique et la fréquence du courant alternatif ; des recherches détaillées exécutées sous mon inspiration ont fourni pour cette loi une confirmation expérimentale que je puis qualifier de très saisissante.

« Quand un courant de densité donnée apporte à la membrane (ou en écarte) une quantité de sel correspondante, il se produit en même temps, par suite de la diffusion, un certain retour de ce sel en sens inverse ; le changement de concentration est ainsi conditionné par les effets opposés du courant et de la diffusion.

« Pour un courant de forme quelconque, l'excitation naîtra quand le changement de concentration à la membrane aura atteint une certaine valeur. C'est-à-dire que nous posons comme condition générale pour le seuil de l'excitation

$$C - C_0 = A$$

« (A est une grandeur positive,  $C_0$  la concentration primitive, C la concentration réalisée). »

69. Considérons un courant alternatif dont l'intensité est

$$i = a \sin nt$$

( $t$  est la variable temps,  $a$ , l'amplitude maximale du courant, et  $\frac{n}{2\pi}$  le nombre de périodes par seconde). Si le courant de densité 1 apporte une quantité  $s$  de sel dans l'unité de temps, le courant ci-dessus apporte en un temps  $dt$  la quantité  $(sa \sin nt) dt$  qui est immédiatement soumise à la diffusion en sens inverse. Appelant  $x$  la distance de la membrane, comptée en sens inverse du transport du sel par le courant, nous avons

$$sa \sin nt = D \frac{dc}{dx}$$

( $D$ , coefficient de diffusion).

A une distance suffisante de la membrane, la concentration n'est pas changée

$$C = C_0 \text{ pour } x = \infty$$

Au surplus, s'applique en tout point l'équation bien connue de la diffusion.

$$\frac{dc}{dt} = D \frac{d^2c}{dx^2}$$

Pour raison de simplicité (géométrique), on considérera un cylindre droit de solution compris entre deux membranes parallèles.

Les équations de la diffusion pour les substances dissoutes peuvent, alors, être ramenées à certaines équations étudiées par FOURIER et d'autres pour la propagation de la chaleur. On trouve dans les travaux de ces mathématiciens les intégrales nécessaires ; elles sont fort compliquées. Mais si nous considérons la variation de concentration uniquement à la membrane même, c'est-à-dire pour  $x = 0$ , et pour les valeurs de temps assez grandes, quand on est arrivé au régime permanent, on obtient simplement :

$$C - C_0 = \frac{\sqrt{n} \sqrt{D}}{as} \sin \left( nt + \frac{\pi}{4} \right)$$

Ce qui est d'ailleurs l'expression déjà donnée par WARBURG en 1899 pour la polarisation des électrodes par les courants alternatifs. Si on considère un courant alternatif qui ne soit pas purement sinusoïdal, on arrive à une équation analogue

$$C - C_0 = \frac{\sqrt{n} \sqrt{D}}{as} \Sigma y$$

$\Sigma y$  étant une somme de sinus telle que sa valeur maxima ne dépend pas de  $n$ , mais est proportionnelle à  $a$ . Le résultat est toujours le même :

Pout tout courant alternatif, *le changement de concentration considéré est inversement proportionnel à la racine carrée de la fréquence.*

NERNST s'occupe alors de la vérification physiologique.

Déjà avant 1899, VON KRIES avait étudié quantitativement sur le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille l'efficacité des courants alternatifs produits au moyen d'appareils d'induction rotatifs (1) ; faute d'instruments de mesure directe, qui n'existaient pas à cette époque, les valeurs données ne peuvent être considérées, dit NERNST, que comme approchées. Telles quelles, des expériences donnent, pour une série de fréquence de 100 à 1000 par seconde, des seuils qui s'élèvent de 38 à 102 (température 4°) de 27 à 69 (température 20°) de 58 à 113 (température 37°) (2).

NERNST fait le calcul sur les valeurs intermédiaires ; il trouve que de 300 à 1.000 la loi est très sensiblement la racine carrée, mais pour 100 par seconde, le seuil est toujours au-dessus de la loi précédente, et l'écart est de plus en plus marqué avec l'élévation de la température.

70. A la demande de NERNST et sous son contrôle, ZEYNEK entreprend de nombreuses séries de déterminations, avec de bonnes mesures physiques de l'intensité, dans les conditions physiologiques suivantes : l'expérimentateur plongeait la pulpe de deux de ses doigts dans deux petits vases pleins d'eau disposés de façon à former électrodes impolarisables, et cherchait le seuil de la sensation. Les ondes étant produites par deux appareils différents suivant la fréquence, la loi de la racine carrée se vérifie assez bien d'une part entre 5 et 110 par seconde, d'autre part entre 600 et 4.500 par seconde ; mais les deux lois ne se raccordent pas entre elles. D'autres séries de mesure physiologiques ont été faites par NERNST et BARRATT sur la préparation neuromusculaire de Grenouille ; à titre d'exemple la série la plus large comme intervalle de fréquence va de 105 par seconde, avec seuil de 0,81, à 2.230 par seconde, avec seuil de 3,85. Le seuil calculé par les auteurs  $i = 0,0079 \sqrt{n}$ , passe à 3 pour 100 au-dessus des valeurs moyennes et donne pour les valeurs extrêmes 0,78 et 3,73, soit 3 et 4 pour 100 au-dessous des valeurs observées, c'est-à-dire

(1) Dans l'historique de cet ouvrage, consacré à l'excitation par un seul passage de courant, je n'ai pas mentionné ces recherches, où le phénomène physiologique est complexe et mal déterminé comme nous allons le voir plus loin.

(2) Par les valeurs extrêmes on voit immédiatement que le seuil s'élève avec la fréquence, mais le rapport reste toujours au-dessous de  $\sqrt{10}$  et il est d'autant plus petit que la température est plus élevée.

que la formule, si elle ne s'écarte pas beaucoup des valeurs observées, présente néanmoins une divergence systématique.

D'ailleurs, quand NERNST essaye de passer à ce qui est, au sens moderne, la haute fréquence, soit avec ZEYNEK, en employant les décharges oscillatoires d'une fréquence de l'ordre du million, soit avec BARRATT au moyen d'un arc chantant, il n'obtient pas de résultats satisfaisants.

EINTHOVEN, qui a repris un an après ZEYNEK l'excitation par décharges oscillantes, n'a pas retrouvé du tout la loi de la racine carrée, non plus que WERTHEIM-SALOMONSON quelques années plus tard. Après une discussion théorique sur la légitimité de tel ou tel calcul, NERNST est obligé de reconnaître que pour les hautes fréquences il est bien possible que le seuil soit notablement plus élevé que ne le comporterait la loi de la racine carrée.

En résumé, la confrontation avec l'expérimentation physiologique, que NERNST escomptait comme une « vérification saisissante », ne nous montre qu'une approximation trop lâche pour être démonstrative. Elle permettrait même de conclure contre la validité de la loi si elle-même était, dans le cas particulier, susceptible d'une interprétation rigoureuse.

Les recherches de ZEYNEK étaient, comme dispositif opératoire, d'une simplicité rudimentaire : deux doigts de l'expérimentateur sur deux électrodes, mais combien compliquées dans leur mécanisme physiologique ! Il s'agit d'une sensation, c'est-à-dire d'un aboutissement à l'écorce cérébrale dont le seuil d'excitation est perpétuellement en variation ; du côté de la périphérie, il s'agit d'une sommation d'excitations dont chacune peut être inefficace, car nous trouvons toutes les conditions pour l'addition latente ; cette dernière complication se retrouve fatalement dans toutes les expériences portant sur des courants alternatifs un peu fréquents. C'est pourquoi la vérification physiologique, sur cette forme de courant, ne peut être que grossière et ne permettait en aucun cas d'affirmer l'exactitude d'un raisonnement aussi rigoureux. Il faut juger celui-ci sur d'autres formes de courant excitant, notamment sur le passage de courant constant limité qui offre des conditions plus simples, mieux définies, et qui a été physiologiquement étudié à fond.

71. NERNST aborde cette étude dans son mémoire de 1908. Mais d'avance, il prend soin de limiter le champ d'application de sa théorie. « Récemment il a été publié par WEISS et par LAPICQUE des mesures très approfondies et exactes sur l'action des courants brefs ; dans le présent travail, j'applique ma théorie à cette espèce d'excitation électrique ; j'espère que la vérification numérique des observations

citées mettra hors de doute que nous possédons une théorie exacte des excitations momentanées.

« Par contre, l'excitation par le courant constant, ou en général par des quantités d'électricité transportées durant un temps assez long dans une seule et même direction, comme l'excitation par le courant alternatif à petite fréquence, ainsi que je l'ai déclaré dès le début et comme le développement de ma théorie le montre indubitablement, reste en dehors du domaine de ma formule actuelle. »

L'auteur commence par expliquer les raisons pour lesquelles sa théorie ne cadrera pas avec les faits relatifs aux courants prolongés et aux courants progressifs ; mais nous ne le suivrons pas dans ce procédé oratoire ; il est plus logique d'examiner d'abord la théorie elle-même pour discuter ensuite la signification des limites que nous aurons rencontrées.

Rappelons que nous considérons un espace cylindrique compris entre deux membranes hémiperméables parallèles, rempli d'une solution d'électrolytes. Un courant électrique, supposé constant et d'intensité  $i$ , apporte à une des membranes dans l'élément de temps une quantité de sel qui ne peut traverser la membrane et forme au voisinage immédiat de celle-ci un excès de concentration ; il se produit donc aussitôt un reflux suivant les lois de la diffusion.

La perturbation s'étend ainsi à quelque distance de la membrane, mais pendant ce temps sont arrivées de nouvelles quantités de sel qui refluent à leur tour sur les précédentes ; la perturbation gagne en grandeur contre la membrane, mais gagne aussi en distance de plus en plus loin.

Tel du sable (1), lancé contre un mur pelletée à pelletée et s'ébouyant sur lui-même à mesure de son arrivée, va former un monceau dont les dimensions horizontales s'accroîtront en même temps que la hauteur. Le volume du tas sera toujours la somme des pelletées, mais la hauteur de ce tas s'accroîtra moins rapidement que ce volume. Supposons que des murs, perpendiculaires au mur d'abord considéré, empêchent l'éboulement transversal (ce dernier point traduit les conditions choisies par NERNST pour pouvoir intégrer) ; le profil d'éboulement maintient la similitude des figures (ce profil est une droite ; la courbe  $\frac{dc}{dx}$  est convexe vers l'axe des  $x$  ; mais à l'approximation de notre raisonnement, on peut assimiler cette courbe aussi à une droite) ; on voit que le volume du tas est proportionnel au produit de la base par la hauteur ; quand la hauteur aura doublé, la base aura doublé aussi, et le volume aura pas conséquent quadruplé ;

(1) Cette image n'est pas de NERNST.

réciroquement, l'une des dimensions, la hauteur par exemple, croît comme la racine carrée du volume ; et dans le cas où l'apport de sable se fait régulièrement, par quantités égales dans des temps égaux, la hauteur s'accroîtra proportionnellement à la racine carrée du temps.

L'analyse mathématique du processus physique conçu tel que le veut NERNST, à savoir rien que la diffusion pour contrecarrer l'accumulation de sel en étalant celui-ci, va conduire exactement à ce résultat pour le voisinage immédiat de la membrane. Mais comme nous aurons à considérer la courbe compliquée que tout à l'heure nous avons simplifiée en une droite, nous allons citer la formule complète.

$i$  étant constant, la quantité de sel apportée dans chaque élément de temps est constante et égale à  $si$ .

On arrive pour l'excès de la concentration  $C$  sur la concentration  $C_0$ , en fonction du temps  $t$  et de la distance  $x$  de la membrane à l'expression

$$C - C_0 = 4 si \sqrt{\frac{t}{D}} \cdot F(y)$$

$y$  étant une variable auxiliaire

$$y = \frac{x}{2\sqrt{Dt}}$$

et

$$F(y) = \frac{1}{2\sqrt{\pi}} e^{-y^2} - y \Theta(y)$$

où  $\Theta$  représente l'intégrale de probabilité

$$\frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_y^\infty e^{-x^2} dx$$

dont on trouve un tableau de valeurs dans les recueils de formules.

Si on prend  $x = 0$ , on voit que  $F(y)$  se réduit à une constante  $\frac{1}{2\sqrt{\pi}}$  et la perturbation devient

$$C - C_0 = 2 si \sqrt{\frac{t}{\pi D}}$$

$s$ ,  $\pi$  et  $D$  étant des constantes, la perturbation apparaît simplement proportionnelle à la racine carrée du temps et à l'intensité ; et l'intensité nécessaire pour avoir au bout d'un temps  $t$  quelconque une valeur toujours la même de la perturbation à la membrane est donnée au moyen d'une seule constante

$$i = \frac{K}{\sqrt{t}}$$

Telle est la loi que NERNST propose pour la relation entre l'intensité liminaire et le temps.

72. Il apparaît immédiatement que si  $t$  croît indéfiniment,  $i$  diminue toujours et tend vers zéro. Il y a là quelque chose de choquant pour le physiologiste ; le courant n'agit que pendant les premiers instants de son passage, disait déjà VOLTA, et s'il n'a pas atteint le seuil pendant ces premiers instants, il ne l'atteindra jamais. La règle est si fondamentale que NERNST ne pouvait l'ignorer ni la négliger.

En outre, son attention avait été attirée par VON KRIES, au cours d'une correspondance amicale, sur l'autre fait fondamental de l'excitation, à savoir que par un établissement progressif, on peut appliquer à l'organisme, sans aucun effet, un courant qui, appliqué brusquement, exciterait tout de suite. « Il est clair, dit NERNST, que les équations développées ci-dessus ne conduisent pas à une telle conséquence ; il s'agit ici de quelque chose de nouveau. Quoique nous ne nous occupions guère de ce phénomène, voulant plutôt nous limiter à une théorie des excitants instantanés, nous devons du moins essayer de nous faire une idée de ce qui se passe.

« On peut se figurer que quelque transformation chimique dans le protoplasma, déterminée par le changement de concentration à sa surface, y produise une sorte d'*accommodation*. Ce phénomène se déroulerait suivant les lois des vitesses de réaction, et serait de nature à relever le seuil de l'excitation. Cette conception expliquerait que les changements de concentration qui se produisent très vite ne donnent lieu à aucune accommodation, les vitesses de réaction mises en jeu n'étant pas assez grandes, tandis que pour les concentrations lentement croissantes l'accommodation peut se produire dans une large mesure.

« Il faudrait alors écrire, comme condition de l'excitation

$$C - C_0 \geq A \left( 1 + B \int_0^t (C - C_0) dt \right)$$

admettant en première approximation que la vitesse de réaction en question est à chaque instant proportionnelle au changement de concentration. La valeur de l'intégrale serait, pour les temps courts, négligeable vis-à-vis de l'unité, et d'ailleurs plus ou moins considérable suivant la valeur numérique du facteur B dépendant de la nature de la préparation. »

Cette accommodation intervient dès que le temps est un peu long, même avec les courants constants à début brusque, et c'est une des raisons pour lesquelles le courant constant prolongé « reste en dehors du domaine de la formule », comme dit NERNST au début de son mémoire en une phrase que nous avons citée plus haut.



Il donne aussi dès l'abord une deuxième raison : le calcul a été fait en supposant que la perturbation peut s'étendre par diffusion indéfiniment ; mais l'espace entre deux membranes n'est pas infini, au bout d'un certain temps les perturbations de signes opposés qui s'évalent à partir de deux membranes se faisant face vont se rencontrer, et à partir de ce moment, l'effet de chacune est d'amoindrir pour l'autre l'action du courant, et de lui imposer une limite, qui est :

$$si = D \frac{C_1 - C_2}{x_m}$$

$x$  étant la distance de l'une à l'autre membrane,  $C_1$  et  $C_2$  les concentrations à chacune des membranes, concentrations qui doivent répondre à la condition  $\frac{C_1 + C_2}{2} = C_0$ , la concentration initiale. Par conséquent un courant très faible ne pourra pas, comme il le ferait avec une distance infinie entre les membranes, produire une perturbation d'une valeur aussi grande qu'on voudra avec un temps suffisamment long.

Mais alors quel est donc en fait le domaine dans lequel s'applique la loi de la racine carrée ?

**73. Discussion.** — NERNST compare cette loi avec les chiffres de WEISS. L'accord n'est guère satisfaisant ; la constante ayant été évidemment cherchée au mieux, on trouve toujours un chiffre trop faible pour le courant le plus bref (environ  $0,3\sigma$ ) et aussi, pour la Grenouille, un chiffre trop faible pour les courants les plus longs, qui pourtant n'est pas encore bien long (environ  $3\sigma$ ). Si l'on se rappelle que les expériences de WEISS mises sous forme d'une courbe de quantité donnent très sensiblement une droite,  $Q = a + bt$ , on voit bien l'écart systématique de la formule de NERNST, qui pour la même grandeur donne une courbe concave vers l'axe des temps,  $Q = K\sqrt{t}$ . NERNST admet que, pour les temps courts, il s'agit d'une erreur expérimentale de WEISS ; mais pour les temps longs c'est l'accommodation qui intervient (déjà à trois millièmes de seconde !).

Mais quoiqu'elle traduise moins bien les faits même dans un si court intervalle, NERNST déclare sa formule supérieure à celle de WEISS parce qu'elle ne contient qu'une seule constante dépendant de l'objet de l'expérience.

Je vois dans cette unique constante une infériorité. Où donc trouvera place la différence si grande que nous avons vue d'un objet à l'autre pour l'influence de la durée sur l'excitation ? Calculée par NERNST d'après les expériences de WEISS sur quatre Grenouilles, sa constante  $K$  varie de 145 à 335 ; sur une Grenouille curarisée elle est de 270 et sur un Crapaud de 275 ; elle ne présente donc ni régularité

pour une espèce, ni différence caractéristique comme ce devrait être le cas ici, pour une autre espèce ou pour un muscle intoxiqué. Mais c'est une constante globale :

$$K = (C - C_0) \frac{\sqrt{\pi D}}{2s}$$

Le facteur  $C - C_0$  représente une hauteur de seuil liée à des conditions physiologiques non définies ; il serait préférable que cette grandeur fût exprimée à part. Quant à la fraction à la droite de ce facteur, elle représente les conditions physiques de la polarisation. Le temps n'y intervient que sous forme de la constante de diffusion du sel arrêté par la membrane ; comment expliquer par là que le temps à considérer dans le phénomène de l'excitation se compte tantôt en millièmes de seconde, tantôt en centièmes, en dixièmes, et même en secondes entières ?

L'accommodation telle que NERNST la formulait plus haut réservait explicitement un coefficient de vitesse relatif à la nature de l'objet en expérience. A-t-on le droit de la traiter comme un phénomène perturbateur et de la tenir en dehors de la théorie même de l'excitation ? Mais avant de discuter les rôles respectifs de la simple polarisation électrolytique et des phénomènes plus complexes qui doivent constituer réellement l'excitation, il est utile de voir les calculs de NERNST sur mes expériences.

Pour la Grenouille, deux expériences avec durées de 0,33 à 3 s sont citées et calculées ; mêmes résultats qu'avec les chiffres de WEISS ; divergence systématique. L'une des deux est celle que j'ai rapportée § 47 pour la comparer à la formule de WEISS. NERNST compare la valeur expérimentale aux valeurs calculées ;  $i = \frac{155}{\sqrt{t}}$  ; puis fait le produit de chaque valeur expérimentale par  $\sqrt{t}$  correspondant, produit qui devrait être constant d'après sa loi. Voici ces chiffres de NERNST ; j'y ajoute le pour 100 dont le chiffre calculé s'écarte du chiffre observé pour permettre la comparaison avec les écarts que j'ai donnés pour la formule hyperbolique.

$t$	$\frac{155}{\sqrt{t}}$	Ecart %	$i\sqrt{t} \cdot 10$
0,33	270	0	155
0,66	191	2	152
1	155	0	155
1,5	126	0	155
2	110	— 4	163
2,5	98	— 12	178
3	90	— 20	194

Tant par les écarts que par la marche de  $i\sqrt{t}$ , on voit fort bien que la formule de NERNST cesse de suivre les faits physiologiques à partir de  $2\sigma$ ; le domaine où l'on peut négliger l'*accommodation* est bien court; il est vrai qu'il s'agit d'une expérience faite à la température de  $24^{\circ}$ .

Vient ensuite une expérience sur l'Aplysie. NERNST a choisi, naturellement, celle du 18 avril (voir § 40) dont la courbe des quantités est nettement concave sur l'axe des temps, comme nous l'avons vu, parce qu'elle ne comporte que des temps relativement courts (relativement à l'Aplysie, très longs s'il s'agissait de la Grenouille puisqu'elle va presque jusqu'au  $1/10^{\text{e}}$  de seconde). Voici le tableau qu'en donne NERNST.

$t \cdot 10^2$	$i$ observé	$i = \frac{6,0}{\sqrt{t}}$	$t\sqrt{i} \cdot 10^2$	Formule de Weiss
0,4	9,0	9,5	5,8	17,0
0,6	8,0	7,8	6,2	11,7
1,2	5,6	5,5	6,1	6,5
2,4	3,9	3,8	6,0	3,9
3,4	3,4	3,3	6,3	3,1
4,8	2,5	2,8	5,5	2,6
7,8	2,1	2,2	5,9	2,1

et il ajoute :

« Les expériences de LAPICQUE sont indubitablement conduites avec une extraordinaire précision; il y a entre le calcul et l'expérience un accord tel qu'on ne l'avait encore obtenu que dans les expériences faites par BARRATT et moi; il est bien permis de qualifier de surprenant le fait que l'excitation physiologique se prête non seulement à des mesures, mais à des déterminations de lois avec une pareille exactitude. »

**74. Domaine d'application de la loi de Nernst.** — L'admiration de NERNST pour les expériences qui s'accordent avec sa formule n'est point convaincante; car, en réalité, cet accord surprenant ne s'observe que sur une expérience choisie; mes autres expériences sur l'Aplysie montreraient des écarts analogues à ceux qui ont été constatés chez la Grenouille. Néanmoins, il faut reconnaître qu'il y a là plus qu'une coïncidence.

Dans l'expérience ci-dessus, la concordance se maintient remarquablement tout au long d'une gamme de durées allant de 1 à 20, soit le double de la gamme totale que la Grenouille peut pratiquement offrir à l'observation; ailleurs, d'une façon générale, on trouve une portion de la courbe expérimentale qui, rarement avec exactitude mais en gros, se conforme à la loi de la racine carrée. Non point une

portion au hasard, ce qui n'aurait aucune signification, mais régulièrement celle qui concerne les temps courts. Tout au long du chapitre V, nous avons établi que dans cette région, la courbe des quantités liminaires en fonction des durées est concave vers l'axe des durées, ce qui est la forme de la courbe  $i\sqrt{t}$ .

J'ai longtemps hésité sur la valeur de cette ressemblance sans précision ; sa portée m'est apparue un jour que, pour l'enseignement, voulant figurer en un seul tableau graphique la série des excitabilités connues, j'ai eu recours aux coordonnées logarithmiques.

Portons en abscisse le logarithme décimal de la durée de passage du courant, en ordonnée, le logarithme de l'intensité liminaire observée, divisée par l'intensité liminaire des passages prolongés ; ce qui revient à faire dans chaque cas égale à 1 cette intensité ; elle aura donc toujours pour logarithme zéro ; ce sera le zéro commun au-dessus duquel, pour des durées de passage suffisamment courtes, le logarithme de l'intensité liminaire se relèvera en fonction de cette durée ; pour rendre ce relèvement plus sensible aux yeux, nous aurons encore à prendre l'échelle des ordonnées plus grande, triple par exemple, de l'échelle des abscisses, comme on le fait en géographie pour dessiner le profil des montagnes.

Voici alors ce qu'il vient (fig. 27). Les points correspondant à un objet donné se disposent suivant une droite inclinée venant se raccorder à la ligne de zéro, par un arc d'assez court rayon ; les divers objets sont disséminés le long de l'échelle des temps d'une manière très caractéristique. On comprend que la série des excitabilités naturelles garnirait toute cette échelle, depuis

les dix-millièmes de seconde, jusqu'aux dizaines de seconde. C'est une bonne illustration de cette notion de valeur différente du temps à considérer que nous développons depuis le début de cet ouvrage. Les exemples du chapitre V sont des échantillons suffisamment

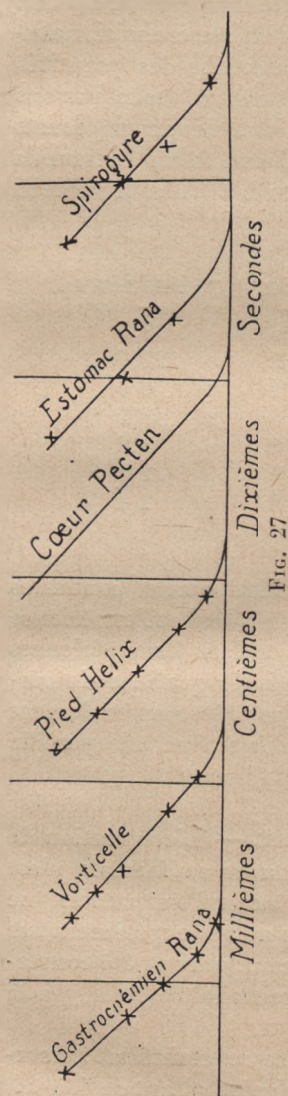


FIG. 27

assortis de cette large gamme. Mais voici comment une telle représentation montre la signification générale de la loi de NERNST.

Les points expérimentaux ainsi portés en graphique sans préoccupation théorique jalonnent toujours des *droites parallèles entre elles* ; c'est-à-dire que, dans la formule générale qui les représente,

$$y = a - bx$$

la pente  $b$  est la même ; et si nous tenons compte des échelles choisies, nous voyons que la valeur de  $b$  est  $\frac{1}{2}$  ;  $y$ , c'est le rapport de l'intensité liminaire  $i$  à l'intensité liminaire  $A$  pour les courants prolongés ;  $x$  est le temps de passage.

Chaque droite représente donc l'équation suivante :

$$\log i - \log A = \log a - \frac{1}{2} \log t$$

c'est-à-dire, identiquement,

$$i = \frac{Aa}{\sqrt{t}}$$

$A$  et  $a$  étant des constantes, c'est la loi de NERNST.

D'après la figure (la représentation logarithmique atténuant d'ailleurs les irrégularités), il est manifeste que chaque courbe d'excitation suit cette loi dans un certain domaine, puis elle s'incurve pour se confondre avec la loi

$$\log i - \log A = 0,$$

c'est-à-dire

$$i = A;$$

l'intensité liminaire cesse d'être fonction du temps.

Cette allure donne bien l'impression qu'il y a deux temps dans l'excitation électrique ; pendant le premier temps le phénomène se déroule à peu près suivant la loi de NERNST ; il est admissible qu'il s'agisse là des conditions nécessaires pour obtenir, suivant l'hypothèse essentielle de cet auteur, une polarisation d'un niveau donné ; puis vient un deuxième temps où l'effet physiologique de cette polarisation semble contrecarré par un autre phénomène ; c'est bien l'idée que NERNST a cherché à traduire sous le nom d'accommodation, mais en quoi peut consister ce deuxième phénomène ?

75. NERNST en a fait *une transformation chimique*, en avouant que l'hypothèse est aventurée, et, sans chercher à préciser, il s'est contenté d'indiquer qu'il voyait bien l'intérêt de la question.

« On ne doit considérer cette accommodation que comme une hypothèse de travail, mais elle semble précieuse en ce sens, car elle pose

des questions bien déterminées pour un effort expérimental ultérieur. Néanmoins, je ne me serais pas hasardé à exposer ces considérations s'il n'y avait quelques faits d'expérience qui peuvent recevoir par là, me semble-t-il, une explication simple.

1° « Demandons-nous ce qui arriverait, si un objet s'étant habitué à un courant constant intense établi progressivement, on rompt brusquement ce courant. Il est évident que les changements de concentration produits par le courant s'évanouissent aussitôt, avec une rapidité bien plus grande qu'ils ne s'étaient établis sous l'action du courant lentement croissant. Comme l'accommodation préalablement produite ne rétrocede que lentement, le protoplasma ainsi *accommodé* se trouve subitement placé devant une concentration, à laquelle, pour ainsi dire, il n'est plus habitué et nous avons la condition pour une excitation. Ainsi se trouverait expliqué assez naturellement, il me semble, le phénomène bien connu de l'excitation d'ouverture.

2° « La grandeur B introduite ci-dessus, ou, en termes plus généraux, la vitesse de réaction de l'accommodation, doit, comme toutes les vitesses de réaction, augmenter avec la température. Par conséquent, il faut s'attendre que le domaine de l'accommodation s'agrandisse avec l'élévation de la température ; par exemple, avec des courants alternatifs de fréquence décroissante, la validité de ma formule doit cesser d'autant plus tôt que la température est plus élevée. C'est ce qui se rencontre en effet dans les observations de VON KRIES. » (Citées plus haut.)

On voit que cette deuxième partie de la théorie est bien vague et en même temps elle est assez risquée, par exemple quand elle affirme que la polarisation s'évanouit rapidement. Et puis quelle réaction, ou quelle famille de réactions peut-on imaginer pour que B puisse correspondre à toute la série des diverses excitabilités constatées en fait, c'est-à-dire varier dans le rapport de 1 à 100.000 ?

D'autre part, il n'est pas satisfaisant pour l'esprit de se limiter à la première phase, car c'est laisser en dehors de l'explication physico-chimique l'essentiel du phénomène de l'excitation ; l'irritabilité reste inaccessible ; la polarisation est l'intermédiaire entre le courant électrique et la matière vivante postulé depuis PFLÜGER et BEZOLD ; c'est ce point de vue seulement, et on voit qu'il est secondaire, qui a été éclairci et précisé par NERNST.

Mais la voie physico-chimique est ouverte vers de nouveaux progrès. Toutefois, il me paraît nécessaire de pratiquer une ventilation parmi les idées apportées par NERNST. Nous allons essayer de reconstituer la marche de la pensée de cet éminent esprit, en faisant à chaque pas la critique des éléments de sa construction.

76. **Discussion des conceptions physiques prises comme bases.** — Au point de départ, il s'agit simplement d'expliquer l'inefficacité physiologique des courants de haute fréquence.

D'un de ces coups d'œil synthétiques qui précèdent et dominent toute analyse et qui caractérisent le génie, NERNST aperçoit qu'à la base du problème il y a une polarisation électrolytique, et à partir du moment où on a posé que le seul mécanisme possible pour l'action du courant électrique comme excitant est cette polarisation, la diminution d'efficacité des courants alternatifs avec leur fréquence est évidente ; l'effet physique de chaque onde étant détruit par une onde égale et de sens inverse, l'effet physiologique peut ne pas être atteint, même par une onde très intense, si celle-ci est très brève et suivie à très bref intervalle de l'onde contraire. On voit ainsi fort bien que l'excitation dans un tel cas n'a rien de commun avec l'énergie qui traverse l'organisme en une ou plusieurs secondes, et ainsi est résolu le paradoxe des lampes portées à l'incandescence à travers le corps d'un homme qui ne sent pas le courant. Mais presque toutes les précisions ajoutées à ce principe sont critiquables. Il n'était même pas besoin de faire entrer en ligne de compte la diffusion, dont le rôle précisément devient négligeable quand il s'agit de changement de sens du courant à chaque cent-millième ou à chaque millièmième de seconde.

NERNST venait de s'occuper avec un grand succès de la polarisation des électrodes ; il en avait trouvé la théorie aujourd'hui classique, et notamment éclairci, en y introduisant l'étude précise de la diffusion, le phénomène du *courant restant*, inexplicable avec l'ancien schéma de HELMHOLTZ qui assimilait l'électrode à un condensateur. Il ne pouvait pas penser polarisation sans diffusion et d'ailleurs, on ne saurait mettre en doute que, dans la matière vivante comme ailleurs, en thèse générale, la grandeur acquise par une polarisation au bout d'un temps fini ne dépend des effets opposés du courant et de la diffusion.

Mais il faut discuter l'idée, posée par NERNST comme un principe, que le phénomène porte sur des sels, non sur des ions. Voici comment NERNST y est arrivé.

Dans l'organisme animal dont il laisse la structure dans le vague, il rapporte la polarisation aux membranes hémiperméables qui, imaginées par les biologistes, sont passées dans la Physique avec la notion de pression osmotique. Il se fait de telles membranes une idée bien particulière. Pour lui, c'est un milieu homogène, où les caractères de solubilité sont nettement autres que dans les milieux de part et d'autre ; il a réalisé un modèle physique de cette conception, en plaçant au fond d'un tube en U une certaine quantité d'un sol-

vant organique entre deux solutions aqueuses, et il a étudié expérimentalement les propriétés de ce modèle (1902). L'hémiperméabilité dans ces conditions, NERNST y insiste en toute occasion, concerne des sels et non des ions ; ainsi une couche de benzol est imperméable à presque tous les sels, mais laisse facilement passer l'acide benzoïque non dissocié, parce que ce corps est facilement soluble. Avec une couche de phénol, on peut obtenir aux surfaces de séparation une polarisation électrolytique et celle-ci est constituée par l'accumulation ou la raréfaction de certains sels ; les anions et les cations sont arrêtés en proportion électriquement équivalente, et les différences de potentiel ne sont causées que par la différence de concentration.

Or je ne puis admettre dans l'organisme des membranes hémiperméables répondant à ce schéma. La disposition réelle de ces membranes, telles que les affirme surtout la physiologie végétale, est restée fort énigmatique ; pour ma part, je révoque en doute même leur existence (1), et je ne vois dans la matière vivante qu'une série de phases colloïdales non miscibles, directement contiguës ; pour NERNST c'est le protoplasma cellulaire tout entier qui constitue un milieu homogène, un solvant particulier, et comme tel, une membrane hémiperméable par rapport au suc cellulaire. Sans compter qu'il n'y a pas de suc cellulaire en général chez les animaux, la conception du protoplasma-membrane, qui régnait en effet il y a un demi-siècle et davantage, s'est montrée insuffisante et a fait place à la conception d'une membrane cytoplasmique (*plasmahaut*, peau du protoplasma, disent les Allemands), pellicule théorique réductible, il me semble, malgré l'individualisation que DE VRIES lui a conférée sous le nom de *tonoplaste*, simplement à la surface limitante du protoplasma. Quoi qu'il en soit de cette dernière conception, et même si la membrane hémiperméable possède une existence propre, comme alors elle est extrêmement mince et n'apparaît pratiquement pas sous le microscope, on ne saurait la traiter comme une couche de solvant homogène fortement différencié de l'ambiance. La polarisation, dont l'évocation dans les tissus par le courant électrique n'est pas douteuse, peut et doit avoir son siège ou du moins son point de départ à chaque surface de séparation de deux phases, mais il n'y a aucune raison d'admettre que les anions et les cations vont s'accumuler ou se raréfier en proportion équivalente comme dans le tube de NERNST et RIESENFELD ; la perturbation doit bien plutôt consister, comme dans la polarisation en général, en particulier comme dans la polarisation de la membrane de ferro-cyanure de cuivre étudiée par OSTWALD en

---

(1) *Annales de Physiologie et de Physicochimie biologique*, n° 1, 1925. « Les cellules sont-elles en tourées d'une membrane semi perméable ? »



une accumulation, suivant le signe, soit d'anions, soit de cations. Et, s'il en est ainsi, il y a plus d'un facteur important de changé dans l'évolution du phénomène complexe de l'excitation.

Continuons à suivre le fil des idées de NERNST. Il pose, comme nous avons vu, les équations différentielles de la polarisation dans le cas du courant sinusoïdal et arrive à une intégrale inextricable ; par une simplification arbitraire, il limite le problème d'une part, au maximum de la perturbation en fonction de la distance, d'autre part au régime réalisé après un temps très long ; c'est ainsi qu'il arrive à la loi très simple d'une polarisation inversement proportionnelle à la racine carrée des fréquences. Il passe immédiatement à la comparaison de ce résultat avec les seuils physiologiques, car il a d'emblée et sans discussion identifié quantitativement l'excitation et la polarisation. Sur ce terrain très complexe de l'excitation par courants alternatifs la concordance est douteuse, sinon mauvaise, mais il la trouve excellente, et cherche à généraliser sa *loi de l'excitation*. Raisonnant pour le courant constant de la même façon que ci-dessus, il arrive à trouver que l'intensité liminaire devrait être inversement proportionnelle à la racine carrée du temps de passage.

Cette fois, devant le désaccord flagrant avec l'expérience universelle, il se résout à limiter le domaine de sa loi aux durées très brèves, et, pour expliquer cette limitation, ainsi que l'inefficacité des courants progressifs, il imagine une *accommodation*, qui est en somme l'abandon du terrain physico-chimique.

On disait au temps de DU BOIS-REYMOND : « L'excitation exige un « courant brusque », et on ne voyait pas pourquoi. Ce que dit NERNST revient à ceci : « Il faut une polarisation brusque », et on ne voit pas beaucoup mieux pourquoi ; l'auteur lui-même n'a pas grande confiance dans son appel, resté bien vague, aux vitesses de réaction chimique. Combien de fois, soit au préalable, soit en présence des faits, n'insiste-t-il pas sur la limitation de sa loi aux courants brefs !

### 77. Application aux décharges de condensateurs ; théorie d'Eucken.

— A l'instigation de NERNST, EUCKEN (1908-1911) a essayé de traiter la polarisation par décharges de condensateurs sur la base de la théorie précédente. Dès le début il s'efforce d'éliminer par des procédés mathématiques la distance à la membrane et de résoudre le problème simplement pour  $x = 0$ . C'est encore très compliqué.

Mais il y a un maximum en fonction du temps (comme cela doit être par évidence intuitive). L'auteur finit par ne considérer que ce maximum, et calculer seulement ce point.

La polarisation ( $P_m$ , variation de concentration en  $x = 0$ ), est alors :

$$P_m = 1,082 \frac{s V \sqrt{C}}{\sqrt{D \pi R}} \quad (1)$$

(C capacité du condensateur, R, résistance du circuit, V, voltage de charge, D, coefficient de diffusion,  $s$ , équivalent électrochimique ; j'ai rectifié, d'après un mémoire ultérieur, le coefficient numérique qui était deux fois trop petit, par suite de l'oubli d'un facteur 2 dans les calculs de NERNST ; (voir § 81, note 1).

Ce maximum est atteint au temps :

$$t = 0,855 RC$$

après le début de la décharge.

Reste à voir si l'excitation obéit à ces conditions, comme cela doit être dans l'hypothèse que la polarisation au sens de NERNST en est la cause unique et directe.

L'équation 1 signifie que le voltage liminaire variera, toute chose égale d'ailleurs, en raison inverse de la racine carrée de la capacité. EUCKEN compare à cette loi une série de chacun des expérimentateurs suivants : HOORWEG, CYBULSKI, ZANETOWSKI, WALLER, HERMANN et LAPICQUE. Le résultat est le même partout ; il y a une divergence systématique ; les petites et les grandes capacités de chaque série donnent des chiffres de voltage plus élevés que les chiffres calculés, bien que les capacités moyennes aient été calculées au-dessus des valeurs expérimentales. (C'est ce qu'il était facile de prévoir, sachant que la courbe expérimentale des produits VC est généralement une droite, puis que  $V\sqrt{C}$  donne une courbe concave vers l'axe des C.)

EUCKEN se souvient alors que l'énergie n'est pas constante ; mais expérimentalement présente un minimum, « il faut admettre, dit-il, que c'est seulement au voisinage de ce minimum que l'excitation est causée directement par le changement de concentration ; pour les décharges plus lentes, doit intervenir l'*accommodation* ; pour les décharges plus rapides, il y a déformation, comme l'a démontré LAPICQUE ».

Néanmoins, il reprend une de mes séries sur le temps utile de la décharge (expérience du 28 février) et pour chacune de mes déterminations calcule la valeur de la perturbation maxima  $P_m$  et l'instant  $t_m$  de ce maximum ; et puisque l'expérience montre un temps effectivement utile  $t_u$  généralement plus court que celui-là, il calcule aussi la perturbation  $P_u$ , produite à cet instant. En y ajoutant les

produits  $V' \sqrt{t}$  qui, d'après la formule de NERNST appliquée à mes autres chiffres de la même expérience, mesurent la perturbation produite par le courant constant linéaire pour chaque durée de passage  $tu$ , il obtient le tableau suivant (1) :

Données expérimentales ·

$C \times 10^8$	V	$tu \times 10^3$
100	0,106	1,81
10	0,123	1,54
5	0,140	1,35
2	0,185	0,93
1	0,255	0,63

Calculs de EUCKEN :

$tm \ 10^3$	$P_m$	$P_u$	$V' \sqrt{t}$
60	0,586	0,168	0,142
6	0,211	0,158	0,136
3	0,168	0,150	»
1,20	0,142	0,136	0,125
0,60	0,138	0,138	0,135

« Ce tableau montre, dit EUCKEN, que ce n'est pas à la concentration maximale que répond le nerf; il y a *accommodation* » et EUCKEN convient même d'après la comparaison des valeurs de  $P_u$  et de celles de  $V' \sqrt{t}$ , que « pour les décharges de condensateurs, le nerf est plus sensible à l'*accommodation* que pour le courant constant ».

Je suis entièrement d'accord avec ces conclusions.

C'est-à-dire qu'en somme, pour les expériences examinées, il y a en général un désaccord important entre la théorie déduite de l'hypothèse de NERNST et les faits physiologiques. Mais il y a au contraire, d'après le tableau ci-dessus, accord manifeste si on considère seulement la dernière ligne, les chiffres qui se rapportent à la plus petite capacité; les temps utiles, observés et calculés sont si voisins qu'EUCKEN a évalué au même chiffre la perturbation dans les deux cas, et, en outre, cette dernière grandeur est pratiquement égale à la perturbation calculée pour le courant constant durant le même temps. Or, cette expérience, comme toutes celles qui ont été essayées par EUCKEN, porte sur la Grenouille; nous avons vu l'impossibilité, sur cet objet, de vérifier la loi de NERNST relative au courant constant :

$$i = \frac{K}{\sqrt{t}}$$

(1) Les chiffres relatifs à la perturbation ne sont pas corrigés de l'oubli du facteur 2, mais l'erreur qui subsiste ainsi ne change rien pour la comparaison de ces valeurs entre elles.

qui, au contraire, sur des excitabilités plus lentes, traduit bien les chiffres expérimentaux dans un certain domaine. Nous devons penser qu'il peut en être de même pour la loi

$$V = \frac{K}{\sqrt{C}}$$

et d'ailleurs, nous savons déjà que, sur ces excitabilités lentes, le lieu des produits  $VC$  n'est plus une droite, mais une courbe concave vers l'axe des  $C$ , comme la courbe  $K\sqrt{C}$ .

En effet, voici ce que donnent nos expériences sur l'Escargot (§ 58) :

*Expérience du 26 avril :*

Capacité	V observé	$V\sqrt{C}$	V calculé $\left(\frac{20}{\sqrt{C}}\right)$
10,10	6,8	21	6,4
5	9	20	9
3	11,5	20	11,5
1	18	18	20

*Expérience du 28 avril :*

Capacité	V observé	$V\sqrt{C}$	V calculé $\left(\frac{13,5}{\sqrt{C}}\right)$
10,5	4	13	4,2
7	5,1	13,5	5,1
4	6,7	13,4	6,7
2,5	8,2	13,0	8,5
1	14,0	14	13,5

L'accord est bon, et les quelques écarts ne sont nullement systématiques.

En outre, les durées utiles observées, sans être parfaitement égales à  $0,85 RC$ , sont toujours de l'ordre de grandeur indiquée par cette loi, et ne s'en écartent guère que de 20 pour 100 au maximum, bien qu'elles varient entre elles d'un bout à l'autre de chaque série, dans le rapport de 1 à 8 ou 9.

Tandis que dans la série examinée par EUCKEN, ces durées utiles ne variaient entre elles que de 1 à 3, mais pouvaient être deux fois et quatre fois plus petites que  $RC$ , sans parler de la grande capacité, où la durée utile n'est pas le trentième de sa valeur calculée (1).

(1) EUCKEN calcule d'autre part que l'énergie dépensée par les diverses décharges pour produire, en  $x = 0$ , un changement de concentration donné n'est pas fonction de la capacité ; de même que le courant constant, quelle que soit sa durée, polarise également à énergie égale ; autrement dit, la théorie de NERNST implique que la production d'une perturbation donnée exige, pour une forme donnée d'onde électrique, une quantité d'énergie constante ; mais cette quantité varierait avec la forme de l'onde. Ainsi EUCKEN calcule qu'il faut dépenser 1,71

En somme, la conclusion par rapport aux décharges de condensateurs est la même que par rapport aux passages limités de courant constant ; pour des ondes électriques brèves, les choses se passent comme si l'excitation dépendait uniquement de la polarisation suivant la conception de NERNST ; puis, quand l'électricité agit plus lentement, tôt ou tard suivant l'excitabilité considérée, survient un désaccord croissant avec la durée en cause, désaccord que NERNST et son école attribuent à un phénomène hypothétique non défini nommé *accommodation* ; ceci n'est guère qu'un mot.

---

fois plus d'énergie avec une décharge de condensateur qu'avec un courant constant : si on arrête la décharge aussitôt que le maximum est atteint, il faut encore 1,41 d'énergie au lieu de 1,

Dans le mémoire cité, il fait la comparaison sur deux de mes chiffres (tableau ci-dessus). la capacité 2, et le courant constant durant  $0\sigma, 93$  ; il trouve que l'énergie de la décharge totale est 1,49 fois (et non 1,71 fois) l'énergie du courant constant. « Pour le moment, dit-il, les données expérimentales ne sont pas suffisantes pour trancher définitivement entre la théorie et le fait ; cela résultera d'observations futures. »

Mais EUCKEN a choisi pour cette comparaison un seul couple de déterminations, et précisément dans ce couple, le chiffre de l'intensité pour le courant constant est manifestement entaché d'une erreur par défaut ; mes autres mesures donnent sensiblement la même dépense d'énergie par le courant constant et par la décharge limitée à sa partie utile. Cela, pour les quantités calculées en admettant une self négligeable ; s'il y a un retard, celui-ci ne pourrait établir de différence qu'en sens inverse de la théorie.

Nos expériences sur l'Escargot publiées en 1911 donnent lieu à la même constatation et cette fois sans grande chance d'erreur ; je fais cette constatation seulement au cours de la rédaction de cet ouvrage ; mais dès 1910, à propos de la mesure de la chronaxie par le condensateur, nous avons explicitement annoncé, comme résultat de calcul, l'égalité d'énergie pour le courant constant liminaire sous voltage double du voltage rhéobasique et la partie utile de la décharge de condensateur liminaire sous le même voltage.

En 1911 EUCKEN, avec MIURA, est revenu sur la question avec une série nombreuse d'expériences faites spécialement dans ce but sur l'Homme et sur la Grenouille. Bien que l'énergie des décharges liminaires ait été trouvée généralement plus grande que celle du courant constant, les chiffres obtenus ne lui donnent pas entièrement satisfaction : « Il y a des retouches à apporter à la théorie de NERNST en ce qui concerne les décharges de condensateurs », conclut-il.

J'ajouterai que les expériences de ce dernier mémoire me paraissent sans valeur ; les électrodes sont en platine, donc polarisables ; on n'hésite pas à opérer sur des temps de l'ordre du cent-millième et même du millième de seconde ; par contre la résistance du sciatique de la Grenouille est évaluée à moins de mille ohms.

Je ne sais si vraiment, comme le dit EUCKEN, la vérification de la théorie de NERNST exige entre les énergies utiles des deux espèces d'onde la différence qu'il indique ; en tout cas, mes expériences parlent nettement contre cette différence.

## CHAPITRE IX

### Essais personnels

78. **Essai provisoire à partir du schéma de Helmholtz.** — Une seule chose est sûre ; c'est qu'il nous faut une explication complémentaire pour obtenir l'accord entre les lois physiques de la polarisation et les lois physiologiques de l'excitation. Ce qu'on doit chercher d'abord, c'est un phénomène antagoniste limitant dans le temps l'action du courant. Le vieux schéma de la polarisation suivant HELMHOLTZ, moyennant une modification simple destinée à le rendre applicable aux tissus vivants, rendrait compte très facilement d'une telle limitation suivant une constante de temps largement variable. Avant le mémoire de NERNST que nous venons d'étudier en détail, connaissant mal les travaux antérieurs de cet auteur, j'avais essayé de me servir de ce schéma pour la théorie de l'excitation ; il y a encore intérêt à voir ce qu'il peut fournir comme suggestion.

La polarisation d'une électrode métallique inattaquable (par exemple, une lame de platine dans une solution aqueuse d'électrolytes) évolue en première approximation (et, bien entendu, tant qu'on reste au-dessous du voltage d'électrolyse franche) comme la charge d'un condensateur ; des ions d'un certain signe viennent s'accumuler sur la surface de l'électrode ; cette surface par influence se charge du signe opposé ; nous avons ainsi, en présence l'une de l'autre à distance moléculaire, deux couches d'électricité de signe contraire, comme sur les deux armatures d'un condensateur. On peut même mesurer grossièrement une *capacité de polarisation* de cette couche double, capacité proportionnelle à sa surface. En fonction de la force électromotrice polarisante et du temps, la polarisation se produit avec une vitesse qui va en décroissant à mesure que la force contre-électromotrice de polarisation augmente ; on avait assimilé la loi à celle de la charge des condensateurs, c'est-à-dire, sous force électromotrice constante, à une exponentielle du temps. On a constaté depuis longtemps que l'assimilation n'était pas exacte, et notamment que lorsque les deux forces électromotrices sont égales, il continue à passer un

certain courant. C'est ce dernier phénomène, notamment, que NERNST a expliqué par la diffusion.

Restons-en à l'approximation précédente, et considérons, au lieu d'une électrode de platine, une membrane (au sens le plus large du mot) polarisable ; celle-ci, de quelque façon qu'on la conçoive, ne peut pas être imperméable à tous les ions, puisque interposée par définition sur le passage du courant, qui reste notable après polarisation, elle est nécessairement traversée par le courant. Il faut donc compliquer le schéma de HELMHOLTZ en ajoutant une dérivation entre les deux armatures du condensateur.

Soit (fig. 28)  $r$  la résistance de cette dérivation ; soit  $C$  la capacité du condensateur. Mettons chacune des armatures de celui-ci en communication avec un des pôles d'une source de potentiel constant et égal à  $V$ , la résistance totale des communications (sans self) entre cette source et le condensateur étant égale à  $R$ . Un calcul simple montre que le potentiel  $\nu$  auquel le condensateur sera chargé au temps  $t$  après l'établissement de cette communication est :

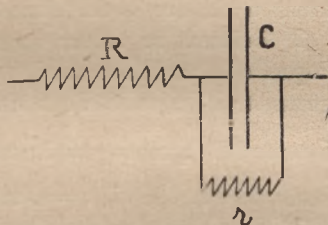


FIG. 28

$$\nu = V \frac{R+r}{r} \left( 1 - e^{-\frac{t}{RC} \cdot \frac{R+r}{r}} \right)$$

Même sans aucun calcul, il est facile de voir que le condensateur se charge en quelques instants, puis un régime s'établit dans lequel le courant est constant et la charge du condensateur immuable.

Si donc nous supposons que l'excitation est conditionnée par cette charge, le seuil devra être atteint dans les premiers instants ou bien il ne le sera jamais.

Précisons algébriquement, posons que le seuil sera atteint dans tous les cas pour une valeur finie,  $m$ , du potentiel de charge. Dans l'équation ci-dessus, remplaçons la variable  $\nu$  par la constante  $m$  et résolvons par rapport à  $V$  :

$$V = m \frac{R+r}{r} \frac{1}{1 - e^{-\frac{t}{RC} \cdot \frac{R+r}{r}}}$$

Dans une expérience donnée,  $R$ ,  $r$  et  $C$  sont des constantes. L'équation qui donne le voltage limite en fonction de la durée de fermeture est donc de la forme :

$$V = \frac{\alpha}{1 - e^{-\frac{t}{\tau}}}$$

Elle comprend deux paramètres, comme la formule de HOORWEG ; c'est d'ailleurs en écrivant  $\frac{1}{\tau} = \beta$  exactement celle qui résulterait de l'intégration de ce que cet auteur a donné comme loi élémentaire,  $\varepsilon = \frac{t}{\alpha} e^{-\beta t}$  (1).

### 79. Loi exponentielle ; variation symétrique des deux paramètres.

— Comparons cette formule exponentielle avec les résultats expérimentaux :

1° Pour  $t$  très grand,  $e^{-\frac{t}{\tau}} = 0$ ,  $V = \alpha$ . C'est-à-dire avec l'accroissement de la durée de fermeture, le seuil tend vers une valeur finie ;

2° Suivant la valeur numérique donnée à  $\tau$ , la durée à partir de laquelle le seuil est atteint par ce voltage minimum varie aussi largement qu'on veut. Pour fixer les idées,  $V$  ne diffère plus de  $\alpha$  que de 5 pour 100 quand  $\frac{t}{\tau} = 3$  ; cette valeur de l'exposant sera atteinte au bout de 0 s. 003 si  $\tau = 0$  s. 001 ; au bout de 3 secondes si  $\tau = 1$  ;

3° Pour toute valeur de  $t$  plus petite que celle ainsi définie, le seuil se relève sensiblement à mesure que  $t$  diminue et de plus en plus vite, tendant vers l'infini pour  $t = 0$ .

L'allure générale de la relation expérimentale est donc respectée. Mais si l'on regarde la concordance possible des chiffres, notamment par la courbe du produit  $Vt$  dont on saisit nettement les variations autour de la droite correspondant à la formule hyperbolique, on trouve que l'exponentielle indique des valeurs trop fortes pour les temps courts. La courbe des  $Vt$  est en tout point convexe vers l'axe des temps. Je n'insiste pas sur le détail des concordances ni des discordances ; la formule que nous savons théoriquement inexacte étant empiriquement inutilisable doit être abandonnée. L'intérêt qui subsiste se trouve dans l'analyse des paramètres.

$$\alpha = m \frac{R + r}{r} \qquad \tau = RC \frac{r}{R + r}$$

Identifions les diverses parties de notre schéma physique aux dispositions véritables de l'expérience physiologique, en prenant comme base le dispositif ordinaire pour une excitation de sciatique de la Grenouille.  $R$  comprend : 1° la somme des résistances instrumentales en dehors du nerf, y compris les électrodes impolarisables ; 2° la

(1) Et qui ne se confond pas avec la loi empirique,  $V = a + \frac{b}{t}$ .



résistance du segment de nerf interposé aux électrodes ; c'est un conducteur électrolytique auquel peuvent s'appliquer les lois d'OHM. Sa valeur est de l'ordre de  $10^5$  ohms, la résistance du nerf seul donnant toujours plusieurs dizaines de milliers d'ohms. Il faudrait encore y ajouter la résistance de membrane à l'électrode qui n'est pas active, c'est-à-dire à l'anode quand on étudie l'excitation de fermeture ;  $r$  est la résistance de membrane à la cathode, la résistance ohmique, polarisation mise à part, telle que la donnerait par exemple la méthode de KOHLRAUSCH, entre le contact de l'électrode impolarisable et le cylindraxe. Evidemment fonction de la surface de contact de l'électrode, elle est inconnue dans sa grandeur réelle et même difficile à définir expérimentalement puisqu'il faudrait faire la part de chaque fibre nerveuse en tenant compte des dérivations par le tissu conjonctif. On peut néanmoins inférer son ordre de grandeur.  $r$  est toujours petit par rapport à  $R$ . Cela étant  $\frac{R+r}{r}$  diffère peu de  $\frac{R}{r}$ .

Conséquences pour le seuil du courant prolongé,  $V = m \frac{R+r}{r}$ .

1° Si on ajoute ou retranche des résistances instrumentales (sans self) au circuit d'excitation, il faut modifier proportionnellement le voltage ;

2° Si on change la surface de la cathode,  $r$  varie en raison inverse de cette surface,  $V$ , par suite en raison directe de cette même surface. Ces deux conséquences sont en accord avec les résultats expérimentaux classiques.

En ce qui concerne la *constante de temps* de l'excitabilité,  $\tau$  :

1° Un changement dans les résistances instrumentales ne la modifie pas sensiblement ; elle comprend en effet au numérateur  $R$  et au dénominateur  $R+r$  qui en diffère très peu ;

2° Un changement dans la surface de la cathode ne la modifie pas ; en effet, la capacité de polarisation varie évidemment en raison directe de cette surface ; et comme la résistance  $r$  varie en raison inverse, le produit  $Cr$  ne change pas.

Ces deux conséquences sont en accord avec ce que j'ai démontré : invariabilité de la constante de temps, quelles que soient les conditions instrumentales.

Voici le point véritablement intéressant. Supposons un changement de la membrane produisant une différence de perméabilité ;  $r$  varie. Alors  $\alpha$  et  $\tau$  varient tous deux, en sens inverse l'un de l'autre. Par exemple, si la perméabilité augmente, c'est-à-dire si  $r$  diminue, la formule implique que le seuil pour les temps longs se relève, et que la constante de temps diminue. Or, ce mouvement inverse des deux paramètres s'observe effectivement, en règle très générale, chaque

fois qu'on fait subir au tissu excitable une modification physico-chimique. Un exemple typique, le premier qui ait été reconnu, est l'action de la température ; un échauffement produit la double variation inverse. C'est un fait qui, pris en lui-même, est d'allure tout à fait paradoxale. On voit comme le schéma du condensateur à fuite appliqué à la polarisation de membrane l'explique naturellement, sans même qu'il soit entré en compte pour l'établissement de la théorie. Au moment, en effet, où j'ai essayé la présente approximation (1907) je ne le connaissais pas au moins en tant que règle générale, et je n'ai même pas à ce moment explicité cette conséquence de la formule. Postérieurement je l'ai retrouvé à la suite des interventions les plus diverses : striction du nerf (1910), suppression ou restitution de l'ion calcium (1914), action du chloroforme, de la cocaïne (1914), etc. CARDOT et LAUGIER l'ont particulièrement mis en évidence dans l'électrotonus.

Il s'agit donc là d'une propriété fondamentale des tissus excitables qui doit trouver sa place dans toute théorie.

#### 80. Expériences physiques sur la polarisation des membranes. —

NERNST s'est expressément élevé contre mon idée de prendre un condensateur à fuite pour représenter la polarisation de membrane. J'admets fort bien que ce soit une représentation inexacte, ou plutôt incomplète, et je suis bien loin de nier le rôle que doit jouer la diffusion. Mais il n'y a nullement incompatibilité entre ces deux processus de dépolarisation.

Le principal argument de NERNST contre une dépolarisation de nature électrique à travers la membrane, c'est que la valeur du champ créé par la différence de concentration des sels est extrêmement faible. Cet argument tombe s'il ne s'agit pas de sels, mais d'ions, comme nous avons été amenés ci-dessus à le penser (§ 76). En fait la polarisation des tissus fait apparaître une force contre-électromotrice qui est loin d'être négligeable ; et si nous nous représentons les très petites distances sur lesquelles s'appliquent ces différences de potentiel, on voit qu'on peut avoir des champs assez forts. Dans un tel champ, tout électrolyte pour lequel la membrane ou la surface de séparation de deux phases est perméable aura nécessairement ses ions chassés en sens inverse, et de telle façon que leur déplacement tende à décharger la polarisation.

Je pense avoir démontré expérimentalement sur un appareil physique l'existence d'une dépolarisation par les ions transitants et l'importance de ce mécanisme pour l'excitation.

Soit un tube formé de trois parties *a*, *b*, *c*, dont l'ensemble est en forme d'U, les raccords *ab* et *bc*, rodés, pincents hermétiquement

deux membranes  $m$  et  $m'$  qui cloisonnent le tube ; ces membranes sont constituées par des disques de vessie de porc dégraissée. On met en  $a$  et en  $c$  une solution de phosphate disodique saturée à froid, en  $b$  une solution de chlorure de calcium normale. Il se forme au sein de chaque membrane un précipité de phosphate de chaux gélatineux, ce qui constitue, comme l'a signalé PFEFFER, une membrane semi-perméable. Si maintenant on applique en  $a$  et en  $c$  une force électromotrice de l'ordre du volt, il se produit une assez forte polarisation démontrée, suivant la définition primordiale du phénomène, par l'existence d'une force électromotrice de sens inverse lorsqu'on a supprimé la force polarisante.

Comme il est difficile d'avoir des électrodes sûrement et totalement impolarisables, on emploie des électrodes différentes d'une part pour polariser, d'autre part pour recueillir la polarisation ; c'est dans ce but que l'extrémité des parties  $a$  et  $c$  est bifurquée ; les électrodes, elles-mêmes impolarisables, touchent les tubes à expérience par un liquide de même composition dans l'une ou l'autre des branches de la fourche ; une légère

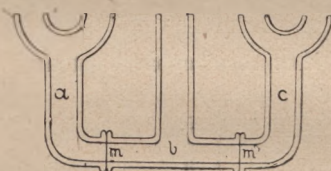


FIG. 29

pression pneumatique, par un dispositif facile à imaginer, fait au moment voulu varier simultanément le niveau du liquide d'une branche à l'autre dans chaque fourche, de façon à rompre le contact avec une paire d'électrodes pour l'établir avec l'autre.

Le galvanomètre avec lequel je mesurais la polarisation était certainement un peu lent pour donner des chiffres exacts ; NERNST me l'a reproché avec raison ; d'ailleurs, j'avais de moi-même été au-devant de cette critique. Mais le phénomène dont je veux parler maintenant est si gros que son existence ne peut être par là mise en doute.

C'est celui-ci : si l'on remplace les solutions ci-dessus par les mêmes solutions étendues volume à volume avec une solution de chlorure de sodium normal, la polarisation est, pour une même application du courant polarisant, considérablement diminuée en intensité et la dépolarisation se produit beaucoup plus rapidement.

Si, dans l'un et l'autre cas, on effectue l'expérience suivant des conditions d'une mesure d'excitabilité, c'est-à-dire si l'on cherche pour diverses durées de courant définies ( $t$ ) quelles sont les forces électromotrices ( $V$ ) qui donnent lieu à une polarisation toujours la même, c'est-à-dire à une élévation du galvanomètre toujours égale, on observe la différence bien nette que voici :

1<sup>er</sup> cas :

$t$ . (en seconde)	$V_2$ (en volt)
40	0,28
20	0,38
10	0,60
5	0,88
3	1,20
2	1,60

2<sup>e</sup> cas (la sensibilité du galvanomètre ayant été multipliée par 50, et l'élongation étant toujours la même).

$t$ . (en seconde)	$V_1$ (en volt)
20	0,80
10	0,90
5	1,10
2	1,70

Les courbes de  $V$  et de  $Vt$  en fonction de  $t$  sont portées ci-contre

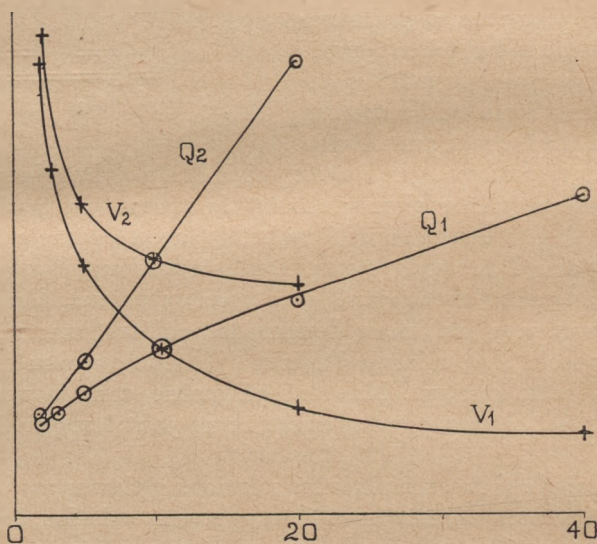


FIG. 29 bis

Les courbes des voltages liminaires ont l'une et l'autre la même allure que dans toutes les expériences physiologiques, mais la courbe.  $V_2$  s'approche de son asymptote horizontale pour des temps plus brefs que la courbe  $V_1$ . Les courbes des quantités précisent la différence.  $Q_2$  est une droite très inclinée, comme pour un muscle rapide ;  $Q_1$ , rectiligne pour les temps longs et moins inclinée, devient concave

vers l'axe des temps en approchant du zéro ; c'est une courbe de muscle lent.

D'une expérience à l'autre ce qui a changé c'est qu'on a augmenté dans les liquides la proportion des ions Na et Cl capables de transiter ; peut-être la membrane de précipité est-elle dans ce second cas moins compacte ? Le résultat est toujours le même ; le courant passe plus facilement à travers la membrane ; sa résistance, symbolisée par  $r$  dans la formule examinée plus haut est diminuée. Conformément à cette formule, le seuil s'est élevé, et la constante de temps a diminué.

Je ne vois pas comment la diffusion, prise au sens de NERNST, en direction inverse du courant polarisant, pourrait rendre compte de cette double variation. Mais, d'autre part, la dérivation  $r$  prise seule ne pourrait donner l'inflexion vers le bas de la courbe des quantités relatives aux petites durées. La dépolarisation par diffusion, qui doit fatalement se produire, joue simultanément son rôle et c'est sans doute la combinaison des deux processus qui établit entre l'intensité et la durée nécessaires, pour une polarisation donnée, une relation si semblable à ce que nous avons constaté pour l'excitation. Néanmoins, la théorie reste impuissante à expliquer la diminution d'efficacité par l'établissement graduel du courant.

### 81. Modification à l'hypothèse de Nernst ; modèle hydraulique.

— J'ai cherché à tirer parti de la diffusion, en considérant, outre la perturbation au point même où elle se produit, l'extension de cette perturbation dans le voisinage.

On peut supposer, par exemple, que l'excitation soit conditionnée par la différence des concentrations en deux points séparés par une distance finie, par exemple, à la membrane même, à la distance  $x(0)$  seule considérée par NERNST, et à une distance  $x(1)$ .

Pour le courant constant, l'intégrale générale donnée par NERNST suffit au calcul ; elle est, il est vrai, d'un maniement assez laborieux. Elle est transcendante mais on trouve dans les recueils mathématiques des tables de valeurs numériques pour la fonction  $(\Theta)$  (intégrale de probabilité) et en construisant des courbes par points, on peut résoudre graphiquement toutes les questions intéressant notre problème.

On peut constater ainsi que la différence  $C(0) - C(1)$  ne s'accroît pas indéfiniment avec le temps, mais tend vers une valeur finie. En reprenant les symboles employés plus haut pour suivre la théorie de NERNST, la pente entre l'origine et un point à distance finie tend vers la valeur :

$$\frac{dc}{dx} = \frac{si}{D}$$

qui est la pente à l'origine pour l'intensité d'apport  $si$ . De plus, en prenant au lieu de  $x = 1$  des valeurs 2, 3...  $n$  de plus en plus grandes, on voit varier dans de larges limites le temps pendant lequel la différence  $C(o) - C(n)$  continue à s'accroître.

Pour le courant progressif, les équations différentielles posées par NERNST n'ayant pu être intégrées, quelle que fût la forme de l'établissement, soit la progression linéaire  $i = \alpha t$ , soit l'établissement exponentiel  $i = A(1 - e^{-\alpha t})$ , je n'avais pu faire le calcul comme pour le courant constant et me rendre compte de cette manière si la condition  $C(o) - C(x)$  comme seuil de l'excitation rendait compte de la diminution d'efficacité de tels courants.

Mais la diffusion, si elle s'exprime sous une forme complexe avec

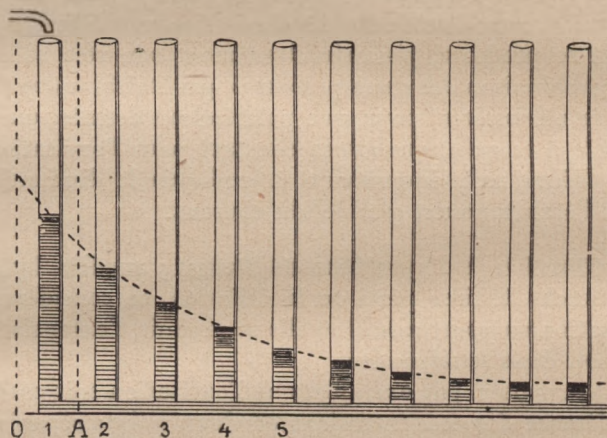


FIG. 30

sa dérivée seconde et ses deux variables indépendantes, correspond à une loi mécanique très générale, et au fond très simple, commune à un grand nombre de phénomènes. Il est possible d'observer les variations que le calcul ne fournit pas

Considérons (fig. 30) une série de vases verticaux, cylindriques, de section égale, et disposés sur une ligne à intervalles égaux : chacun d'eux est en communication, à sa base, avec le précédent et avec le suivant, par un tube capillaire de section et de longueur toujours les mêmes. Dans le vase 1, on verse un liquide ; ce liquide passe successivement, à travers les capillaires de communication, dans le vase 2, puis dans le vase 3, etc.

Si le tube capillaire est assez résistant, l'écoulement du liquide d'un vase à l'autre est, à chaque instant, proportionnel à la différence de pression, c'est-à-dire à la différence de niveau du liquide

dans ces deux vases ; les vases étant égaux et cylindriques, la variation de niveau dans chacun est proportionnelle au volume du liquide perdu ou gagné par ce vase.

Par suite, un vase quelconque où la hauteur est  $h$ , placé entre un vase où cette hauteur est  $h' > h$  et un autre où elle est  $h'' < h$ , gagne du liquide proportionnellement à  $h' - h$  et en perd proportionnellement à  $h - h''$  ; au total, il en gagne (ou en perd) proportionnellement à la différence de ces différences ; autrement dit, s'il s'agissait de vases assez petits et assez nombreux pour que la série puisse être considérée comme continue, la dérivée du changement de niveau par rapport au temps est proportionnelle à la dérivée seconde du changement de niveau par rapport à la distance longitudinale.

C'est la loi de diffusion linéaire de FOURIER, qui s'applique à l'écoulement d'un liquide comme elle s'applique à la propagation de la chaleur dans le mur théorique, à la diffusion des molécules dissoutes dans une éprouvette cylindrique, etc.

Ici, nous pouvons photographier à des intervalles réguliers la série des vases ; chaque photographie nous donnera, au temps considéré, la courbe par points du phénomène en fonction de l'espace ; et la série des hauteurs, mesurées de photo en photo sur le même vase, nous donnera, pour la distance correspondante, la courbe des phénomènes en fonction du temps. D'autre part, nous sommes libres de produire dans le vase 1 une arrivée de liquide suivant telle loi du temps qu'il nous plaira, au moyen d'appareils hydrauliques ou mécaniques ; par exemple, l'écoulement se fera par un tube long et fin, à partir d'un vase de Mariotte qui s'élèvera d'un mouvement uniforme ; l'intensité de l'écoulement croîtra proportionnellement au temps. Ce qui pénètre dans le vase 1 est immédiatement soumis à la diffusion ; nous avons donc une image exacte des conditions posées par la théorie de NERNST et nous pouvons en observer directement toutes les modalités, même celles dont le calcul ne peut rendre compte.

Un appareil de ce genre, construit soigneusement, fournit pour le courant constant des valeurs qui concordent parfaitement avec les résultats du calcul sur la formule complète donnée par NERNST (1). On peut donc passer avec confiance à l'étude des courants progressifs. Voici les résultats obtenus :

La différence de hauteur du liquide entre deux vases donnés est

(1) Si on s'attache aux valeurs absolues, après avoir déterminé toutes les constantes de son appareil, on trouve des valeurs sensiblement deux fois plus fortes que ne l'indiquerait la formule publiée par Nernst en 1908 et reproduite d'abord telle quelle par ses élèves et par moi-même. J'ai, en 1910, signalé cet écart à Nernst, qui a bien voulu me répondre qu'en effet, il avait, dans l'intégration, laissé tomber un facteur 2, d'ailleurs sans aucune importance pour son problème et qu'il venait justement de corriger ce lapsus. Les formules reproduites § 74 et 77 ont été corrigées en conséquence.

proportionnelle, après un temps suffisant, à l'intensité du courant constant, quelle que soit la forme d'établissement de ce courant. Pour un courant linéaire indéfini, elle augmente indéfiniment.

On aurait pu le voir *à priori*; en effet, la relation que nous avons indiquée plus haut pour la dérivée à l'origine dans le cas du courant constant  $\frac{dc}{dx} = \frac{si}{D}$  ne fait pas intervenir les régimes antérieurs; elle

signifie une pente proportionnelle à l'intensité; un établissement progressif préalable ne peut diminuer cette dernière, ni, par suite, la valeur limite de la différence considérée. L'hypothèse que nous avons faite, à savoir que l'excitation serait conditionnée par la *différence* des concentrations en deux points séparés par une distance finie, ne répond donc pas à la question.

Mon appareil m'ayant ainsi démontré mon erreur, j'ai modifié l'hypothèse de la manière suivante.

La condition quantitative de l'excitation est le *rapport* des concentrations en deux points séparés par une distance finie suivant l'axe du nerf.

Je ne sais si les mathématiques auraient permis d'étudier cette condition; nous verrons aux paragraphes suivants qu'en tout cas, ce n'était pas facile. Les résultats fournis par mon appareil, recalculés à ce point de vue, m'ont donné une réponse sans ambiguïté.

Le *rapport des hauteurs* prises en deux vases donnés montre les propriétés suivantes (1) :

1<sup>o</sup> Pour une intensité constante donnée, ce rapport atteint un maximum plus bas si l'établissement a été progressif que si l'établissement a été brusque ;

2<sup>o</sup> Pour le courant linéaire indéfini, le rapport tend vers une valeur constante, fonction de la pente de ce courant, c'est-à-dire qu'on pourra, avec une pente suffisamment faible, maintenir ce rapport au-dessous d'un seuil donné, même avec un courant qui atteindrait finalement des intensités énormes.

Nous avons donc là une fonction du courant d'arrivée qui reproduit les grands traits de l'excitation prise en fonction du courant électrique. L'assimilation se poursuit dans les détails.

Ainsi, le maximum du rapport est d'autant plus abaissé, par l'établissement progressif du courant, que l'on compare les hauteurs en

---

(1) La concentration de repos dans le nerf préalablement à l'excitation n'est pas zéro; il ne faut donc pas prendre pour zéro le niveau horizontal correspondant à l'équilibre dans tous les vases au moment où commence l'écoulement; il faut donner à ce niveau une valeur positive qui s'ajoute au changement de hauteur dans chaque vase. Cette quantité arbitraire n'influence nullement le sens des résultats pourvu qu'on ne la prenne ni infiniment petite, ni infiniment grande.



deux vases plus rapprochés l'un de l'autre ; c'est dans ces conditions aussi que l'on observe, avec le courant constant à début brusque, le temps le plus court pour l'obtention du maximum. C'est bien la relation que les expériences physiologiques nous ont montrée (chap. VII) entre la durée utile du courant brusque et la diminution d'efficacité par la pente de l'établissement progressif, lorsque l'on compare des excitabilités différentes.

82. **Etude mathématique de A. V. Hill.** — Presque aussitôt ce raisonnement fondé sur l'observation d'un modèle hydraulique de la diffusion rencontrait une contradiction formelle, au moins en ce qui concerne l'inefficacité des courants progressifs. En effet, dès 1910, A. V. HILL, à Cambridge, reprenait la question sur le point de départ suivant :

« LAPICQUE... malheureusement n'a pas pu intégrer dans les conditions requises, il s'est servi d'un modèle hydrodynamique pour montrer *qualitativement* quels résultats donnerait son hypothèse ; ceux-ci concordent bien avec les observations physiologiques. Mais KEITH LUCAS, trouvant qu'une hypothèse purement physique présente un grave défaut quand elle n'a pas été traitée avec la rigueur mathématique, me conseilla d'essayer une nouvelle étude mathématique de la théorie, à la fois pour contrôler la validité des vues de LAPICQUE et pour suppléer aux lacunes de l'hypothèse de NERNST. »

L'étude en question constitue un gros effort mathématique ; près de la moitié de ses trente pages sont remplies par des formules algébriques souvent plus longues que la ligne ; c'est peu engageant pour des physiologistes, et je ne crois pas que nous soyons beaucoup à l'avoir réellement lue. Elle ne me paraît pas réaliser un progrès dans la question, mais je me crois tenu d'en présenter ici une discussion, sinon complète, du moins assez précise en certains détails. D'abord, il serait injuste de négliger, dans une histoire des théories de l'excitation, cette curieuse tentative d'un homme qui débutait ainsi en physiologie, et qui, depuis, a apporté à cette science de fort belles contributions. Ensuite, la formule qui en découle comme loi de l'excitation soulève de graves objections, comme on va le voir ; or, tout de suite appliquée par KEITH LUCAS à l'interprétation de ses expériences, puis adoptée par BAYLISS dans ses excellents *Principles of general Physiology*, elle risquerait de devenir classique en Angleterre, sans jamais avoir été critiquée.

L'hypothèse physique de NERNST se trouve d'abord reproduite, par mégarde assurément, avec la déformation que voici : les deux membranes hypothétiques sont posées comme tout à fait imperméables ; le courant ne les traverse pas ; il passe seulement alentour.

Sous l'influence de la différence de potentiel, les ions du système compris entre les deux membranes se dirigent vers l'une ou vers l'autre suivant leur signe; cette accumulation d'ions est ensuite traitée, comme NERNST traitait l'accumulation de sels, avec la seule diffusion comme antagoniste du courant. Mais peu importe ici la conception physique; il ne s'agit que d'un raisonnement mathématique qui est applicable à la véritable théorie de NERNST.

Pour ce raisonnement HILL fait, cette fois, de propos délibéré, et tout à fait légitimement, un léger changement d'hypothèse mathématique :

NERNST admet pour raison de simplicité que la distance des membranes est assez grande pour être pratiquement considérée comme infinie; cette hypothèse est supposée invraisemblable, étant donné que la matière vivante possède une structure microscopique fort compliquée. On considérera comme finie cette distance  $a$ ; la concentration  $y$  est au temps zéro partout égale à  $c$ ; sous l'influence du courant, elle diminue à une membrane et augmente à l'autre, jusqu'à un régime stable dans lequel à une distance  $\frac{a}{2}$  par raison de symétrie,  $y$  est resté  $= C$ .

Pour le courant constant HILL arrive à l'intégrale suivante: (les symboles autres que ceux indiqués ci-dessus sont les mêmes que précédemment)

$$y = C + \frac{si}{D} \left( \frac{a}{2} - x \right) - \frac{4si}{D} \cdot \frac{a}{\pi^2} \text{ que multiplie}$$

$$\sum_1^{\infty} \frac{1}{(2n-1)^2} \cdot e^{-Dt \frac{(2n-1)^2 \pi^2}{a^2}} \cos \frac{(2n-1) \pi x}{a}.$$

Cette équation comporte une somme infinie de termes, mais, dit HILL, « la série de ces termes est très convergente; nous pouvons les négliger tous, excepté le premier ».

Or, cinq ans auparavant, dans un travail sur la polarisation des électrodes métalliques, le physicien anglais MILNER étant arrivé, pour le même phénomène posé d'une façon analogue, à la même expression, l'avait déclarée « impraticable pour le calcul, attendu que la série converge très lentement ».

Dans le cas visé par HILL, on pourrait dire que la distance entre les membranes, distance dont le carré intervient comme dénominateur dans l'exposant, est fort petite, puisqu'il s'agit de la *structure microscopique* de la matière vivante; l'auteur, il est vrai, n'a pas placé sa discussion sur un terrain aussi concret et même s'est interdit de préciser en ce sens son hypothèse. Mais même avec cette distance

réduite à un centième de millimètre,  $D$  (si c'est bien la constante de diffusion, et on ne nous présente aucune autre interprétation) est encore des milliers de fois trop petit pour le raisonnement dont HILL s'autorise.

On voit que la rigueur mathématique se fait ici assez élastique. Moyennant quoi l'équation se réduit à :

$$y = C + \frac{si}{D} \left( \frac{a}{2} - x \right) - \frac{4si}{D} \cdot \frac{a}{\pi^2} \cdot e^{-D \frac{\pi^2}{a^2} t} \cos \frac{\pi x}{a}.$$

Suivant l'hypothèse de NERNST l'excitation se produit quand  $y - c$ , l'excès de concentration, dépasse une certaine limite à la membrane, ou près de là. Admettons que ce soit à une distance  $b$  de la membrane. Remplaçant dans l'équation ci-dessus  $x$  par  $b$  et  $y - c$  par  $m$ , on trouve que l'intensité liminaire du courant en fonction du temps est de la forme :

$$i = \frac{\lambda}{1 - \mu \theta^t}$$

$\lambda$ ,  $\mu$  et  $\theta$  étant trois constantes ainsi constituées :

$$\lambda = \frac{mD}{s \left( \frac{a}{2} - b \right)} \quad \mu = \frac{4 a \cos \frac{\pi b}{a}}{\left( \frac{a}{2} - b \right) \pi^2} \quad \theta = e^{-D \frac{\pi^2}{a^2}}$$

Telle est la formule que HILL propose pour définir l'excitabilité. Elle comprend, comme on voit, trois paramètres arbitraires. La définition d'apparence physique de ces trois constantes ne doit pas faire illusion ;  $m$ ,  $s$ ,  $a$ ,  $b$  sont purement hypothétiques, et quant à  $D$ , il est nécessaire, comme nous avons vu, de l'interpréter très librement.  $\lambda$ ,  $\mu$  et  $\theta$  sont donc tout à fait indéterminés.

Pratiquement, en présence d'une série de chiffres expérimentaux, on devra chercher pour les trois constantes, par un laborieux tâtonnement, des valeurs numériques permettant d'obtenir la meilleure concordance.

Je serais curieux d'avoir sur cette formule à trois paramètres l'opinion de NERNST, qui trouvait déjà que ce serait trop de deux, comme dans la formule hyperbolique. On sait qu'une formule peut se plier à suivre toutes les courbes qu'on voudra si elle a un nombre suffisant de paramètres arbitraires. « Accordez-m'en quatre, disait Joseph BERTRAND, et je représenterai un éléphant ; donnez-m'en cinq, et l'éléphant lèvera la trompe ».

Dans la formule de HILL, la constante  $\mu$  est doublement arbitraire.

Supposons  $\mu = 1$  ; la formule devient identique à celle que nous avons déduite plus haut du condensateur à fuite pris comme modèle de la polarisation

$$V = \frac{\alpha}{1 - e^{-\beta t}}$$

Elle donne alors, nous l'avons vu, des valeurs trop fortes pour les temps courts. Il est évident que si nous affectons le terme exponentiel d'un coefficient plus petit que 1, nous diminuons ces valeurs.

A titre d'exemple, comparons les valeurs de  $\frac{1}{1 - \mu e^{-x}}$  en prenant successivement  $\mu = 1$  et  $\mu = 1/2$ . Pour  $x$  grand, les valeurs se confondent, tendant rapidement vers 1 et déjà pour  $x = 2$  la différence est petite, 1,15 dans le premier cas, 1,08 dans le second. Mais pour  $x = 0$ , on a d'une part l'infini, d'autre part, seulement 2 ; pour  $x = 0,1$ , les valeurs sont 10,5 et 2,2. On pourra donc ainsi par un choix convenable de  $\mu$ , corriger à son gré la formule exponentielle et l'accommoder à chaque expérience.

Or, comment ce paramètre s'est-il introduit dans le raisonnement physique ? Sans chercher à justifier ce point, HILL considère la concentration à la membrane, ou près de là ; alors au lieu de  $x = 0$ , on fait  $x = b$  et nous disposons d'une constante d'aspect imposant :

$$\mu = \frac{4a \cos \frac{\pi b}{\alpha}}{\left(\frac{a}{2} - b\right) \pi^2}$$

Faisons  $b = 0$  ;  $\mu$  se réduit alors à  $\frac{8}{\pi^2}$ , soit à peu près 0,8. Il semble alors, appliquant ainsi l'hypothèse de NERNST sans altération complaisante au point de vue physique, que nous avons tout de même une correction qui améliore la formule exponentielle.

Mais  $\mu = \frac{8}{\pi^2}$  ne diffère de 1 qu'en raison de l'inexactitude mathématique de la formule de HILL. En effet, la perturbation étudiée est, au temps 0 évidemment nulle,  $y = C$ . Or, dans la formule obtenue par la simplification que nous avons critiquée, c'est-à-dire par l'abandon de tous les termes sous le signe  $\Sigma$ , sauf le premier, si on fait  $x = 0$  et  $t = 0$  la perturbation reste encore

$$y - c = \frac{si}{D} a \left( \frac{1}{2} - \frac{4}{\pi^2} \right)$$

Cette expression ne répond aux conditions du problème que dans

la mesure où l'on admet que la différence entre  $\frac{4}{\pi^2}$  et  $1/2$  (ou entre  $\frac{8}{\pi^2}$  et 1) est négligeable.

Autrement dit, le calcul de HILL n'apporte à notre formule exponentielle antérieure une correction favorable que dans la mesure où ce calcul est inexact.

83. Dans ce qui précède, nous n'avons examiné que le cas des passages de courant constant; HILL a étudié de la même manière les courants alternatifs, les courants à établissement progressif. Pour ces derniers, il constate que l'hypothèse physique de NERNST ne rend pas mieux compte des phénomènes avec la nouvelle base de calcul qu'avec la base de NERNST lui-même. On se heurte là, dit-il, reprenant à son compte une expression frappante et juste de KEITH LUCAS, à « la pierre d'achoppement des théories de l'excitation ».

La modification proposée par moi lui paraît inopérante: « LAPICQUE a introduit une fonction que j'appellerai  $\varphi$  ainsi définie: la concentration à une distance  $b$  de la membrane étant  $y(b)$ , la concentration à la membrane  $y(o)$

$$\varphi = \frac{y(b)}{y(o)}$$

l'excitation se produit quand est descendu à une certaine valeur  $m$ .

« Cette hypothèse s'accorde avec les faits observés pour le courant constant et pour le courant alternatif; mais on peut montrer par une analyse mathématique rigoureuse que tout courant progressif, quelle que soit la lenteur de sa progression, finira par exciter s'il est maintenu assez longtemps. »

Pourtant, l'appareil hydraulique m'avait fourni à la fois une vérification quantitative et une représentation intuitive expliquant l'inefficacité relative des courants progressifs. Je n'y ai pas insisté parce que nous allons voir un modèle plus simple que fournit une vérification plus tangible.

HILL ne discute ni le principe, ni les résultats de cet appareil; il se contente d'y opposer son calcul comme une vérité supérieure. Je suis donc obligé de discuter cette prétendue rigueur mathématique; je limiterai d'ailleurs la discussion au cas primordial des courants linéaires. HILL a intégré, suivant la même marche que pour les courants constants, l'expression de la concentration  $y$  en fonction du temps et de la distance sous l'influence d'un courant d'intensité  $i = rt$ . Arrivé comme dans le cas des courants constants à une somme infinie de termes (plus rapidement convergente, il est vrai), il s'en

est tenu de même au premier terme de cette somme. En partant de cette expression, il est facile d'écrire la valeur algébrique de  $\frac{y(b)}{y(0)}$ .

HILL calcule un certain nombre de valeurs numériques de ce rapport, pour des valeurs diverses de  $t$  et de  $r$ , après avoir arbitrairement fixé les valeurs des autres constantes :  $a = 1$ ,  $D = 1$  (je n'insiste pas sur l'unité de temps que suppose ce rapport des distances au coefficient de diffusion) et,  $r$  étant aussi de l'ordre de l'unité,  $c = 0,001$  ; c'est-à-dire que la concentration initiale est posée pratiquement égale à zéro. (Pourquoi cette déformation manifeste de mon hypothèse ?)

Tels quels, les points calculés avec diverses valeurs de  $r$  pour  $\varphi$  jalonnent des courbes en fonction du temps qui passent par un minimum ; puis remontent toutes vers une même asymptote pour  $t = \infty$ .

« Jusqu'ici, dit HILL, cela marche avec la théorie de LAPICQUE ; malheureusement les considérations qui vont suivre montrent que cette hypothèse simple et attrayante doit être abandonnée.

« En effet, dit-il,

$$\text{Limite } \varphi(t = \infty) = \frac{\frac{a}{2} - b}{\frac{a}{2}} = 1 - \frac{2b}{a}$$

or, le courant constant liminaire suivant la théorie de LAPICQUE, est

$$i = \frac{\frac{D}{s} c (1 - m)}{b - \frac{a}{2} (1 - m) - \frac{4a}{\pi^2} \left( m - \cos \frac{\pi b}{a} \right) e^{-D \frac{\pi^2}{a^2} t}}$$

« Cette équation, nous l'avons vu, s'accorde très bien avec les faits expérimentaux, si  $b - \frac{a}{2} (1 - m)$  et  $m - \frac{\cos nb}{a}$  sont supposés positifs. De là, si la théorie de LAPICQUE est valable, ces quantités sont assurément positives, car autrement l'équation serait non

$i = \frac{\lambda}{1 - \mu \theta^t}$  mais  $i = \frac{\lambda}{\mu \theta^t - 1}$  ; cette dernière ne s'accorde pas avec

les faits. Donc,  $b - \frac{a}{2} (1 - m) > 0$ , c'est-à-dire  $m > 1 - \frac{2b}{a}$ .

« C'est-à-dire que la valeur de  $\varphi$  où l'excitation se produit est au-dessus de la valeur à laquelle descendra  $\varphi$  pour un courant progressif, si faible que soit sa pente. Toutes les courbes que nous avons tracées

coupent la droite horizontale qui représente  $m$ . La théorie implique donc que tout courant progressif finirait par exciter, si on le prolonge suffisamment. »

84. L'argument on le voit est purement algébrique : il y a incompatibilité entre ma théorie et les formules de HILL : celui-ci en conclut que ma théorie est à rejeter ; il aurait pu tout au moins nous offrir le choix, puisqu'il n'apporte aucune objection directe contre ma démonstration mécanique. L'algèbre, même correcte, sort facilement des conditions du problème ; il n'est pas difficile de reconnaître que cela s'est produit ici.

Je laisse de côté toute discussion sur le point de départ, sur la schématisation toujours plus ou moins arbitraire qu'on est obligé de faire préalablement à une mise en équation ; comme aussi sur les coupes sombres dans les séries *rigoureuses*, mais trop touffues pour la pratique. Je vais raisonner avec tout ce que HILL a admis jusqu'au moment où il pose l'expression de  $\varphi$ ,

$$\varphi = \frac{y(b)}{y(0)} = \frac{c + rt\left(\frac{a}{2} - b\right) + \frac{r}{2D} \left[ b^2\left(\frac{a}{2} - \frac{b}{3}\right) - \frac{a^3}{12} \right] + \frac{r}{D} \frac{4a^3}{\pi^4} e^{-D \frac{\pi^2}{a^2} t} \cos \frac{\pi b}{a}}{c + rt \frac{a}{2} - \frac{r}{2D} \frac{a^3}{12} + \frac{r}{D} \frac{4a^3}{\pi^4} e^{-D \frac{\pi^2}{a^2} t}}$$

En haut et en bas de cette fraction, à la concentration  $c$  s'ajoutent trois termes, dont le premier seul est multiplié par le temps ; donc, *mathématiquement*, quand le temps devient infini, tous les autres termes, y compris la concentration préalable, deviennent négligeables devant celui-là qui devient lui-même infini ; il est donc bien vrai de ce point de vue que l'expression se réduit au rapport des coefficients du temps

$$\varphi = \frac{\frac{a}{2} - b}{\frac{a}{2}} = 1 - \frac{2b}{a}.$$

Mais est-ce que cela a un sens physique ? On peut poser la discussion sous une forme géométrique élémentaire.

Représentons graphiquement (fig. 31) les concentrations entre les deux membranes en fonction de la distance. Soit CA une droite qui représentera, horizontalement, l'écartement des membranes =  $a$ , et verticalement, au-dessus d'un zéro indéterminé, la concentration préalable  $c$ . Soit D le point milieu, à une distance  $\frac{a}{2}$  de chaque mem-

brane. La conception intuitive du phénomène, comme le modèle hydraulique sont d'accord avec les formules de HILL pour représenter l'état stable pour  $t$  grand, en général, par une droite telle que YD. La perturbation  $y(o) - c$  à la membrane est représentée par la droite CY. Prenons sur CD un point B à une distance de C égale à  $b$ ; la perturbation  $y(b) - c$  est BY'. La figure montre que

$$\frac{BY'}{\frac{a}{2}} = \frac{\frac{a}{2} - b}{\frac{a}{2}} = 1 - \frac{2b}{a}$$

ce qui est la limite donnée par HILL pour la limite de  $\varphi$ ; mais

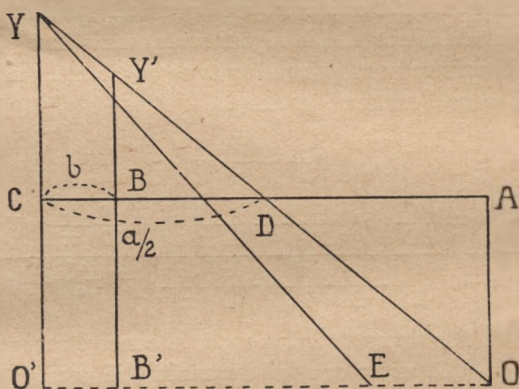


FIG. 31

on voit que l'on confond ainsi  $y - c$  avec  $y$ , l'augmentation de concentration avec la concentration, ce qui n'est vrai que si la concentration est devenue infiniment grande ou bien encore, comme dans les calculs numériques de HILL rapportés plus haut, si la concentration initiale est infiniment petite. Or ni l'un, ni l'autre de ces cas n'est concevable. Spécialement dans le schéma de HILL, la perturbation ne peut pas devenir très grande par rapport à la concentration initiale, tout au moins sans sortir des conditions du calcul. Prolongeons YD d'une longueur égale, jusqu'à sa rencontre en O avec la perpendiculaire à CA abaissée de A, et posons que la longueur AO représente la concentration initiale. Si on s'en tient à l'hypothèse physique telle que NERNST l'avait formulée, à savoir un sel qui se concentre à une membrane et se raréfie à l'autre, on ne peut pas imaginer à celle-ci une concentration moindre que zéro. La figure représenterait ainsi un cas limite; mais alors on voit que le



rapport  $\frac{Y'B'}{YO'} = \frac{y(b)}{y(o)}$  est égal non à  $\frac{\frac{a}{b} - b}{a} = 1 - \frac{2b}{a}$ , mais à  $\frac{a-b}{a}$   
 $= 1 - \frac{b}{a}$  et on peut parfaitement avoir  $m > 1 - \frac{2b}{a}$ , condition  
 nécessaire pour que la formule relative au courant constant soit satis-  
 faisante et  $m < 1 - \frac{b}{a}$ , condition nécessaire pour l'inefficacité des  
 courants linéaires au-dessous d'une certaine pente.

On peut, il est vrai, imaginer que la concentration restant zéro  
 à la membrane de droite, cette concentration zéro soit réalisée jus-

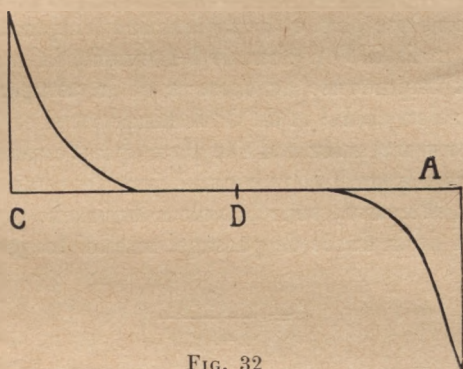


FIG. 32

qu'à une certaine distance OE vers la gauche à partir de cette mem-  
 brane. Mais alors la ligne figurative des concentrations YE (serait-  
 elle encore une droite ?) ne passe plus par D, et le calcul de HILL ne  
 s'applique plus.

Veut-on prendre l'hypothèse physique telle que HILL l'a exposée,  
 avec deux polarisations de signe contraire aux deux membranes ?  
 Alors, en négligeant la dissymétrie des polarisations anodique et  
 catodique, et admettant la symétrie base du calcul de HILL, le rai-  
 sonnement reste le même ; dans l'espace compris entre les membra-  
 nes, il n'y a qu'un nombre fini d'ions de chaque signe ; pour un courant  
 pas trop fort et un temps long, le régime se stabilise à un état qu'on  
 peut représenter encore par une droite passant par le point D, le  
 niveau CDA représentant la neutralité ; avec de grandes intensités  
 (ou un potentiel très élevé) tous les ions de chaque signe s'approcher-  
 ont d'une des membranes, et les polarisations devraient être figu-  
 rées, suivant une loi qui n'a plus rien à faire avec le calcul de HILL,  
 par quelque chose comme la figure 32.

En aucun cas, la formule ne peut être suivie à l'infini, et le raisonnement basé sur cet infini n'a pas de signification.

Quoi qu'il en soit, HILL ayant rejeté ma proposition se retrouve en face de la *Pierre d'achoppement* ; l'étude quantitative de la polarisation n'a pas pu lui rendre compte de la nécessité d'une variation rapide. Comme NERNST alors, il fait intervenir à la base de l'irritabilité un phénomène chimique déclenché par le changement de concentration des ions, et il est encore obligé de poser une condition de vitesse pour la réaction constituant l'onde qui se propage, l'influx nerveux. Cette réaction reste tout à fait indéterminée. HILL donne seulement une vague analogie, une image. Soit un tube rempli d'un mélange d'hydrogène et d'oxygène, à la température ordinaire, la réaction  $2\text{H}^2 + \text{O}^2 \rightarrow 2\text{H}^2\text{O}$  marche très lentement ; quand la température s'élève la réaction s'accélère, et à une certaine température, le mélange fait explosion ; mais si l'on chauffe lentement, la réaction est déjà quantitativement importante au-dessous de la température d'explosion ; ainsi la tension de  $\text{H}^2$  et de  $\text{O}^2$  diminue, et si on a chauffé assez lentement se trouvera assez réduite pour que l'explosion ne se produise plus. Ayant introduit une condition de cette sorte dans ses équations, HILL retrouve, pour la valeur liminaire du courant constant en fonction de la durée de passage, une loi toujours de la forme

$$i = \frac{\lambda}{1 - \mu \theta^t}$$

qui est, à son avis, très satisfaisante pour traduire les expériences. Dans les cas connus, courants alternatifs, pente limite des courants à progression linéaire, diminution d'efficacité plus grande par un établissement exponentiel que par un établissement linéaire, même l'addition latente et l'excitation d'ouverture (qui sont pourtant tout autre chose que ce que HILL s'imagine) se laissent traiter avec la même *parfaite rigueur mathématique*.

Si les équations ainsi obtenues étaient maniables, avec une approximation suffisante, je ferais bon marché de l'hypothèse physico-chimique qui a évoqué la formule ; assurément, il est choquant, à propos du nerf, organe infatigable, ayant des échanges respiratoires infiniment petits et ne dégageant qu'une quantité infiniment petite de chaleur, d'imaginer un fonctionnement de la nature d'une explosion ; mais ce serait bien quelque chose d'avoir la forme dans le temps du phénomène, celui-ci fût-il indéterminé. Or, HILL reconnaît lui-même que la complexité de ses équations ne permet pas de mettre en regard des chiffres expérimentaux une colonne de chiffres calculés ; c'est seulement l'allure générale qui apparaît.

Cet essai de théorie qui ne permet ni intuition, ni vérification numérique est donc bien peu satisfaisant.

**85. Deuxième modèle hydraulique.** — Il faut comprendre que l'effet du courant électrique, effet qui est incontestablement une polarisation, est contrecarré parce que non seulement cette polarisation tend à se dissiper à mesure qu'elle se produit (diffusion), mais encore qu'elle accroît, dès qu'elle existe, et dans la mesure où elle existe, la résistance à l'excitation qu'elle doit produire ; elle relève devant elle le seuil qu'elle doit franchir.

Ou bien comme dans l'*accommodation* de NERNST, mathématiquement développée par HILL, le changement de concentration des sels ou plutôt des ions entraîne une modification chimique rendant plus difficile la réaction à l'excitation (il n'est pas nécessaire pour cela que cette réaction soit elle-même de nature chimique). Ou bien, suivant la conception fondée sur mon modèle hydraulique de la diffusion, la réaction physiologique, quelle que soit sa nature, dépend du rapport des concentrations en deux points donnés ; la polarisation agissant sur la seconde concentration comme sur la première (moins vite seulement), c'est-à-dire modifiant dans le même sens les deux termes du rapport, fait que celui-ci s'écarte peu de la normale pour une perturbation considérable mais lente. Cette conception parle assez bien à l'esprit quand on a suivi quelques expériences sur le modèle hydraulique ; mais celui-ci est minutieux à construire (1) ; si on ne l'a pas vu fonctionner, il est peut-être difficile de se le représenter, puisque HILL l'a méconnu ; d'autre part, les cas intéressants sont incalculables ou ne le sont qu'avec une grande difficulté.

J'ai cherché alors quelque chose de plus simple, et qui tombe plus facilement sous le sens.

Réduisons tout l'appareil hydraulique à deux vases communicants : les différentielles du remplissage seront de beaucoup simplifiées ; elles ne pourront évidemment plus représenter *exactement* un processus basé sur la diffusion. L'approximation sera suffisante pour montrer aux yeux les traits essentiels de l'excitation électrique, si l'on prend pour base le rapport des masses liquides dans les deux vases. Et l'on peut obliger l'appareil lui-même à marquer par un signal représentant la contraction musculaire, le moment où le rapport aura atteint une certaine valeur correspondant au seuil de l'excitation.

Soient (fig. 33) deux vases cylindriques A et B, légers, communiquant par un tube T fin et souple. Ils contiennent d'abord de l'eau jusqu'au niveau O, et sont suspendus aux extrémités d'un fléau de

(1) Et même à conserver, les capillaires s'oblitérant par la poussière.

balance à bras inégaux,  $a$   $b$ . L'appareil basculerait du côté de  $b$  s'il n'était pas retenu par un butoir  $D$ .

Faisons maintenant arriver dans  $A$  par un tube  $R$  l'eau d'un vase de MARIOTTE  $M$  dont la hauteur règle l'intensité de l'écoulement. Une partie de cette eau passe en  $B$  sous l'influence de la différence de niveau qui s'établit entre les deux vases ; si l'arrivée est lente,

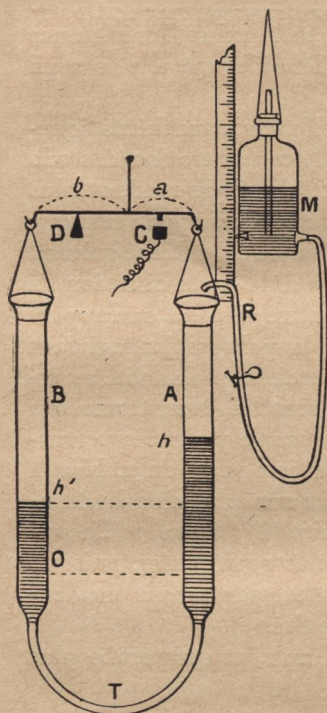


FIG. 33

on voit immédiatement que la différence entre les deux vases restera toujours faible ; mais, si elle est assez rapide, on voit aussi qu'il pourra, à un instant donné, exister dans  $A$  par rapport à  $B$  un excès de liquide suffisant pour compenser l'inégalité des bras de levier et faire basculer l'appareil du côté de  $A$  ; ce mouvement ferme en  $C$  le circuit d'une sonnerie électrique. D'autre part, l'intensité du courant d'eau est clairement définie par la position du flacon  $M$ , qui peut ou bien, être fixé à une hauteur donnée, ou bien entraîné par un appareil convenable, s'élever avec une vitesse donnée. On peut ainsi démontrer à un nombreux auditoire, sur un mécanisme intelligible par la simple intuition directe, les mêmes conditions plus ou moins paradoxales suivant lesquelles le courant d'eau va actionner la sonnerie comme le courant électrique actionne le nerf et le muscle.

1° Un courant faible n'aura pas d'effet, même prolongé indéfiniment jusqu'à faire déborder le vase ;

2° Un courant progressif, s'il croît assez lentement, pourra, sans produire d'effet, atteindre et dépasser de beaucoup l'intensité suffisante pour déclencher la sonnerie quand cette intensité est établie d'emblée.

L'analyse mathématique est relativement facile (1) si l'on suppose, — ce qui peut se réaliser avec une bonne approximation, — le tube  $T$  assez résistant pour que l'écoulement y soit proportionnel à la pression. Pour simplifier, posons égale à 1 la section des vases, de sorte

(1) Très facile pour un mathématicien, toujours laborieuse, si ce n'est plus, pour un physiologiste. Je dois remercier mon collègue et ami Königs, professeur à la Sorbonne, qui a eu la complaisance de m'intégrer mon problème.

que la hauteur et la masse d'une colonne d'eau dans ces vases s'exprimeront indifféremment l'une par l'autre.

Soit  $p$  le poids total de l'appareil avec le liquide qu'il contient au temps zéro,  $h$  la hauteur du liquide en A,  $h'$  la hauteur du liquide en B,  $a$  et  $b$  les deux bras de levier ; la condition d'équilibre est :

$$(1) \quad a \left( \frac{p}{2} + h \right) = b \left( \frac{p}{2} + h' \right)$$

$h$  et  $h'$ , en fonction du temps et du courant, prennent les valeurs suivantes, en appelant  $k$  la perméabilité du tube T.

1° *Courant constant*, d'intensité  $i$  :

$$h = \frac{i}{2} \left[ t + \frac{1}{2k} (1 - e^{-2kt}) \right]$$

$$h' = \frac{i}{2} \left[ t - \frac{1}{2k} (1 - e^{-2kt}) \right]$$

La différence entre les deux hauteurs tend vers une valeur constante (comme dans le modèle complet de la diffusion).

Substituant dans (1), on arrive à :

$$\frac{i}{2k} (1 - e^{-2kt}) = \frac{b-a}{a+b} (p + it),$$

équation facile à représenter graphiquement.

La condition à réaliser, c'est que la courbe exponentielle représentant le premier membre,  $Oa$ , atteigne la droite représentant le second PA. On voit que, si elle ne l'atteint pas en un temps assez court, elle ne l'atteindra jamais (fig. 34). Avec le temps, on s'éloigne, au contraire, de la position d'efficacité. C'est ce qu'on peut suivre matériellement sur l'appareil si l'on réalise à peu près la condition de tangence, c'est-à-dire l'intensité du courant minimum efficace. Sous l'influence de ce courant, l'appareil incline à droite et sonne ; puis, le courant continuant toujours, et les vases se remplissant de plus en plus, sous une différence de hauteur, désormais constante, l'appareil revient à gauche et cesse de sonner.

2° *Courant progressif linéaire*, soit  $i = \alpha t$

$$h = \frac{\alpha}{4} \left[ t^2 - \frac{t}{k} - \frac{1}{2k^2} (1 - e^{-2kt}) \right]$$

$$h' = \frac{\alpha}{4} \left[ t^2 - \frac{t}{k} + \frac{1}{2k^2} (1 - e^{-2kt}) \right]$$

Substituant dans (1), on arrive à :

$$\frac{\alpha}{2k} \left[ t - \frac{1}{2k} (1 - e^{-2kt}) \right] = \frac{b-a}{a+b} \left( p + \frac{\alpha}{2} t^2 \right)$$

La différence entre les deux hauteurs tend vers une valeur proportionnelle au temps. Dans la figure 34, elle est représentée par la ligne  $Ob$  ; pour qu'elle produise l'effet cherché, elle doit à un moment quelconque égaliser au moins la valeur du second membre, qui est représenté par la parabole  $PB$ . On voit très bien qu'elle a beau monter

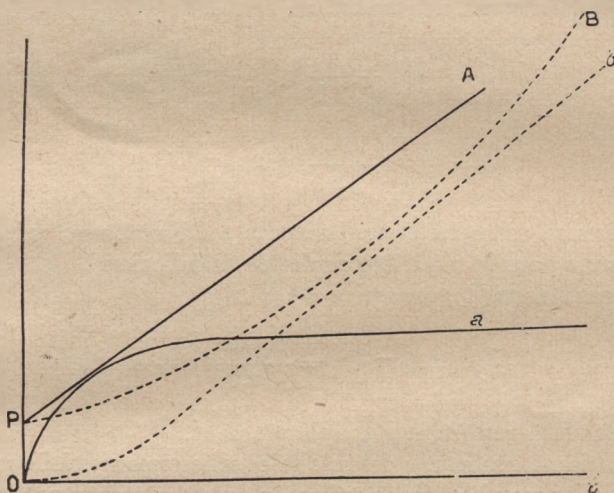


FIG. 34

indéfiniment, si elle n'a pas atteint la parabole à un moment donné, elle ne l'atteindra plus jamais.

On voit aussi, comme on le constate par le fonctionnement de l'appareil, que le moment où le seuil est atteint, s'il existe, se produit pour la *pente limite* du courant linéaire bien plus tard que pour l'*intensité limite* du courant constant. C'est en effet ce qui se passe dans l'excitation électrique, comme je l'ai montré.

Les équations sont encore transcendantes et ne se prêtent pas au calcul algébrique, mais elles sont assez simples pour que l'on puisse bien saisir ce qu'elles représentent. Et d'autre part, l'intuition permet de suivre en gros la marche d'un phénomène déterminé. C'est-à-dire que ce modèle hydraulique simplifié nous fournit une image du processus de l'excitation.

Cette image est remarquable. Considérée d'abord, ainsi que je l'ai

dit plus haut, comme une approximation à grands traits, comme un moyen de vulgarisation en quelque sorte, elle s'est prouvée capable de démontrer, et par conséquent de faire prévoir, des détails délicats dans l'efficacité du courant électrique en fonction du temps.

Sûrement elle n'est pas exacte. Par exemple, la courbe de croissance de  $h$  sous l'action d'un courant constant

$$h = \frac{i}{2} \left[ t + \frac{1}{2k} (1 - e^{-2kt}) \right]$$

qui représente la polarisation au voisinage immédiat de la membrane hémiperméable ou de la surface de séparation de deux phases, ressemble assez à la courbe  $i\sqrt{t}$  jusqu'au moment où le terme exponentiel est devenu pratiquement zéro (disons jusqu'au moment où  $2Kt$  est devenu égal à trois ou à quatre) ; mais à partir de là, elle prend la tangente et poursuit en ligne droite, tandis que certainement la polarisation continue à s'infléchir vers l'axe des temps, s'accroissant de moins en moins vite. Mais peut-être tous les phénomènes intéressants ont-ils lieu dans le domaine où précisément le terme exponentiel n'est pas encore négligeable.

En fait, l'appareil réagit au courant d'eau comme l'objet physiologique au courant électrique, et l'on voit, réellement, le mécanisme des données essentielles, restées jusqu'ici paradoxales de l'excitation électrique : efficacité limitée au début du passage du courant et nécessité de la brusquerie.

#### 86. Relation théorique entre la perméabilité et l'excitabilité. —

Le coefficient chronologique variable d'un tissu à un autre, sur lequel nous avons insisté tout au long de cet ouvrage, s'introduit très naturellement dans l'expérience hydraulique et on peut à volonté le changer dans de très larges limites ; il s'explique ici très facilement. Il dépend simplement de la perméabilité du tuyau qui réunit les deux vases ; quand cette perméabilité est grande, les temps à considérer sont petits ; si elle est petite, ils sont grands ; suivant qu'on intercale entre les deux vases un tube capillaire, ou un tube un peu large, les phénomènes sont accomplis en quelques secondes ou peuvent se dérouler sur plusieurs minutes.

Mathématiquement, on voit cette perméabilité, symbolisée dans les formules ci-dessus par la lettre  $k$ , intervenir comme coefficient du temps. On la voit aussi intervenir dans l'équation d'équilibre comme dénominateur du terme qui exprime la différence de hauteur entre les deux vases, c'est-à-dire du terme qui représente la grandeur efficiente pour l'excitation, la cause prochaine de la réaction ; autre-

ment dit, l'effet utile du courant d'eau est inversement proportionnel à cette perméabilité, ou, réciproquement, le courant doit lui être proportionnel pour produire, toute chose égale d'ailleurs, un effet donné. Nous avons déjà rencontré cette influence inverse d'une perméabilité sur l'intensité et sur la durée ; c'était (§ 79) avec le condensateur représentant la polarisation suivant HELMHOLTZ, quand on ajoute entre ses deux armatures une communication plus ou moins résistante. Et à cette occasion, nous avons vu que cette variation inverse des deux paramètres est de règle quand l'expérimentation physiologique altère l'excitabilité nerveuse.

Cette concordance ne prouve rien pour la nature véritable du processus en cause ; il s'agit uniquement de la forme de ce processus en fonction du temps, et des phénomènes essentiellement différents peuvent avoir la même forme ; ici, nous avons de l'eau qui coule dans des tubes ; nous pensons à des ions qui se déplacent dans un colloïde, et pour la même étude, NERNST utilisait les équations de FOURRIER sur la propagation de la chaleur. Mais ici la perspective ouverte par la théorie se trouve réalisée dans les faits.

En 1914, tout d'abord, j'ai vu par hasard, avec LEGENDRE, la myéline de la fibre nerveuse se gonfler sous l'action du chloroforme, de l'éther, de la cocaïne, des décalcifiants, etc. : ce gonflement, c'est-à-dire évidemment une absorption d'eau, marche *pari passu* avec une altération de l'excitabilité consistant en ceci : le seuil pour les temps longs augmente, la durée utile diminue. Dans l'un quelconque de nos deux modèles ci-dessus, une altération de ce sens signifierait : augmentation de la perméabilité. N'est-ce pas aussi une augmentation de perméabilité qui se manifeste par ce gonflement de la myéline ?

87. A vrai dire, le terme *perméabilité* demande quelque explication, surtout appliqué aux tissus animaux, lorsqu'on a rejeté, comme je l'ai fait au § 77, l'existence à la périphérie des cellules de toute membrane capable de jouer un rôle physique important.

Une membrane, suivant la conception d'OVERTON, conception généralement adoptée actuellement, c'est-à-dire une membrane constituée essentiellement de lipoïdes, rendrait le phénomène immédiatement clair pour le cas du chloroforme ; l'augmentation de la perméabilité cellulaire par cette substance est même de notion courante.

Sans cette membrane, on peut aussi avec moins de précision apparente ou plutôt suivant un mécanisme qui nous est moins familier, se représenter l'action du chloroforme, de l'éther, etc., sur un complexe albumino-lipoïdique constituant la masse de la matière vivante.



Le protoplasma ou n'importe quelle portion cellulaire différenciée en *phase* distincte possède comme n'importe quelle gelée colloïdale un certain pouvoir d'absorption pour le liquide ambiant. Ce pouvoir s'exercera plus ou moins amplement suivant les facilités offertes par ce liquide, notamment suivant la pression osmotique de celui-ci ; (on pourrait définir cette pression osmotique comme l'inverse du degré de liberté de l'eau ; c'est ce qui a pu maintenir si longtemps les raisonnements basés sur la cellule considérée comme un osmomètre) mais il dépend tout d'abord d'une qualité propre au colloïde.

Prenons des images grossières, mais tombant sous le sens : la cellule n'est pas une vessie : c'est une éponge ; le gonflement de celle-ci dans un liquide donné dépend des propriétés physiques de ses trabécules et toutes les actions physiques ou chimiques qui agissent sur la cohésion de ces trabécules modifieront l'aptitude au gonflement, la perméabilité de l'éponge.

Or, MAYER et SCHAEFFER ont montré que cette qualité est pour chaque espèce de cellule liée à la composition chimique des lipoides constituants (1914). L'adjonction d'une petite quantité d'un solvant quelconque des lipoides, qu'il faut alors considérer comme dissoute dans les lipoides cellulaires, doit évidemment changer les propriétés du complexe ; que ce soit dans le sens d'une diminution de cohésion, c'est-à-dire d'un accroissement de pénétrabilité pour l'eau ou le liquide ambiant, cela semble assez naturel.

En fait, avec ou sans membrane, le chloroforme, l'éther augmentent la perméabilité des tissus et diminuent les durées utiles dans l'excitation ; c'est la relation prévue par notre théorie. Le calcium qui tend à insolubiliser les lipoides, à augmenter la cohésion, la rigidité de la matière vivante, et qui, en fait, diminue son imbibition, augmente les durées utiles dans l'excitation ; c'est la même relation en sens inverse. Il existe normalement une certaine proportion de calcium dans les tissus et les humeurs de l'organisme ; les substances chimiques qui mettent ce calcium hors de cause en le précipitant, par exemple les oxalates, agissent, en plus faible, comme le chloroforme et l'éther à la fois sur l'excitabilité et sur l'imbibition. Il est plus surprenant de voir des alcaloides, comme la cocaïne, produire la même action. Après avoir constaté cette action sur la fibre nerveuse, je me suis demandé s'il ne serait pas possible de généraliser. J'ai fait sur le muscle, avec M<sup>me</sup> LAPICQUE, quelques expériences systématiques qui ont donné des résultats régulièrement dans le sens de l'hypothèse (1914).

88. **Expériences sur le muscle.** — Nous avons opéré avec une solution *balancée* au point de vue du potassium et du calcium ; (elle

contenait par litre 1/10 molécule de NaCl, 1/1000 M. CaCl<sup>2</sup> et 2/1000 M. KCl).

Nous avons recherché si divers alcaloïdes, connus de nous comme modificateurs de l'excitabilité musculaire, influençaient cette inhibition dans un sens ou dans un autre.

En général, le sel d'alcaloïde était dissous dans l'eau physiologique ci-dessus. L'addition de ce sel même dans la proportion de 1 à 2 pour 100 en raison de son poids moléculaire élevé, modifie relativement peu la pression osmotique de la solution. On peut, en première approximation, négliger cette différence; en effet : 1<sup>o</sup> les phénomènes observés sont bien au-dessus, comme grandeur, de ce qui lui serait imputable; 2<sup>o</sup> ils se produisent tout aussi bien en sens inverse; 3<sup>o</sup> nous avons fait quelques expériences de contrôle en établissant par cryoscopie l'isotonie entre les solutions à comparer, et les résultats se sont trouvés sensiblement les mêmes que quand cette précaution n'avait pas été prise.

Voici quelques-uns de nos chiffres à titre d'exemple :

Nous faisons égal à 100 le poids primitif du ou des muscles (pratiquement 1 à 2 grammes) gastrocnémien et muscles de la cuisse, et nous donnons simplement le poids relatif obtenu après immersion pendant le nombre d'heures indiquées.

1<sup>o</sup> Poison augmentant les durées utiles (ou les chronaxies). Un muscle (C) immergé dans l'eau physiologique additionnée de 1 pour 100 de curare augmente de poids moins que le muscle symétrique (N) immergé le même temps dans l'eau physiologique simple.

			N	C
Exp. II.	Après	6 heures.	108	104
Exp. III.	—	6 —	111	108
—	—	24 —	110	106
Exp. V.	—	4 —	106	104

La différence est plus visible si on emploie de part et d'autre des solutions hypotoniques (la solution précédente additionnée de un demi-volume d'eau distillée).

Après 12 heures    N 126    C 115

2<sup>o</sup> Poison diminuant les durées utiles.

Un muscle (E) immergé dans l'eau physiologique additionnée de 2 pour 100 de salicylate d'ésérine (ou physostigmine) augmente de poids notablement plus que le muscle symétrique (N) immergé dans l'eau physiologique simple.

Après 2 heures    N 106    E 118  
Après 18 heures    N 109    E 136

La différence devient particulièrement frappante si l'on prend deux solutions au même titre, l'une d'un alcaloïde qui augmente la chronaxie, l'autre d'un alcaloïde qui la diminue.

Voici, dans deux expériences, les chiffres donnés par deux muscles symétriques immergés d'une part (E) dans de l'eau physiologique additionnée de 2 pour 100 de chlorhydrate d'ésérine, d'autre part (S) dans de l'eau physiologique additionnée de 2 pour 100 de sulfate de *spartéine* qui augmente les durées utiles.

			E	S
Exp. X.	Après	2 heures.	117	102
—	—	18	124	104
Exp. XI.	—	4	109	104
—	—	8	110	101

89. **Discussion théorique.** — En résumé, les anesthésiques, le calcium, et tous les alcaloïdes essayés nous ont donné le parallélisme entre le pouvoir d'imbibition et le rôle de la durée dans l'excitation ; ce parallélisme se retrouve même dans la comparaison entre deux excitabilités naturelles ; le muscle rapide se gonfle davantage dans une solution hypotonique que le muscle lent (1). Il est trop constant pour qu'on puisse le considérer comme contingent et le tenir en dehors de la théorie.

Il est impossible d'en rendre compte par la formule de NERNST ; Soit l'intensité liminaire pour le courant constant

$$i = \frac{(C - C_0) \sqrt{\Pi D}}{2 s \sqrt{t}}$$

La seule grandeur qui semble pouvoir être mise en cause est D ; la diffusion pourrait être facilitée par un accroissement d'imbibition ou de perméabilité ; mais il n'y aurait alors rien de changé pour le temps et *i* varierait *en sens inverse* de ce que montre l'expérience.

L'*accommodation* considérée comme une réaction chimique ne présente aucune base saisissable pour le phénomène.

Dans la formule de HILL (toujours pour l'intensité liminaire du courant constant, cas le plus simple et le plus facile à lire), on trouve quelque chose qui semble d'abord répondre à la question. La distance *a* entre les deux parois polarisées intervient au dénominateur, et dans le facteur du temps qui est en exposant, et dans le paramètre qui représente la hauteur du seuil (§ 82). Avec une imbibition augmentée, c'est-à-dire avec l'introduction de liquide supplémentaire dans le tissu, tous les éléments de la structure s'écarteront les uns des autres,

(1) Marcelle LAPICQUE, Soc. de Biologie, 10 juillet 1920.

et la distance entre deux éléments quelconques augmentera. Ainsi le seuil s'abaisserait, et la grandeur du temps qui amène la fonction à une valeur donnée augmenterait. Mais la variation d'excitabilité s'observe sans qu'il y ait imbibition ; un muscle empoisonné par le curare ou par la physostigmine montre cette variation sans avoir changé de volume, sans avoir modifié les rapports géométriques de ses éléments ; quand nous ferons agir un liquide hypotonique, alors seulement la perméabilité plus ou moins grande qui a déjà conditionné l'excitabilité se révélera par une imbibition plus ou moins ample, mais restée jusque là virtuelle.

Ainsi pour expliquer cette relation expérimentalement constatée entre l'excitabilité et la perméabilité, il paraît nécessaire de poser le phénomène sous la forme à laquelle nous avons été conduits par l'inefficacité des courants progressifs ; l'excitation ne dépend pas simplement d'une polarisation électrolytique qui diffuse en recul devant une paroi infranchissable ; la perturbation diffuse aussi à travers un certain constituant de ce tissu, ou à travers la surface de séparation contre laquelle elle est créée par le courant ; et cette extension s'oppose à la naissance d'une excitation sous l'effet de la perturbation primordiale. Cet effet antagoniste devient appréciable, puis prédominant si l'excitation n'a pas encore été obtenue au bout d'un temps qui est plus ou moins long suivant la nature du tissu excité, et qui, sur un tissu donné, s'allonge ou se raccourcit quand on modifie par un agent chimique la perméabilité de ce tissu.

Une théorie de l'excitation électrique doit impliquer cette perméabilité. Le mécanisme de celle-ci peut être conçu de diverses manières ; je vois deux hypothèses qui correspondent chacune à l'un des modèles hydrauliques ci-dessus :

1<sup>o</sup> A la limite de deux phases, la polarisation électrolytique est causée, non par un arrêt, mais par un ralentissement des ions. Admettons, pour fixer les idées, et puisque nous savons que le pôle excitant est le négatif, admettons qu'il s'agit d'ions OH qui, dans le milieu A, s'éloignent de la cathode avec une vitesse  $V$ , et dans le milieu B, avec une vitesse  $v < V$  ; à la limite de A se fait une accumulation d'ions OH, qui appelle en face d'elle une accumulation de charges positives, augmente localement l'intensité du champ électrique et par suite franchit la séparation avec une vitesse croissante fonction de la perturbation. Si l'excitation est fonction du rapport de la concentration en ions OH dans l'une et l'autre phase, c'est-à-dire fonction de la différence des pH comme un grand nombre de phénomènes, et notamment l'imbibition des colloïdes, nous trouvons les conditions reproduites par les deux vases communicants suspendus à une balance boîteuse.

Le fonctionnement de ce modèle, nous l'avons vu, reproduit l'ensemble des phénomènes de l'excitation de fermeture. Les équations auxquelles il conduit sont malheureusement, quoique assez simples pour être facilement comprises à la lecture, impossibles à manier par le calcul ; d'ailleurs, si on voulait les appliquer à des vérifications numériques d'expériences, il ne semble pas qu'on doive arriver à une bonne concordance, car dans le premier vase, celui qui reçoit directement le courant d'eau, image du milieu A ci-dessus tourné du côté de l'électrode excitante, il nous manque l'effet de la diffusion au sens de NERNST, la représentation du reflux d'ions qui empêcherait la perturbation de croître proportionnellement au temps, même si le passage en B était nul, c'est-à-dire si le tuyau de communication avec le second vase était complètement fermé. On pourrait évidemment pratiquer au bas de ce premier vase une fuite reproduisant plus ou moins exactement la diffusion de NERNST ; mais même avec une simple fuite, proportionnelle soit à la hauteur soit à la racine carrée de la hauteur de l'eau dans le vase, je doute qu'on puisse encore intégrer ;

2<sup>o</sup> Avec l'autre modèle hydraulique, celui qui comprend un grand nombre de vases parallèles pour figurer la diffusion, j'ai montré qu'on retrouvait d'assez près l'allure du phénomène de l'excitation en considérant, non plus comme NERNST, la perturbation à l'origine (dans le premier vase) mais le rapport des hauteurs prises en deux vases plus ou moins distants. Là aussi intervient une perméabilité variable qui règle l'allure chronologique de l'excitabilité ; les tubes de communication de vase à vase ont un diamètre fixe, mais considérer deux vases plus ou moins distants, c'est prendre une longueur plus ou moins grande de ces tubes, et une résistance de passage proportionnelle à cette distance.

Où trouver dans l'organisme l'homologue d'un tel schéma ? A. V. HILL, en conclusion d'une amicale discussion par lettres qui a suivi la parution de son mémoire de 1910, m'écrivait à peu près ceci : « Je reconnais que vos résultats sont parfaitement valables ; mais votre hypothèse est parfaitement arbitraire. Je me demande quel phénomène fantastique vous devrez imaginer pour en préciser l'application. »

**90. Retour à l'électrotonus ; conducteur à noyau de mercure.** — Or, il y a un phénomène classique qui répond à la question ; c'est l'électrotonus. Je me demande comment nous avons pu, nous les physiologistes qui avons emboîté le pas à NERNST sur la théorie physique de l'excitation électrique, oublier que l'électrotonus était une base de théorie déjà solidement établie par l'expérience et toute prête pour de nouvelles constructions. D'autant plus qu'il s'agissait

de polarisation! NERNST, considérant vaguement des cellules en général, est parti du premier schéma géométrique qui s'est présenté à son esprit de physicien ; nous aurions dû en tout cas nous rappeler que le cylindraxe nerveux, objet des expériences typiques pour l'excitation, ne se polarise pas suivant des cloisons transversales inexistantes, mais suivant une surface cylindrique à génératrices longitudinales ; c'est la conception du conducteur à noyau, bien posée par MATTEUCCI il y a trois quarts de siècle, étudiée continuellement jusqu'au XX<sup>e</sup> siècle par toute une série de physiologistes éminents ; la nouvelle chimie physique aurait dû s'en emparer ; nous aurions dû tout de suite inviter NERNST lui-même à y appliquer ses talents. Je n'ai même pas songé sur le moment à m'en servir pour répondre à HILL!

Trois ans plus tard seulement, à propos de certains résultats expérimentaux de CARDOT et LAUGIER sur lesquels nous allons revenir, dans des recherches qui ont été interrompues par la guerre et qui n'ont jamais été publiées, j'ai commencé à m'occuper de cette polarisation en long.

Sans avoir besoin de savoir ce qu'est en soi l'influx nerveux, on voit facilement comment la perturbation locale, liée directement à la polarisation et suivant les lois de la physique, peut produire une perturbation qui se déplace à la façon d'une onde et dont la naissance réponde aux conditions un peu paradoxales que la physiologie nous montre pour l'excitation. Il suffit pour cela de recourir aux analogies mécaniques, qui bien souvent révèlent à notre imagination, formée par la vue des mouvements des masses, des conditions logiques générales.

Soit une longue cuvette horizontale en forme d'un demi-cylindre de plusieurs centimètres de diamètre (par exemple un gros tube de verre fendu le long de deux génératrices et fermé à ses deux extrémités au moyen de cire à modeler) ; on y verse de l'eau fortement acidulée par  $\text{SO}^4\text{H}^2$ , puis du mercure. Ce métal se dispose sous forme d'une bande à section elliptique au-dessous de l'acide. L'ensemble donne un conducteur à noyau *liquide*. Plaçons dans l'acide, vers les extrémités de la cuvette, deux fils de platine servant d'électrodes, et faisons passer un courant électrique sous un potentiel de quelques volts. En face de chacune des électrodes on voit naître et s'étendre la polarisation, qui se révèle par la couche de bulles gazeuses ou d'oxyde à la surface du mercure ; et en même temps, par le phénomène bien connu utilisé dans l'électromètre capillaire, la tension superficielle variant avec la charge électrique, le mercure se contracte devant l'anode et surtout se dilate devant la cathode. Pour un voltage donné, pas trop fort, on arrive en un temps court, de l'ordre de la seconde, à un état stable ; mais la naissance même de la déformation a suscité une véritable

onde mécanique qui se déplace rapidement le long de la bande de mercure, comme l'onde classique à la surface de l'eau tranquille où l'on a jeté une pierre. Sauf que son amortissement est rapide et qu'on la voit s'éteindre progressivement sur un parcours de quelques centimètres, au plus d'un à deux décimètres, cette onde me paraît une assez bonne image de l'influx nerveux (1). Notamment, comme cet influx, elle est distincte de la perturbation électrolique; elle apparaît également, s'il y a place pour cela, à droite et à gauche de l'action locale qui l'engendre, et se propage indifféremment dans un sens et dans l'autre, avec une vitesse qui lui est propre et qui ne dépend pas de l'excitation.

Si le courant électrique, au lieu de s'établir brusquement, monte lentement de zéro à la même intensité que tout à l'heure, il provoque, lentement aussi, la même déformation locale; mais cette fois on n'en voit pas partir une onde qui chemine ensuite pour son compte. C'est l'inefficacité des courants progressifs telle que nous la donne l'expérience physiologique. D'autre part, si l'on fait passer des courants constants à début brusque pendant des temps très courts, de l'ordre du dixième, puis du centième de seconde, pour faire apparaître une onde de grandeur donnée, ou mieux, la plus petite onde perceptible (seuil), il faut appliquer des intensités d'autant plus grandes que le temps est plus court; la relation est, en gros (je n'ai pas cherché à préciser), de la forme que nous avons vue en physiologie.

Sur un tel modèle il est assez facile de concevoir le rôle du temps et de la brusquerie. Un caillou sphéroïdal qu'on descend lentement au bout d'une ficelle dans l'eau du bassin, y pénètre sans faire naître une onde comme lorsqu'on l'y jetait. C'est que le volume d'eau déplacé par la pierre, au lieu de former dans une petite région autour du point d'impact une intumescence, origine de l'onde, s'est réparti progressivement sur un large espace; nous pouvons appeler cela diffusion de la pression hydrostatique, en prenant le mot *diffusion* au sens large.

Sur notre conducteur à noyau de mercure, le phénomène est plus complexe, à la fois électrique et mécanique, mais tombe encore sous le sens dans son allure générale.

Sur le nerf, nous ne voyons plus rien; mais nous savons par l'étude qui a été faite de l'électrotonus au moyen des appareils de physique, qu'il se produit en face de chaque électrode une polarisation qui s'étend rapidement dans la longueur, comme sur le mercure. L'influx ner-

---

(1) Seulement une image; je ne suis pas porté à croire, comme Sutherland que l'influx nerveux soit réellement une réaction élastique du cylindraxe, quelles que soient les analogies de forme, au point de vue mathématique et la concordance d'ordre de grandeurs physiques développées par cet auteur (*Amer. Journ. of Physiology*, 1905, 1906, 1908).

veux est inconnu dans sa nature, mais nous savons qu'il dépend, au point de vue du temps, de cette polarisation comme l'onde mécanique ci-dessus de la polarisation du mercure. N'est-on pas amené naturellement à penser que c'est parce que la naissance de cet influx dépend aussi du gradient de polarisation au long du nerf ? En précisant, on reviendrait à l'hypothèse qualifiée par HILL d'arbitraire et fantasque.

Il y a encore un fait physiologique, oublié dans la théorie physique de l'excitation, qu'il faudra bien y faire rentrer et qui s'accorde avec cette hypothèse ; c'est que le courant électrique doit être longitudinal pour être efficace ; oblique, son efficacité se réduit proportionnellement au cosinus de l'angle qu'il fait avec le nerf ; et tout à fait transversal, il n'est plus efficace du tout. Pourtant, dans ce dernier cas, on a le schéma géométrique postulé par NERNST : des cloisons polarisables à distance cellulaire, traversées par le courant ; et en fait, c'est alors que l'on a la polarisation maximale, c'est-à-dire la plus grande résistance apparente causée par des forces contre-électromotrices ; mais il n'y a pas d'excitation.

Sous l'influence d'un courant longitudinal, la polarisation du conducteur à noyau s'étale très rapidement parce que le courant, arrêté par la polarisation qu'il produit, suit l'enveloppe moins conductrice pour aller de plus en plus loin reprendre la voie du noyau, qu'il polarise ainsi de proche en proche ; la diffusion au sens strict, telle que la considérait NERNST, diffusion des molécules ou des ions, résultant de l'agitation thermique, ou même diffusion des ions, d'un seul et même signe accumulés par une polarisation et se repoussant les uns les autres en vertu de leur charge électrique, est infiniment plus lente que cette diffusion au sens large. Sur le nerf l'électrotonus atteint une distance de plusieurs centimètres en un temps trop court pour être directement accessible à nos sens. Or, il y a une catégorie de faits physiologiques qui impliquent pour le phénomène une vitesse de cet ordre.

**91. Influence de la distance des électrodes.** — Depuis longtemps, on a constaté une influence de l'écartement des électrodes sur l'excitabilité. Le seuil s'élève quand on rapproche les électrodes ; toute une série d'auteurs sont d'accord sur ce point ; les contradictions sont rares et sans portée.

Des expériences systématiques de CARDOT et LAUGIER, en 1914, ont d'abord vérifié ce point et montré que le seuil pour les temps longs est influencé de cette manière ; de plus, elles ont montré que les durées utiles diminuent quand les électrodes se rapprochent.

Qualitativement, la théorie de NERNST rend compte de cette double



variation ; si les deux polarisations de signe contraire viennent à se rencontrer et à s'influencer l'une l'autre, elles s'affaiblissent mutuellement ; NERNST avait déjà fait remarquer que le rapprochement des deux cloisons polarisables aurait pour effet de diminuer l'efficacité du courant, « effet impossible à calculer, disait-il, mais intuitivement clair ». La formule de HILL permet ce calcul, je rappelle que cette formule, en faisant égal à 1 son paramètre  $\mu$  sans intérêt ici, est pour l'intensité liminaire  $i$  en fonction de la durée  $t$  de passage du courant constant

$$i = \frac{\lambda}{1 - \theta^t}$$

$$\lambda = \frac{2mD}{sa} \quad \text{et} \quad \theta = e^{-D \left( \frac{\pi}{a} \right)^2}.$$

Il résulte que si  $a$  diminue,  $\lambda$ , seuil pour les temps longs, augmente et la durée de passage  $t$  pour laquelle on atteint ce seuil, quand  $\theta$  est devenu pratiquement zéro, diminue.

J'ai, avec PÉTETIN (1910), étudié ce cas sur le modèle hydraulique ; on y voit que la réaction réciproque des polarisations, non seulement diminue la grandeur du phénomène, mais encore raccourcit le temps dans lequel le phénomène s'accomplit.

Nous avons donc bien, dans la théorie de NERNST, la forme de l'influence de la distance sur l'excitabilité, mais quel serait l'ordre de grandeur à considérer pour cette distance ?

Nous connaissons la grandeur du temps ; pour le sciatique de la Grenouille et pour les nerfs rapides en général, il s'agit de millièmes de seconde. La diffusion dans le cylindraxe, milieu très aqueux, mais visqueux à la façon d'une gelée, ne saurait être plus rapide que dans les solutions purement aqueuses où l'on a mesuré les coefficients de diffusion connus en physique ; elle y est probablement plus lente ; elle doit être encore plus lente dans la myéline ; tout au plus peut-on admettre qu'elle reste du même ordre de grandeur, ainsi qu'on l'a observé dans la gélatine. Cet ordre de grandeur est  $10^{-6}$  centimètre-seconde. Cherchons avec ces valeurs de  $t$  et de  $D$  pour quelle distance

$a$  l'expression  $D \left( \frac{\pi}{a} \right)^2 t$  de la formule de HILL serait égale à 1 ; il vient  $a = \sqrt{10^{-8}} = 10^{-4}$ , soit  $1 \mu$ . Or la distance des électrodes se mesure en millimètres, sinon en centimètres, c'est-à-dire qu'elle est mille ou dix mille fois plus grande. Avec  $a = 1$ , il faudrait que  $t$  fût de l'ordre de  $10^5$  secondes, tout au moins de  $10^4$  secondes, soit des heures, pour que  $\theta$  fût notablement influencé par une variation même importante de  $a$ .

Physiologiquement, voici ce qu'on observe relativement à la distance (sciatique de Grenouille). Les électrodes sont, dans les dispositifs courants, écartées de 6 à 8 millimètres ; en augmentant cette distance, on abaisse un peu le seuil et augmente un peu le temps utile jusque vers 15 millimètres ; un accroissement ultérieur de l'écartement est sans influence ; à partir de cette distance, c'est le nerf lui seul qui conditionne son excitabilité. Pour des distances au-dessous de 8 millimètres, le seuil remonte et la durée diminue de plus en plus. C'est-à-dire que les deux polarisations arrivent juste à se rencontrer dans les 3 millièmes de seconde du temps utile si l'écartement est d'environ 15 millimètres.

Cette conception entraîne la conséquence suivante susceptible d'une vérification expérimentale directe : si l'on provoque l'excitation au moyen d'une onde électrique très brève, durant moins d'un millième de seconde, il faudra rapprocher les électrodes jusqu'à une distance moindre que dans le cas précédent pour influencer le seuil, et ce rapprochement, pour gêner le processus et relever le seuil, devra être d'autant plus grand que l'onde électrique sera plus brève.

Voici trois expériences à titre d'exemples (1) :

Distance des électrodes en millimètres	Voltage liminaire pour des ondes durant (millièmes de seconde)		
	3	0,5	0,3
30	0,22	»	»
15	0,22	»	»
12,5	0,24	0,101	0,88
10	0,27	0,101	0,88
7,5	0,35	0,105	0,88
5	0,55	0,140	1,20

La distance minima pour laquelle le seuil se relève est ainsi de 12 millimètres pour le premier cas, de 8 pour le second et de 6 environ pour le troisième.

Ce qui s'accorde parfaitement avec la conception que le phénomène tient à la neutralisation réciproque des deux polarisations inverses marchant à la rencontre l'une de l'autre avec une vitesse mesurable, mais infiniment plus grande que celle de la diffusion pure et simple.

Nos chiffres ne nous donnent pas des éléments suffisants pour calculer cette vitesse, ni même pour déterminer la forme de la propagation

(1) Il s'agit d'expériences indépendantes l'une de l'autre ; dans chacune d'elles, qui consiste à déterminer le voltage liminaire pour une durée constante et des distances d'électrodes variables, on doit considérer la marche de ce voltage liminaire et la façon dont il se relève pour les petites distances (les précautions nécessaires ont été prises pour que la résistance ne varie que d'une façon négligeable). Il n'y a pas lieu de comparer les voltages d'une expérience à l'autre.

en fonction du temps. Certainement il ne s'agit pas d'une vitesse uniforme pouvant s'exprimer par une longueur dans l'unité de temps ; il est probable d'ailleurs que l'intensité du courant polarisant et l'ensemble des conditions électriques influent sur la rapidité de propagation. Admettons que celle-ci, comme la diffusion simple, comme la polarisation suivant le schéma de NERNST, gagne de l'espace proportionnellement à la racine carrée du temps,  $l = k\sqrt{t}$  ; nous pouvons des chiffres ci-dessus tirer un ordre de grandeur. La longueur  $l$  est dans chaque cas la demi-distance des électrodes. Nous obtenons ainsi : —  $8 : \sqrt{3} = 4,6$  ; —  $4 : \sqrt{0,5} = 5,6$  et  $3 : \sqrt{0,3} = 5,5$ . Soit en moyenne 5 millimètres, l'unité de temps étant le millièrne de seconde. En centimètres-seconde,  $0,5 \times \sqrt{1.000}$ , cette constante  $k$  aurait une valeur voisine de 15. La constante de la diffusion pure et simple est quelques millions de fois plus petite.

*En résumé*, la diminution d'efficacité du courant électrique qui se produit quand on rapproche les électrodes s'explique fort bien par une neutralisation réciproque des deux polarisations inverses. Mais il faut, au lieu de figurer ces polarisations suivant le schéma de NERNST, revenir à la polarisation des conducteurs à noyau, c'est-à-dire à l'*électrotonus*, comme base physique du processus d'excitation.

D'ailleurs une théorie complète devra comprendre dans son principe même l'*excitation d'ouverture*, celle qui résulte de la cessation brusque du courant électrique, et qui, fait capital, naît à l'anode au lieu de la cathode. Nous avons dans tout cet ouvrage, déjà bien chargé, laissé de côté tout ce qui concerne cette excitation d'ouverture ; mais CARDOT et LAUGIER ont montré qu'elle comporte l'intervention de durées caractéristiques variant pour chaque objet, pour chaque condition physiologique, avec les durées qui entrent en jeu pour l'excitation de fermeture ; ce seraient presque les mêmes lois, avec des durées plus grandes, environ dix fois plus grandes dans chaque cas. NERNST et HILL ont essayé d'amorcer une explication de l'excitation d'ouverture par le phénomène chimique qu'ils introduisent hypothétiquement entre la polarisation et l'excitation. La considération de l'*électrotonus* paraît capable de fournir une bien meilleure base.

---

## CHAPITRE X

### Recherche d'une constante de temps mathématique

92. De l'étude détaillée que nous venons de faire au long du chapitre précédent, il résulte que la théorie physique de l'excitation électrique n'est pas encore faite.

Mais dans cette étude, à la fois critique et expérimentale, nous n'étions pas poussés uniquement par la tendance essentielle de la physiologie générale : faire rentrer la vie dans le cadre des lois inorganiques. Le processus physico-chimique que nous cherchions à saisir comporte évidemment une constante de temps, largement variable d'un tissu à un autre, capable de conditionner cette influence particulière de la durée sur laquelle nous avons fixé notre attention dès le début de cet ouvrage. La connaissance d'une telle constante nous aurait fourni un moyen rationnel de caractériser les excitabilités diverses et c'est par une telle connaissance seulement que peut être définitivement résolu le problème que nous nous sommes posé.

A tout le moins, si nous n'avons pas déterminé exactement en quoi consiste l'excitation, possédons-nous une expression algébrique traduisant convenablement son décours en fonction du temps ? celle-ci, fût-elle purement mathématique et actuellement inintelligible au point de vue physique, nous permettrait du moins d'exprimer rationnellement la vitesse relative de l'excitabilité.

Certaines formules ont été proposées pour remplir ce desideratum ; nous les avons déjà discutées à propos des théories qu'elles expriment : nous allons les reprendre à ce nouveau point de vue qui est, en somme, un point de vue pratique. Pour simplifier il faut s'en tenir aux passages limités de courant constant.

La formule de NERNST,  $i = k : \sqrt{t}$  sera laissée provisoirement de côté ; elle ne met pas en évidence une constante de temps, et on n'a pas cherché à l'utiliser dans ce sens ; nous y reviendrons tout à l'heure.

Les autres peuvent se ramener à deux conceptions. 1<sup>o</sup> La courbe est une exponentielle ; 2<sup>o</sup> La courbe est une hyperbole équilatère.

93. **Erreurs pratiques avec la formule exponentielle.** — Celle-ci a d'abord été proposée par HOORWEG, dans son mémoire initial de 1897, non comme formule d'interpolation, mais comme loi fondamentale pour remplacer celle de DU BOIS-REYMOND. Supposant que l'efficacité du stimulus à un instant donné dépend de l'intensité à ce moment, mais décroît exponentiellement à partir du début du passage, on trouve, quand le temps s'accroît, de  $t$  à  $t+dt$  que la quantité dont s'accroît l'excitation  $\eta$  est

$$d\eta = \alpha i \cdot e^{-\beta t} dt.$$

Satisfaisante pour l'esprit, au premier abord, quand nous pensons à un passage de courant constant à début brusque, ou bien à une décharge de condensateur, cette formule simple et d'une allure usuelle en physique met bien en lumière un facteur du temps, ou, si on en prend l'inverse  $1 : \beta$ , une durée caractéristique.

Cette constante de temps pourrait s'obtenir assez facilement par le calcul sur des chiffres expérimentaux. En effet, la différentielle ci-dessus intégrée dans le cas du courant constant à début brusque et à durée limitée conduit, pour l'intensité liminaire  $i$  en fonction du temps de passage  $t$ , à une expression de la forme :

$$i = \frac{a}{1 - e^{-\beta t}}$$

formule d'interpolation assez simple, permettant, sur une préparation physiologique donnée, d'obtenir  $\beta$  avec deux déterminations expérimentales.

On ne peut pas, il est vrai, avec deux couples quelconques de valeurs expérimentales de  $i$  et de  $t$ , calculer les deux constantes et notamment  $\beta$  qui nous intéresse. Mais on le peut dans deux cas particuliers dont on n'aurait qu'à faire choix pour l'expérience.

1<sup>o</sup>  $a$ , il est facile de le voir, représente l'intensité liminaire dans le cas d'une durée de passage pratiquement infinie ; on déterminerait donc directement sa valeur par une première expérience ; une autre mesure faite ensuite avec une durée finie quelconque (assez courte pour que  $i$  soit notablement plus grand que  $a$ ) permettrait le calcul.

2<sup>o</sup> Si l'on prend deux durées  $t_1$  et  $t_2$  doubles l'une de l'autre et assez brèves pour que les deux valeurs expérimentales de  $i$  correspondantes diffèrent notablement l'une de l'autre, on aura en posant

$$e^{-\beta t} = x$$

$$i_1 = \frac{a}{1-x} \quad \text{et} \quad i_2 = \frac{a}{1-x^2}$$

L'expression n'est plus transcendante, et il est élémentaire de résoudre le système des deux équations où  $a$  et  $x$  sont les deux inconnues.

Malheureusement, cette formule d'interpolation est inexacte, et conduirait à des valeurs de  $\beta$  sensiblement différentes suivant les durées choisies. L'ayant retrouvée en 1907 à partir de considérations tout à fait différentes, je m'y suis attaché quelque temps, puis je l'ai abandonnée en raison de cette inexactitude, comme je l'ai indiqué brièvement au § 78.

Nous allons, au point de vue qui nous occupe maintenant, préciser les écarts auxquels elle conduirait.

Soit l'expérience 1, § 48 sur le sciatique gastrocnémien de la Grenouille. En calculant sur deux durées doubles l'une de l'autre, suivant les durées choisies dans ce but, la constante de temps présente les valeurs diverses que voici (en millièmes de seconde, comme les durées de passage elles-mêmes).

Par 3	et 1,5	1,07
Par 2	et 1	0,93
Par 0,66	et 0,33	0,51

Voici, d'autre part, les valeurs qu'elle présente si on la calcule par la durée infinie d'une part, et d'autre part les durées finies indiquées ci-dessous.

$\infty$	et 0,33	1,25
$\infty$	et 1	0,91
$\infty$	et 2	0,80

Il y a donc un écart plus grand que du simple au double. Sur un muscle lent, on serait exposé à des écarts encore plus importants.

**94. Cas particulier de l'exponentielle suivant la théorie de Hill.** — HILL, par un raisonnement que nous avons exposé au § 82 et critiqué dans les paragraphes suivants, introduit un coefficient arbitraire du terme exponentiel; ce coefficient étant pris plus petit que 1, le défaut de la formule vers les temps courts se trouve amendé. Laissant de côté toute considération théorique, voyons ce que donne alors la formule dans la pratique physiologique.

KEITH LUCAS (1910) qui avait provoqué le travail de HILL dans le but d'obtenir des *moyens simples* de calculer des constantes significatives s'est empressé d'essayer.

Il faut se rappeler que HILL a écrit  $\theta$  pour  $e^{-\beta}$ , de sorte qu'avec le

coefficient surajouté, la formule exponentielle se présente comme ceci :

$$i = \frac{a}{1 - m \theta^t}$$

La seule application dont K. LUCAS donne le détail se réfère à mon expérience 1 du § 48;  $a$  étant donné expérimentalement, il lui faut encore deux équations, deux couples de valeurs conjuguées de  $i$  et de  $t$  pour obtenir non pas même  $\theta$ , mais par une certaine puissance de  $\theta$ , par exemple,  $\theta^{\frac{2}{3}}$  d'où il faut tirer  $\theta$ ; on forme ensuite une autre puissance de  $\theta$  pour l'introduire dans une des deux équations et en tirer  $m$ . On voit que ce n'est pas immédiat comme calcul; et d'autre part, il est prudent de vérifier, en recommençant sur deux autres couples de valeurs de  $t$  et de  $i$ , si l'on ne veut pas risquer qu'un écart expérimental accidentel ne donne des valeurs fausses pour les constantes. Nous étions pourtant dans le cas le plus favorable,  $a$ , valeur de  $i$  pour les temps longs, étant connu, ce qui simplifie beaucoup le problème algébrique, comme nous avons vu. K. LUCAS signale aux travailleurs à venir l'intérêt de mesurer expérimentalement cette valeur, s'ils ne veulent pas se condamner à de *laborieuses séries d'essais*.

Quant au résultat ainsi obtenu, les deux systèmes d'équation ont donné pour les constantes des valeurs très voisines; on en a pris la moyenne, pour recalculer toute la série; faisant la courbe des produits  $it$  sur  $t$  comme abscisse, « on retrouve la double sinuosité indiquée comme loi par LAPICQUE; cette allure est une preuve nouvelle de la validité de la formule de HILL ». Cela ne prouve que la souplesse bien connue des formules à trois paramètres arbitraires. Et d'ailleurs la reproduction des chiffres expérimentaux n'est pas parfaite, K. LUCAS le constate lui-même; il reste une petite erreur systématique. Ce mémoire ne donne pour aucune autre expérience la confrontation entre les valeurs observées et les valeurs non observées.

JINNAKA et AZUMA (1922-2) ont retrouvé la divergence signalée par K. LUCAS entre la formule et l'expérience.

« Sur 41 séries de nos expériences, nous avons calculé la valeur de  $\theta$  comme l'a indiqué LUCAS; mais, contrairement à notre attente, nous n'avons pas trouvé une seule fois la valeur de  $\theta$  constante... Même pour les chiffres de LAPICQUE sur lesquels LUCAS a donné un exemple de calcul, nous n'avons pu arriver à une valeur constante de  $\theta$  ».

En réalité, les écarts notés par JINNAKA et AZUMA ne sont pas considérables; il est certain que la formule est capable de suivre les faits physiologiques avec une bonne approximation. Mais le facteur  $m$ ,

qui n'est qu'un expédient mathématique, peut, suivant la valeur numérique qu'on lui attribuera pour ajuster la formule aux chiffres expérimentaux, altérer la détermination de l'élément chronologique véritable de l'excitation (1). Ainsi, tout en exigeant beaucoup de travail expérimental et beaucoup de calcul, cette formule ne fournit pas la notation à la fois ferme et claire que nous cherchons.

95. **Erreurs pratiques avec l'hyperbole équilatère.** — C'est la formule d'interpolation donnée par HOORWEG pour les condensateurs et retrouvée par WEISS pour les courants constants de durée limitée. Elle s'écrit, comme nous l'avons vu, dans sa forme la plus générale

$$i = a + b : t.$$

( $i$  intensité liminaire pour une durée de courant  $t$ ;  $a$  et  $b$  deux constantes). Nous avons examiné en détail (chap. v) comment cette formule s'écarte des chiffres expérimentaux qu'elle ne suit avec une approximation suffisante que dans une certaine zone de durées, zone variable avec le paramètre chronologique de l'excitabilité en cause. Nous allons voir si elle permet de chiffrer convenablement ce paramètre.

Sous la forme que lui ont donnée soit HOORWEG, soit WEISS, la constante de temps n'est pas apparente. Mais j'ai fait remarquer (1905) ceci : en examinant ses divers termes au point de vue de l'homogénéité, on voit que  $a$  est une intensité,  $b$  une quantité. D'où il suit que le rapport  $b : a$  est comme dimension un temps. Il est facile de remanier la formule de façon que ce rapport devienne une des deux constantes. Multiplions haut et bas du terme  $b : t$  par  $a$ . Il vient

$$i = a + \frac{a}{t} \cdot \frac{b}{a}.$$

Posons  $\frac{b}{a} = \tau$  et la formule devient, identiquement

$$i = a(1 + \tau : t).$$

La constante de temps est ainsi bien mise en évidence, et la formule est si simple que l'on pense saisir au premier coup d'œil la façon dont la durée  $t$  du passage de courant influe sur l'intensité liminaire  $i$  et comment la constante  $\tau$  conditionne cette influence. La constante  $a$  de son côté est d'une signification très claire ; c'est l'intensité liminaire quand  $t$  est infiniment grand *par rapport* à  $\tau$ .

Malheureusement, cette interprétation facile ne rend pas la for-

---

(1) On a en effet la relation :  $-\log 0 = \frac{\log 2 m.}{\text{chronaxie}}$



mule plus exacte ; sa clarté est décevante,  $i$  mesuré directement pour  $t$  très grand par rapport à  $\tau$  n'est pas le même que  $a$  calculé par deux expériences sur de petites valeurs de  $t$  (1) et, ce qui est plus grave pour notre point de vue actuel, dans une seule et même expérience, on trouve pour notre constante  $\tau$  des valeurs très différentes suivant les durées pour lesquelles on a mesuré  $i$ . L'erreur peut être énorme quand il s'agit d'une excitabilité lente. Nous allons prendre un seul exemple sur une excitabilité moyenne, le manteau de l'Aplysie, muscle intermédiaire comme rapidité entre le gastrocnémien et l'estomac de la Grenouille (Exp. du 19 avril, § 40). Voici les diverses valeurs que prend  $\tau$  pour la série des systèmes de deux équations à deux inconnues constituées en donnant, dans la formule, à  $i$  et à  $t$  les valeurs expérimentales des durées de passage ci-dessous (le tout en millièmes de seconde).

Durées du courant	$\tau$ calculé
6 et 18	6,3
9 et 48	9,6
10 et 78	17,2
27 et 157	22,6
78 et 223	52,0

L'erreur possible porte même sur l'ordre décimal. Aussi, dès les premières expériences que j'ai faites avec Mme LAPICQUE en 1903 sur des muscles un peu lents, nous nous sommes aperçus que pour eux cette formule hyperbolique était grossièrement inexacte. Le plus simple aurait été de l'abandonner tout de suite. Mais nous venions d'étudier divers muscles squelettiques de la Grenouille présentant des excitabilités voisines les unes des autres, toutes rapides, et nous avons été frappés de la finesse avec laquelle le rapport  $b : a$  de cette formule permettait de les classer et de marquer leurs variations physiologiques. Nous avons été tentés de continuer à nous en servir, et nous avons ajouté à la formule de WEISS un terme de correction fonction de l'intensité avec un troisième facteur arbitraire.

Nous avons écrit pour la quantité :

$$Q = \alpha t + \beta - \gamma i$$

Formule boiteuse, péchant contre l'homogénéité et qui de toute façon est à rejeter. Mais pour obtenir notre temps caractéristique le terme correctif permettait en partant de trois déterminations quel-

(1) Nous avons insisté sur la démonstration de cet écart au chap. v particulièrement § 45 ; comme il y avait alors à discuter contre WEISS et son école, nous partions de l'équation de ces auteurs,  $Q = a + bt$ , où c'est  $b$  qui représente la grandeur notée ici  $a$ . Je rétablis pour la discussion générale la notation d'HOORWEG qui a la priorité.

conques de réduire l'incertitude à 50 pour 100 environ. C'était déjà une fort bonne approximation, étant donné les différences considérables entre les excitabilités mesurées. Et en fait avec cette formule à trois constantes, j'ai pu, en 1905, classer sur une échelle de rapidité avec le gastrocnémien de la Grenouille, la pince du Crabe, le manteau de l'Aplysie, le pied de l'Escargot, le cœur de la Tortue, etc., et caractériser ces diverses excitabilités chacune par un chiffre.

Mais je ne savais comment désigner la grandeur exprimée par ce chiffre ;  $a : b$  (ou  $b : a$ ) c'est bien abstrait. Ce qui tombe d'abord sous le sens, quand on compare deux excitabilités, c'est la durée pendant laquelle une prolongation ou un raccourcissement du passage change le voltage liminaire ; autrement dit, c'est la *durée utile* dans le passage du courant constant indéfini. Mais cette grandeur, par sa nature même, ne se prête pas à une mesure précise ; nous avons insisté plus haut sur le fait qu'aux environs de cette limite, les intensités liminaires varient très lentement avec la durée de passage. Réciproquement, si, après avoir fixé l'intensité liminaire pour les longues durées, on raccourcit le passage pour chercher le moment juste où disparaîtra la réponse, il est évident qu'une très petite erreur sur la première détermination entraînera une erreur importante sur la seconde. D'autre part, pratiquement, une excitabilité ne reste jamais rigoureusement fixe. En particulier sur les muscles lents, les essais antécédents efficaces ou non, modifient le seuil ; les petites variations inévitables font qu'on obtient, dans cette zone de durées, des résultats discordants ; pour une intensité donnée, un certain passage pourra rester inefficace et un autre plus court atteindre le seuil. Bref, il faut à la fois beaucoup de soin, et des déterminations multipliées, pour obtenir, comme une moyenne et avec une approximation un peu lâche, la durée en question.

Aussi, ayant constaté dans un assez grand nombre d'expériences de ce genre, et sur des tissus divers que cette durée était toujours à peu près égale à dix fois  $b : a$ , c'était celui-ci que je calculais par le rapport de  $a$  et de  $b$  sur plusieurs déterminations de seuil avec des durées quelconques (j'avais fait ces déterminations dans le but d'étudier la loi d'excitation pour elle-même), puis je le multipliais par 10.

C'est ainsi que je suis arrivé à donner, pour cette limite caractéristique (en secondes).

Manteau de l'Aplysie...	0,80
Pince du Crabe.....	0,30
Cœur de la Tortue.....	0,08
Pied de l'Escargot.....	0,05

Pour le gastrocnémien de la Grenouille verte, c'était 0,003, mesure qui peut s'obtenir directement sans grande incertitude sur un tissu rapide comme celui-là et concordante avec un rapport  $b : a = 0,0003$ , obtenu par la formule hyperbolique simple à deux constantes.

Concordante... au point de vue de la règle empirique posée ci-dessus, à savoir que le temps utile est égal à 10 fois ce rapport ; mais en désaccord pour cette raison même, avec la formule. En prenant  $t = 10$ , celle-ci donne  $i = 1,10 a$ , et non pas  $i = a$ . Or, les mesures de  $i$  se font à une approximation bien meilleure que le dixième, et la divergence entre l'expérience et la formule, divergence que je devais ultérieurement souligner et que nous avons examinée en détail au § 45, m'était tout de suite apparue. Mais, dans ma foi d'alors pour l'hyperbole équilatère, cherchant une définition du temps utile capable de concilier l'expérience et l'algèbre, j'avais indiqué comme durée caractéristique celle *au delà de laquelle toute prolongation n'a plus qu'une influence négligeable sur l'excitation ; l'intensité nécessaire passe de 110 à 105 si on double cette durée.*

C'étaient en réalité deux définitions distinctes, ne se confondant que par le sacrifice de la précision. J'en étais venu là par suite d'une déception que m'avait déjà causée la formule antérieure.

96. **Considération de l'énergie.** — Mes premières recherches, ai-je dit, m'avaient montré que le rapport  $b : a$  permettait de séparer finement des excitabilités voisines et de suivre leurs variations par exemple sous l'influence de la température. Or la durée de passage  $t = b : a$  est celle pour laquelle le seuil de l'excitation présente ou semble présenter une dépense d'énergie minima, comme HOORWEG l'avait déjà montré. Quoi de plus séduisant que de caractériser ainsi la constante de temps de l'excitabilité ? C'était ce que j'avais proposé, avec Mme LAPICQUE, dès le début de l'année 1903, et nous avions cette pensée dans la tête quand nous avons été à Arcachon étudier des excitabilités un peu lentes, le Crabe et l'Aplysie. Or ici, pas de minimum d'énergie ! « Nous avons pour toutes nos expériences construit la courbe de l'énergie (en fonction de la durée du courant). La portion de courbe comprise entre les limites de l'expérience s'est montrée extrêmement variable avec la durée des passages ; présentant quelquefois un minimum, quelquefois enfin un maximum et un minimum côte à côte ; certaines expériences ne peuvent admettre le minimum par aucune extrapolation vraisemblable. Il nous a semblé que la loi de l'énergie était trop compliquée pour servir de base au raisonnement. »

Les irrégularités que nous signalions à ce moment avaient vraisemblablement pour causes de petites erreurs sur les déterminations du

voltage liminaire, erreurs augmentées lorsqu'on porte ce voltage au carré pour le calcul de l'énergie.

Voici le calcul de l'énergie pour quelques-unes des expériences rapportées au chapitre V.

*Spirogyre :*

$t$	(100)	30	15	10	5	1
$\nu^2 t$	(100)	36	32	36	34	34

*Escargot :*

$t$	(0,086)	0,057	0,036	0,021	0,014
$\nu^2 t$	(105)	0,92	0,90	0,87	0,88

*Vorticelle :*

$t$	(0,021)	0,0107	0,0071	0,0036	0,0028	0,00215
$\nu^2 t$	(2,13)	1,44	1,50	1,24	1,32	1,36

Après un premier chiffre donné entre parenthèses et qui correspond encore à la région d'énergie croissante avec la durée, les tableaux ci-dessus montrent la région d'énergie à peu près constante. On y voit des écarts qui parfois donnent l'impression d'un minimum. L'examen détaillé sur graphique, et la comparaison avec d'autres préparations de même sorte montrent qu'en réalité ces écarts sont accidentels.

Si on prend la série de chiffres expérimentaux obtenus sur un nerf ou un muscle rapide, il peut arriver que l'énergie se présente sous une allure tout à fait semblable :

*Sciatique-gastrocnémien II :*

$t$	(0,002)	0,0015	0,001	0,00067	0,00033
$\nu^2 t$	(26,6)	24	24	23	24

Mais souvent, on y voit apparaître un véritable minimum :

*Sciatique-gastrocnémien I :*

$t$	(0,0025)	0,002	0,0015	0,001	0,00067	0,00033
$\nu^2 t$	10,3	9,2	8,8	8,0	8,8	10,2

Ce minimum est de règle lorsque la série comprend des passages de courant qui descendent, comme durée, à des valeurs encore plus petites. Il a été donné comme un fait expérimental, surtout avec les condensateurs, qui fournissent facilement des décharges extrêmement brèves.

HOORWEG calculant  $0,5 C\nu^2$  à partir du voltage liminaire  $\nu$  observé l'a signalé le premier ; CYBULSKI et ZANIETOWSKI, quoiqu'ils l'aient énoncé autrement, avaient fait la même constatation.

WEISS calculant  $i^2t$  pour des passages de courants constants de durée  $t$  et d'intensité linéaire  $i$  est arrivé au même résultat à condition que  $t$  descende au-dessous du demi-millième de seconde. Et nous-mêmes comme tout le monde depuis, avons eu l'impression de rencontrer le minimum d'énergie comme un fait expérimental, mais seulement sur les nerfs et les muscles très rapides, c'est-à-dire quand la série des mesures comprend des durées de l'ordre du dix-millième de seconde.

En réalité personne, que je sache, n'a jamais mesuré l'énergie dépensée par ces ondes électriques très brèves. On n'a même pas mesuré leur intensité moyenne ; on a simplement réglé une différence de potentiel et on est parti de là pour des calculs, élémentaires, mais à la base desquels se trouve une hypothèse implicite, à savoir : les raisonnements valables pour des durées de plusieurs secondes s'appliquent intégralement même si la durée est réduite à quelque dix-millième de seconde. Or, cette hypothèse une fois formulée, oserait-on la soutenir ? Elle apparaît tout de suite comme invraisemblable. Nous avons eu déjà l'occasion de le faire remarquer au § 44 ; pour les passages de courants extrêmement brefs auxquels on doit faire appel pour étudier les excitabilités rapides dans la zone qui nous intéresse en ce moment, on fait une erreur par excès en prenant comme mesure de la quantité débitée le produit du voltage par le temps de fermeture du circuit. Ce qui est vrai de la quantité est vrai aussi de l'énergie ; nous estimons trop haut celle-ci par rapport aux passages plus longs en prenant comme base pour les unes et pour les autres le produit  $v^2t$ . Le relèvement de la courbe d'énergie du côté des temps très petits me paraît imputable exclusivement à cette erreur, et, par suite, le minimum n'est qu'une illusion. On ne peut donc utiliser la position de ce minimum sur l'échelle des durées pour caractériser une excitabilité ; et d'ailleurs, bien avant que d'avoir révoqué en doute son existence réelle, j'avais dû abandonner le minimum d'énergie comme base de classification, puisqu'en tout cas, il n'apparaissait que sur une petite partie de la série des tissus à classer.

**97. Formule d'interpolation tirée de l'énergie.** — Mais l'énergie prise d'une toute autre façon, va nous fournir la formule demandée :

1° Pour les courtes durées, elle reste constante d'un stimulus à un autre. Et ceci n'est pas simplement une schématisation, qui serait un peu brutale, des constatations approximatives faites ci-dessus ; c'est une autre façon de dire ce que nous avons vu en discutant la théorie de NERNST : la formule d'interpolation déduite de cette théorie

$$i = K : \sqrt{t}$$

est vérifiée par l'expérience pour les stimulus de courte durée et seulement pour ceux-là (§ 74). Or, cette formule donne

$$i^2 t = k^2 t : t = k^2.$$

L'énergie dépensée par des stimulus de durées diverses est égale au carré de la constante de NERNST ;

2° Pour les longues durées, l'énergie est proportionnelle au temps ; ceci est évident, puisque nous savons fort bien qu'au delà du temps utile, l'intensité liminaire ne varie plus avec la durée du passage ;

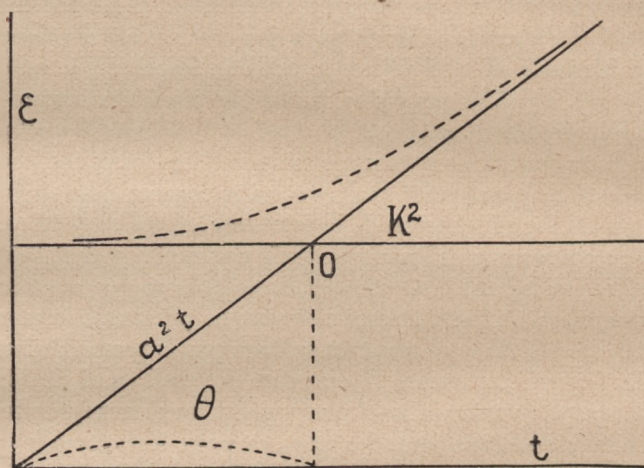


FIG. 35

$i = a$  (constante) ; dans cette région, par conséquent l'énergie est mesurée par  $a^2 t$ .

Traçons (fig. 35) les deux droites correspondant à ces deux cas : 1° une parallèle à l'axe des temps de hauteur  $k^2$  ; 2° une droite  $a^2 t$  passant par l'origine et de pente  $a^2$ . Ces deux droites se coupent en un point  $O$ . Considérons la valeur d'abscisse de ce point, le temps  $\theta$ . Nous pouvons facilement l'obtenir à partir des chiffres expérimentaux :  $a$ , intensité liminaire invariable pour les passages prolongés, est directement mesurable ; une mesure du seuil  $i_1$  avec une durée  $t_1$  assez brève pour qu'on se trouve dans la zone de l'énergie constante permettra de calculer  $k_2$  ; comme sécurité, ayons une autre mesure  $i_2$  pour une durée  $t_2$  un peu plus longue ou un peu plus courte ; nous devons trouver approximativement  $i_1^2 t_1 = i_2^2 t_2 = k^2$ . La valeur du point  $O$  correspond à la fois aux expressions des deux droites quand on donne à  $t$  la valeur  $\theta$ , c'est-à-dire  $a^2 \theta = k^2$ , d'où  $\theta = k^2 : a^2$ .

Nous venons de voir que  $k^2$  ne ressort pas très précis des expériences ; néanmoins  $\theta$  ainsi calculé n'est sujet qu'à une indécision très faible, eu égard aux énormes différences qu'il présente d'une excitabilité à l'autre. Voici les valeurs (en secondes) qu'on peut lui trouver par les chiffres cités au paragraphe précédent.

	$K^2$	$a^2$	$\theta$
Spirogyre .....	32 à 34	1	32 à 34
Estomac de Grenouille	142 à 162	42	3,4 à 3,8
Escargot .....	0,87 à 0,90	9,7	0,090 à 0,093
Vorticelle .....	1,24 à 1,50	110	0,011 à 0,013

Pour les deux sciaticques gastrocnémiens cités à la suite, la question se pose différemment puisque là nous avons le faux minimum d'énergie ; on ne sait, notamment pour la préparation 1, où prendre la valeur de  $k^2$ . Prenons, simplement pour comparer les valeurs de  $\theta$  avec les excitabilités précédentes,  $k^2 =$  le minimum. Il vient :

Sciaticque gastrocnémien de Grenouille	I	0,0022
—	II	0,0019

Nous avons donc bien là un temps caractéristique. Et ce temps présente une amorce de signification physique.

Nous pouvons en effet nous représenter ceci.

L'excitation se développe d'abord parallèlement à la polarisation, celle-ci suivant la théorie de NERNST. Mais après un certain temps, qui, suivant le cas, se comptera en millièmes ou même en fractions de millième de seconde ou bien en secondes entières et même dizaines de seconde, ou en toute valeur intermédiaire, commence à intervenir un phénomène antagoniste. Laissons de côté la nature encore inconnue de ce phénomène, dont nous avons pu approximativement et par analogie fixer l'allure chronologique (§ 81 et 85). Toujours est-il qu'un tel phénomène existe ; NERNST lui-même a été tout de suite obligé de l'introduire, vaguement, sous le nom d'*accommodation*. Un peu après le début de son intervention, ce phénomène supprime totalement l'efficacité du courant, dont la prolongation est désormais sans influence sur le seuil ; l'intensité liminaire est devenue indépendante de la durée constante ; et la dépense d'énergie comme celle de quantité d'électricité sont par conséquent proportionnelles au temps.

C'est la précocité ou le retard de cette intervention qui détermine les énormes différences chronologiques constatées dans les diverses excitabilités, différences chronologiques qui n'apparaissent pas dans la formule de NERNST et même n'y sont nullement impliquées. On peut admettre que la polarisation suit immuablement son cours

suivant la racine carrée du temps ; mais tôt ou tard, par suite d'un phénomène secondaire, elle cesse d'être une cause d'excitation.

Si cette suppression d'efficacité était brusque, c'est à l'instant  $\theta$  qu'on la verrait se produire.

En ce point, changement de loi d'excitation, soit qu'on regarde l'énergie, comme dans la figure 35, soit qu'on regarde l'intensité ou la quantité, comme dans la figure 36. Entre l'origine et  $\theta$ , application de la loi de NERNST ;

Intensité liminaire	= $K \sqrt{t}$	courbe concave en haut
Quantité	= $K \sqrt{t}$	courbe concave en bas
Energie constante	= $K^2$	droite horizontale

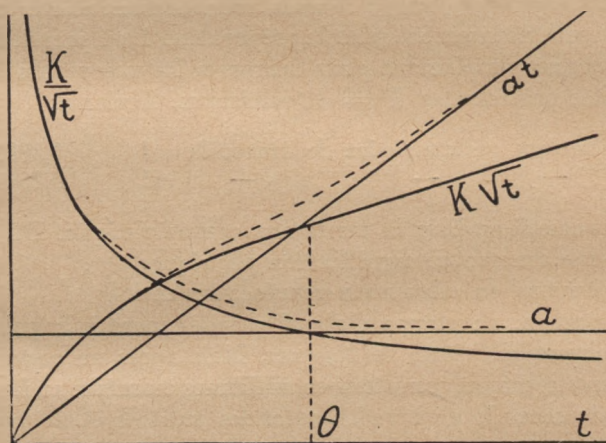


FIG. 36

à partir de l'instant  $\theta$  :

Intensité liminaire constante — droite horizontale.

Quantité et énergie proportionnelles au temps ; droites passant par l'origine (1).

(1) L'intersection de deux courbes pour l'abscisse  $\theta$  se révèle aussi dans le tableau qui représente, sans préoccupation théorique, l'intensité liminaire en fonction de la durée sur coordonnées logarithmiques (fig. 37) ; on peut obtenir de là le même résultat algébrique par un raisonnement différent.

Le graphique de chaque expérience apparaît sous forme d'une droite inclinée à  $45^\circ$  qui, en approchant de la droite horizontale  $\log \frac{i}{a} = 0$  s'incurve pour se raccorder à celle-ci. Faisons abstraction de cet arc de raccordement ; les deux droites se couperaient en un point dont l'abscisse,  $\log. \theta$  est définie comme suit : la droite inclinée est la figuration de  $\frac{i}{a} = \frac{c}{\sqrt{t}}$  ; la droite horizontale, celle de  $\frac{i}{a} = 1$  ; l'intersection se produit pour  $t = \theta$  ; on a par conséquent  $c = \sqrt{\theta}$ . Une excitabilité quelconque, ainsi figurée, ne diffère d'une autre que



Mais le changement n'est pas brusque ; le phénomène antagoniste se fait sentir progressivement et c'est graduellement que les intensités liminaires passent d'une des lois à l'autre. Les points expérimentaux jalonnent une courbe de raccordement qui est figurée en pointillé sur les figures ci-dessus.

Quoique le point singulier correspondant à  $\theta$  n'existe pas dans la courbe expérimentale, c'est néanmoins ce temps  $\theta$  qui conditionne la courbe toute entière au point de vue chronologique ; il faut chercher une formule capable d'exprimer cette courbe en fonction de  $\theta$ .

Pour l'intensité, le raccordement se fait entre une droite horizontale et une courbe à concavité supérieure par un arc à concavité supérieure ; c'est ainsi que la complexité de la loi se dissimule sous une inflexion toujours de même sens. On ne voit pas, *a priori*, à quelle figure analytique assimiler cette pseudo-simplicité.

Pour la quantité, le raccordement se fait entre une droite inclinée et une courbe à concavité inférieure par un arc à concavité supérieure. C'est la complexité qui m'avait découragé de chercher une formule.

Pour l'énergie, un arc arrondi l'angle de deux droites ; c'est la plus simple de nos figures, et tout de suite, on pense à une hyperbole. Il faut essayer la formule de l'hyperbole (si c'en est une, celle-ci n'a aucun rapport avec celle de HOORWEG).

Gardons pour les deux droites les notations que nous leur avons données en partant de leur signification physiologique ; une hyperbole  $y$  ainsi placée répondra à l'expression

$$(y - K^2) (y - a^2t) = b$$

Remplaçons  $y$  par sa signification physiologique, à savoir l'énergie  $i^2t$  des stimulus de durée variable. Il vient

$$(i^2t - K^2) (i^2t - a^2t) - b = 0$$

Pour obtenir notre formule d'interpolation sous sa forme ordinaire, l'intensité liminaire en fonction de la durée  $t$  arbitrairement fixée, nous allons résoudre cette équation par rapport à  $i$ . L'équation est du 4<sup>e</sup> degré, mais bicarrée, et par conséquent soluble suivant les règles élémentaires.

Nous y introduisons  $\theta$  en remplaçant  $k^2$  par son expression  $a^2\theta$ . Enfin on peut mettre  $a$  en facteur à condition de remplacer la constante  $b$ , encore indéterminée, par une autre constante  $m = \frac{b}{a^4}$ .

---

par cette valeur particulière du temps. Mais nous avons préalablement éliminé la caractéristique représentée par  $a$  ; en rétablissant ce facteur, inclus dans la constante de Nernst,  $K = ac$ , il vient  $K = a\sqrt{\theta}$ , soit identiquement la même expression de  $\theta$  que ci-dessus.

Il vient, toutes simplifications faites et en ne donnant, des quatre solutions différant par le choix des signes + ou —, que celle qui nous intéresse

$$i = a \sqrt{\frac{t + \theta + \sqrt{(t - \theta)^2 + 4m}}{2t}}$$

Une remarque expérimentale va nous permettre de remplacer la constante  $m$  par une fonction de  $\theta$ .

Dans toutes les expériences où l'on a une série de seuils suffisants pour faire la lecture, généralement par interpolation graphique, on trouve que, pour la durée  $\theta$ , calculée comme ci-dessus, l'intensité liminaire égale  $1,1 a$ , à l'approximation des expériences. C'est-à-dire que la constante  $b$ , qui exprime l'écart entre la courbe et l'angle formé par ses asymptotes est, pour toutes les excitabilités, dans un rapport constant avec les autres paramètres. Nous avons déjà introduit  $a$  remplaçant  $b$  par  $m$ ; posons maintenant que l'expression sous le radical est, pour  $t = \theta$ , égale au carré de  $1,1$ , soit  $1,2$  (pratiquement aussi juste que  $1,21$ ) il vient

$$\frac{2\theta + \sqrt{4m}}{2\theta} = 1,2$$

d'où  $4m = 0,16 \theta^2$

On arrive donc finalement à

$$i = a \sqrt{\frac{t + \theta + \sqrt{(t - \theta)^2 + 0,16 \theta^2}}{2t}}$$

formule d'interpolation qui ne comprend, outre la variable  $t$ , et le seuil  $a$  directement mesurable, qu'un seul paramètre arbitraire, une constante de temps, notre durée caractéristique  $\theta$ .

Nous allons examiner comment cette formule suit la série des valeurs de quelques expériences; le calcul numérique est un peu long et peut paraître fastidieux, mais il n'offre aucune difficulté.

Spirogyre — Calcul par  $a = 1$ ;  $\theta = 32$

$t$	1	5	10	15	30	100
$i$ (observé)	5,8	2,6	1,9	1,45	1,1	1
$i$ (calculé)	5,75	2,58	1,84	1,50	1,11	1,001

Escargot — Calcul par  $a = 3,1$ ;  $\theta = 0,09$

$t \cdot 10^{-2}$	1,4	2,1	3,6	5,7	8,6	$\infty$
$i$ (observé)	8,2	6,4	5,0	4,0	3,5	3,1
$i$ (calculé)	7,93	6,57	5,05	4,06	3,42	3,1

Sciaticque gastrocnémien I; Calcul par  $a = 60$ ;  $\theta = 0,0022$

$t \cdot 10^{-3}$	0,33	0,67	1	1,5	2	2,5	3	$\infty$
$i \setminus$ observé	175	115	92	76	68	64	61	60
$i /$ calculé	157	112	92	76	68	62	62	60

Sciaticque gastrocnémien II. — Calcul par  $a = 110$ ;  $\theta = 0,0018$

$t \cdot 10^{-3}$	0,33	0,67	1	1,5	2	3	
$i \setminus$ observé	270	187	155	126	115	112	111,5
$i /$ calculé	260	185	153	128	117	112	110

L'accord est très bon. Il n'y a pas d'écart systématique, sauf pour les durées de passage au-dessous du millième de seconde, ce qui était prévu.

En faisant le graphique des quantités à partir des intensités calculées, on retrouve nettement la sinuosité qui nous a révélé sur les chiffres expérimentaux la complexité de la loi d'excitation.

Ainsi la considération de l'énergie nous a conduits très naturellement à la formule d'interpolation, vainement cherchée d'un autre côté.

Ce résultat fut pour moi une surprise. L'énergie avait été abandonnée, sauf sous la forme du minimum qui précisément est illusoire. Le paradoxe mis en lumière par TESLA et par D'ARSONVAL, point de départ du travail de NERNST, à savoir l'organisme restant immobile et insensible dans un courant à haute fréquence capable d'allumer des lampes a semblé, un moment, mettre hors de cause cette grandeur électrique, et NERNST ne se préoccupait nullement d'elle quand il bâtissait sa théorie; c'est l'analyse mathématique du processus de polarisation qui l'a ramené, sans qu'il y tendit, à une loi d'énergie constante. Je laisse aux philosophes de la science le soin de démêler s'il s'agit là d'une coïncidence ou d'une nécessité logique profonde. Mais je voudrais faire remarquer qu'en tout cas nous avons mal raisonné quand nous avons cru que l'inefficacité des très grandes fréquences prouvait quelque chose contre la conception d'un rôle primordial de l'énergie dans l'excitation. Une lampe s'allume dans le courant alterné comme dans le courant continu parce que dans l'échauffement, l'accroissement d'agitation des molécules n'est pas une grandeur orientée, un vecteur; mais l'excitation est un phénomène polaire, catodique, lié au sens du courant; la physiologie l'avait reconnu depuis une époque très ancienne de cette histoire. Avec le courant alternatif, les impulsions de sens inverse peuvent se neutraliser réciproquement, quand bien même la puissance de chacune se mesurerait à son énergie. Un pendule que nous soumettrons à des chocs successivement portés de gauche à droite, puis de droite à gauche, restera immobile, si la succession de ces chocs est infiniment rapide par rapport à son inertie; évidemment cela ne prouve pas que, lors-

qu'il se met en branle sous l'action d'un choc unique, on doit renoncer à baser cette action sur l'énergie.

Une formule tirée de l'énergie n'a donc rien de paradoxal en soi ; la nôtre ci-dessus donne un commencement de satisfaction au besoin de théorie, en même temps qu'elle nous fournit par la constante facile à tirer des expériences, le paramètre demandé pour exprimer la vitesse caractéristique d'un élément excitable.

**98. Relation entre cette formule et la chronaxie.** — Toutefois, cette constante tard venue (1) ne me semble pas devoir prendre la place du paramètre empirique que j'ai, à son défaut, proposé il y a quinze ans sous le nom de *chronaxie*.

La chronaxie est aujourd'hui largement adoptée comme notation ; on la trouve déjà dans un assez grand nombre de travaux, et, de toute façon, il faudrait y regarder à deux fois avant de la changer. Mais, abstraction faite de cette possession d'état, la mesure que j'ai définie antérieurement sous ce nom se trouve être la voie expérimentale la plus commode d'arriver à la constante  $\theta$ . Celle-ci, en effet, est pratiquement égale à quatre fois la chronaxie.

Dans la notation ci-dessus, la chronaxie peut se définir comme la valeur particulière de  $t$  pour laquelle  $i = 2a$ . Soit  $\tau$  cette valeur. L'énergie de l'excitation liminaire est alors  $4a^2\tau$ . Si ledit temps est assez petit pour se trouver dans la zone d'énergie constante,  $4a^2\tau = a^2\theta$ , d'où  $4\tau = \theta$ .

Ceci à condition que pour cette valeur d'abscisse l'hyperbole soit pratiquement confondue avec son asymptote. Voyons de combien elle s'en écarte.

Dans la formule (a) faisons  $t = 1$  et  $\theta = 4$ . L'expression sous le radical devient  $\frac{1 + 4 + \sqrt{9 + 16 + 0,16}}{2}$ , soit, tout calcul fait, 4,2

dont la racine est 2,049. Nous arrivons donc à  $i = 2,05a$  au lieu de  $2a$ . L'erreur sur  $i$  est ainsi de 2,5 pour 100. Nous en sommes à l'approximation de bonnes expériences physiologiques. Si l'on veut être plus exact dans ces calculs, il faut faire  $\theta = 3,8\tau$ . Dès lors la façon la plus simple et la plus sûre d'obtenir la valeur de cette constante est, en général, de mesurer la chronaxie à la façon habituelle, décrite au chapitre suivant, et multiplier cette chronaxie par 4.

Sans doute, puisque nous avons une formule d'interpolation exacte ou tout au moins fort approchée, nous pouvons théoriquement calculer  $a$  et  $\theta$  à partir de deux couples quelconques de valeurs conju-

(1) En septembre 1924, au cours même de la rédaction du présent ouvrage ; communiquée à l'Académie des Sciences le 3 novembre 1924.

guées pour  $t$  et  $i$  ; mais on voit tout de suite que le calcul risquera de multiplier dans une proportion inconnue les erreurs expérimentales commises sur ces valeurs, si elles ne sont pas prises dans une portion convenable de la courbe et à une distance convenable l'une de l'autre. Or, nous ne savons pas d'avance comment réaliser ces conditions ; il faudra souvent, d'après l'indication donnée par les deux premières mesures, en prendre une troisième ; après quoi, nous aurons devant les mains un calcul laborieux.

Il est indiqué dans tous les cas de commencer par mesurer directement  $a$  ; ensuite, une mesure de seuil avec un passage de courant suffisamment bref nous donnerait, comme nous avons vu au § 96, la valeur de l'énergie constante pour les excitations courtes, et de là, par un calcul simple,  $\theta = \frac{k^2}{a^2}$ ,  $k^2$  étant égal à  $i^2 t$ . D'après ce que nous venons de voir, on sera sûr d'être dans la zone de l'énergie constante lorsqu'on a  $i > 2a$  ; mais si, expérimentalement, on choisit une durée  $t$  quelconque pour chercher l' $i$  correspondant, la condition peut n'être pas réalisée. Le mieux est donc de fixer  $i$  et de chercher le  $t$  correspondant. Si on prend  $i = 2a$ , et aucune valeur ne semble préférable, on retombe exactement sur la méthode de la chronaxie. En prenant  $i = 1,1 a$ , on aurait directement  $\theta$  ; mais la pente de la courbe est trop faible en cette région, et la détermination de la durée serait imprécise.

En réalité, quand on connaît  $a$  et  $\tau$ , on possède par là même les indications physiologiques essentielles. De plus, sans avoir besoin d'appliquer la formule A, on sait que pour toute durée  $t < \tau$ ,  $i = 2a \sqrt{\frac{\tau}{t}}$ . D'autre part, pour  $t > 8\tau$ , on a  $i = a$ .

En effet, dans la formule A, prenons  $t = 2$  et  $\theta = 1$ , l'expression sous le radical devient  $\frac{2 + 1 + \sqrt{1,16}}{4} = 1,02$  dont la racine est, à très peu de chose près, 1,01,  $i$  ne dépasse plus  $a$  que de 1 pour 100, excès négligeable qui tend vers zéro à mesure que  $t$  grandit.

Restent les cas, exceptionnels, où l'on aurait besoin de connaître  $i$  pour  $t$  compris entre  $\tau$  et  $2\theta$  ; on peut alors utiliser sans erreur sensible la formule A en prenant  $\theta = 4\tau$ .

La chronaxie garde donc l'avantage d'être la notation la plus directe de l'influence du temps dans l'excitabilité ; par la connaissance de la formule A, elle acquiert sous réserve de l'emploi infiniment simple du facteur 3,8 (ou 4 en arrondissant), toutes les propriétés d'une constante algébrique (1).

(1) Remarquons que  $a$  et  $\tau$  étant donnés directement par l'expérience, sans calcul, on sait immédiatement, d'après les tâtonnements de détermination, à quelle approximation on est arrivé, et suivant les besoins, on peut serrer plus ou moins les essais.



## QUATRIÈME PARTIE

# MESURE DE L'EXCITABILITÉ

---

### CHAPITRE XI

#### La chronaxie

99. **Notion générale de la chronaxie.** — Tout ce que nous avons constaté au point de vue expérimental suggère une notion que nous pouvons résumer ainsi. Le temps n'a pas la même valeur pour les divers objets excitable ; si nous voulons saisir l'influence de la durée dans l'excitation, il nous faut considérer dans chaque cas un certain ordre de grandeur de cette durée, des millièmes de seconde et même des fractions de millième quand il s'agit du gastrocnémien de Grenouille (en général des muscles striés et de leurs nerfs moteurs) ; au contraire, des secondes entières, s'il s'agit de muscles lisses. D'autres excitabilités prendront place le plus souvent entre ces deux-là ; par exemple les muscles des Mollusques nous amèneraient à compter le temps en centièmes de seconde ; le cœur de ces animaux nous le ferait compter en dixièmes de seconde ; quelquefois, comme pour les chromatophores de Spirogyres (les chromatophores de la Grenouille seraient d'ailleurs dans le même cas), il nous faudra compter par dizaines de secondes.

C'est la nature même des choses qui conduit l'expérimentateur à prendre ainsi tantôt une certaine unité de durée ou tantôt une autre. En effet, passé deux ou trois millièmes de seconde, la durée plus ou moins longue du passage n'a plus aucune influence sur l'efficacité de l'excitation portant sur le gastrocnémien de la Grenouille ; force est donc de prendre des durées plus petites pour reconnaître et mesurer cette influence. Au contraire, sur un muscle lisse, un passage de courant d'un millième de seconde, d'abord exigerait une très grande

intensité pour produire une réponse (réponse médiocre et bientôt lassée), ensuite, ne marquerait qu'une différence difficilement saisissable avec un passage durant deux ou trois fois plus, ou deux ou trois fois moins, tandis que d'une seconde à une demi-seconde ou à deux secondes, le seuil montera ou descendra dans une proportion importante.

Il y a ainsi pour chaque excitabilité un ordre de grandeur du temps qui s'impose. La simple considération de cet ordre de grandeur est déjà fort intéressante et capable d'expliquer bien des choses. Quand nous avons compris que quelques millièmes de seconde ont, pour le muscle strié, la même valeur que plusieurs secondes pour le muscle lisse, nous ne sommes plus tentés de considérer l'excitabilité de l'un et de l'autre comme différente par nature, et nous pouvons ramener la contradiction apparente de ces deux excitabilités à l'insuffisance de notre imagination lorsque nous opposons des notions comme *bref* et *long*, comme  *Brusque* et *progressif*. Quand nous faisons la comparaison entre les deux muscles sous la forme concrète indiquée aux § 5 et 6, les manœuvres relatives à la durée étant effectuées par nos seules mains, et ces durées étant appréciées seulement par nos sens, les mouvements que nous réalisons peuvent bien nous sembler l'un très brusque et l'autre très lent ; par leurs vitesses ils diffèrent considérablement moins que de 1 à 1.000, ils ne satisfont donc pas à la différence d'ordre de grandeur impliquée dans chacune des excitabilités pour ce qui concerne le temps. Notre mouvement brusque est lent si on considère la valeur du temps pour le gastrocnémien ; notre mouvement lent est brusque, si on considère la valeur du temps pour le muscle lisse.

Voilà le premier linéament de la notion de chronaxie (*αξία*, valeur, *Χρονος*, du temps).

100. Mais cette notion peut être précisée beaucoup plus que par un ordre décimal de grandeur ; en effet si l'on figure les essais d'excitabilité d'un objet physiologique quelconque en portant la durée du courant électrique en abscisse et l'intensité liminaire en ordonnée, on obtient une certaine courbe. C'est la relation que nous avons étudiée en détail au chapitre V. Nous avons examiné des organes et des êtres très divers ; les courbes figuratives ont toujours même allure, et il ne s'agit pas d'une ressemblance banale et superficielle ; car si, au lieu de l'intensité, nous figurons la quantité, nous voyons apparaître une inflexion très particulière qui se retrouve dans tous les cas.

Ces diverses courbes doivent donc pouvoir *se superposer* à condition de prendre dans chaque cas exactement l'échelle convenable d'ordonnées et d'abscisses.



Ceci est démontré mathématiquement puisque les diverses courbes se laissent interpréter, avec toute la précision que peut donner l'expérience par une seule et même formule comprenant deux constantes (§ 97). D'autre part, le tableau sur coordonnées logarithmiques

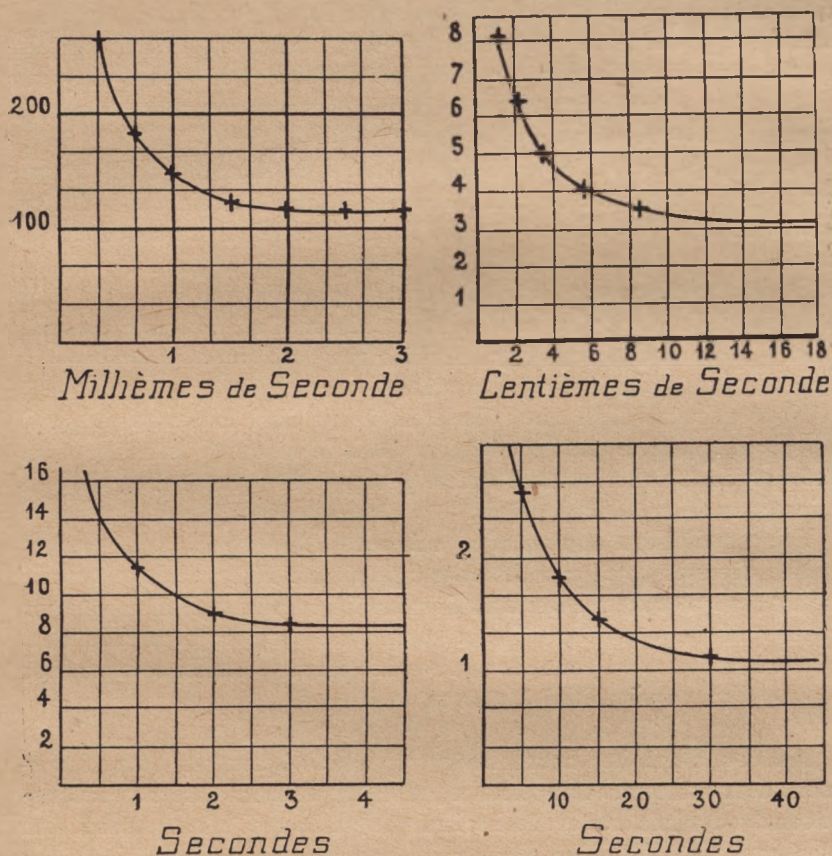


FIG. 38

(fig. 27, § 74), fait bien saisir, d'un seul coup d'œil, et l'homogénéité des lois et les relations chronologiques des diverses excitabilités. Mais les logarithmes paraissent rébarbatifs à bon nombre de biologistes et l'homothétie mettrait sans doute en jeu le même tropisme négatif. Laissons les mathématiques de côté et essayons des raisonnements simples sur des données directes de l'expérience en ne nous servant que de la figuration graphique ordinaire.

Reprenons les quatre séries de chiffres suivantes, provenant d'ex-

périences qui ont été rapportées en détail au chapitre V : 1<sup>o</sup> gastrocnémien de Grenouille (exp. II du § 8) ; 2<sup>o</sup> pied d'Escargot (§ 43) ; 3<sup>o</sup> estomac de Grenouille (exp. II du § 42) ; 4<sup>o</sup> Spirogyre (§ 50).

Les durées expérimentalement considérées sont, pour 1, des tiers de millièmes et des demi-millièmes de seconde ; pour 2, des centièmes de seconde ; pour 3, et pour 4, des secondes. En cherchant, par des tâtonnements d'ailleurs faciles, à représenter ces expériences par des courbes aussi voisines que possible de l'identité, le temps toujours en abscisse, et l'intensité en ordonnée, je suis arrivé aux quatre graphiques reproduits dans la figure 38.

Pour 1, qui a servi de point de départ, 1 division d'abscisse représente 1/3 de millième de seconde ; pour 2, afin d'avoir une inflexion semblable il a fallu donner à 1 division la valeur de deux centièmes de seconde ; la courbe est ainsi, il est vrai, un peu trop rapidement redressée, mais avec un centième de seconde par division elle était trop aplatie ; il faudrait une valeur intermédiaire. 3 et 4 sont à peu près bien figurés en donnant à une division respectivement les valeurs de une demi-seconde et cinq secondes.

Nous prenons ainsi une idée de la façon dont le temps propre à chaque expérience peut se préciser. Mais le résultat obtenu par des tâtonnements laborieux est encore grossier. On peut arriver du premier coup à un chiffre précis.

Faisons d'abord la remarque suivante :

Nos diverses courbes étant identiques, sous réserve d'une proportion dans les coordonnées, il suffit pour les comparer d'en repérer un point quelconque, pourvu que ce point soit toujours semblablement placé. Les deux coordonnées de ce point permettront la comparaison exacte d'une excitabilité à une autre.

101. Or, l'une des coordonnées caractéristiques peut être facilement déterminée par l'expérience ; en effet, pour des temps assez longs la courbe devient une droite horizontale ; là le seuil n'est pas fonction du temps. Il suffit donc d'une seule mesure dans cette région pour caractériser une courbe au point de vue de l'ordonnée. Cette grandeur, nous le verrons plus loin, est par elle-même d'une importance physiologique secondaire, mais il faut la connaître pour bien poser le problème de l'abscisse caractéristique, c'est-à-dire de la chronaxie.

Quelle que soit la marche qu'on veuille suivre ensuite, il est indiqué de déterminer avant tout ce seuil indépendant de la durée. La commodité du langage m'a amené à fabriquer un mot pour le désigner : c'est la *rhéobase* ( $\rho\epsilon\sigma\omicron\varsigma$ , courant,  $\beta\alpha\sigma\iota\varsigma$ , base), ainsi nommée parce qu'elle est la base au-dessus de laquelle se développe la variation d'intensité en fonction du temps de passage pour le courant constant.

La rhéobase une fois déterminée, un point quelconque de la courbe situé plus haut peut être repéré par la proportion dans laquelle le seuil est ainsi remonté.

Soient A et B deux excitabilités différentes dont nous avons tracé les courbes expérimentales avec des échelles quelconques (fig. 40, A

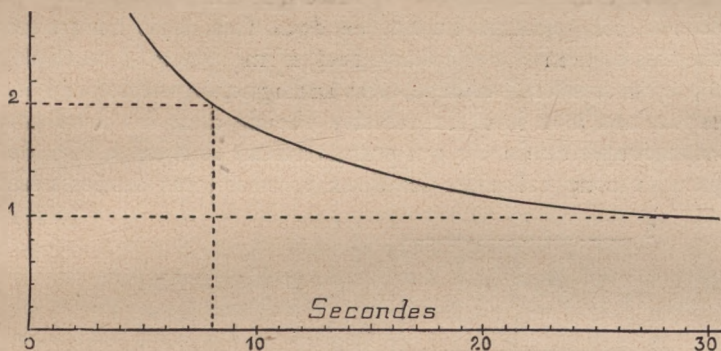


FIG. 39

est la Spirogyre, fig. 39, B l'Escargot). Fixons sur chacune une intensité qui soit un même multiple (le double par exemple) de la rhéobase que nous faisons égale à 1 ; le point ainsi fixé comme ordon-

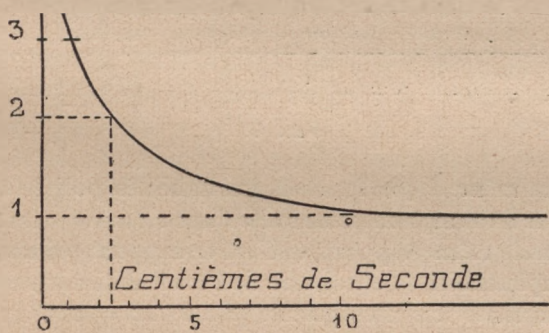


FIG. 40

née a une valeur d'abscisse qu'on peut lire avec une bonne approximation sur l'échelle correspondante ; cette valeur est d'un peu plus de 8 secondes pour A, de 22 à 23 millièmes de seconde pour B ; je dis que ces deux durées sont *équivalentes*, au sens particulier où nous nous attachons pour la considération du temps ; 8 secondes équivalent pour la Spirogyre examinée à 22 millièmes de seconde pour l'Escargot examiné.

En effet, portons sur un même graphique les chiffres observés dans

les deux expériences, mais en attribuant à une division de l'échelle des temps la valeur de 8 secondes pour la Spirogyre et 0 s. 022 pour l'Escargot (1 division d'ordonnée étant d'ailleurs comptée = 1 rhéobase dans les deux cas); nous obtenons deux courbes aussi exactement superposées que possible, les points ne donnant pas des écarts plus grands d'une expérience à l'autre que dans une seule et même expérience. En prenant, au lieu de deux fois, trois ou quatre fois, ou une fois et demie la rhéobase, bref, n'importe quel multiple de la rhéobase, on arriverait à un résultat analogue, on aurait par l'abscisse correspondant à la hauteur relative choisie dans les deux courbes, un autre couple de durées qui permettraient tout aussi bien de faire du premier coup coïncider les deux courbes; ces durées caractéri-

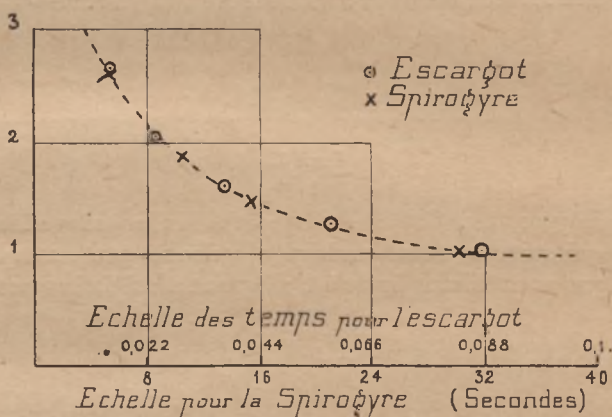


FIG. 41

seraient de la même façon les deux excitabilités pour le changement dans la valeur du temps en passant de l'une à l'autre, car elles seraient toujours dans le même rapport, et c'est ce rapport qui nous intéresse. Dans l'exemple choisi, la chronaxie de l'excitabilité lente est environ trois cent soixante fois plus grande ( $8 : 0,022 = 364$ ) que la chronaxie de l'excitabilité relativement rapide.

La notion qui, au paragraphe précédent, ne considérait que des différences d'ordre de grandeur s'est donc précisée en un rapport aussi exact que le permettent les déterminations numériques expérimentales et ces déterminations sont d'une précision rare en biologie. Nous pouvons faire encore un pas de plus, sinon dans la précision, du moins dans la rapidité de la comparaison et la simplicité de l'expérience.

102. Convenons que nous prendrons toujours le même multiple de la rhéobase pour fixer un point de la courbe; la durée correspondant

à cette intensité conventionnellement choisie deviendra par elle-même une caractéristique de l'excitabilité en cause et situera d'emblée l'objet, au point de vue de sa vitesse ou de sa lenteur, parmi l'ensemble des objets étudiés de la même manière.

D'autre part, la comparaison portant toujours sur un seul et même point, nous n'avons plus besoin de connaître autre chose que ce point ; il est inutile de faire toute une série de déterminations permettant de tracer la courbe, les mesures se réduisent à deux : 1<sup>o</sup> la rhéobase ; 2<sup>o</sup> la durée correspondant au multiple convenu de la rhéobase.

Alors cette durée qui est le but essentiel de notre investigation va être donnée par l'expérience directement, sans aucun calcul. Après avoir ajusté l'intensité du courant, on cherche expérimentalement la durée de passage atteignant juste le seuil. Lorsque l'intensité choisie est double de la rhéobase, cette durée est la *chronaxie* au sens strict, telle que je l'ai proposée en 1909. Sa définition, on le voit, est extrêmement simple. J'ai cherché dans ce qui précède à montrer d'un côté la part d'arbitraire que comporte cette précision et d'un autre côté la nécessité objective avec laquelle se présente la chronaxie dans sa forme abstraite. On ne peut pas étudier l'excitabilité sans faire intervenir une constante de temps. Cette constante de temps, nous n'avons pas pu la trouver dans la théorie, qui est encore à établir ; nous avons renoncé à la chercher dans une formule algébrique qui, en l'absence d'une théorie physique, serait toujours discutable et pourrait d'un jour à l'autre se trouver remplacée par une formule essentiellement différente. Une fois la convention acceptée, la chronaxie se trouve à l'abri de telles vicissitudes (1).

La convention de prendre pour chronaxie la durée de passage de courant constant qui atteint juste le seuil sous une intensité égale au double de la rhéobase est maintenant acceptée. Il n'est peut-être pas superflu néanmoins de discuter rapidement ce choix.

A une certaine période de mes recherches j'ai pensé à caractériser autrement ces différences dans l'effet de la durée pour l'excitation

(1) Quelle que soit l'expression analytique à laquelle puisse conduire la théorie pour traduire le rôle du temps dans l'excitation, cette expression doit comprendre une constante de temps ; je dis que celle-ci sera proportionnelle à notre chronaxie. Nous avons vu (§ 98) qu'il en est bien ainsi pour la formule tirée de l'énergie assimilée à une hyperbole. Mais soit  $f(t)$  une fonction quelconque du temps réussissant à exprimer la façon uniforme sauf une constante de temps dont l'intensité liminaire  $i$  varie par rapport à la rhéobase  $a$ .

Soient deux excitabilités dont les constantes de temps, dans cette fonction, sont respectivement  $\tau_1$  et  $\tau_2$ . Nous avons  $\frac{i}{a_1} = f\left(\frac{t}{\tau_1}\right)$  et  $\frac{i}{a_2} = f\left(\frac{t}{\tau_2}\right)$ . Cherchons expérimentalement les durées  $t_1$  et  $t_2$  pour lesquelles nous aurons  $\frac{i}{a_1} = \frac{i}{a_2}$  (définition abstraite de la chronaxie) ; nous pouvons écrire  $f\left(\frac{t_1}{\tau_1}\right) = f\left(\frac{t_2}{\tau_2}\right)$ , c'est-à-dire  $\frac{t_1}{\tau_1} = \frac{t_2}{\tau_2}$ .

C'était par le *temps utile* (la désignation complète serait « le temps utile de la rhéobase »), c'est-à-dire par la durée nécessaire et suffisante pour que le courant rhéobasique ait son plein effet. Ce temps utile qui se compte par millièmes de seconde pour les muscles striés de la Grenouille, par centièmes pour le myocarde, par dixièmes de seconde pour les muscles des Mollusques, etc., apparaît d'emblée comme une notion intelligible ; pour toute durée plus longue le seuil est invariable, et pour les durées plus courtes, c'est à partir de là que se développe la relation entre l'intensité et le temps. Et cette limite caractéristique semble, par sa nature même, directement saisissable à l'expérience.

En réalité, il n'y a pas ici de point défini ; la courbe rejoint insensiblement la rhéobase : nous avons insisté aux § 47 et 48 sur cette allure. La recherche expérimentale de cette limite est laborieuse et décevante comme je l'ai indiqué § 95 ; lorsque je l'ai prise comme notation, je l'obtenais par calcul à partir d'autres déterminations.

Fin 1915, en possession de la chronaxie précise, j'ai néanmoins conseillé pour des buts cliniques la marche inverse à savoir, la mesure du temps utile et, à partir de là, le calcul de la chronaxie. C'est que, voulant opérer avec un rhéotome permettant la lecture directe du temps, je n'avais pu, en période de guerre, réaliser qu'un appareil grossier donnant à peine le millième de seconde. Je pensais, en l'employant à la mesure du temps utile, en obtenir assez facilement des indications suffisamment précises pour la clinique. Cette méthode n'a eu aucun succès ; et actuellement, je ne suis pas enclin à la recommander. Maintenant que nous avons une formule permettant de calculer tout ce que nous voulons dans la courbe, on peut voir qu'il suffit de s'élever de 5 pour 100 au-dessus de la rhéobase pour réduire de 30 pour 100 la durée nécessaire ; or, on ne peut guère compter au cours de la série d'essais successifs inévitables, rester en dedans d'une approximation au vingtième. Pour avoir quelque chose de net comme expérience et d'assuré comme mesure de chronaxie, il faut repérer la courbe dans une région où elle aura une pente plus rapide, c'est-à-dire où la durée ne varie pas trop pour une petite variation d'intensité, ou, ce qui revient au même, pour une petite variation de la rhéobase, l'intensité restant constante. A mesure qu'on prend des intensités plus fortes au-dessus de la rhéobase, et par suite, des temps de plus en plus courts, ceux-ci varient de moins en moins avec l'intensité jusqu'au moment où la courbe se confond avec la loi de NERNST (intensité liminaire inversement proportionnelle à la racine carrée du temps). A partir de là, on a toujours, pour une variation de 5 pour 100 dans l'intensité, une variation sensiblement de 10 pour 100 dans la durée (100 est à 105 à très peu de chose près comme la racine de

100 à la racine de 110). Il n'y a donc aucun avantage, au point de vue de la précision, à chercher son repère vers des intensités plus élevées et des temps plus courts, qui, au contraire, présentent des difficultés ou des inconvénients pratiques. Or, c'est sensiblement au point même où l'intensité est le double de la rhéobase, pour la durée choisie comme chronaxie, que la courbe d'excitation, en allant vers la durée zéro, se confond avec la loi de NERNST.

Le choix de ce point, qui avait été inspiré à l'origine surtout par un désir de simplicité reste donc justifié d'après la connaissance plus approfondie que nous avons aujourd'hui de la question.

**103. Discussion de priorité.** — Afin d'écartier certains malentendus qui parfois tendent à se produire, j'ouvre une parenthèse pour préciser deux petites questions historiques.

En 1907, KEITH LUCAS, voulant caractériser des courbes d'excitation par courant constant analogues à celles qui viennent de nous servir de base, a eu recours, incidemment, à la *durée pour laquelle le voltage nécessaire est double*. C'est bien la chronaxie. Je fais dater ma définition de la chronaxie de 1909. Cette notion devrait-elle, par droit de priorité, être attribuée à K. LUCAS ? Ou tout au moins, lui et moi sommes-nous arrivés simultanément et indépendamment à une même conception ?

En réalité, Keith LUCAS débutait dans la question en 1907 ; la caractérisation d'un temps par le voltage double n'était pour lui qu'un essai tâtonnant et incertain ; à telle enseigne que d'un mémoire à un autre, cette valeur, pour une seule et même expérience, variait de 17 (*Journal of Physiology*, t. XXXV, p. 322) à 7 millièmes de seconde (*Ibid.*, t. XXXVI, p. 116). C'était un essai parmi d'autres. L'année précédente il en était à la caractéristique de WALLER, et c'est après avoir pris connaissance des travaux de G. WEISS et des nôtres, cités par lui dans son premier mémoire de 1907, qu'il a commencé à classer les excitabilités par le point en question, concurremment d'ailleurs avec le point où le voltage commence à monter ; en 1910 il allait les abandonner tous deux pour adopter comme notation la constante  $\theta$  de la formule de HILL (voir § 94).

Or, dès 1903, après avoir posé nettement la notion de chronaxie en général (1), Mme LAPICQUE et moi avions pris comme mesure particulière le rapport des paramètres de la formule de WEISS, en donnant explicitement à ce rapport dès notre première note la signification d'un temps caractéristique. Nous avions en vue à ce moment

(1) « L'ordre de grandeur des temps à considérer diffère suivant la rapidité propre des tissus. C'est tantôt le dixième ou le centième de seconde, tantôt le millième ou le dix-millième qu'il faut prendre comme unité. » *Journal de physiologie et de Path. gén.*, 1903, t. V, p. 857.

la durée pour laquelle l'énergie est minima (1). Mais presque aussitôt nous abandonnions cette considération du minimum d'énergie, puisque nos expériences d'Arcachon (avril 1903) nous montraient que ce minimum n'existe pas toujours (voir § 96). Dès lors, nous avons considéré ce rapport en lui-même comme la mesure de ce que nous appelons aujourd'hui la chronaxie, et bientôt (1905), montrant que l'intensité liminaire pour cette durée est égale au double de l'intensité pour la durée infinie (ce que nous appelons aujourd'hui rhéobase), nous en donnions une définition (2) qui ne diffère de notre définition actuelle que par une nuance, à savoir le calcul à partir de deux durées limitées quelconques, au lieu de deux mesures directes.

Au point de vue pratique, je pense que cette seconde méthode a constitué un sérieux progrès, mais, abstraitement comme numériquement, la différence est si légère que, dans la note même où je proposais la chronaxie, j'écrivais ceci :

« Elle (la chronaxie) concorde, à peu de chose près, avec le rapport  $a/b$  de la formule hyperbolique ; on peut lui appliquer tout ce que j'ai publié sur ce rapport, soit seul, soit avec Mme LAPICQUE, depuis 1903 (3) ».

Donc, si les recherches et les conceptions de K. LUCAS sont autonomes (ses conceptions s'écartent même des nôtres par des points importants que je discuterai plus loin), il y a entre lui et nous une sérieuse différence soit comme date soit comme fermeté, quand il s'agit de la notation de l'élément chronologique de l'excitabilité, KEITH LUCAS d'ailleurs reconnaissait explicitement notre priorité. Notamment en 1912, dans une conférence de haute vulgarisation (une *Croonian lecture* à la Société royale de Londres) il disait : « LAPICQUE et moi avons trouvé que divers tissus excitables peuvent être différenciés par le fait que la durée pour laquelle le courant excitant atteint une valeur constante minima est plus long pour certains

(1) « Il est facile de calculer pour quelle valeur de  $t$  le produit  $V^2t$  est minimum ; c'est pour  $t = \frac{a}{b}$ . » (*Soc. de Biologie*, 4 août 1903, tLV. : p. 445).

(2) « On peut, pour chaque tissu, calculer un temps absolu qui est pour ce tissu le module de la durée et qui le caractérise par rapport aux autres... Le rapport  $\frac{a}{b}$  présente des variations bien systématiques suivant la vitesse de contraction des muscles. Faisant  $t = \frac{a}{b}$  et portant dans la formule, on trouve  $i = 2b$ . Lorsque  $t$  devient infiniment grand,  $i$  tend vers une valeur constante qui est  $b$ . le temps  $T = 10 \frac{a}{b}$  peut être pris comme la durée d'excitation au delà de laquelle l'intensité correspondant au seuil ne varie plus que d'une manière pratiquement insensible. » (*Soc. de Biologie*, 18 mars 1905, t. LVII, p. 501, 502, 503).

J'avais donné une définition très voisine de celle-là aux *Travaux du Laboratoire d'Arcachon* en 1904, mais mon mémoire n'a paru dans cette collection qu'en 1905.

(3) *Soc. de Biologie*, 24 juillet 1909, t. LXXVII, p. 283.



tissus et plus court pour d'autres. » Et il date ainsi ses références bibliographiques : *Lapicque*, 1903 et 1905 ; *Keith Lucas*, 1907 (1).

D'autre part, les physiologistes de langue allemande mettent parfois en parallèle avec la chronaxie une notation à laquelle ils paraissent attribuer la valeur d'une conception originale ; c'est à savoir le *Nutzzeit* de GILDEMEISTER.

Ce *Nutzzeit*, proposé en 1913 comme caractéristique de l'excitabilité, n'est autre que le *temps utile* du courant rhéobasique, c'est-à-dire une forme de la chronaxie, et une forme que j'avais explicitement utilisée huit ans plus tôt (1905). GILDEMEISTER, d'ailleurs, ne prétend nullement à la priorité. Il cite une quinzaine d'auteurs, en tête desquels FICK, et ajoute :

« Parmi ces auteurs, quelques-uns ne font que mentionner en passant le temps utile, tandis que d'autres apprécient sa grande importance. Au deuxième groupe, appartiennent LAPICQUE, moi-même, et KEITH LUCAS. LAPICQUE a fait voir à diverses reprises, et d'une façon particulièrement pénétrante en 1908, que ce temps mesuré sur le courant constant est une caractéristique importante pour un tissu donné... Peu de temps après (janvier 1910) parut un court travail de moi, où j'indiquais le temps utile comme la notion d'où il faut partir si l'on veut mettre de l'ordre dans les lois de l'excitation électrique. Presque en même temps que moi (mars 1910) K. LUCAS insistait sur la portée de cette notion pour la physiologie de l'excitation » (p. 366).

Ainsi, pour l'idée en question, GILDEMEISTER lui-même reconnaît ma priorité d'une façon dont je ne puis que le remercier. Quant au mot, c'est, dit-il, « une généralisation d'une expression *Nutzzeit* employée pour la première fois par HERMANN », et la référence bibliographique donne pour date 1909.

Je ne me souviens pas où et dans quel sens j'ai employé pour la première fois cette expression, je ne sais même pas si j'ai été le premier à l'employer, mais ce qui est sûr, c'est qu'HERMANN me l'a explicitement empruntée ; dans le mémoire cité par GILDEMEISTER il l'introduit de la manière suivante : « J'appellerai *Nutzzeit* ce que LAPICQUE appelle *temps utile* » (*temps utile* en français dans le texte allemand, p. 172).

J'espère que désormais le *Nutzzeit* ne sera plus mis en concurrence

(1) *Proceedings of the Royal Soc.*, B, vol. 85, p. 517. — On remarquera que KEITH LUCAS prend ici comme indice chronologique le *temps utile* et non la chronaxie proprement dite. C'est qu'il voulait le plus simplement possible parler à l'imagination de non-spécialistes. C'est exactement ce que nous avons fait en 1905, sans pour cela renoncer, nous, au rapport  $\frac{a}{b}$ , pas plus que KEITH LUCAS à la constante  $\theta$  de HILL.

avec la chronaxie, dont il n'a été, entre mes propres mains, qu'une ébauche provisoire, abandonnée pour les raisons exposées aux paragraphes précédents.

**104. La définition de chaque excitabilité exige deux paramètres. —**

Nous avons ramené la détermination d'une excitabilité à deux mesures expérimentales qui sont chacune un seuil d'efficacité pour le courant constant — la rhéobase, seuil d'intensité pour toutes les durées de passage au delà d'un certain minimum — la chronaxie, seuil de durée de passage pour une intensité double de la rhéobase.

Ces deux seuils ont été choisis de façon à représenter chacun un élément caractéristique de la condition d'excitation, condition qui est toujours une combinaison de durée et d'intensité. Cette combinaison étant représentée par une formule algébrique, la rhéobase et la chronaxie fourniraient à une telle formule des valeurs pour le calcul de l'intensité liminaire avec toute durée fixée, de la durée liminaire avec toute intensité fixée, permettant ainsi de prévoir la mesure du seuil d'une façon générale. Elles seraient ce que l'on appelle en mathématique des *paramètres*. Nous ne ferons plus, sauf accessoirement et en dehors de nos grandes lignes de raisonnement, appel à aucune formule. Mais nous nous servirons de l'appellation de *paramètres* pour désigner ces mesures particulières qui ont une signification générale.

Une excitabilité donnée dans des conditions expérimentales données, est parfaitement connue quand nous avons la valeur de ces deux paramètres ; en mesurant ceux-ci de nouveau, nous pouvons, avec sécurité si les conditions expérimentales ne changent pas, comparer cette excitabilité à elle-même, et connaître ses variations, par exemple, sous l'action d'un poison. Ou bien, si nous faisons varier une des conditions expérimentales, par exemple la température, nous pouvons mesurer l'influence de cette condition.

Mais une simple mesure de seuil, d'intensité liminaire pour une durée fixe, est dépourvue de signification ; et la comparaison en apparence la plus simple et la plus directe : un seuil avant et après un poison, un seuil à une température plus haute, puis à une température plus basse, ne permet aucune conclusion. On ne peut définir l'excitabilité par un seul paramètre. Il faut insister sur ce point, où la physiologie classique péchait par défaut d'analyse, et où les procédés simplistes ont laissé dans les esprits une fausse position de la question d'excitabilité. Dans tel ou tel cas l'excitabilité est-elle augmentée ou diminuée ? Voilà ce qu'on demandait au chariot de DU BOIS REYMOND ; la nécessité de rapprocher les bobines indiquait une diminution d'excitabilité, la possibilité de les éloigner, une augmentation. Et actuellement tandis que les uns continuent à travailler ainsi,

d'autres, après avoir mesuré des chronaxies, se demandent si l'excitabilité a augmenté ou diminué, ou même croient devoir expliquer par exemple que diminution de chronaxie équivaut à augmentation d'excitabilité. Que la question soit ainsi mal posée, c'est ce que montre bien l'influence de la température par exemple. On pourrait citer nombre de cas analogues. L'action de la température est particulièrement intéressante parce que, historiquement, elle a éclairé le problème avant qu'on n'eût débrouillé les deux paramètres de l'excitabilité.

GOTCH et MACDONALD (1896) ont trouvé que pour les chocs d'induction le seuil s'abaisse avec l'élévation de la température et monte avec son abaissement ; mais pour des décharges de condensateurs ou des courants galvaniques « même de faible durée » (disent les auteurs, après être descendu comme durée jusqu'au demi-centième de seconde) c'est l'inverse.

Ainsi, la chaleur augmenterait l'excitabilité avec certaines espèces de stimulus, et la diminuerait avec d'autres.

WALLER (1899) qui venait de formuler cette ébauche de chronaxie que nous avons examinée au § 33 a fait remarquer qu'il s'agit d'une différence dans la durée des stimulus. Un demi-centième de seconde a pu sembler presque infiniment court à GOTCH et à MACDONALD, comme autrefois à DU BOIS-REYMOND ; c'est tout de même un stimulus plus long qu'un choc d'induction dont la durée peut être une fraction de millième de seconde. Quant aux décharges de condensateurs utilisées (un demi-microfarad sur cent mille ohms au moins,  $5 \cdot 10^{-7} \times 40^5 = 5 \cdot 10^{-2}$ ) elles avaient une durée plus longue encore. Nous arrivons donc à formuler ainsi le résultat expérimental.

La chaleur augmente l'excitabilité pour les passages de courant très brefs et la diminue pour les passages de courant plus prolongés.

Nous avons vérifié le fait en 1903 sur le muscle et en 1907 sur le nerf. Mais nous avons pris une série de stimulus de même forme, gradués par leur durée, pratiquement, des décharges de capacités diverses (de 1 microfarad à 1 centième de m.) sur une résistance constante (8500  $\omega$ ).

Les durées varient ainsi systématiquement de un quart de millième de seconde à deux centièmes et demi de seconde (en prenant la durée de la décharge égale à trois fois sa constante de temps). Voici les chiffres d'une de nos expériences.

Capacité	VOLTAGE LIMINAIRE	
	à 29°	à 9°
1,0 . 10 <sup>-8</sup>	1,85	2,75
2,5 —	1,08	1,25
5 —	0,80	0,82
25 —	0,56	0,42

Pour la plus grande capacité de la série, avec une décharge qui pourtant ne dure que six millièmes de seconde environ, le seuil est nettement plus bas, à 9° qu'à 29°, tandis que pour la plus petite, le seuil est notablement plus haut à 9° qu'à 29°. Pour la troisième, les deux seuils sont égaux. KEITH LUCAS (1907), presque à la même époque, trouvait des résultats entièrement superposables. Bien entendu, le contact du nerf avec les électrodes n'a pas changé ; les variations des seuils ne sont imputables qu'aux changements d'excitabilité. Or, on le voit, en prenant comme test l'efficacité de la décharge d'un seul condensateur, suivant la capacité choisie, la conclusion aurait pu être au hasard du choix, avec une parfaite netteté dans chaque cas : le refroidissement diminue, augmente, ne change pas l'excitabilité.

Aujourd'hui nous pouvons traduire sans hésitation : le refroidissement abaisse la rhéobase et augmente la chronaxie.

Et lorsque, en 1910, avec Mlle FILON, nous avons repris la question pour savoir si la variation d'excitabilité en fonction de la température suivait la loi donnée par VAN'T HOFF pour la vitesse des réactions chimiques, nous avons obtenu, avec beaucoup plus de simplicité, des résultats plus sûrs, en mesurant directement la rhéobase et la chronaxie ; l'énoncé général de ces résultats est bien celui que nous venons de formuler (1).

Peut-on dire si le refroidissement augmente ou diminue l'excitabilité ? On voit maintenant que la question ainsi laissée dans le vague n'a pas de sens. Mais si l'on se donne une durée et une forme de courant excitant, alors le seuil sera tantôt plus haut, tantôt plus bas, et nous pourrons le prévoir, le calculer, au moyen de nos deux paramètres.

Contre la nécessité des deux paramètres on objectera peut-être ceci. En interrogeant l'excitabilité au moyen des chocs d'induction qui sont des stimulus très brefs, ou des décharges de condensateur, qui sont des stimulus plus ou moins brefs, on opère dans une zone où se font sentir à la fois les deux paramètres. Mais si on emploie comme stimulus des passages de courant constant, le circuit étant fermé à la main pendant un temps qui est de l'ordre de la seconde (ce que l'électrodiagnostic classique appelle le *seuil galvanique*), on est généralement dans la zone où la durée ne compte plus. Ici, par conséquent, une élévation ou un abaissement du seuil correspond à une variation simple et réelle de l'excitabilité, variation qui nous est révélée correctement comme sens et même comme grandeur.

(1) Quantitativement pour une variation de température de 10°, le rapport des chronaxies ( $Q_{10}$ ) est égal à 1,70 autour de la température ordinaire, plus élevé et même supérieur à 2 si on prend des températures plus basses.

Si nous pouvons expliquer que justement ainsi on a, sans le savoir, atteint précisément un de nos paramètres, il n'en reste pas moins qu'une seule mesure, un seul paramètre donne un résultat exact. Exact mais insuffisant. Dans un muscle qui est déjà en dégénérescence avancée, on peut trouver un seuil galvanique normal. En conclura-t-on : excitabilité normale ? Nullement, et l'électrodiagnostic classique fera toujours appel en même temps à l'*excitabilité faradique*, à l'excitabilité pour les chocs d'induction, c'est-à-dire pour des passages brefs de courant, ce qui est manifestement, quelle qu'en soit l'imprécision, une façon de réintroduire le paramètre relatif à la durée.

Dans le cas du muscle dégénéré, même avec excitabilité galvanique normale, l'excitabilité faradique sera considérablement diminuée. Que dira-t-on de l'excitabilité en général ? Rien. Le médecin électricien indiquera côte à côte ses deux constatations et c'est l'ensemble des deux qui sera le renseignement. Les énormes variations de chronaxie qui se présentent en pathologie humaine ont obligé la médecine, sinon à déterminer deux paramètres (les conditions expérimentales sont si imprécises qu'on peut à peine parler de deux mesures), du moins à recourir à deux essais, à deux *tests* distincts, différant l'un de l'autre par une question de durée.

La durée et l'intensité sont les deux éléments irréductibles de l'excitation ; la rhéobase exprime le besoin d'intensité, la chronaxie le besoin de durée. Théoriquement, les deux sont d'égale importance. Pratiquement, la chronaxie est d'une bien plus grande signification que la rhéobase.

**105. Influence des conditions instrumentales.** — Prenons une préparation excitable quelconque, à une température fixe, et varions de diverses manières notre circuit d'excitation.

Il s'agit du courant constant, ou plus exactement dans la pratique, de la fermeture et de l'ouverture brusque d'un circuit sans self sur une force électromotrice constante. Avec des électrodes impolarisables, et surtout avec une résistance totale assez grande pour exiger une force électromotrice totale de l'ordre du volt, on a sensiblement, à tout instant, une intensité proportionnelle à cette force (1).

Si l'on ajoute ou si l'on retranche dans le circuit des résistances, instrumentales ou anatomiques, mesurables en ohms, il faut aug-

(1) Sous réserve des phénomènes de polarisation intense signalés récemment par STROHL (*Thèse de sciences*, Paris, 1924) et qui se développeraient en un temps très court après la fermeture. Mai. cette polarisation se produit essentiellement dans la peau, ainsi que les variations apparentes de résistance, étudiées par divers électrothérapeutes, en particulier BOURGUIGNON (*Thèse de sciences*, Paris, 1923). Cette cause d'erreur paraît très faible dans les expériences physiologiques sur le nerf ou le muscle disséqués.

menter ou diminuer le voltage dans la même proportion. Ceci est une condition physique élémentaire et ne pose aucune question pour l'excitation.

Mais la forme des électrodes, principalement l'étendue de leur surface de contact avec les tissus ainsi que la position de ces électrodes en des points divers, exercent une influence qu'il nous faut analyser. On sait, depuis DU BOIS-REYMOND, que ce n'est pas l'intensité mais la *densité* de courant à l'électrode active qui est la grandeur efficace. L'intensité est le débit total d'électricité ; la densité, le débit par unité de surface dans la section considérée. Or cette densité au point excité, pour une intensité donnée, dépend de conditions fortuites ou contingentes dont la plus importante est l'étendue de la surface de contact entre l'électrode et le tissu ; par suite, l'intensité nécessaire pour obtenir une réponse d'un objet donné variera suivant ces conditions fortuites, et non pas seulement suivant l'excitabilité propre de l'objet ; le seuil de l'excitation mesuré par cette intensité sera une valeur sans signification physiologique par elle-même. Si, sur un même nerf ou sur un même muscle, sans changement de température, on fait plusieurs déterminations du seuil, en déplaçant et en replaçant chaque fois les électrodes, on obtiendra généralement autant de valeurs différentes, et il faut des précautions extrêmes pour retrouver des valeurs voisines ; inversement si on varie largement les surfaces de contact, par exemple en effilant ou en aplatissant le pinceau qui termine une électrode liquide, les valeurs successives présenteront des écarts considérables. Tous ces faits, d'expérience banale, montrent que la connaissance exacte de l'intensité employée dans une excitation n'offre pas par elle-même grand intérêt ; et je ne vois pas de moyen de définir le problème complexe présenté par chaque cas particulier et d'arriver à la connaissance précise de la densité, par quoi se mesurerait le véritable seuil d'excitabilité. Il ne suffirait nullement en effet de déterminer exactement l'étendue et la forme de la surface de contact entre l'électrode et le tissu, comme s'il s'agissait de calculer la densité sur une section donnée d'un conducteur homogène et de forme géométrique simple ; d'abord la densité, à l'électrode même, est répartie d'une façon complexe, et on n'est pas en droit de considérer la densité moyenne, les éléments excitable étant très petits par rapport à l'électrode ; ensuite, il y a généralement des couches de tissu non excitable interposées, de sorte que les conditions exactes du courant à l'endroit où se produit réellement l'excitation nous échappent complètement. On a quelque chose de proportionnel au seuil physiologique, mais avec un facteur de proportion inconnu. Ce facteur  $x$  pratiquement indéterminable est le même pour toute durée du stimulus. Il en résulte

mathématiquement que la rhéobase seule en est affectée et que la chronaxie en est indépendante. L'expérience nous avait montré, dès une période assez peu avancée de nos recherches (1906) que les deux paramètres de la formule de Hoorweg-Weiss étaient affectés par tout déplacement, par toute déformation des électrodes, mais que leur rapport restait invariable. Il faut simplement avoir soin que rien, dans les conditions physiques du courant, n'ait changé entre la mesure du premier paramètre et celle du second ; cette constance se vérifie en même temps que la constance de l'excitabilité elle-même par une seconde mesure de rhéobase aussitôt après la détermination de la chronaxie.

D'ailleurs quand, de cette manière, le dispositif d'excitation s'est montré stable et qu'on peut le maintenir tel, si la rhéobase physiologique véritable reste indéterminée en grandeur réelle, ses variations peuvent être appréciées exactement ; le facteur  $x$  étant constant, elles sont proportionnelles aux variations de la rhéobase expérimentale.

On devra parfois recourir pour cela à des précautions spéciales ; il ne serait pas toujours suffisant de prendre un circuit quelconque et de ne pas toucher à sa disposition matérielle pour avoir le droit de raisonner sur des seuils mesurés seulement en voltages.

Ainsi quand on veut étudier l'influence de la température entre les deux électrodes restées en contact invariable avec le muscle ou le nerf, la résistance électrique du tissu change avec la température. On peut rendre cette variation négligeable, comme GORCH l'a fait remarquer, en mettant dans le circuit une résistance invariable très grande par rapport à la résistance du tissu. Si un muscle fait 3.000 ohms dans une résistance totale de 100.000 ohms, il faut que sa résistance varie de 30 pour 100 pour que l'ensemble soit affecté d'une variation du centième.

Mais couramment on est amené à interrompre le contact entre les électrodes et la matière excitable, puis à rétablir ce circuit après avoir fait intervenir une action quelconque dont précisément on désire connaître l'effet sur l'excitabilité.

Par exemple, après avoir déterminé la chronaxie sur une patte galvanoscopique, on retire cette préparation de dessus les électrodes pour la faire baigner un certain temps dans une solution donnée, puis on la reprend pour mesurer à nouveau son excitabilité. Dans ce cas, on ne peut pas faire fonds sur la comparaison des rhéobases avant et après le bain ; mais en partant chaque fois de la rhéobase telle qu'on l'observe à ce moment, la chronaxie, c'est-à-dire la durée liminaire pour le double de cette rhéobase quelconque, garde toute sa signification ; si le bain est une solution qui n'altère nullement

le tissu, une solution vraiment physiologique à tous les points de vue, balancement des ions, concentration globale (ou  $\Delta$ ), réaction ionique (ou pH), la chronaxie se retrouvera identique malgré des variations désordonnées de la rhéobase. A la vérité, cette chronaxie stable est d'ailleurs difficile à obtenir ; mais par cela même, elle constitue un *test* délicat pour la qualité physiologique des solutions ; inversement, une variation de chronaxie pourra être rapportée presque sûrement à une altération, intoxication, etc., produite par le bain.

Il y a pourtant des conditions instrumentales qui entraînent une modification systématique de la chronaxie, ou plutôt, qui faussent

la mesure de la chronaxie. L'une de ces conditions a été bien étudiée sur le nerf ; c'est un trop faible écartement des électrodes. Si le segment de nerf compris entre les électrodes n'atteint pas au moins un centimètre (sur le sciatique de la Grenouille), la rhéobase est relevée d'autant plus que les électrodes sont plus rapprochées. Ceci est un fait connu depuis

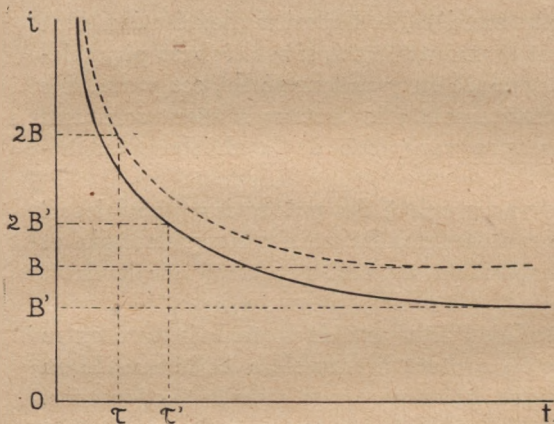


FIG. 41 bis.

longtemps et vérifié (voir LAUGIER, *Thèse*, 1921) ; mais les seuils pour des durées de passage très courtes sont peu relevés ou même ne le sont pas du tout (voir § 91). Il en résulte une déformation de la courbe d'excitation (intensités liminaires en fonction du temps de passage) telle que le point où l'intensité liminaire est double de la rhéobase se trouve rejeté vers les temps plus courts. On s'en rendra facilement compte sur une représentation schématique telle que la figure 41 bis. La courbe normale (avec électrodes suffisamment distantes pour que le processus de l'excitation puisse se développer librement dans tous les cas) étant représenté en trait continu, le rapprochement excessif des électrodes fait apparaître une courbe telle que celle qui est représentée en pointillé. La rhéobase de celle-ci étant en  $B$ , sa chronaxie tombe au temps  $\tau$  ; pour la courbe normale, la rhéobase étant en  $B'$ , la chronaxie tombe en  $\tau'$ .

Cette erreur affecte un grand nombre des mesures prises sur le sciatique de la Grenouille, et notamment beaucoup de celles que j'ai



faites moi-même, le modèle d'excitateur que j'ai adopté depuis 1910 ne donnant que six millimètres d'écartement entre les électrodes. La grandeur de cette erreur est faible. CARDOT et LAUGIER (1914) ont trouvé, par exemple, avec un écartement de douze millimètres, des chronaxies de 0,32 à 0,35; avec un écartement de quatre millimètres, des chronaxies de 0,22 à 0,28, soit en moyenne, dans ce dernier cas, les trois quarts de la chronaxie précédente qui est la vraie; mais il est rare qu'on ait affaire à des électrodes aussi rapprochées; avec six millimètres d'écartement, le chiffre obtenu est compris entre huit et neuf dixièmes de la valeur maxima. Cette différence est presque toujours négligeable vis-à-vis de la précision demandée aux expériences; pourtant, elle se fait parfois sentir; par exemple, dans la comparaison de la chronaxie nerveuse à la chronaxie musculaire, où l'on peut constater, à travers de petites inégalités accidentelles du même ordre de grandeur, une différence systématique sensible dans les moyennes de plusieurs expériences.

Sur le muscle, il y a une autre cause d'erreur dont le déterminisme n'a pas encore été élucidé, et que, pour ma part, je ne connais guère, ne m'y étant pas heurté dans mes propres expériences; je l'admets provisoirement, me réservant de reprendre une étude expérimentale de la question. Il s'agit de la dimension des électrodes.

Les premiers qui aient signalé la grandeur des électrodes comme une cause perturbatrice de la caractéristique chronologique de l'excitation sont, je crois, JINNAKA et AZUMA (1922-1. Voir § 117). Dans des expériences portant sur l'extrémité pelvienne du couturier, ils ont trouvé exclusivement une petite chronaxie avec une électrode capillaire, des chronaxies beaucoup plus grandes avec des électrodes larges.

H. DAVIS (1923) a insisté sur cette relation; il la déclare très systématique et très importante, à tel point qu'il conclut ainsi « jusqu'à ce que les lois qui commandent ces larges variations puissent être formulées, il ne me semble pas possible de parler d'une chronaxie unique comme caractéristique d'un muscle donné ». Mais sa publication n'est qu'une courte communication préliminaire à la Société physiologique de Londres et ne contient pas de données expérimentales permettant la discussion. La seule indication précise est la suivante: « Une électrode fine telle qu'un tube à pore capillaire de 3 à 75  $\mu$  de diamètre ou le contact d'un fil métallique donnent de petites chronaxies de deux à cinq dix-millièmes de seconde, tandis que les électrodes liquides du type de LUCAS donnent des chronaxies jusqu'à deux centièmes de seconde. » Il s'agit exclusivement, comme chez les auteurs précédents, d'expériences sur l'extrémité pelvienne du couturier de la Grenouille. Il ajoute. « En variant la grandeur

de l'électrode active, on peut obtenir à peu près toute la marge des valeurs intermédiaires. » C'est ici qu'il nous faudrait connaître les conditions et les valeurs expérimentales.

Pour moi, dans les très nombreuses expériences que j'ai faites ou vu faire avec Mme LAPICQUE et divers collaborateurs, j'ai régulièrement trouvé qu'un fil métallique, fin ou gros, une électrode liquide touchant le muscle par une surface, non point microscopique mais de quelques millimètres carrés, ou encore un pinceau plus ou moins effilé, donnaient la même chronaxie, et cette chronaxie est celle du nerf, comme je l'expliquerai en détail plus loin. Le muscle exploré était le plus souvent le gastrocnémien, parfois d'autres muscles épais, comme le triceps crural. Mais, d'autre part, le couturier nous a donné des résultats irréguliers, par suite desquels nous avons abandonné, au moins provisoirement, cet objet classique. Et récemment, en cherchant un premier contrôle des affirmations des auteurs ci-dessus, même sur le gastrocnémien, j'ai observé parfois une augmentation notable de chronaxie en interposant entre une électrode liquide et le muscle une grosse boulette de coton hydrophile imbibée d'eau physiologique. Enfin, LAUGIER m'a montré des expériences (non publiées) dans lesquelles le gastrocnémien reposait sur une couche épaisse de papier à filtre imbibée d'eau physiologique ; cette couche formait une des électrodes, l'autre était un fil fin touchant la face supérieure du muscle ; dans ces conditions, on observe des chronaxies disparates.

Il y a donc, suivant la distribution du flux électrique dans le muscle, certaines conditions donnant une chronaxie plus grande que je considère comme une fausse chronaxie. Tel est l'avis de JINNAKA et AZUMA qui invoquent une déformation du courant en fonction du temps pour les fibres musculaires atteintes à travers d'autres fibres, mais ils n'ont pas précisé leur hypothèse.

Sans savoir encore comment se produit cette fausse chronaxie, je puis dire que pour l'éviter il n'est pas nécessaire d'observer au microscope, comme JINNAKA et AZUMA, une fibre musculaire excitée isolément par une électrode microscopique. Mais il est indispensable de s'en tenir à un très petit seuil, c'est-à-dire (puisque nous savons maintenant que les fibres musculaires répondent individuellement suivant une loi de *tout ou rien*), à la réponse d'un très petit nombre de fibres. Il ne faut pas compter sur un raccourcissement de muscle capable de déplacer un levier indicateur ; il faut observer directement la déformation locale de la surface du muscle au voisinage immédiat de l'électrode active.

Dès qu'on n'a plus de très bons yeux, l'observation à la loupe est à recommander. Les électrodes les plus diverses conviennent, pourvu qu'elles ne diffusent pas trop le courant.

Enfin, je me suis toujours arrangé dans mes expériences à faire qu'au voisinage de l'électrode active le courant passe à peu près longitudinalement dans les fibres musculaires; il est possible que ce soit là une condition nécessaire pour obtenir une excitation définie. Les expériences de LAUGIER citées plus haut pour leurs irrégularités donnent des lignes de courant presque perpendiculaires aux fibres. Les électrodes liquides de K. LUCAS, à propos desquelles s'est posée cette question de fausse chronaxie, sont d'une disposition tout à fait exceptionnelle et doivent donner lieu à une irradiation très complexe des lignes de courant. L'un des résultats qu'elles ont fournis est typique. Le myocarde de la Grenouille se caractérise sans ambages par une chronaxie voisine de trois millièmes de seconde. (M. LAPICQUE et C. VEIL, 1916.) K. LUCAS a trouvé un temps utile de deux secondes, soit une chronaxie voisine de deux dixièmes de seconde; c'est une valeur soixante-dix fois plus grande. Cette différence me paraît due aux conditions très particulières dans lesquelles cet auteur faisait passer le courant à travers le ventricule.

Ces conditions sont à définir et à interpréter, si l'on veut comprendre le phénomène perturbateur. Mais pour étudier la chronaxie musculaire en elle-même, il suffit de se mettre à l'abri de cette perturbation par les précautions très simples que je viens d'indiquer.

**106. La chronaxie caractérise la région catodique.** — Ainsi, d'une façon générale, on peut modifier la nature et la forme des électrodes, on trouve, avec des rhéobases quelconques, une chronaxie invariable; il en est de même si on déplace les électrodes, mais à condition que l'objet étudié soit homogène. La chronaxie (et avec elle la rhéobase dans la mesure où celle-ci est significative) caractérise donc bien cet objet.

C'est une caractéristique locale, témoignant de l'état de la matière vivante sous la cathode et non ailleurs. Si, en tout point d'un nerf (la réponse observée étant toujours celle du même objet innervé), en tout point d'un muscle composé d'une seule espèce de fibres, on obtient la même chronaxie, c'est que tous ces points sont composés de la même substance, disposée suivant la même structure et au même état. Mais cet état peut être modifié localement, au point de vue température par exemple ou équilibre ionique. Dans tous ces cas l'expérience montre nettement que seule la région de la cathode conditionne les paramètres de l'excitabilité; l'état de la région anodique ou de l'espace interpolaire n'a aucune influence. Des recherches précises sur ce point ont été faites systématiquement par CARDOT et LAUGIER (1912). Déjà GOTCH et MACDONALD (1898) avaient étudié l'influence de la température sur le nerf en chauffant ou en refroidis-

sant celui-ci localement. Et c'est de la même manière que nous avons repris cette étude en 1906. CARDOT et LAUGIER ont entrepris d'utiliser ce caractère local de l'excitabilité pour éclaircir les lois polaires de l'excitation galvanique. Ces lois polaires, et notamment la question : l'excitation naît-elle toujours à la cathode lors de la fermeture, à l'anode lors de la rupture du courant ? restent en dehors du cadre de cet ouvrage. Mais les expériences de CARDOT et LAUGIER, effectuées en faisant agir localement soit la chaleur, soit l'acide carbonique, outre les vérifications qu'elles ont apportées aux lois polaires, ont bien mis en évidence ce fait : la modification d'une toute petite région sous l'électrode active détermine complètement l'excitabilité ; la même modification portant sur la région de l'autre électrode, ou même sur tout l'organe intéressé, moins la région de l'électrode active, est nulle et non avenue.

Il importe donc, pour mesurer la chronaxie d'un organe, d'être bien assuré que cette électrode ne tombe pas sur un point altéré. Notamment dans la longueur d'un nerf qui vient d'être disséqué, en déplaçant la cathode, on pourra trouver sur une certaine longueur une chronaxie constante, puis, çà et là, des chronaxies différentes ; ces points singuliers sont des régions altérées par une lésion, généralement la section d'un rameau latéral du nerf ; on trouve régulièrement une différence de chronaxie quand l'électrode s'approche de l'extrémité sectionnée du nerf ; cette variation de chronaxie n'est pas simple, elle évolue considérablement de quart d'heure en quart d'heure (CARDOT et LAUGIER), et peut offrir par elle-même un objet d'étude intéressant ; mais quand il s'agit de déterminer la chronaxie normale d'un organe, on voit qu'elle constitue une cause d'erreur à éviter.

---

## CHAPITRE XII

### Isochronisme du muscle et de son nerf moteur Théorie de la curarisation

107. **Problème de l'excitabilité musculaire, dite directe.** — Un cas particulier extrêmement intéressant est présenté par la constance de la chronaxie dans l'excitation directe et l'excitation indirecte du muscle. On dit classiquement qu'on fait de l'excitation indirecte quand les électrodes ou l'électrode active sont appliquées sur le nerf, et si ces électrodes sont appliquées sur le muscle, on dit qu'on fait de l'excitation *directe*.

Il est explicitement entendu que par cette dernière expression on n'affirme pas que l'élément musculaire soit mis en cause sans intermédiaire par le courant électrique ; il ne s'agit que de la position des électrodes. Celles-ci étant en contact avec la masse musculaire, le courant diffuse dans cette masse atteignant à la fois les fibres musculaires et les filets nerveux qui s'y trouvent disséminés ; si ces derniers sont les plus excitable, il est possible que ce soient eux qui répondent d'abord, et les fibres musculaires seulement par leur entremise, de la même manière en somme que dans l'excitation dite, cette fois sans ambiguïté, *indirecte*, quand le stimulus porte sur les fibres nerveuses en dehors du muscle.

Cette réserve très sage est fort ancienne ; jadis, on est allé jusqu'à se demander s'il y avait une excitabilité musculaire propre ; puis, après avoir admis, il y a plus d'un demi-siècle, l'existence de cette excitabilité, principalement par l'investigation sur les muscles curarisés et sur les muscles après dégénérescence du nerf, on l'a caractérisée comme beaucoup plus lente que l'excitabilité nerveuse (BRÜCKE, 1867). C'est-à-dire, pour traduire la pensée des anciens auteurs dans la notion actuelle, on a attribué au muscle une chronaxie beaucoup plus grande que celle du nerf (voir § 17). Telle est encore, sans grande précision du reste, la conception classique.

Dès 1906, avec Mme LAPICQUE, nous avons établi que l'excitation directe et l'excitation indirecte donnent la même chronaxie. A cette époque la notion de chronaxie ne s'était pas encore précisée dans le mot et dans la technique simple qu'il représente ; nous comparions les excitabilités par le rapport des constantes de la loi de HOORWEG-WEISS.

Voici une de nos expériences sur le gastrocnémien de la Grenouille. Passages de courant constant limités par le rhéotome balistique de WEISS. Electrodes impolarisables type OSTWALD, d'une résistance de 110.000  $\omega$  la paire ; 47.000  $\omega$  de résistance supplémentaire, outre le nerf ou le muscle. Voltages liminaires (en volts) pour les durées ci-dessous exprimées en centimètres de l'appareil  $c$  ; (vitesse de la balle, 260 m/s).

$c$	Nerf droit	Nerf gauche	Muscle droit
10	0,55	1,15	28
20	0,40	0,80	21
40	»	»	15
45	»	0,60	»
50	0,30	»	»
	»	0,50	12

Sur ces chiffres nous avons par le calcul trouvé<sup>1</sup> pour le rapport  $b/a$  les valeurs suivantes : nerf droit 14,3 ; nerf gauche 15,5 ; muscle droit 15,2.

Aujourd'hui, en mesurant par interpolation graphique les chronaxies du nerf gauche et du muscle droit pour lesquels on a les rhéobases, je trouve des valeurs égales à l'épaisseur du trait de crayon ; et si l'on multiplie par 50 les voltages liminaires du nerf droit, la portion de courbe jalonnée par les trois points ainsi repérés coïncide à peu de chose près avec la courbe du muscle. C'est bien l'égalité des chronaxies ; cette égalité, malgré l'énorme différence des rhéobases, est très remarquable.

Cette constatation ne porte aucune atteinte à la doctrine classique. En effet, la rhéobase étant beaucoup plus haute dans l'excitation directe que dans l'excitation indirecte, l'égalité de chronaxie s'accorde parfaitement, d'après ce que nous avons vu aux deux paragraphes précédents, avec l'hypothèse que l'excitation dite directe atteint en réalité les filets nerveux après avoir diffusé dans la masse musculaire ; celle-ci n'aurait que le rôle passif d'une large électrode interposée entre notre électrode instrumentale et l'élément excitable.

Mais j'ai été amené à faire une autre hypothèse, à savoir : *les fibres musculaires ont même chronaxie que leurs fibres nerveuses motrices.*

Cette seconde hypothèse s'accorde aussi bien, mais pas mieux que la première, avec les constatations que nous venons de faire sur les paramètres de l'excitabilité directe et de l'excitabilité indirecte. Elle introduit une complication, deux espèces d'éléments excitables au lieu d'une seule, et, en outre, la syntonisation de ces deux éléments, malgré les différences essentielles de structure qui séparent la fibre musculaire de la fibre nerveuse.

J'ai longtemps hésité devant la hardiesse d'une telle affirmation ; mais les faits m'ont de plus en plus poussé dans ce sens. Chose curieuse : ces faits se rencontrent dans l'étude des poisons curarisants et de la dégénérescence ; c'est en partant de là que les auteurs classiques avaient conclu à une différence d'excitabilité entre nerf et muscle. Cette étude, mieux précisée, nous conduira à la conclusion inverse.

**108. La curarisation.** — La curarisation est un trouble fonctionnel, généralement produit par des poisons, caractérisé par la trilogie suivante : l'excitabilité indirecte du muscle est abolie, mais son excitabilité directe subsiste et le nerf est, pour lui-même, resté excitable et conducteur (1).

Par conséquent le trouble consiste essentiellement dans l'impossibilité pour l'excitation de se transmettre du nerf au muscle. Sur cette définition tous les physiologistes seront d'accord, je pense. Mais d'où vient cette impossibilité de transmission ? Quel est le mécanisme de la curarisation ?

Ici, la théorie classique est simple et nette.

Entre le nerf moteur et la fibre contractile se trouverait interposé un organe spécial : la plaque motrice. Le curare (et par extension toute substance curarisante) serait un poison spécifique de la plaque motrice. Une fois celle-ci empoisonnée et mise hors d'état de fonctionner, la communication entre le nerf et le muscle serait interrompue ; « le curare rend la plaque terminale imperméable à l'influx nerveux... » Les muscles conservent leurs propriétés normales, leur irritabilité normale... La curarisation équivaut donc à la destruction de toutes les plaques terminales dans les muscles striés ; elle réalise très élégam-

(1) Les propriétés du nerf ne peuvent être vérifiées que par des artifices, notamment par l'étude de la variation négative qu'il serait trop long d'examiner ici. L'étude détaillée de la curarisation exigerait d'ailleurs elle-même tout un volume. Un tel volume est en préparation par Mme LAPICQUE. Mais il est nécessaire dès maintenant de mettre expressément hors de cause les poisons qui suppriment la fonction du nerf, excitabilité et conductivité, en respectant l'excitabilité musculaire directe : l'excitabilité indirecte étant supprimée, un examen superficiel peut faire croire à une curarisation. C'est pourtant tout autre chose théoriquement et il est facile expérimentalement de faire la discrimination, il n'y a pour cela qu'à répéter l'un des essais caractéristiques de CLAUDE BERNARD : le nerf étant seul baigné par le poison garde son excitabilité s'il s'agit d'un poison curarisant, il la perd s'il s'agit d'un poison qui tue le nerf. Voir J. et M. LAPICQUE, *Soc. de Biologie*, 10 mai 1913 ; JEANNE WEILL, *Journ. de Physiologie et de Pathologie générales*, t. XV, p. 789, 1913.

ment une opération infiniment complexe et manifestement irréalisable au bistouri » (1).

Une fois cette opération faite nous devons pouvoir mesurer la chronaxie musculaire pour la comparer à la chronaxie nerveuse. C'est ainsi qu'avait raisonné BRÜCKE.

Dès nos premières recherches (1903), nous avons constaté que la chronaxie du muscle curarisé était à peu près double de la chronaxie du même muscle normal. La différence était parfaitement nette, même à ce stade embryonnaire de la question, en employant des capacités graduées. Mais elle était bien mince pour avoir été saisie par BRÜCKE dans les conditions de ses expériences. Est-ce que la dose de poison, le degré de l'intoxication curarique commanderait des différences plus ou moins grandes ? Nous avons en effet opéré seulement avec la dose limite, la plus petite dose suffisante pour supprimer l'excitabilité indirecte ; les anciens expérimentateurs y allaient plus largement, sans compter ; peut-être, pensions-nous, n'avons-nous pas totalement coupé la communication entre l'élément nerveux et l'élément contractile, de façon à avoir pure l'excitabilité de ce dernier. Nous avons alors (1906-2-) systématiquement examiné l'effet de doses de plus en plus fortes et nous avons trouvé des augmentations de chronaxie de plus en plus marquées ; le changement est presque illimité ; nous avons obtenu jusqu'à soixante fois la chronaxie primitive, en injectant 20 milligrammes de curare à une Grenouille de 30 grammes, l'observation portant sur le gastrocnémien ; avec 15 milligrammes dans les mêmes conditions la chronaxie était cinquante fois plus grande qu'avant le curare ; avec 5 milligrammes, 36 fois. Une dose de un demi-milligramme sur des Grenouilles de même poids suffisait pour obtenir la suppression de l'excitabilité indirecte, et dans ce cas, régulièrement, la chronaxie était doublée ou un peu plus. On a tous les intermédiaires avec des doses intermédiaires.

Avec une bonne dose, le changement est d'un ordre tel que même des moyens d'investigation relativement grossiers ont pu révéler à BRÜCKE une excitabilité lente ; mais à présent que nous voulons mesurer, et non plus seulement constater, cette excitabilité lente, nous ne savons pas où la saisir. On n'obtient ni changement brusque, montrant qu'on passe de l'excitabilité nerveuse à l'excitabilité musculaire, ni chronaxie fixe caractérisant le muscle fonctionnellement privé de ses nerfs. La chronaxie directe après curarisation ne mesure rien, sinon un degré d'intoxication.

Dans ce qui précède, il s'agit de la période d'état après intoxication, de l'excitabilité stable à laquelle le curare amène le muscle après une

---

(1) M. ARTHUS, *La Physiologie*, Paris, Masson, 1920, p. 198 et 199.



phase d'invasion dont la durée, variable d'ailleurs suivant les conditions de l'expérience (injection à l'animal intact ou bain autour de la préparation disséquée) est de l'ordre de l'heure.

Quelques années plus tard (1913), en possession de la méthode de mesure directe de la chronaxie qui permet des déterminations en un temps très court avec des décharges de condensateurs, nous avons pu suivre l'excitabilité dans sa variation même au cours de l'intoxication. Les résultats ont été entièrement confirmatifs, avec quelques précisions intéressantes. Le curare étant injecté sous la peau du dos, on peut interroger le nerf pendant quelque temps ; la rhéobase monte progressivement jusqu'à la disparition de l'excitabilité indirecte, qui subsiste d'autant plus longtemps que la dose est moins élevée au-dessus de la limite ; la chronaxie du nerf ne change dans aucun cas. Si, pendant ce temps, on essaye l'excitabilité dite directe, on obtient exactement de même élévation de la rhéobase sans changement de chronaxie, à peu près jusqu'à ce qu'on arrive à la disparition de l'excitabilité indirecte. Sur le gastrocnémien de la Grenouille, il est presque impossible de saisir un intermédiaire entre la valeur primitive de la chronaxie et la valeur double ; ensuite, sauf pour la dose limite, on la voit augmenter de façon continue d'autant plus que la dose a été plus forte.

Ce qui nous paraît devoir s'interpréter ainsi : même quand on applique les électrodes sur le corps du muscle normal (gastrocnémien), c'est encore à l'excitabilité indirecte qu'on a affaire ; dans le courant électrique qui diffuse à travers le mélange de fibres musculaires et nerveuses, celles-ci sont les premières excitées, et c'est seulement quand la curarisation rend la transmission impossible ou suffisamment difficile que se produit réellement l'excitation directe des fibres musculaires ; on trouve alors une chronaxie doublée, mais cette valeur n'est qu'un point dans la courbe de variation ; en raisonnant par continuité, on voit qu'il doit exister une première phase, insaisissable ici, partant de la chronaxie même du complexe avant l'intoxication ; à ce moment les fibres musculaires avaient une rhéobase plus élevée que les fibres nerveuses, mais même chronaxie.

Tout récemment (1925), nous avons trouvé un moyen d'excitation qui n'atteint pas ces fibres musculaires avant la curarisation, mais qui les atteindrait et révélerait leur chronaxie plus grande si elle préexistait.

410. **Démonstration par les courants progressifs.** — Dans un complexe d'excitabilités diverses soumises au même flux électrique, si l'une possède à la fois une rhéobase faible et une petite chronaxie, celle-ci se manifesterait seule sous l'action des stimulus à début brusque, quelle qu'en soit la durée, car elle sera toujours atteinte

la première. Mais si le courant débute progressivement, ce début diminuera l'efficacité du courant d'autant plus qu'il sera plus lent, d'autant plus aussi que la chronaxie de l'objet sera plus petite ; par suite un stimulus de ce genre, bien choisi, permettra d'exciter sélectivement dans le complexe un élément à grande chronaxie, même si sa rhéobase est plus élevée, comme ce paraît être le cas pour les fibres musculaires dans le gastrocnémien. J'ai exposé cette loi avec différents exemples dans le chapitre VII.

Nous avons donc monté un circuit avec une capacité réglable en dérivation, comme aux § 65 et 66, montage indiqué pratiquement au § 20. Les résistances étaient égales approximativement dans le cas du muscle et dans le cas du nerf et telles (10.000 ohms de chaque côté de la capacité) que la capacité étant 1 microfarad la constante de temps fût  $5.10^{-3}$ ; on peut admettre que le courant atteint pratiquement sa pleine valeur en un temps égal à 4 fois cette constante. La durée d'établissement était donc, avec 1 microfarad, de 2 centièmes de seconde ; elle variait, bien entendu, proportionnellement à la capacité employée. Se plaçant comme intensité à la rhéobase (avec zéro de capacité), on trouve ensuite, en ajoutant graduellement des condensateurs, que pour supprimer l'efficacité du courant il faut sensiblement la même capacité dans l'excitation directe et dans l'excitation indirecte, soit, pour le sciatique-gastrocnémien de la Grenouille, généralement deux à trois dixièmes de microfarad, c'est-à-dire un retard à l'établissement compris entre 4 et 6 millièmes de seconde, sur le nerf comme sur le muscle.

Ceci n'est que la constatation, sous une autre forme, de l'égalité des chronaxies dans les deux cas, et n'est pas davantage décisif. Mais prenons, en excitation directe, des courants plus retardés que celui-là (en introduisant des capacités plus grandes) et cherchons pour chaque forme de courant le voltage liminaire, qui sera d'autant plus élevé que le retard sera plus grand. Ensuite, sans toucher aux électrodes, pour ne pas changer de ce point de vue la rhéobase, curarisons le muscle et recommençons la même série de déterminations. Voici, à titre d'exemple, une expérience.

Gastrocnémien de Grenouille recevant en injection 3 milligrammes de curare.

Capacité en Microfarads	Durée d'établissement en centièmes de seconde	VOLTAGE LIMINAIRE	
		Avant curare	Après curare
0	0 (rhéobase)	0,60	0,70
0,3	0,6	0,62	0,70
1	2,0	0,90	0,81
3	6,0	1,60	1,10

Si nous portons les voltages liminaires en ordonnées sur les retards à l'établissement comme abscisses, nous obtenons le graphique ci-dessous (fig. 42) OABC pour le complexe normal, VXYZ après curarisation (1) ; VXYZ se rapporte nécessairement à l'élément musculaire, puisque l'élément nerveux était mis hors de cause ; or ces mesures témoignent sans hésitation possible d'une rhéobase plus haute et d'une chronaxie plus grande que OABC ; mais si l'excitabilité ainsi caractérisée avait été présente dans le complexe normal, nous aurions trouvé comme seuils pour celui-ci, non pas OABC, mais OAYZ, le

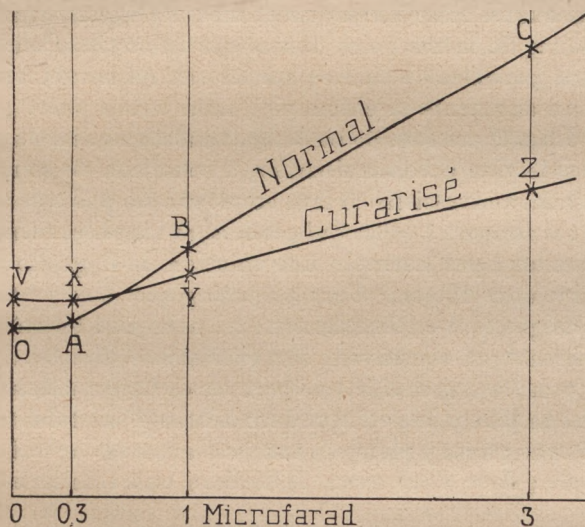


FIG. 42

seuil qui se révèle pour un complexe étant évidemment, en toute circonstance, le plus bas. VXYZ se rapporte non au muscle normal, mais au muscle modifié par le curare. La chronaxie plus grande constatée sur le muscle curarisé rend parfaitement compte de l'abaissement des seuils pour les courants progressifs. Mais si elle préexistait masquée seulement par l'excitabilité nerveuse à chronaxie plus petite, les courants progressifs rencontreraient ces seuils bas sur le complexe normal, et le curare ne les changerait pas. L'abaissement du seuil pour les courants retardés qui se produit sur le muscle curarisé

(1) CARDOT et LAUGIER (*Journal de physiologie et de pathologie générales*, 1913) ont montré que la loi d'excitation d'un objet quelconque, en fonction du retard à l'établissement, est une droite qui forme avec l'axe des retards un angle d'autant plus aigu que la chronaxie de l'objet est plus grande. Nous retrouvons ici cette relation ; après une certaine zone, le retard à l'établissement ne compte pas, comme l'ont montré GILDEMEISTER, K. LUCAS et LAUGIER lui-même. (Voir *Thèse de Laugier*, 1921, p. 44, ainsi que § 65 ci-dessus.)

par rapport au muscle normal, démontre que la grande chronaxie qui apparaît après curarisation est produite par le poison, et non pas simplement démasquée par la disparition de l'excitabilité nerveuse.

**111. Curarisation par la strychnine.** — Nous venons d'étudier la curarisation avec un seul poison : le curare, qui a donné son nom au phénomène. Mais il y a de nombreux poisons curarisants. Parmi ceux-ci la strychnine permet un contrôle crucial des résultats auxquels nous a conduits l'analyse de l'action du curare. Il y a longtemps que la strychnine a été indiquée comme poison curarisant (VULPIAN, 1882). Nous avons, Mme LAPICQUE et moi (1908), entrepris d'étudier cette substance du même point de vue que le curare. Pour éviter les répercussions possibles de l'action sur les centres nerveux (la fatigue du muscle en augmente la chronaxie), nous avons opéré principalement avec des préparations de pattes galvanoscopiques. On peut aussi opérer par injection à l'animal entier, à condition de couper le nerf dès le début des convulsions. Il faut employer des doses de strychnine très fortes par rapport à celles qui produisent les phénomènes convulsifs bien connus ; par exemple une solution de 0 gr. 25 de sulfate de strychnine dans 100 cm<sup>3</sup> d'eau physiologique. Une patte galvanoscopique plongée tout entière dans un tel bain perd bientôt son excitabilité indirecte, en conservant son excitabilité directe. Il est facile de répéter pour la strychnine les épreuves de CLAUDE BERNARD pour le curare : si on plonge le nerf seul dans le bain, l'excitabilité indirecte ne disparaît pas ; si on y plonge le muscle en laissant le nerf en dehors, elle disparaît ; donc nous avons le tableau exact de la curarisation classique.

Voici ce que donne l'analyse de l'excitabilité sous l'action du bain total de la préparation. Pour le nerf la chronaxie descend bientôt à la moitié de sa valeur, pendant que la rhéobase remonte progressivement jusqu'à l'inexcitabilité. Pour l'excitabilité directe, la rhéobase augmente un peu, mais la chronaxie ne change pas, même quand l'inexcitabilité par le nerf est devenue totale, même bien au delà de ce moment. Or, à partir de ce moment c'est l'élément musculaire lui-même que nous excitons, c'est sa chronaxie que nous mesurons ; celle-ci se retrouve la même que celle du complexe normal et du nerf normal. Il n'y a aucune raison de supposer que ce ne soit pas la chronaxie musculaire telle qu'elle était avant l'action du poison ; une altération la ramenant juste à ce chiffre serait une coïncidence bien improbable, et toutes les doses donnent cette coïncidence. Si, d'autre part, on répète, au cours de la curarisation strychnique, les essais par courants progressifs suivant le même plan qu'au paragraphe précédent, on ne trouve aucun changement dans l'influence des divers retards.

Donc, à l'état normal, la chronaxie de l'élément musculaire était égale à la chronaxie de son nerf moteur.

Si les premières études sur la séparation physiologique du nerf et du muscle avaient porté sur un poison agissant comme la strychnine, jamais on n'aurait pensé à opposer la prétendue lenteur d'excitabilité du muscle à l'excitabilité rapide du nerf.

Ainsi, la curarisation par la strychnine conduit à une conclusion quasi immédiate qui concorde absolument avec la conclusion tirée de l'analyse laborieuse de la curarisation par le curare. Cette concordance à laquelle on arrive par deux voies absolument indépendantes me paraît constituer pour ce que nous appellerons désormais l'*isochronisme du nerf et du muscle* une démonstration plus rigoureuse que nous ne l'exigeons d'ordinaire pour nos lois biologiques.

### 112. La triple excitabilité de Keith Lucas : première esquisse.

— Mais la vieille distinction de BRÜCKE possédait une telle emprise dans la physiologie classique qu'elle subsiste encore dans beaucoup d'esprits ; bien mieux, parmi les études modernes sur l'excitabilité, il lui est venu un regain d'intérêt avec une complication nouvelle ; ce n'est plus deux, mais trois excitabilités qu'on prétend intriquées dans le muscle normal. Cette doctrine, qui a pour auteur KEITH LUCAS, adoptée et propagée par la physiologie anglaise, est en contradiction avec toute la série de faits et de conceptions que j'expose dans le présent chapitre. Mais le choix n'est pas difficile. La théorie des trois excitabilités ne résiste pas à un examen détaillé de ses propres fondements.

En 1906, K. LUCAS se proposait un autre problème, celui de la conduction musculaire. Dans ce but, il avait naturellement, comme la plupart de ses devanciers, pris pour objet le couturier, en raison du parallélisme des fibres dans ce muscle (ce choix du couturier n'a pas été sans importance, comme nous le verrons par la suite). Pour les besoins de son problème et sans avoir étudié spécialement la question de l'excitabilité, K. LUCAS a voulu se placer dans les conditions d'excitabilité optima ; et il a appliqué la méthode de WALLER (§ 33). Il a obtenu des chiffres très divergents, capricieusement divergents comme toujours avec cette méthode (1).

Néanmoins, en faisant un graphique sur coordonnées logarithmiques, ce qui atténue toutes les variations, il a vu les chiffres se

---

(1) La caractéristique de WALLER,  $\frac{V}{RC} \times \text{constante}$ , revient en somme à faire le quotient de la rhéobase par la chronaxie ; la soi-disant caractéristique est donc affectée par toutes les contingences de la rhéobase qui se trouve en numérateur. Pour comprendre certains résultats de KEITH LUCAS, il est bon de noter que la caractéristique de WALLER, dans la mesure où elle est significative, varie en sens inverse de la chronaxie qui se trouve en dénominateur.

grouper en deux séries distinctes ; la curarisation diminuait la fréquence de la caractéristique la plus grande, qui disparaissait avec les fortes doses. Voilà le point de départ des conceptions de l'auteur, qui, expérimentateur débutant, frais émoulu de l'enseignement classique, a immédiatement pensé au nerf d'une part et au muscle de l'autre.

Dans un mémoire subséquent (1907-1) il reprend la question en ayant cette hypothèse dans l'esprit et compare systématiquement, sur le Crapaud, l'extrémité pelvienne du couturier, connue comme dépourvue de nerfs, et d'autre part, le tronc du sciatique. Il ne pense pas à dire, quand il excite ce nerf, quel muscle il observe, et c'est incidemment plus loin que l'on trouve la mention : *préparation sciatique-gastrocnémien*. Il en est encore par conséquent à croire qu'on peut dire *le muscle* sans préciser quel muscle et *le nerf*, sans préciser quel nerf. Il trouve, comme valeurs de la caractéristique de WALLER, de 20 à 30 pour le couturier, de 41 à 233 pour le sciatique. « On voit donc, conclut-il, qu'il y a une différence nette entre *le muscle* et *le nerf* », et il continue ainsi : « Supposons que nous étudions un mélange de deux substances  $\alpha$  et  $\gamma$ , ayant chacune son excitabilité propre, le mélange devra nous donner deux caractéristiques, dont l'une sera celle de  $\alpha$ , et l'autre celle de  $\gamma$ . »

Mais en fait, sur le point du couturier où aboutit le nerf, la double caractéristique antérieurement trouvée et qu'il s'agit maintenant d'interpréter se compose de deux groupes de valeurs ainsi échelonnées : 1<sup>o</sup>, de 1780 à 19300 — 2<sup>o</sup>, de 37 à 69. Le premier groupe s'écarte complètement de ce que viennent de donner  $\alpha$  et  $\gamma$  ; il n'est pas changé par le curare, donc ce n'est pas le nerf ; mais il diffère considérablement de  $\alpha$  ; donc ce n'est pas le muscle ; ce doit être la substance anatomiquement intermédiaire au muscle et au nerf ; nous l'appellerons  $\beta$ .

Au point d'entrée du nerf, nous admettons donc, non pas deux, mais trois substances excitables, muscle, nerf et  $\beta$  ; or, ce que nous trouvons, outre  $\beta$ , c'est une seule caractéristique, juste intermédiaire à celles de  $\alpha$  et de  $\gamma$  ; après curare, elle donne des valeurs allant de 13 à 56, soit fort peu de changement ; la substance en cause se trouve donc au delà du point de blocage par le curare ; donc ce n'est pas le nerf ; nous admettons que les nerfs ne sont pas excités à cause de la large dérivation offerte par le muscle.

C'est ainsi qu'est née la théorie des trois substances. K. LUCAS l'a ensuite précisée par d'autres méthodes, mais on voit qu'il l'avait constituée tout entière à un moment où il ne possédait que des chiffres de caractéristiques de WALLER. Et quels chiffres ! Pour le cas le plus simple et le plus clair, l'excitation par le nerf, les mesures divergent dans le rapport de 1 à 5. Ensuite, le raisonnement ayant été fait que

les deux caractéristiques trouvées au milieu du couturier doivent être l'une celle du nerf, l'autre celle du muscle, on constate, même à l'approximation très lâche des chiffres, qu'il n'y a pas concordance ; les deux caractéristiques du complexe ne sont, ni celle du nerf pur, ni celle du muscle pur. C'est alors qu'au lieu d'abandonner l'hypothèse, on invente une excitabilité supplémentaire.

113. **Expériences avec le courant constant; courbes complexes.** — Voilà où en est K. LUCAS quand il prend connaissance des travaux de WEISS et des nôtres. Abandonnant alors la caractéristique de WALLER il réalise un rhéotome à pendule, qui, d'ailleurs, est un excellent instrument pour les passages de courant limités (1907-2) et reprend avec cet appareil, suivant sa propre expression, l'*analyse des tissus excitables*. Ce qu'il cherche, d'une façon avouée, c'est de démontrer plus clairement l'existence de ses trois substances excitables, et, tout de suite, il déclare que sa nouvelle méthode est bien plus satisfaisante que la précédente, car il peut maintenant mettre en évidence l'excitabilité du nerf intra-musculaire, qui n'apparaissait pas par l'emploi des condensateurs (mais pourquoi donc ?) et obtient parfois en une seule expérience la trace des trois excitabilités superposées. Nous arrivons alors au mémoire le plus connu (1907-3), celui sur lequel se fondent les partisans de la doctrine.

Les expériences consistent à prendre une série de durées de passage et à déterminer pour chacune d'elles le seuil de l'intensité, puis on porte en graphique ces intensités liminaires sur les durées correspondantes en abscisse. Nous voici donc ramenés à la forme même sous laquelle nous avons dans cet ouvrage étudié toute la question de la chronaxie, et nous allons pouvoir discuter avec précision. Les expériences portent sur le couturier de Crapaud, excisé et maintenu plus ou moins longtemps dans du liquide de RINGER, ce bain constituant la cathode. Ces conditions expérimentales ont pour la question une importance que l'on ne pouvait soupçonner à ce moment, et sur laquelle nous reviendrons après l'analyse critique du travail.

Cinq expériences dans lesquelles l'excitation portait sur l'extrémité pelvienne du muscle ont donné toutes des courbes admises comme continues avec des chronaxies (c'est moi qui introduis actuellement ce mot pour simplifier mon exposé, mais l'évaluation est de K. LUCAS) de 6 à 8 millièmes de seconde.

La théorie prévoyait cette simplicité uniforme, et fait conclure que nous avons affaire exclusivement à la substance  $\alpha$  (muscle). Ces expériences sont simplement une vérification préliminaire. Les expériences significatives sont obtenues en portant l'excitation sur

le milieu du muscle, où les éléments divers sont intriqués. Elles sont au nombre de 25 ; K. LUCAS les classe de la manière suivante :

Cinq courbes simples avec des chronaxies de 5 à 8 : c'est l'excitabilité  $\alpha$  des précédentes.

Six courbes simples avec des chronaxies de 3 à 5 dix-millièmes de seconde ; il s'agit de  $\gamma$ , car le nerf donne des courbes similaires avec des chronaxies de 7 à 12 dix-millièmes, concordance *suffisamment proche*, dit K. LUCAS.

Trois courbes doubles où on retrouve à la fois  $\alpha$  et  $\gamma$ .

Cinq courbes doubles, rapportées à  $\alpha$  et  $\beta$ .

Trois courbes doubles, rapportées à  $\gamma$  et  $\beta$ .

Enfin, trois courbes triples, où l'on peut reconnaître à la fois  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$ .

Le raisonnement est cette fois plus serré que précédemment et il y a beaucoup d'ingéniosité et de finesse dans l'interprétation des expériences. Mais il se révèle aussi une complaisance manifeste pour la thèse qui était, nous l'avons vu, formellement posée d'avance.

#### 114. Discussion de la combinaison $\alpha \gamma$ . —

Prenons pour commencer la courbe 7 (page 120) ; je la reproduis (fig. 43) telle que l'a donnée K. LUCAS ; on y voit nettement deux courbes qui se combinent ; mais décalquons seulement les points marqués, c'est-à-dire les données expérimentales, en laissant de côté les courbes continues imaginées pour relier ces points. Il reste l'aspect reproduit fig. 43 bis. Est-ce que vraiment un esprit non prévenu y trouverait les deux courbes de K. LUCAS ? N'est-il pas facile de relier tous ces points par une courbe simple, qui ne laisse en dehors que de légers écarts d'apparence accidentelle, comme on en rencontre le plus souvent

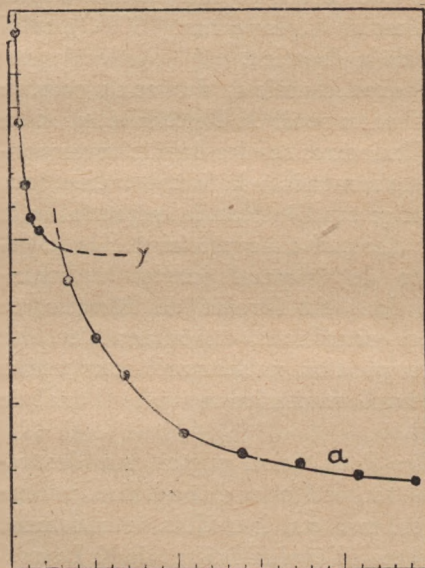


FIG. 43

dans une série de déterminations expérimentales quelconques ?

On sait combien sont fallacieuses parfois ces courbes tracées *au sentiment*, suivant l'expression consacrée. Reprenons cette même



expérience de K. LUCAS et changeons l'apparence graphique en portant en ordonnées les quantités ( $Vt$ ), au lieu des voltages  $V$  ; c'est une représentation qui met en relief l'allure de la loi d'excitation et les plus légères divergences d'avec cette loi. Dans mes propres expériences, je me suis très souvent servi avec avantage d'un tel graphique comme contrôle.

Voici les chiffres de l'expérience 7 de K. LUCAS avec les produits  $Vt$  calculés par moi :

Numéro	Durée du courant (en millièmes de secondes)	Voltage liminaire (en centièmes de volt)	$Vt$
1	24	27	648
2	21	29	609
3	17	33	561
4	14	36	504
5	10	41	410
6	7	59	413
7	5,2	70	364
8	3,5	88	308
9	1,7	103	175
10	1,3	107	139
11	0,87	117	102
12	0,52	136	71

La figure 44 donne le graphique des  $Vt$ . Il y a ici une discontinuité évidente. Aucune courbe admissible comme loi d'excitation ne peut passer du point 6 au point 5 (1). Mais cette

discontinuité-là, K. LUCAS ne l'a pas vue ; c'est entre 8 et 9 qu'il a placé l'intersection de ses deux courbes. Entre ces deux derniers points, le graphique des quantités ne montre qu'une discontinuité douteuse ; en tout cas, si la courbe 12-9 ne passe pas par 8, elle passe au-dessous. Or, K. LUCAS la fait passer au-dessus ; il a évidemment été incité à cela par un petit décalage du point 9 vers la droite (dans le graphique des voltages), décalage sensiblement exagéré, assurément par mégarde, dans sa figure. J'ai refait ce graphique des voltages (fig. 45) sur les données numériques de son expérience : (chaque point ainsi déterminé est indiqué par une croix, à la façon habituelle, plus précise qu'un cercle noir) ; j'ai figuré par un trait simple les



FIG 43 bis

(1) Les chiffres mêmes en témoignent ; voir le tableau numérique ci-dessus ; la quantité augmente, au lieu de diminuer, en passant du temps 10 au temps 7.

continuités telles qu'elles m'apparaissent correspondant à ce que j'ai

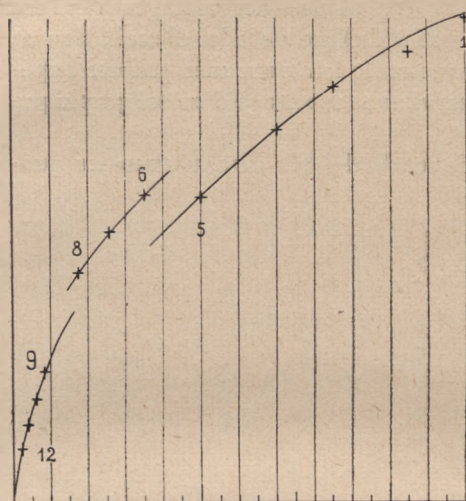


FIG. 44

figuré de même sur le graphique des quantités ; et, d'autre part, j'ai figuré en pointillé les courbes de K. LUCAS. Si nous comparons ceci à notre figure 42, reproduction photographique de la figure de K. LUCAS, on voit que la courbe  $\gamma$  est une supposition non seulement gratuite, mais invraisemblable, et, d'autre part, la discontinuité de 5 à 6 dans la courbe dénommée  $\alpha$  n'a pu être masquée complètement ; il subsiste au point 5 une brisure manifeste (1).

Cette discontinuité ne peut d'ailleurs aucunement être interprétée comme le passage d'une excitabilité à une autre, quelles que soient celles-ci ; en effet, l'élément de courbe 6-8 est manifestement *au-dessus* de la courbe 1-5 ; supposons que chacune de ces portions se rapporte à une substance excitable distincte ; c'est supposer que dans le complexe, le seuil qui se manifeste est *le seuil le plus haut* : ce qui est absurde.

La discontinuité en question n'a donc pas de signification physiologique ; elle ne peut résulter que d'erreurs de mesure, erreurs d'une grandeur très acceptable *a priori*, surtout de la part d'un expé-

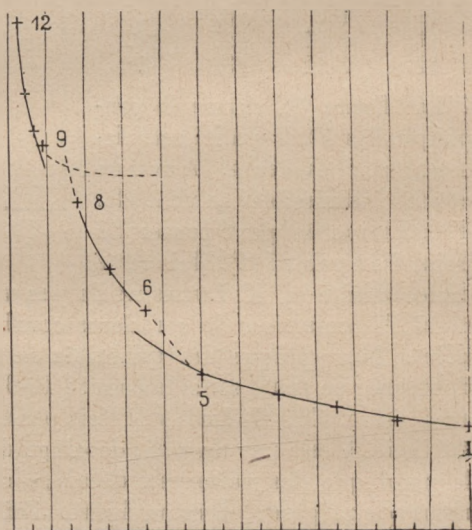


FIG. 45

(1) Encore un coup, je n'incrimine nullement K. L. de mauvaise foi : j'ai fait sa connaissance personnelle précisément au moment où il venait de publier ce mémoire ; il exposait sa découverte avec le plus sincère enthousiasme et tenait tout particulièrement à me la sou-

rimentateur qui venait à peine de constituer sa méthode ; on peut relever des écarts de 10 pour 100 et davantage dans ses expériences de contrôle. (*L. c.*, p. 115) et encore là s'agit-il de comparaison de seuil pour un même temps, pour une même position de rhéotome, à l'abri, par conséquent, des erreurs possibles sur la graduation de l'appareil. C'est à une erreur de graduation précisément, que je serais tenté de rapporter la discontinuité qui nous occupe, car on la retrouve au même point dans un certain nombre d'expériences, par exemple, dans les expériences 1 et 2, qui sont données comme courbes univoques caractéristiques du muscle pur.

Ainsi, dans l'expérience que nous venons d'analyser, la double courbe est tracée d'une façon purement arbitraire.

115. **Discussion de l'excitabilité  $\beta$ .** — L'existence d'une courbe relative à la substance  $\beta$  paraît au premier abord mieux fondée. Dans les spécimens produits, surtout pour la combinaison d' $\alpha$  et de  $\beta$ , les points expérimentaux montrent un rebroussement incontestable. Voici la reproduction photographique (fig. 46) de la figure 8 de K. LUCAS. Faisons, comme tout à l'heure, le graphique des produits  $Vt$ .

Voici le tableau numérique :

Numéro	Durée	Voltage	$Vt$
1	24	40	960
2	21	42	882
3	17	42	714
4	14	45	630
5	10	52	520
6	7	65	455
7	5,2	75	390
8	3,5	107	374
9	1,7	108	184
10	0,87	108	94
11	0,52	108	56
12	0,35	110	38
13	0,17	133	22

Le graphique des  $Vt$  donne la figure 47. Une discontinuité apparaît au point 8. Mais comment faut-il interpréter cette discontinuité ? K. L. rattache le point 8 aux points précédents, en faisant passer par ce point la courbe correspondante à celle que je trace en pointillé sur la figure 47. Une telle courbe apparaît ici comme inacceptable pour une loi d'excitation ; et corrélativement sur le graphique des

mettre. Je regrette de ne lui avoir présenté à ce moment que des objections superficielles ; l'analyse détaillée que je fais seulement aujourd'hui (1925) l'aurait, je crois, convaincu. Ce changement de système graphique fait si bien apparaître le caractère fallacieux des courbes au sentiment !

voltages (fig. 46 ou 48) maintenant que notre attention est appelée là-dessus, on peut remarquer que cette courbe extrapolée vers les

temps courts se relève trop pour aller rejoindre asymptotiquement l'ordonnée du temps zéro.

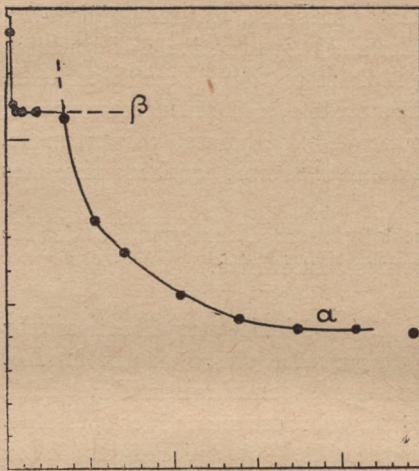


FIG. 46

Au contraire, on peut tracer facilement (fig. 47, trait continu) une courbe simple conforme à l'allure que nous avons établie pour la loi d'excitation § 49, en ne laissant à quelque distance que le point 8. Il ne paraît pas douteux que ce point soit une erreur, un voltage accidentellement pris trop haut, et conservé néanmoins comme seuil ; cette erreur était facile dans les conditions de l'expérience, car sur un muscle un peu lent comme le couturier du Crapaud excisé depuis un certain temps et conservé dans du Ringer, un stimulus bref, même trop fort, ne provoque qu'une très petite réponse. Mais je trace la courbe correspondant, également en trait continu, sur le graphique des voltages (fig. 48) ; alors les points 9 et suivants présentent par rapport à cette courbe des écarts *en moins* très notables ; or, ce sont ces points seulement que K. LUCAS a compris dans sa courbe  $\beta$ . Doit-on, laissant de côté le point 8 comme aberrant, admettre comme réelle et significative la courbe 9-12-13 ? D'abord il faut dire

que les points indiquent à peine une courbe ; le point 12 se trouve à 2 centièmes de volt au-dessus du point 11 ; si on avait lu 108 au lieu de 110 on aurait simplement une droite horizontale, avec le seul point 13 plus haut, beaucoup plus haut. Or, il s'agit de durées de passage qui sont au-dessous du millième de seconde, et le rhéotome

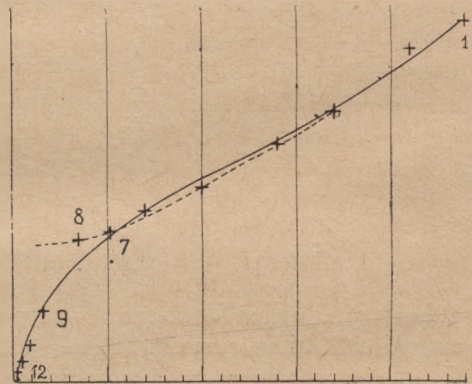


FIG. 47

que les points indiquent à peine une courbe ; le point 12 se trouve à 2 centièmes de volt au-dessus du point 11 ; si on avait lu 108 au lieu de 110 on aurait simplement une droite horizontale, avec le seul point 13 plus haut, beaucoup plus haut. Or, il s'agit de durées de passage qui sont au-dessous du millième de seconde, et le rhéotome

employé ici, que j'apprécie hautement comme un bon instrument, n'est tout de même pas à ces durées d'une précision suffisante pour permettre une mesure à 2 pour 100 près. D'ailleurs, dans l'expérience suivante (n° 9 de K. LUCAS) les voltages correspondants, sur lesquels on affirme de même une excitabilité  $\beta$ , sont successivement :

1,7	61
0,87	62
0,52	62
0,35	61
0,17	78

Ici, la courbe ne s'indique pas du tout ; elle n'a pu être admise que par extension du cas précédent, lui-même si douteux.

Par conséquent, nous avons bien une perturbation, mais aucune raison d'affirmer que cette perturbation soit due à l'entrée en jeu d'une nouvelle excitabilité. Au contraire, je crois bien reconnaître dans ce chiffre trop haut suivi d'une série de seuils identiques pour des temps décroissants une cause d'erreur qui m'est apparue dès mes premières recherches sur les muscles lents (Mme LAPICQUE et moi l'avons signalée dès 1903),

que j'ai toujours rencontrée sur de tels muscles et dont j'ai reproduit la description au § 39. Lorsqu'il y a eu quelques essais infructueux, l'excitation enfin efficace donne un seuil artificiellement relevé et entraîne à sa suite une augmentation notable de l'excitabilité, c'est-à-dire des seuils trop bas. Or, le couturier de Crapaud conservé dans du Ringer est certainement apte à présenter ce phénomène. J'ajoute que ce phénomène est surtout marqué pour les stimulus brefs, et par conséquent intenses. Pour autant qu'on puisse, d'après un compte rendu d'expérience, affirmer quelque chose qui n'est pas explicitement dans ce compte rendu, voici qui a produit dans l'expérience en cause la perturbation interprétée comme le signe de la substance  $\beta$ . Du temps 5,2 (point 7) au temps 3,5 (point 8), il fallait,

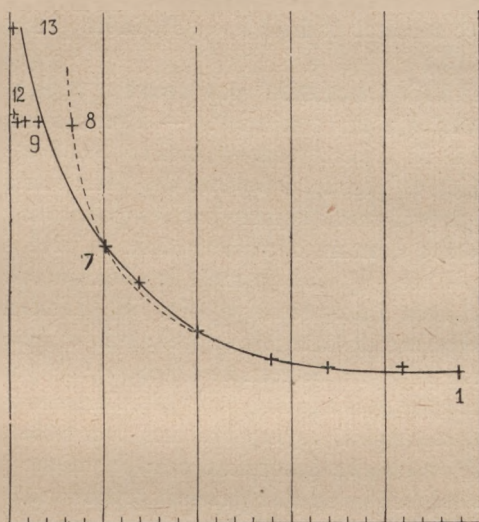


FIG. 48

d'après la loi normale d'excitation, relever le voltage dans une assez forte proportion ; on a d'abord pris un voltage trop faible, puis une série de voltages croissants, mais croissant trop lentement d'essai en essai, et c'est ainsi qu'on n'a obtenu de réponse qu'à 1,07, après 0,75 ; puis, laissant le même voltage, ou ne le montant qu'à peine, on a essayé un temps plus court : réponse ; un temps plus court encore : réponse, et ainsi de suite. Un physiologiste qui n'a pas eu l'occasion de se faire la main sur les invertébrés peut très bien ne pas se délier de l'influence des essais antérieurs, tant efficaces qu'inefficaces. K. LUCAS ne paraît pas avoir soupçonné cette variation expérimentale de l'excitabilité ; et l'ayant rencontrée, il l'a prise pour le passage d'une substance excitable à une autre, d'autant plus volontiers que ce résultat cadrerait avec ses idées préconçues.

**116. Discussion des courbes triples et conclusion ; l'excitabilité variable du couturier.** — Prenons maintenant les courbes triples où K. LUCAS voit et montre,  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$ . Nous y retrouverons sans rien de plus les éléments des deux courbes doubles. Voici sa figure 12, généralement choisie par les partisans de sa doctrine pour la reproduire comme démonstration. À côté de la reproduction photographique (fig. 49), je mets le décalque des points expérimentaux sans courbe interprétative (fig. 50). L'examen d'ensemble de ces deux figures suffit à montrer ceci : 1<sup>o</sup> la courbe  $\gamma$  est entièrement arbitraire ; sur la figure 50 rien ne l'indique ; 2<sup>o</sup> pour tracer une courbe  $\gamma$  et une courbe  $\alpha$ , il a fallu poser cette dernière de telle façon qu'elle a manifestement pour asymptote une ordonnée placée fort loin de l'origine ; 3<sup>o</sup> la courbe  $\beta$  consiste dans la même perturbation que nous avons analysée pour l'expérience précédente.

Le graphique des  $Vt$  ne nous apporterait pas de lumière spéciale ; il démontre seulement qu'il est inadmissible de faire rentrer comme le voudrait K. LUCAS le huitième point (toujours en partant des temps longs) dans la courbe des points précédents ; cette impossibilité d'ailleurs apparaît dans les nombres : il s'agit du temps 4,4 ; le voltage étant 89, la quantité est 392, *supérieure* à la quantité du temps 5,2 (voltage 70, quantité 364), résultat inconciliable avec les lois unanimement acceptées ; ceci est, sous une autre forme, l'erreur de la courbe devenant presque verticale loin de l'ordonnée du temps zéro.

En résumé, si, de cette figure 12, la plus typique du travail de K. LUCAS, nous enlevons ce qui provient de l'interprétation de l'auteur pour ne garder que la représentation de ses résultats numériques, nous ne trouvons plus qu'une courbe d'excitation normale, avec quelques points aberrants ; deuxièmement, des trois courbes

tracées par l'auteur, deux sont entièrement arbitraires et l'une de celles-ci est inadmissible.

Ce résumé vaut pour tout le travail. Sur 25 séries composées chacune de 10 à 13 points, 14 ne permettent pas de relier tous leurs points par une courbe simple (quelconque) sans écart supérieur à la largeur d'un coup de crayon. Voilà tout le fait. Or, dans les cas les plus favorables, il est bien difficile (j'en parle d'après une longue pratique) d'obtenir, successivement sur une même préparation, je ne dis pas 13 points, mais 6 ou 7 points seulement sans un écart. (Et d'ailleurs dans quelle recherche obtient-on des séries de mesures sans écarts accidentels ?) K. L. au contraire a

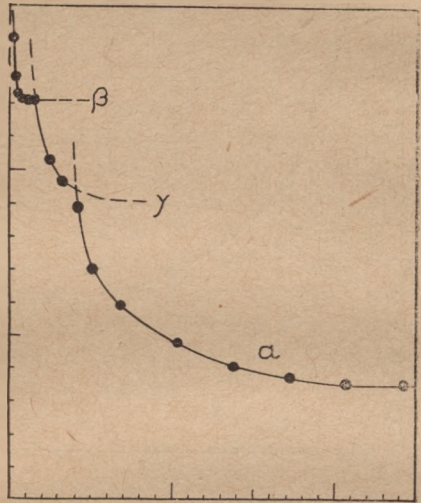


FIG. 49

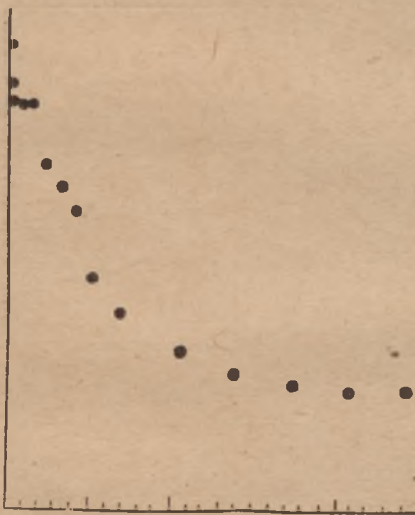


FIG. 50

implicitement admis que tous ses chiffres étaient parfaitement exacts. Pas un instant il n'a envisagé l'hypothèse d'une détermination de seuil entachée d'une erreur accidentelle ; ni l'hypothèse d'un changement d'excitabilité pour une seule et même substance. « Une brisure dans la ligne joignant les points sera interprétée comme le passage d'une substance excitable à une autre », a-t-il formellement posé *a priori*. Et comme il a dans l'esprit trois substances, n'importe quel écart lui suggère l'une ou l'autre des courbes correspondantes ; il n'est pas difficile pour l'identification de ces courbes ; pré-

sentent-elles des chronaxies de 0,3 à 0,5 millièmes de seconde ? c'est le nerf, bien que celui-ci, interrogé directement, n'ait fourni que des valeurs au moins doubles de celles-là ; sont-elles à grand rayon ? c'est

le muscle, quand bien même elles sont inadmissibles comme loi d'excitation quand on connaît Hoorweg et Weiss ; enfin, quelques seuils égaux pour trois ou quatre durées de passage peu différentes dans une zone où la mesure est particulièrement difficile, c'est une troisième substance, entité *ad hoc* qu'il nous définit uniquement

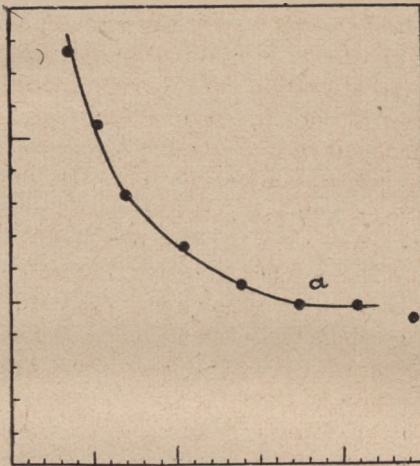


FIG. 51

comme intermédiaire entre le muscle et le nerf. Par conséquent les courbes dites complexes me paraissent être le plus souvent des séries expérimentales entachées d'erreurs banales et leur prétendue analyse est entièrement à rejeter.

Pourtant, j'admets que l'ensemble des séries démontre l'existence de deux excitabilités, à peu près celles que K. LUCAS dénomme  $\alpha$  et  $\gamma$ , celles-ci qui se distinguent nettement l'une de l'autre dans les courbes simples, par exemple fig. 51

(fig. 3 de K. LUCAS, p. 181) et fig. 52 (fig. 5 de K. LUCAS, p. 119) ; dans les courbes dites complexes, on retrouve, en négligeant les écarts, tantôt l'une, tantôt l'autre (1). Les expériences ne sont pas en général assez bonnes pour que l'on puisse légitimement en tirer une chronaxie ; notamment, il n'y a pas une seule courbe  $\alpha$  qui résiste à l'épreuve du graphique des quantités. Mais la différence de  $\alpha$  et de  $\gamma$  est assez grande pour se noter clairement au seul aspect des courbes sur une même échelle des temps. J'admets aussi que l'extrémité pelvienne du muscle ne donnera souvent que des courbes  $\alpha$ , à l'exclusion de  $\gamma$  (2).

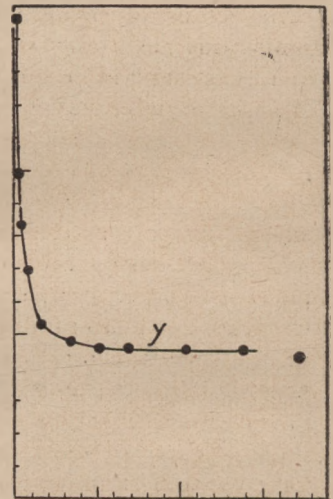


FIG. 52

(1) Il y a peut-être certaines courbes où se retrouvent successivement  $\alpha$  puis  $\gamma$ , par exemple, la fig. 6. Mais cette intrication reste douteuse, et d'ailleurs sans intérêt, après ce que nous allons voir.

(2) Quant à  $\beta$ , K. LUCAS ne l'a pas rencontré une seule fois (dans cinq expériences) sur ce



Avant que d'interpréter cette différence, il faut connaître les faits suivants, à l'éclaircissement desquels K. LUCAS lui-même a contribué plus que personne, mais quelques mois après le mémoire qui nous occupe.

Le couturier est un muscle dont l'excitabilité s'altère très vite quand il a été excisé, et particulièrement quand il est conservé dans du liquide de RINGER (avec calcium). Cette altération consiste dans une augmentation de sa chronaxie ; l'altération débute par les extrémités du muscle et marche moins vite dans le centre ; la chronaxie primitive, celle que l'on peut observer sur toute l'étendue d'un muscle fraîchement découvert, laissé en place, et conservant sa circulation, se retrouve relativement longtemps au point de pénétration du nerf.

Il y a là un phénomène, peut-être pas spécial au couturier, mais en tout cas plus marqué chez ce muscle que chez d'autres, infiniment plus marqué certes chez lui que chez le gastrocnémien. Sa nature est inconnue ; K. LUCAS a seulement démêlé l'influence des sels alcalins et alcalino-terreux ; sa grandeur est considérable, la chronaxie peut augmenter dans une proportion énorme.

Dans les expériences que nous avons examinées plus haut, ce phénomène s'est sûrement produit ; on avait réuni toutes les conditions favorables à sa production, et, d'ailleurs, il est toujours bien difficile de l'éviter.

Ainsi que dans n'importe quelle altération musculaire, dégénérescence, intoxication, etc., les diverses fibres ne sont pas atteintes en même temps, au même degré. Le hasard de l'excitation peut ainsi tomber sur une chronaxie de valeur quelconque. Dans les séries de K. LUCAS, suivant ce que je connais d'autre part et que j'ai exposé au chapitre précédent (et rien dans les expériences de K. LUCAS ne s'y oppose) je vois dans l'excitabilité  $\gamma$  à peu près la chronaxie primitive, qui peut être indifféremment celle du nerf ou celle des fibres musculaires non altérées, et dans l'excitabilité  $\alpha$ , celle des fibres musculaires fortement altérées.

La seule contre-épreuve qu'ait faite K. LUCAS pour démontrer que  $\gamma$  est bien le nerf par opposition au muscle consiste dans l'emploi du curare ; ce poison fait disparaître l'excitabilité  $\gamma$ , et laisse subsister  $\alpha$  ; cette constatation s'explique tout aussi bien par l'accroissement de chronaxie musculaire qui est pour nous l'action spécifique du curare. L'objection à faire à mon interprétation, c'est qu'elle implique une série d'excitabilités, non définies, l'altération des fibres étant continue, tandis que K. LUCAS en trouve, réserve faite de  $\beta$ , deux seulement et toujours les deux mêmes.

---

point du muscle. Mais, au moins dans les exemples qu'il donne (pour le Crapaud), il n'est pas descendu comme durée au-dessous de 5  $\sigma$ , et c'est toujours pour des durées plus brèves qu'apparaît  $\beta$ .

D'abord ce dernier point n'est rien moins qu'assuré, car l'identification des diverses valeurs de  $\gamma$  et d' $\alpha$  est assez incertaine. Mais voici le résultat d'expériences récentes calculées sur celles de KEITH LUCAS.

**117. Expériences de Jinnaka et Azuma.** — Ces auteurs (1922-1), avec une patience et une minutie vraiment japonaises, ont déterminé des séries non plus seulement de 13, mais de 25 points ; dans la courbe jalonnée par ces points, ils montrent six courbes distinctes plus nettement qu'aucune série de K. LUCAS, sans même avoir besoin de les souligner par des extrapolations en pointillé. En outre, ils retrouvent, disent-ils, la substance  $\beta$  dans l'extrémité pelvienne du couturier, où l'on admet (et K. LUCAS a fait fonds là-dessus) qu'il n'existe pas de terminaisons nerveuses.

J'avoue ne pas comprendre les valeurs absolues des durées chez ces auteurs. Dans cette première partie de leur travail, les durées sont à peu près 10 fois plus grandes que ce qu'il faudrait pour s'accorder avec les données de KEITH LUCAS, comme avec ce que j'aurais attendu ; ils ont des chronaxies (type  $\alpha$ ) qui vont presque au dixième de seconde, et ce qu'ils indiquent comme une courbe de type  $\beta$  commence à se relever (temps utile) entre 2 et 3 millièmes de seconde. Les temps étant exprimés en fractions décimales de seconde, j'avais pensé un moment que la virgule était par erreur déplacée d'un rang vers la droite.

Sous cette réserve, les résultats de JINNAKA et AZUMA dans leur expression générale comme ci-dessus, constitueraient une illustration (je ne dis pas une démonstration) de la façon dont je me représente les phénomènes. Ces résultats sont en tout cas *inexplicables dans la théorie de K. LUCAS* ; c'est l'expression même des auteurs qui abandonnent formellement cette théorie ; mais ils proposent une toute autre explication que la mienne.

Voici comment ils formulent leur hypothèse.

« LUCAS semble avoir admis comme prémisse de son raisonnement que le courant constant employé atteint tous les éléments impliqués dans l'excitation sans subir de changement de forme... Si, au contraire, nous supposons que le courant excitant peut être déformé en traversant le tissu, il est concevable que même un muscle constitué de fibres d'excitabilité uniforme puisse apparaître comme un tissu excitable complexe eu égard à sa façon de répondre aux courants de brève durée. »

Pour vérifier cette hypothèse, JINNAKA et AZUMA ont entrepris des expériences par l'excitation et l'observation d'une fibre unique, au moyen de la méthode de PRATT et EISENBERGER (1). Il ont réalisé

(1) *American Journal of Physiology*, t. XLIX, p. 1, 1919.

une électrode capillaire à pore de  $10 \mu$  (les fibres du couturier ont de  $20$  à  $40 \mu$  de diamètre) et observé au microscope. Dans ces conditions qu'il s'agisse du muscle *in situ* ayant conservé sa circulation, ou du muscle excisé depuis plus ou moins longtemps et conservé dans du Ringer, ils obtiennent toujours une loi d'excitation parfaitement continue, et régulièrement caractérisée comme il suit en fonction du temps : temps utile,  $2$  à  $3 \sigma$  ; chronaxie,  $0,2$  à  $0,3 \sigma$ .

Ces indications sont celles des auteurs eux-mêmes (sauf le mot chronaxie) ; le rapport du temps utile à la chronaxie est bien celui auquel nous sommes habitués, tandis que chez LUCAS, il était très hétéroclite (de  $3$  à  $16$ , suivant le cas, au lieu de  $10$  environ). L'épreuve par le graphique des quantités ne montre dans chaque série des chiffres aucune irrégularité, sauf un relèvement systématique des seuils pour les durées de plus en plus petites, au-dessous du millième de seconde (1).

La correction de cette erreur aurait pour effet de diminuer un peu la chronaxie et d'ailleurs, les temps utiles indiqués par les auteurs qui font état de relèvements du seuil moindres que un centième de la rhéobase sont aussi un peu trop grands. Mais d'autre part, l'étalonnage du rhéotome des auteurs, effectué par l'enregistrement au moyen d'un galvanomètre à corde comparativement avec la sinusoïde d'un diapason à  $100$  V. D. est évidemment peu précis pour les durées en cause ici ; et nous pouvons dire seulement qu'il s'agit d'une chronaxie du même ordre que celle du sciatique-gastrocnémien (l'animal étant la Grenouille dans l'un et l'autre cas).

Quelle est l'excitabilité ainsi définie par l'étude au microscope de la fibre musculaire unique ?

Pour moi, j'y vois l'excitabilité de cette fibre elle-même, ou, indifféremment, celle de son nerf.

Si, autrefois, à la suite d'expériences macroscopiques sur le couturier excisé, j'ai considéré ce muscle comme lent, j'ai reconnu depuis (sans l'avoir encore publié) que ces mêmes expériences portant sur un couturier fraîchement découvert, laissé en place et gardant sa circulation, donnent une chronaxie qui n'est pas très différente de celle du gastrocnémien. JINNAKA et AZUMA y reconnaissent aussi l'excitabilité musculaire vraie, mais ils l'identifient à l'excitabilité  $\beta$  de KEITH LUCAS. Ici, je ne comprends plus, car les grandeurs indiquées pour le temps utile,  $2$  à  $3 \sigma$  et pour la chronaxie  $0,2$  à  $0,3 \sigma$  sont presque

(1) Il s'agit sans doute de l'erreur physique que nous avons signalée au § 44, un retard à l'établissement qui n'est plus négligeable par rapport à un temps très petit ; cette erreur serait seulement plus grande ici que dans les expériences de WEISS et les nôtres ; les auteurs ne paraissent pas s'être préoccupés de soigner leur circuit en vue de rendre ce retard aussi petit que possible ; ils y introduisent notamment une boîte de résistances étalonnées sans donner aucune indication sur ses qualités. (enroulement bifilaire ?).

exactement celles de la substance  $\gamma$  et nullement celles de  $\beta$ . La courbe  $\beta$ , dit KEITH LUCAS, se reconnaît à ce que du point où elle commence à monter jusqu'au point où elle atteint une hauteur double, elle est toujours comprise entre 7 dix-millièmes de seconde (temps utile le plus long) et 3 cent-millièmes (chronaxie la plus petite). On peut ici encore se demander s'il y a erreur sur la position de la virgule ou lapsus sur la lettre grecque. Mais JINNAKA et AZUMA n'insistent pas sur cette identification avec  $\beta$  et n'en tirant aucune conclusion, laissons-la de côté. Il reste de leurs expériences (qu'il serait bien intéressant de voir confirmer) que l'excitation d'une fibre unique donne toujours une loi régulière avec une petite chronaxie, et que l'extension de l'excitation à des fibres de plus en plus nombreuses donne des lois de plus en plus accidentées avec des chronaxies de plus en plus grandes, et ce serait seulement avec une électrode large que le couturier présenterait une grande chronaxie. Nous avons vu qu'ils expliquent ces faits par la déformation du courant électrique à mesure qu'il traverse le tissu ; leur théorie de cette déformation est très réservée et reste volontairement vague, faisant simplement allusion à certains facteurs possibles. Introduisant une self considérable en série avec le muscle, et répétant la recherche des voltages liminaires pour une série de temps de fermeture, ils obtiennent une courbe à caractère chronologique très différent ; cela leur paraît un *fait important* ; « il est donc possible que des fibres musculaires du même type puissent montrer des courbes différentes suivant la déformation du courant qui excite » ; le résultat qu'ils ont obtenu était certain, et même calculable, *a priori* ; il ne prouve évidemment rien pour leur théorie. Pas plus démonstrative ni explicative est leur expérience consistant à produire dans l'excitation au moyen d'une large électrode liquide des contractions de plus en plus hautes en allongeant le temps de passage sous voltage constant, quand bien même l'enregistrement montre que l'accroissement de hauteur se fait par escalier, conformément à la loi du « tout ou rien ». La diffusion du courant, sans déformation, suffit à expliquer l'entrée en jeu successive de différentes fibres.

118. **La substance  $\beta$  et la curarisation ; Keith Lucas, Camis et Guglielmetti.** — Rien ne démontre la coexistence, dans le complexe neuro-musculaire normal, de plusieurs excitabilités possibles à distinguer l'une de l'autre par leurs chronaxies respectives. Et même après les investigations que nous venons de passer en revue, on peut dire qu'il ne subsiste pas de place pour une telle hypothèse. Dans tout le complexe il n'y a qu'une seule chronaxie.

Or, nous avons incontestablement affaire à deux espèces d'éléments anatomiques entièrement distincts, la fibre musculaire et la

fibre nerveuse ; nous sommes obligés d'admettre que ces deux éléments sont *isochrones* malgré les profondes différences morphologiques et physico-chimiques qui les séparent. Y a-t-il une troisième espèce d'élément, ou, pour employer le langage de K. LUCAS, une troisième substance excitable ? Il faudrait encore lui attribuer la même chronaxie.

La courbe dite  $\beta$  de K. LUCAS, considérée comme révélatrice de cette troisième substance, n'est qu'un accident sans importance ; j'espère l'avoir fait comprendre plus haut. Sans doute, je n'ai pas établi, contre l'existence réelle d'une telle excitabilité, caractérisée par sa rapidité extrême, un faisceau d'arguments expérimentaux comparable à celui que j'ai apporté contre la prétendue lenteur du muscle opposé au nerf ; je me suis contenté de montrer que le phénomène invoqué peut difficilement être assimilé à une courbe d'excitation, tandis qu'il s'interprète autrement d'une façon vraisemblable. Était-il besoin d'entreprendre la démonstration complète ? Une démonstration négative est toujours bien laborieuse ; la preuve incombe à ceux qui affirment. Or, cette preuve d'une troisième substance, ou d'un troisième élément excitable n'apparaît nullement, quoi qu'on en ait dit, dans l'étude détaillée de l'excitation en fonction du temps. Nous pourrions donc désormais, dans cet ouvrage, laisser la question de côté, si elle n'avait pas été rattachée, par divers physiologistes, à la question de la curarisation. Je pense expliquer celle-ci, comme on le verra plus loin, par des considérations purement chronologiques, tandis qu'on veut continuer à l'expliquer par l'empoisonnement électif des plaques motrices, vieille conception morphologique rajeunie en l'avatar plus abstrait de la substance  $\beta$ . K. LUCAS n'a pas, que je sache, prononcé le mot de plaque motrice (1), et d'autre part, je ne connais pas de lui une seule ligne où il attribue à sa substance intermédiaire un rôle dans la curarisation.

Mais l'assimilation s'est si bien faite que, en 1915, un physiologiste italien travaillant alors en Argentine, CAMIS, n'ayant pas réussi à curariser le Batracien ordinaire de là-bas, *Leptodactylus ocellatus*,

(1) Sa substance  $\beta$  n'était rien autre que le support hypothétique de l'excitabilité particulière qu'il croyait avoir saisie dans la portion du muscle contenant les terminaisons nerveuses. Voici, en ses propres termes, pourquoi et comment il la considérait comme intermédiaire au muscle et au nerf : « Puisque cette substance ne se retrouve pas dans les fibres nerveuses ni dans le muscle dépourvu de nerf, nous sommes forcés de la situer à la jonction du muscle et du nerf ; comme fonction il est peut-être possible qu'elle soit (*it may perhaps be*) un chaînon intermédiaire dans la conduction de l'excitation du nerf au muscle. » (*L. c.*, p. 123).

Disant sans préciser, *substance intermédiaire*, il se réservait peut-être de l'identifier, non à la plaque motrice traditionnelle, mais à la *substance réceptive* de LANGLEY, qui est autre chose. Les intéressantes expériences de LANGLEY faites au moyen des poisons, notamment de la nicotine, ont démontré, par rapport à l'action locale de ces poisons, des propriétés spéciales au point du muscle par où arrive le nerf. Il s'agit de faits d'observation directe, dont la relation avec l'excitation électrique ou, d'une façon plus générale, avec l'excitation en fonction du temps, n'a pas encore été étudiée ; nous pouvons donc les laisser en dehors de notre discussion.

en donna comme explication que les muscles de cet animal étaient dépourvus de substance  $\beta$ . Voici ses conclusions à ce sujet, telles qu'il les a reproduites lui-même en 1919 :

« f) La méthode analytique qui se fonde sur la détermination du temps d'excitation permet de reconnaître dans la région nerveuse du muscle couturier du *Leptodactyle* l'existence de deux substances seulement ;

« g) L'examen et la discussion des phénomènes observés suggèrent l'idée que le mode spécial de se comporter du *Leptodactyle* dépend de l'absence dans ses muscles de la substance réceptive pour le curare et il en résulte une confirmation de la doctrine de la substance réceptive, ou substance  $\beta$  (de LUCAS) (1). »

HOUSSAY et son école protestèrent que *Leptodactylus* était parfaitement curarisable ; parmi les travaux de cette série, celui de JEAN GUGLIELMETTI (1921) traite particulièrement du rôle de la substance  $\beta$ . Voici le passage de LUCAS (*l. c.*, p. 128) qu'il cite (en anglais ; je traduis) : « L'action du curare observée dans ces expériences peut être résumée de la manière suivante. Il y a une intensité d'action du curare qui rend impossible l'excitation par le nerf, mais laisse la substance  $\beta$  encore excitable, et en connexion fonctionnelle avec le muscle. Le curare agissant un peu plus fortement abolit la courbe de la substance  $\beta$ , soit en ralentissant son processus d'excitation, soit en déprimant son excitabilité, mais laisse la substance  $\alpha$  pratiquement sans changement, à la fois dans son excitabilité et dans sa rapidité. » Et il ajoute, sans plus : « Donc, pour LUCAS, le curare produit son action sur la substance  $\beta$  ou substance intermédiaire. D'accord avec sa théorie, on devait s'attendre à trouver l'excitabilité de  $\beta$  chez le *L. ocellatus* ; M. CAMIS affirme qu'elle n'existe pas ; nous avons pu démontrer le contraire. » (*l. c.*, p. 75-76).

La démonstration de GUGLIELMETTI consiste à obtenir une réponse en certains points du nerf par la méthode suivante : recherche d'une rhéobase, doublement du voltage, puis passage durant 0 s. 000085, soit un peu moins d'un dix-millième de seconde (2).

Or, si on admet une intrication d'excitabilités multiples devant

(1) *Journal de physiologie et de pathologie générales*, t. XVIII, p. 199.

(2) C'est, dit-il, la méthode de LAPICQUE qu'il a préférée à celle de LUCAS à cause de sa rapidité. Je profite de cette occasion pour protester contre l'opposition que l'on fait, à la suite de CAMIS, dans cette série de travaux, entre la méthode de LUCAS et la méthode de LAPICQUE pour déterminer l'excitabilité. Ce que l'on appelle méthode de LUCAS, c'est la détermination d'un certain nombre de seuils pour un certain nombre de durées de passage : j'ai travaillé de cette façon, après WEISS, de 1902 à 1909, soit durant sept années, dont quatre ou cinq antérieures aux premiers essais de LUCAS qui nous a explicitement emprunté cette technique. Si j'y ai renoncé en 1909, c'est précisément à cause de la rapidité qu'on obtient dans la mesure directe de la chronaxie à partir de la rhéobase, mais c'est aussi en m'appuyant sur ma longue étude de la courbe complète, après m'être assuré que, d'une façon générale, cette courbe est simple et univoque.

fournir une courbe d'excitation complexe, cette méthode ne peut rien donner de défini ; en particulier, elle ne permettait jamais de trouver une excitabilité  $\beta$ , si elle existait telle que K. LUCAS l'a décrite. En effet, et GUGLIELMETTI le rappelle lui-même en ces termes à la page précédente (p. 75) : « On ne peut pas trouver isolée la courbe  $\beta$ , car il faut employer de fortes intensités pour obtenir le seuil, même pour des courants de longue durée, et dans ces conditions, se produisent les seuils de  $\alpha$  ou  $\gamma$  avant celui de  $\beta$ . »

Ainsi voilà deux auteurs qui admettent l'existence de l'excitabilité  $\beta$  ; l'un (CAMIS) ne la retrouve pas chez l'animal où il la cherche, et l'autre l'y retrouve par un procédé, qui, d'après la définition même de cette excitabilité, ne permet pas de l'atteindre ; de tels résultats ne sont pas pour ébranler ma conclusion négative.

Mais ce que je veux faire ressortir, c'est que chacun voit dans ses propres résultats, en contradiction avec ceux de l'autre, une *confirmation de la doctrine de la curarisation de LUCAS*. Mais qui a formulé cette doctrine ? Pas LUCAS, à ma connaissance ; je crois pourtant avoir bien lu cet auteur, et GUGLIELMETTI me montre qu'il serait inutile d'y chercher davantage, puisque lui-même cite le texte fondement de son opinion ; or, ce texte ne vise pas autre chose que l'action du curare sur la substance  $\beta$  prise en elle-même ; il ne contient absolument rien sur le mécanisme par lequel se produirait la séparation fonctionnelle du nerf et du muscle et par conséquent n'introduit pas  $\beta$  dans ce mécanisme ; bien plus, il dit expressément que  $\beta$  reste inaltéré pour des doses rendant impossible l'excitation par le nerf !

CAMIS comme GUGLIELMETTI ont cru voir dans K. LUCAS une conception qui préexistait dans leur cerveau.

### 119. La plaque motrice traditionnelle est un mythe anonyme.

— Il est curieux que la doctrine de la plaque motrice elle-même soit née par une erreur analogue ; on la répète et on l'enseigne depuis plus d'un demi-siècle, mais elle n'a point d'auteur responsable. Je n'ai pu découvrir qui l'a formulée le premier ; en tout cas, rien n'est plus inexact que de l'attribuer à CLAUDE BERNARD, sous le couvert de qui on l'abrite généralement (1), car BERNARD au contraire croyait à une action sur le nerf lui-même, et, dans cette opinion, il a combattu l'hypothèse que VULPIAN a proposée en 1852, deux ans après les expériences de BERNARD, hypothèse qui paraît avoir été le germe de l'explication classique.

Germe bien menu ! Hypothèse bien réservée !

(1) « Claude BERNARD a prouvé que cette substance agit sur les extrémités périphériques des nerfs moteurs (plaques motrices terminales) ». H. BEAUNIS, *Nouveaux éléments de physiologie humaine*, 2<sup>e</sup> édition, 1881, p. 4400.

« Nous sommes dans l'ignorance par rapport au siège exact et à la nature de la modification par suite de laquelle les fibres nerveuses motrices perdent leur action sur les muscles. Peut-être y a-t-il une matière organisée toute spéciale établissant la communication entre ces deux sortes d'éléments anatomiques et pouvant subir sous l'influence du curare des modifications particulières qui annulent d'une façon plus ou moins durable ses aptitudes fonctionnelles. »

Un certain temps après (1862) ROUGET publiait le travail où il lançait le terme de *plaque terminale*. C'est ce que l'on considère comme la découverte d'un organite intermédiaire au muscle et au nerf. Pour ce faire, il faut n'avoir pas lu la publication de ROUGET. Voici en effet ce qui s'y trouve réellement : « Le tube nerveux... se termine par un épanouissement du cylindre axe qui se met en contact immédiat avec les fibres contractiles. » La plaque y est décrite comme ceci : « En continuité avec le cylindre axe, une couche, une plaque de substance granuleuse s'étale sous le sarcolemme à la surface des fibrilles (musculaires) » et

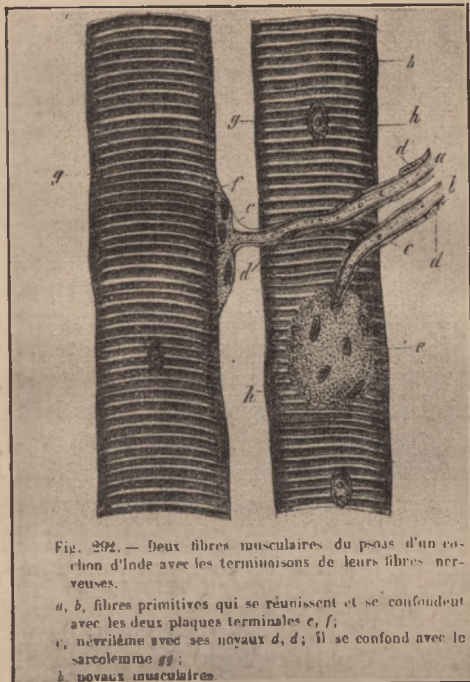


Fig. 292. — Deux fibres musculaires du psoas d'un cochon d'Inde avec les terminaisons de leurs fibres nerveuses.  
 a, b, fibres primitives qui se réunissent et se confondent avec les deux plaques terminales c, f;  
 e, névrite avec ses noyaux d, d'; il se confond avec le sarcolemme gg;  
 h, noyaux musculaires.

Fig. 53

ROUGET insiste en disant que « la plaque elle-même a tout à fait l'aspect de la substance du cylindre axe ». Il y a en outre une agglomération caractéristique de noyaux, d'ailleurs indéterminés.

Les observations avaient porté sur le Lézard.

Dans un mémoire plus détaillé publié deux ans après, ROUGET ayant étendu ses recherches aux Batraciens est non moins affirmatif sur le contact direct entre nerf et muscle. « La partie centrale de la fibre (nerveuse) dépouillée de sa couche médullaire se met seule en connexion directe avec la substance contractile » (p. 588) et son résumé répète « le cylinder axis arrive au contact immédiat de la substance contractile » (p. 590). Mais il y a plus, car « ici (chez la Grenouille)



l'épanouissement du cylinder axis sous forme de plaque et les nombreux noyaux qui accompagnent ces plaques manquent complètement (p. 588) et dans le résumé, on retrouve que « chez les Batraciens, le cylinder axis ne s'épanouit pas en une plaque terminale » (p. 590).

Ainsi la plaque terminale de ROUGET, bien loin de constituer dans la pensée de cet auteur un organe spécial interposé, n'est pour lui formellement qu'un épanouissement du cylindre axe sans changement de substance ; il affirme formellement un contact direct entre la substance nerveuse et la substance contractile. En tout cas, comment cette plaque terminale de ROUGET pourrait-elle servir à expliquer l'action du curare puisqu'elle n'existe pas, précisément chez la Grenouille, sujet de presque toutes les études relatives à ce poison ?

Je ne crois pas que ce soit VULPIAN, comme on le dit parfois (1), qui ait lui-même introduit la plaque terminale de ROUGET dans son hypothèse ; le texte prudent que j'ai cité plus haut se trouve dans une de ses dernières publications (2).

La formule de la doctrine sur laquelle on s'est reposé durant un demi-siècle s'est peut-être présentée pour la première fois sans que son auteur ait cru innover. Avec des souvenirs un peu effacés, il se crée parfois, dans un travail cérébral inconscient, des systèmes si commodes qu'on les adopte sans avoir le loisir de les discuter. Une telle genèse, semblable à celle des légendes populaires, expliquerait que l'auteur involontaire ne se soit pas signalé lui-même et soit resté indéterminé. On comprend que la formule ait été facilement accueillie, car la plaque motrice était en général représentée sous une forme propice à cette interprétation. Voici par exemple (fig. 53) un dessin tiré d'un manuel d'histologie très répandu (H. FREY). C'est probablement sur un tel schéma que s'était fixée l'imagination des physiologistes. RANVIER lui-même, dans son *Traité technique* qui fut longtemps à juste titre notre oracle, donne (à côté de beaucoup d'autres plus significatifs, il est vrai), un dessin (sa figure 276) qui n'est pas très différent de celui-là. A partir de telles figures, on se représente très bien un organe particulier interposé entre le nerf et le muscle.

120. **Structure réelle de la plaque motrice.** — Pourtant, dès 1862, c'est-à-dire l'année même de la première publication de ROUGET, KÜHNE avait décrit tout autre chose ; il montrait le cylindre axe pénétrant au sein de cet amas de protoplasme et de noyaux et s'y

(1) « Frappé du fait que la paralysie du nerf moteur ne se produit qu'autant que le curare lui est offert par son extrémité musculaire, VULPIAN en concluait que cette substance agit localement et d'une façon élective sur la plaque terminale du nerf moteur. » MORAT et DOYON, *Traité de physiologie*, t. II, fonctions d'innervations, p. 114.

(2) Leçons sur les substances toxiques et médicamenteuses, 1882.

ramifiant en bois de cerf. La *ramure* (1) de KÜHNE fut l'objet de nombreuses discussions, quant à sa nature, et quant à la nature de la substance qui l'enveloppe ; mais bientôt, il fut acquis qu'elle était réelle, de nature nerveuse, et enveloppée d'une couche de sarcoplasma musculaire qu'on appelle la *sole*. Ainsi nous revenons au contact direct entre substance nerveuse et substance musculaire, mais sous une forme plus compliquée, et la plaque terminale devient l'engrenage même, pour ainsi dire, des deux substances qui s'y affrontent. C'est en ce sens que les histologistes emploieront désormais le mot plaque motrice, à moins qu'ils ne l'appliquent, en en restreignant le sens, à la seule ramification nerveuse, plus souvent étudiée que sa contre-partie sarcoplasmatique.

Les physiologistes ont bien eu connaissance de la ramure (buisson) de KÜHNE, mais ils ont continué à raisonner comme si la plaque motrice était un organe homogène, distinct à la fois du muscle et du nerf. Or, un tel organe, c'est-à-dire l'élément postulé pour le rôle capital dans la curarisation, n'a jamais été précisé morphologiquement d'une manière capable de s'adapter à ce rôle, et l'on ne peut apercevoir quoi que ce soit qui réponde à ce postulat.

Cette année (1925), sur ma proposition, la Société de Biologie a mis la question de la plaque motrice à l'ordre du jour de sa réunion plénière et a invité un morphologiste autorisé, DEL RIO HORTEGA, à présenter le rapport introductif. On trouvera aux comptes rendus de la Société (avril) ce rapport, qui, en 24 pages, fait la mise au point de l'état actuel de la question prise du côté morphologique. Je ne saurais trop engager les physiologistes à s'y reporter. On n'y trouvera aucunement notre mythique plaque motrice ; on n'en trouvera même pas la réfutation ; les histologistes l'ignorent purement et simplement ; ils ne se doutent pas de l'équivoque qu'ils ont depuis 60 ans entretenue chez nous en conservant, après en avoir totalement changé le sens, le mot de *plaque motrice*, ou même *plaque motrice de Rouget*, car ils ont oublié l'erreur fondamentale de ROUGET (2).

Mais on y trouvera, avec l'affirmation de l'articulation immédiate des deux substances musculaire et nerveuse, l'exposé des discussions en cours sur le détail de cette articulation ; et on pourra remarquer qu'il s'agit de discussions homologues à celles que nous avons eues à suivre relativement à l'articulation des neurones entre eux. L'étude du développement des plaques motrices confirme l'homologie. Une

(1) En allemand, *Geweih* ; je ne sais pourquoi en France on dit le *buisson* de Kühne.

(2) Le rapport de DEL RIO HORTEGA débute ainsi (après avoir rappelé DOYÈRE et sa *colline* dans laquelle, dit-il, une fibre nerveuse pénètre pour s'y diviser) : « une découverte analogue a été faite par ROUGET chez les Vertébrés : elle nous fit connaître la *plaque motrice* avec les caractères fondamentaux sous lesquels on la distingue aujourd'hui, à savoir une *sole sarcoplasmatique multinucléée* et une *expansion nerveuse terminale ramifiée*. »

fibre nerveuse motrice vient toucher transversalement une fibre musculaire, avant la formation du sarcolemme ; la première ébauche de plaque motrice est représentée par un bouton axonique, en contact avec un noyau de la fibre musculaire ; la terminaison nerveuse s'hypertrophie en se divisant sous forme de digitations, tandis que les noyaux prolifèrent et que le sarcoplasma s'accumule.

Autrement dit, au point de contact des deux éléments, chacun développe sa substance pour s'engrener avec l'autre par une large surface.

Reste-t-il une couche de sarcolemme ou autre interposée ? celle-ci serait en tout cas infiniment mince et indiscernable à quelque colo-

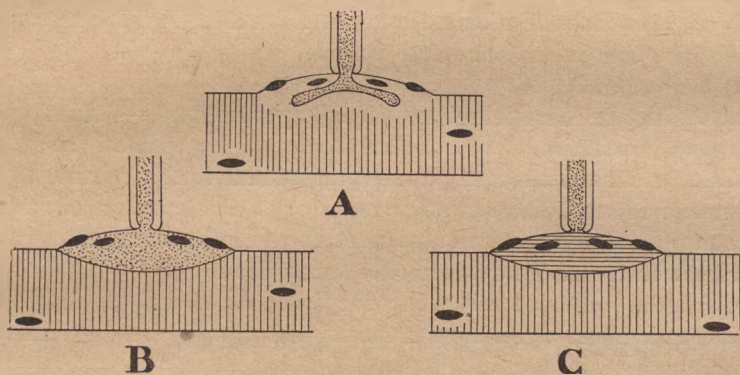


FIG. 54

ration élective que ce soit, si bien qu'on doit conclure à un contact immédiat. La discussion porte plutôt sur l'hypothèse d'une *continuité*, par fibrilles ultra-terminales. Continuité ou contiguïté : nous retrouvons bien ici le problème des connexions interneuroniques ; et ici aussi la réponse donnée par les meilleures autorités est la même : avec TELLO, DEL RIO HORTEGA conclut : les expansions nerveuses de la plaque motrice se terminent toujours librement. Donc, *contiguïté*.

Les partisans d'une substance ou organe intermédiaire, siège électif du poison curarique, voudront-ils invoquer ce sarcoplasma de la sole qui est incontestablement du sarcoplasma musculaire, mais auquel son accumulation même conférerait des propriétés spéciales ? Une telle hypothèse est écartée d'emblée par le fait que l'accumulation en question n'existe pas chez la Grenouille. ROUGET n'y avait pas trouvé ses plaques terminales ; en fait il n'y a point de substance granuleuse ou sole perceptible ; les ramifications nerveuses dépourvues de toute espèce de gaine s'étendent sur le sarcolemme au long des myofibrilles.

A la séance plénière de la Société de Biologie le rapport de DEL

RIO HORTEGA n'a rencontré parmi les histologistes aucune contradiction sur les données morphologiques que je viens de résumer ; et quand j'exposai, à peu près comme je viens de le faire, que l'entité légendaire utilisée dans la théorie de la curarisation n'avait aucune réalité, aucune contradiction ne se fit jour parmi les physiologistes.

On peut résumer cette histoire en trois dessins schématiques (figure 54). En A, la plaque motrice telle qu'elle est connue des histologistes depuis KUHNE, mi-nerveuse et mi-musculaire ; en B, la plaque motrice telle que la concevait ROUGET, toute nerveuse ; en C, telle qu'il la faudrait pour la théorie classique de la curarisation, constituée d'une substance qui ne serait ni nerveuse ni musculaire ; sous cette forme, elle n'existe que par hypothèse implicite ; une fois explicitée, son inexistence est patente.

121. **Théorie chronologique de la curarisation.** — Ainsi, point de plaque motrice au sens d'un organe intermédiaire : si l'excitabilité  $\beta$  n'existe pas, il n'y a non plus aucune raison d'admettre une substance intermédiaire correspondante ; et d'ailleurs parmi les données morphologiques que nous venons de passer en revue, où pourrait-on situer convenablement une telle substance ?

Mais alors comment agit le curare ? Car c'est le besoin de cette explication qui, après avoir fait inventer un organe ou une substance *ad hoc*, en a maintenu la légende (1).

On peut chercher une explication d'un autre côté. Il n'est pas étonnant que dans la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, après l'éclatante découverte de Cl. BERNARD sur le mécanisme admirablement simple de l'intoxication par l'oxyde de carbone, on ait pensé en toute circonstance à caractériser un poison par une substance ou un organe qui le fixerait et qui se trouverait par là même paralysé.

L'oxyde de carbone est le poison du globule rouge, ou, si l'on veut, de l'hémoglobine, et cela explique tout ; le curare, poison de la plaque motrice, était une réplique à ce modèle. Mais même s'il existait une plaque motrice, comme il existe un globule rouge, l'assimi-

(1) On trouve un peu partout, au lieu de l'hypothèse timide de VULPIAN, un raisonnement formel sur la nécessité de faire intervenir les plaques motrices, sans toutefois qu'on se donne la peine de définir celles-ci. Voici les expressions qu'en ont données, chacun de son côté, deux physiologistes éminents dans d'excellents manuels élémentaires :

« L'expérience prouve que le curare n'empoisonne ni les nerfs sensibles ni les centres nerveux, ni les nerfs moteurs, ni les muscles. *En procédant ainsi par exclusion, il ne reste que les plaques terminales.* » *Éléments de Physiologie humaine*, LÉON FRÉDÉRICQ et NUEL, 3<sup>e</sup> édition, 1893, p. 309.

« Le muscle et le nerf étant tous deux excitables, le fait que l'excitation du nerf ne produit aucune contraction du muscle *ne saurait guère être expliqué autrement qu'en admettant* de la part du curare *une action élective sur un organe intermédiaire* entre le nerf et le muscle en admettant, en d'autres termes, qu'il met hors d'activité *les plaques motrices terminales.* » *Éléments de Physiologie humaine*, A. WALLER, trad. française de HERZEN, 1898, p. 412

lation ne serait pas possible quant à l'action élective strictement localisée. Nous avons vu que l'excitabilité propre du muscle est modifiée par le curare ; sa chronaxie augmente dans une proportion qui devient énorme avec les fortes doses. Cette grande chronaxie était perceptible même pour les moyens d'investigation rudimentaires dont se servaient nos devanciers ; mais ils l'avaient interprétée comme une propriété préexistante, non comme une action du poison. Avec un autre poison curarisant, et dès longtemps reconnu comme tel, la trychnine, nous avons vu que l'excitabilité du nerf est modifiée ; la chronaxie diminue notablement. Une telle modification était insaisissable pour nos devanciers.

Nous avons donc un fait nouveau, le changement de chronaxie tantôt de l'un et tantôt de l'autre des deux éléments du complexe et cette conséquence remarquable que d'une façon comme de l'autre, les deux éléments, *isochrones* à l'état normal, quand l'excitation peut passer du nerf au muscle, se montrent *hétérochrones* quand le phénomène caractéristique de la curarisation s'est produit, quand l'excitation ne peut plus passer du nerf au muscle.

Il est plus remarquable encore, si l'on suit progressivement l'intoxication, que ce phénomène caractéristique apparaisse pour un degré déterminé d'hétérochronisme, lorsque la chronaxie du muscle a doublé par l'effet du curare, ou lorsque la chronaxie du nerf est devenue deux fois plus petite par l'effet de la strychnine ; de sorte que, suivant deux mécanismes opposés, la curarisation apparaît dans chaque cas au moment où la chronaxie du muscle est deux fois plus grande que celle du nerf.

Voici qui est simplement un autre énoncé des faits : la transmission du nerf au muscle est impossible *lorsque* la chronaxie du muscle est au moins deux fois plus grande que celle du nerf.

Pour faire une théorie de la curarisation nous n'avons qu'à dire : la transmission du nerf au muscle est impossible *parce que* les deux éléments diffèrent notablement de chronaxie.

Ce qui entraîne l'affirmation réciproque suivante : *l'isochronisme du nerf et du muscle est la condition nécessaire de la transmission.*

L'ancienne théorie de la curarisation, ruinée dans toutes ses bases, peut donc être remplacée par une conception entièrement différente et plus intéressante, me semble-t-il. La curarisation n'est qu'un phénomène négatif, à savoir l'empêchement de la transmission ; en discutant le mécanisme de cet empêchement, nous sommes amenés à une hypothèse sur la condition du phénomène positif, à savoir le passage de l'excitation d'un élément anatomique à un autre élément anatomique, et cette condition est l'accord d'une certaine constante de temps entre les deux éléments.

Aujourd'hui que la T. S. F. est dans toutes les mains, une *syntonisation* comme condition d'une transmission apparaîtra, je pense, comme une chose toute simple et naturelle. Il faut prendre garde toutefois que l'analogie entre une commande nerveuse et une transmission par résonance n'est que lointaine, car l'influx nerveux n'est nullement vibratoire. Une théorie plus exacte de la transmission physiologique suppose la connaissance de la forme de l'onde nerveuse et la considération de toute une série de faits qui ne peut trouver place ici. Je me contenterai d'indiquer le point de départ du raisonnement :

1<sup>o</sup> La lenteur à l'établissement du courant excitant entraîne une diminution d'efficacité d'autant plus grande que la chronaxie de l'objet excité est plus petite (§ 60, 61 et 62).

2<sup>o</sup> Ainsi que nous le verrons plus loin, l'onde nerveuse dans un nerf donné présente une phase ascensionnelle dont la durée croît comme la chronaxie de ce nerf.

3<sup>o</sup> La grandeur (intensité) de cette onde s'accroît très peu avec la grandeur de l'excitation qui l'a fait naître.

A partir de là, avec une précision qui n'est pas encore complète, on peut comprendre comment la transmission exige l'égalité des chronaxies. Pour le moment, nous allons prendre cette condition comme une hypothèse empirique et en chercher des vérifications expérimentales.

**122. Diverses formes d'hétérochronismes curarisants ; épreuve cruciale.** — Les poisons curarisants sont nombreux et divers. Tous ceux que j'ai essayés ou fait essayer reproduisent la particularité que nous avons considérée comme essentielle dans l'action de la strychnine et du curare : hétérochronisme dès que la transmission n'est plus possible.

Le cas le plus fréquent se produit dans le même sens que par le curare ; augmentation de la chronaxie musculaire. Par exemple, la *spartéine* curarise à dose élevée (5 centigrammes en injection à une Grenouille) ; on peut suivre facilement les stades intermédiaires ; la chronaxie de l'excitation directe augmente peu à peu, celle du nerf ne change pas, jusqu'au moment où l'excitation indirecte est impossible ; à ce moment la chronaxie du muscle est environ le triple de la chronaxie primitive, pouvant ensuite s'élever jusqu'au quintuple et davantage (Jeanne WEIL, 1913).

Nous n'avons pas trouvé d'autre poison que la strychnine curarisant uniquement par accélération du nerf.

La *scopolamine* présente un cas intermédiaire curieux et bien significatif ; ce poison diminue légèrement la chronaxie du nerf, et en même temps augmente notablement la chronaxie du muscle ; la trans-

mission disparaît avant que la chronaxie du muscle ait doublé, mais à ce moment, par suite de la modification du nerf en sens inverse, la chronaxie du muscle est néanmoins double de la chronaxie nerveuse.

Complexe normal	Rhéobase	Chronaxie (1)
Nerf .....	0,07	6
Muscle .....	0,06	7

La préparation est plongée dans un bain de solution de Sydney Ringer additionnée de 1 pour 100 de chlorhydrate de scopolamine. Après 10 minutes, on a :

Complexe normal	Rhéobase	Chronaxie (1)
Nerf .....	0,09	4
Muscle .....	0,07	7

Après une heure :

Nerf .....	0,13	5
Muscle .....	0,25	9

Après 1 h. 40 m.

Nerf .....	pas de réponse	
Muscle .....	0,49	10

(OBRÉ, 1924).

La vérratine, indépendamment de son action bien connue sur la courbe de contraction musculaire, a été indiquée comme curarisant, mais avec doute, en raison des résultats contradictoires des expériences. Or cette substance produit à la fois sur le nerf et sur le muscle des modifications de chronaxie variables suivant le degré d'intoxication ; la curarisation se produit lorsque du jeu de ces deux actions résulte un hétérochronisme important.

Une petite dose de vérratine (1/4 de milligramme en injection à une Grenouille moyenne) fait tomber au bout d'une heure, dans l'excitation indirecte comme dans l'excitation directe, la chronaxie au tiers ou même au quart de sa valeur primitive. Pas de curarisation.

Avec une dose de deux milligrammes, dans les mêmes conditions, suppression de l'excitation indirecte, avec chronaxie de l'excitation directe très diminuée, comme ci-dessus ; quelques instants auparavant, quand le nerf répond encore, on lui trouve à peu près sa chronaxie normale, avec seulement une rhéobase très augmentée.

(1) Ici et dans les expériences suivantes la chronaxie est exprimée en centièmes de microfarad, la mesure se faisant par les condensateurs suivant une méthode qui sera décrite plus loin ; il suffit de savoir que la chronaxie *en temps* varie proportionnellement aux capacités indiquées.

	MUSCLE		NERF	
	Rhéobase	Chronaxie	Rhéobase	Chronaxie
Normal. ....	1,1	6	0,14	6

Injection de deux milligrammes de vératrine.

Après 20 minutes .	2,3	3,5	2,7	6
Après 30 — ..	2,6	2,5	Inexcitable	

En plongeant une préparation nerf-muscle dans un bain de solution physiologique additionnée de un millième de sulfate de vératrine, on peut suivre de dix en dix minutes les progrès de l'intoxication. On voit alors une première phase, où, comme avec les doses faibles en injection, on observe sur le nerf comme sur le muscle une petite chronaxie avec une rhéobase abaissée ; puis l'excitabilité nerveuse diminue et se ralentit, sa chronaxie revient vers la normale, sa rhéobase s'élevant de plus en plus ; bientôt l'excitabilité indirecte disparaît ; la chronaxie du muscle se retrouve petite ; elle l'est toujours restée. Ainsi ce n'est point par une action exclusive sur l'un des deux éléments que se produit l'hétérochronisme ; c'est seulement par un effet secondaire des fortes doses ; le nerf revenant alors à sa chronaxie primitive s'éloigne de la chronaxie diminuée qu'il avait d'abord partagée avec le muscle, et quelle qu'ait été la complication antérieure, c'est seulement à cette phase que se produit la curarisation.

Remarquons que l'hétérochronisme est ici inversé par rapport à ce que nous avons vu pour les poisons précédents : c'est la chronaxie du muscle qui est plus petite que celle du nerf. Ainsi, pour les divers poisons curarisants que nous avons examinés, nous voyons l'hétérochronisme se présenter toujours en même temps que la curarisation, mais de manières diverses.

Nous avons rencontré les combinaisons que voici, en marquant par le signe +, l'augmentation de chronaxie, par le signe — sa diminution :

	Muscle	Nerf
1 <sup>o</sup> Curare, spartéine.....	+	=
2 <sup>o</sup> Strychnine.....	=	—
3 <sup>o</sup> Vératrine.....	—	=

Dans tous les cas, l'inexcitabilité par le nerf apparaît comme dans les deux premiers que nous avons étudiés lorsque le rapport de l'une des deux chronaxies à l'autre est au moins égal à 2 ; peu importe que ce soit l'une ou l'autre qui soit la plus grande. Dans le cas mixte de la scopolamine, où l'une augmente pendant que l'autre diminue, c'est encore au moment où le rapport devient 2 que l'excitation cesse de se transmettre au muscle.



On est amené à considérer théoriquement une quatrième combinaison ; augmentation de la chronaxie du nerf, avec chronaxie musculaire invariable. On n'a jusqu'ici observé aucun poison qui jouisse de cette propriété ; on n'a donc pas pu vérifier si la dernière des combinaisons possibles pour l'hétérochronisme s'accompagnerait aussi de l'empêchement de transmission, et si cet empêchement se produisait encore juste au même degré d'hétérochronisme.

Mais, considérant que le cas de la strychnine et celui de la vératrine sont deux combinaisons symétriques, nous avons le moyen de réaliser une expérience cruciale.

Faisons d'abord agir la vératrine, à la dose et au stade curarisant (stade qui est durable si nous l'abandonnons à lui-même). Nous avons une chronaxie musculaire deux fois plus petite que la chronaxie nerveuse ; l'excitation du nerf ne se transmet pas au muscle. Faisons maintenant agir la strychnine à la dose où cette substance nous a donné une diminution à moitié de la chronaxie nerveuse ; sous l'action de la strychnine seule, cette modification de chronaxie concordait avec l'arrêt de la transmission neuro-musculaire. Si la même modification se produit sur le nerf vératrinisé, elle rétablira dans le complexe vératrinisé l'isochronisme. Et alors l'empêchement devra disparaître, si le mécanisme de l'empêchement dans une curarisation de quelque type que ce soit est l'hétérochronisme.

Le rétablissement de la transmission ainsi prévu réussit assez facilement.

A une Grenouille qui a reçu en injection deux milligrammes de vératrine et qui, par suite, est curarisée, on injecte un centigramme de sulfate de strychnine ; au bout de quelques minutes l'excitabilité indirecte est réapparue, et le nerf présente alors une chronaxie voisine de celle du muscle.

De même, une patte galvanoscopique curarisée par un bain de vératrine au millième reprend son excitabilité indirecte si on la plonge dans un bain de sulfate de strychnine à trois pour mille ; la curarisation ne disparaît nullement dans un bain de liquide physiologique sans alcaloïde, ni même dans un tel liquide additionné de strychnine en proportion trop faible, au millième par exemple. D'ailleurs, le retour de l'excitabilité indirecte est passager et fait place, souvent au bout d'un quart d'heure ou d'une demi-heure, à une inexcitabilité totale. La phase de rétablissement n'en est pas moins significative.

Voici le détail et les chiffres d'une expérience :

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle normal . . . .	1,4	9
Nerf — . . . .	0,15	10

Injection de deux milligrammes de véraltrine. Après trente minutes, l'excitation par le nerf est inefficace. Injection de un centigramme de sulfate de strychnine.

Après cinq minutes, l'excitation du nerf est redevenue efficace. On procède alors à une mesure des paramètres, et on obtient (dix minutes après l'injection de strychnine) :

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle.....	1,0	4
Nerf.....	0,65	4

Par l'effet de la strychnine, la chronaxie du nerf est descendue à la valeur de la chronaxie du muscle altéré par la véraltrine ; et ainsi l'addition de ces deux actions symétriques, dont chacune prise séparément est curarisante, aboutit au rétablissement de la transmission par rétablissement de l'isochronisme à un autre niveau. Il me paraît qu'on a le droit d'établir conformément à la plus stricte méthode (*Posita causa... sublata causa...*) un rapport de cause à effet entre les deux phénomènes dont nous avons constaté la parfaite concomitance et même la liaison quantitative. On peut donc affirmer : l'hétérochronisme empêche la transmission du nerf au muscle. La production de cet hétérochronisme à un degré suffisant suivant une modalité quelconque est le mécanisme de la curarisation.

**123. Curarisation dans la fatigue musculaire.** — Je voudrais examiner encore un cas de curarisation, qui cette fois est un phénomène physiologique, résultant du fonctionnement même des organes, et non plus de l'intervention d'une drogue ; c'est la fatigue musculaire.

La disparition de l'excitabilité indirecte par la fatigue, alors que le muscle est encore parfaitement excitable, est un fait bien connu. Il était naturel de rapprocher ce fait de la curarisation, et en effet, on a assigné la plaque motrice pour siège à la fatigue, en reprenant identiquement le raisonnement classique relatif au curare. « L'expérience prouve que le muscle et le nerf ne sont épuisés ni l'un ni l'autre ; puisque l'excitation d'un nerf excitable ne produit plus de contraction dans un muscle excitable, il s'ensuit que l'organe épuisé se trouve entre le nerf et le muscle, nous voulons parler de la plaque motrice. » (A. WALLER, *Eléments de Physiologie*, p. 458).

Voici ce que donne l'examen de l'excitabilité en fonction du temps. (L. et M. LAPICQUE, 1919).

Dans le muscle soumis à de nombreuses excitations répétées, directes ou indirectes, la chronaxie augmente ; quand l'excitabilité

indirecte disparaît, la chronaxie est égale au double ou un peu plus de la normale ; par l'excitation directe, la fatigue peut être poussée à un degré plus élevé, et la chronaxie continue à augmenter, jusqu'à quadrupler et davantage. Dans le nerf, tant qu'on peut l'interroger, sa chronaxie ne change pas.

Si maintenant on laisse reposer le muscle, surtout si on lui a ménagé sa circulation, la chronaxie baisse peu à peu ; l'excitabilité indirecte reparaît quand elle est redescendue à peu près au double de la normale.

Exemple d'une expérience :

*Bufo vulgaris*. — Moelle détruite. Sciatique et gastrocnémien laissés en place, avec circulation respectée autant que possible. Les chronaxies sont mesurées par passages limités de courant constant et exprimées en millièmes de seconde. Les excitations destinées à produire la fatigue sont fournies par une bobine d'induction à chariot.

Avant fatigue :

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle . . . . .	1,4	1,0
Nerf (avec shunt) . .	0,6	1,0
Environ 200 secousses maximales par excitation directe.		
Le nerf est devenu pratiquement inexorable.		

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle . . . . .	1,2	3,5
10 minutes de repos :		

Le nerf est devenu excitable, mais avec un seuil très relevé ; à la bobine (onde induite d'ouverture unique), le seuil est à douze centimètres au lieu de vingt-deux au début de l'expérience. Les paramètres du muscle sont :

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle . . . . .	1,5	1,8

Pour le nerf, la rhéobase est à 10 volts au lieu de 0,6 ; sa chronaxie n'est pas mesurable, faute d'un voltage suffisant.

Encore dix minutes de repos :

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle . . . . .	1,5	1,5
Nerf . . . . .	5,0	1,0

Encore dix minutes de repos :

	Rhéobase	Chronaxie
Muscle . . . . .	1,4	1,0
Nerf . . . . .	2,0	1,0

La série de ces faits rentre entièrement dans notre théorie de la curarisation ; il s'agit d'un empêchement de transmission par hétérochronisme *type curare*, c'est-à-dire augmentation de la chronaxie musculaire sans modification de l'excitabilité nerveuse (1).

Cette théorie fournit en même temps une explication très simple d'un autre fait connu, signalé d'abord par ABELOUS (1893) : à savoir le rétablissement par l'adrénaline de la fonction neuro-musculaire dans le muscle fatigué.

L'adrénaline agissant sur le complexe normal a pour effet de diminuer la chronaxie à la fois du nerf et du muscle ; la modification peut être importante, mais étant de même grandeur sur les deux éléments, elle n'entraîne pas d'hétérochronisme, et ne produit pas de curarisation, sinon accidentellement et très transitoirement, par suite d'une inégale vitesse de pénétration dans les deux éléments. Mais sur le muscle fatigué, à chronaxie augmentée, son action est plus forte ; elle a donc pour effet, dans la fatigue, de rapprocher les deux chronaxies et peut ainsi rétablir la condition fonctionnelle. (M. LAPICQUE et M. NATTAN-LARRIER, 1922.)

On voit quelle finesse d'analyse permet la conception chronologique de la transmission nerf-muscle (2).

(1) L'élevation de la rhéobase dans l'excitation indirecte avant curarisation complète, élévation qui se produit de même dans l'action du curare, doit être rapportée à une difficulté de transmission, acheminement vers l'empêchement total, par un hétérochronisme moindre que le rapport 2. Une telle conception paraît inconciliable avec la loi de « tout ou rien » pour le nerf, loi qui résulte d'expériences toutes différentes que je ne conteste pas. C'est le point le plus délicat d'une théorie complète de la transmission fondée sur l'isochronisme ; mais cette théorie telle que je l'aperçois maintenant et telle que je l'ai indiquée dans mes cours, implique au contraire, sinon le « tout ou rien » absolu, du moins une marge très réduite de la grandeur de l'influx nerveux en fonction de la grandeur de l'excitation ; dès lors, l'élévation considérable de la rhéobase pour un hétérochronisme léger se comprend fort bien.

(2) L'insuffisance explicative de la théorie classique de la curarisation apparaît clairement dans un consciencieux travail paru tout récemment. REBELLO et FONTÈS (1925) étudiant depuis quelque temps les secousses rythmiques produites dans les muscles par les solutions de citrate de soude d'une part, de chlorure de baryum de l'autre, ont voulu examiner l'influence des poisons curarisants sur ce phénomène et déclarent avoir été surpris des résultats. Le curare empêche la production de ces secousses par la première substance, mais nullement par la seconde ; la strychnine, à dose curarisante, laisse au contraire se produire l'action du citrate, mais diminue ou même empêche celle du baryum. Or sur un muscle dont le nerf est dégénéré, le citrate agit parfaitement, ce qui montre l'origine myogénique des contractions rythmiques dans ce cas.

Voici alors l'hypothèse que formulent les auteurs (seulement à titre d'essai bientôt rejeté, il faut le dire tout de suite). « On tendrait à admettre que, en allant des centres vers la périphérie se trouveraient placés successivement, le point terminal de la dégénération nerveuse, le point d'attache du citrate, celui du curare et en dernier lieu celui du baryum. »

Ceci est un bon modèle du raisonnement sur le type du globule rouge intoxiqué par l'oxyde de carbone : à chaque poison, un siège d'élection. Mais cette fois il ne suffirait pas d'inventer une plaque motrice, il faudrait une série de quatre chaînons. Et encore le raisonnement ne peut pas se poursuivre, car, ajoutent les auteurs, « cette simple hypothèse de travail ne trouve où placer le point de fixation de l'action curariforme de la strychnine » qui bloque l'action nerveuse et l'action de baryum, mais laisse agir le citrate.

Puisque la théorie classique n'a pas donné satisfaction à REBELLO et FONTÈS je serais heureux que la nôtre puisse leur fournir un moyen de systématiser leurs intéressantes expériences.

124. **Le muscle après dégénérescence de son nerf.** — Le raisonnement ici, soit dans un sens, soit dans l'autre, est exactement superposable à ce que nous avons vu pour le curare. Le raisonnement ancien, classique depuis BRÜCKE, était le suivant. Un nerf moteur étant coupé, ce nerf subit la dégénérescence wallérienne dans le sens centrifuge ; au bout d'un certain temps, il a dégénéré jusqu'à ses ultimes terminaisons. L'excitation directe du muscle ne peut évidemment atteindre alors autre chose que l'élément musculaire lui-même ; nous trouvons une excitabilité lente. Donc le muscle est un organe à excitabilité lente.

L'erreur de ce raisonnement consiste à confondre le muscle dont le nerf a dégénéré avec le muscle normalement innervé ; on se base sur l'hypothèse implicite que rien dans le muscle ne change après la disparition du nerf. Mon maître DASTRE se plaisait à répéter que l'*hypothèse implicite* est la faute de méthode la plus redoutable en science expérimentale. L'importance de ce vice logique est ici éclatante, car il suffit d'explicitier l'hypothèse pour que tout le monde la rejette immédiatement.

Non ! le muscle dégénéré n'est pas identique au muscle normal et il est bien plus facile pour lui que pour le muscle curarisé de se rendre compte du changement qui s'est produit. Considérant l'excitabilité seule, nous avons, pour l'un comme pour l'autre, l'impossibilité de fixer une chronaxie. La clinique a fourni d'innombrables documents sur l'évolution de l'excitabilité dans un muscle squelettique humain dont le nerf a été coupé ; les mesures sont fort peu précises en général, reposant seulement sur la variation du seuil faradique (voir § 135) ; elles sont suffisantes pour montrer que la chronaxie s'accroît régulièrement pendant deux à trois mois. Quelques observations récentes avec de meilleures méthodes (comparaison du seuil d'ouverture au seuil de fermeture faradique, BOURGUIGNON et LAUGIER, 1912, et vraies mesures de chronaxie, BOURGUIGNON, 1923) nous permettent de suivre quantitativement le phénomène ; il s'agit d'une variation parfaitement graduelle, qui va jusqu'à centupler la chronaxie normale. Or, l'inexcitabilité nerveuse (par le tronc du nerf) est totale en très peu de jours ; accordant quelques jours de plus pour que la dégénérescence ait fait disparaître de la scène même les dernières ramifications nerveuses, nous constatons que le muscle privé de nerfs continue à évoluer vers la lenteur par suite d'un processus autonome et donne des chronaxies de plus en plus grandes avec le temps, comme le muscle curarisé donne des chronaxies de plus en plus grandes avec des doses croissantes de poison, sans qu'on puisse saisir l'état du muscle pur, énérvé, mais normal.

Sur les Vertébrés inférieurs, à sang-froid, le phénomène est sem-

blable, mais moins rapide et d'une beaucoup moins grande amplitude. Une série de travaux tout récents nous ont fait connaître en détail le phénomène. Voici quelques chiffres empruntés à une recherche effectuée tout récemment dans mon laboratoire (APOSTOLAKI et DÉRIAUD, 1925); les chronaxies sont exprimées en millièmes de microfarad, c'est à dire par des grandeurs arbitraires proportionnelles, aux chronaxies véritables (voir § 134).

Le nerf et le muscle normal (sciatique et gastrocnémien de la Grenouille) donnent des valeurs de 50 à 70; l'excitabilité du tronc du nerf disparaît au bout de huit à dix jours après avoir présenté une élévation de la rhéobase, mais pas de changement notable de la chronaxie. A ce moment le muscle correspondant a encore sa chronaxie normale ou à peu près; elle peut rester telle vingt jours et même trente (il y a des différences individuelles importantes dans la rapidité de l'évolution); elle augmente ensuite graduellement, passe à 100 ou 120 (soit le double de la normale) en trois à six semaines, à 200 au bout de deux mois, à 250 au bout de trois mois.

Où donc prendre dans ces chiffres la chronaxie propre du muscle ?

L'excitabilité musculaire a certainement changé, puisque ici nous savons que toute la physiologie, et même la constitution histologique du muscle a changé. Nous avons affaire (je parle surtout pour les animaux à sang chaud, plus étudiés à ce point de vue, et d'ailleurs sujets plus favorables) à un muscle qui devient lent à tout point de vue. On peut établir un parallélisme entre l'allongement de la contraction et celui de la chronaxie. Voici le tableau qu'en a dressé BOURGIGNON (*thèse*, p. 254) :

Forme de la contraction	Chronaxie (1)
Contraction restée vive dans tous ses éléments.....	Jusqu'à 10 fois la normale.
Ralentissement de la décontraction...	De 5 à 10 ou 15 fois la normale.
Galvanotonus à début brusque.....	De 10 ou 15 fois la normale à 9 $\sigma$ .
Galvanotonus à début lent.....	De 9 à 20 $\sigma$ .
Contraction lente sans galvanotonus et contraction myotonique.....	De 10 à 70 $\sigma$ .

Ce ralentissement parallèle de l'excitabilité et de la contractilité conformément à la loi générale montre bien que nous ne pouvons pas inférer du muscle à nerf dégénéré au muscle normal qui avait certainement une contraction vive et une petite chronaxie. Rien ne justifie l'idée d'une chronaxie plus grande pour le muscle que pour le nerf.

(1) Exprimé d'abord en multiples de la normale pour tenir compte des différences de chronaxie normale entre les différents muscles puis en temps absolu, à partir d'une augmentation devant laquelle les différences au départ sont devenues négligeables.

## CHAPITRE XIII

### Technique instrumentale

125. **Force électromotrice ; accumulateurs et réducteurs de potentiel.** — Nous avons vu au chapitre xi comment la notion générale de *chronaxie*, c'est-à-dire de valeur du temps caractéristique d'une excitabilité donnée, devient concrète, sans formule algébrique, en considérant par convention la durée pour laquelle on atteint le seuil sous une intensité double de la rhéobase.

La chronaxie est donc une grandeur expérimentale directe, et rien n'est plus simple, théoriquement, que de la mesurer.

On commence bien entendu par chercher la rhéobase, ou plutôt le voltage rhéobasique : c'est-à-dire que, le circuit d'excitation étant constitué avec les précautions convenables, on prend, par dérivation sur une résistance graduée, une fraction du potentiel d'une batterie d'accumulateurs juste suffisante pour atteindre le seuil par une fermeture prolongée.

Ensuite, par une manœuvre de la résistance graduée, on double cette fraction du potentiel, et au moyen d'un appareil mécanique, on fait passer le courant pendant des durées limitées réglables, que l'on varie jusqu'au moment où on se retrouve juste au seuil. La durée ainsi trouvée est la chronaxie.

Pratiquement, la seule difficulté est l'obtention des courants bien définis pour des durées extrêmement brèves, de l'ordre du dix-millième de seconde, parmi lesquelles se trouvent les chronaxies des nerfs et des muscles rapides. Mais il peut être utile de passer en revue tous les détails techniques, avec des explications élémentaires, car l'étude de l'excitabilité ne doit pas être réservée aux physiciens.

Nous commencerons par traiter du potentiel et de l'intensité.

On possède aujourd'hui dans les accumulateurs des sources très commodes d'un potentiel suffisamment constant pour nos besoins. Il faut prendre des accumulateurs au plomb ; les accumulateurs fer-nickel récemment entrés dans la pratique industrielle ne peuvent pas nous servir ; ils ne présentent pas, dans leur décharge, le long plateau de potentiel constant que justement nous voulons utiliser.

Pour le laboratoire de physiologie, je recommanderai l'accumulateur portatif, en bac de verre, fermé, point trop petit, de 20 à 40 ampères-heure. Chaque élément doit être contrôlé de temps en temps au voltmètre : il doit marquer deux volts ; immédiatement après la charge, il marque un peu plus ; il faut le faire débiter un moment pour le ramener à son plateau de 2 volts et éviter dans les recherches la phase de descente. Dès qu'il marque moins de 2 volts, il faut le faire recharger complètement.

Il est rare qu'on puisse se contenter de 2 volts. On prend un certain nombre d'éléments, que l'on réunit en série (le pôle négatif du premier au pôle positif du second, et ainsi de suite). Tenir très propres les contacts de ces bornes. J'ai renoncé à toute espèce d'emballage fermé dissimulant les connexions. Une caissette sans couvercle, emboîtant les accumulateurs jusqu'à la moitié de leur hauteur, avec un peu de fibre de bois entre eux et autour d'eux pour éviter les chocs, permet leur transport et leur usage sûr en même temps que la surveillance et la manipulation des connexions. Une batterie de 5 éléments, donnant jusqu'à 10 volts, répond à la plupart des besoins physiologiques.

Si l'on faisait partir le circuit d'excitation directement de la batterie, on pourrait, en prenant 1, 2, 3 éléments, etc., avoir 2, 4, 6 volts, etc. Mais nous avons besoin de fractionner bien davantage notre voltage. Pour cela, on constitue un premier circuit d'où partira en dérivation réglable le circuit physiologique. Le principe utilisé est le suivant :

Un conducteur ayant dans toute sa longueur la même composition et la même grosseur, avec une différence de potentiel constante entre ses deux extrémités, présente entre deux quelconques de ses points une différence de potentiel égale au rapport entre la distance de ces deux points et la longueur totale du conducteur.

Ainsi, un fil métallique cylindrique de un mètre de long réunissant les deux bornes d'un accumulateur présente, entre deux de ses points séparés par un centimètre, une différence de potentiel d'un centième du voltage total, soit ici deux centièmes de volt.

Si le conducteur est formé de parties différentes mises bout à bout et présentant, par centimètre, des résistances différentes, il faudra sur chaque partie, pour obtenir une même différence de potentiel, prendre des longueurs différentes, mais telles que chacune présente la même résistance totale. Par exemple, formons le circuit avec 90 centimètres du fil métallique sus-indiqué, et un mètre d'un fil du même métal dix fois plus gros, et par conséquent dix fois moins résistant ; ce mètre de fil équivaut comme résistance à dix centimètres du fil fin, nous aurons la même résistance totale, et par conséquent nous aurons toujours deux dixièmes de volt par décimètre du fil fin ; mais nous aurons deux centièmes de volt par décimètre du gros fil.



Il est capital pour nos expériences de réduire autant que possible la self-induction du circuit ; quoique ce phénomène ait moins d'importance ici que dans le circuit d'excitation proprement dit (à propos duquel nous l'expliquerons), il est plus prudent d'éviter pour le réducteur de potentiel la forme très courante de l'enroulement en hélice ; le fil doit être disposé en zig-zag dans un plan.

La résistance du réducteur de potentiel doit être très petite par rapport à la résistance du circuit dérivé, pour que la fermeture de celui-ci ne trouble pas sensiblement la distribution du potentiel ; d'autre part, elle ne doit pas être trop petite pour ne pas admettre

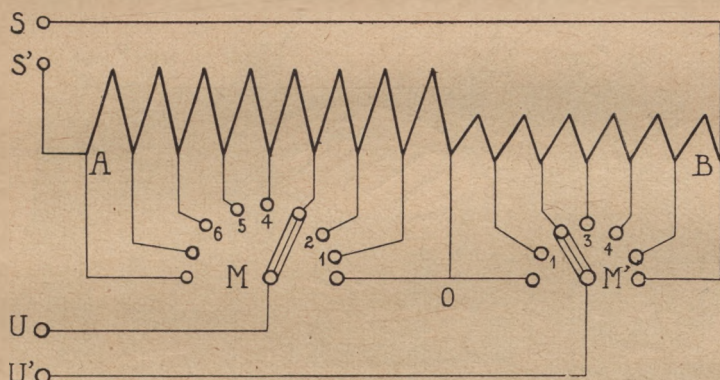


FIG. 56

une trop grande intensité (l'intensité est égale au quotient du voltage par la résistance) qui la ferait chauffer en même temps qu'elle épuiserait les accumulateurs. Les circuits physiologiques sont toujours à grande résistance, se comptant par dizaines de milliers d'ohms. Nous prendrons pour résistance de notre réducteur de potentiel quelques dizaines d'ohms. S'il fait 100 ohms par exemple, nous pourrions y atteler dix accumulateurs, ce qui donnera une intensité très tolérable de deux dixièmes d'ampère. L'énergie de ce courant serait néanmoins suffisante pour échauffer rapidement le fil s'il ne pouvait se refroidir ; ce fil doit donc rester nu dans l'air ; comme, d'autre part, on est amené à enfermer la résistance dans une boîte pour la protéger, il faut laisser à celle-ci un assez grand volume, et même la munir d'orifices de ventilation.

Sur ces principes, les constructeurs fabriquent des réducteurs de potentiel (ou potentiomètres), sous forme d'une boîte à l'intérieur de laquelle un fil résistant convenable est relié de place en place à des plots disposés en cercles sur le couvercle ; un contact tournant sur chacun de ces cercles peut être mis en rapport avec l'un ou l'autre

des plots, et suivant les plots choisis sur les divers cadrans, on intercepte une fraction déterminée du fil résistant, et de là on dérive dans le circuit d'excitation une fraction déterminée du potentiel appliqué aux deux extrémités de ce fil.

Une disposition simple est représentée schématiquement dans la figure 56. On place l'accumulateur en  $SS'$  ; et le circuit physiologique partira de  $UU'$ . Quand les deux contacts tournants sont sur le plot zéro ils sont tous deux reliés au même point de la résistance ; ici

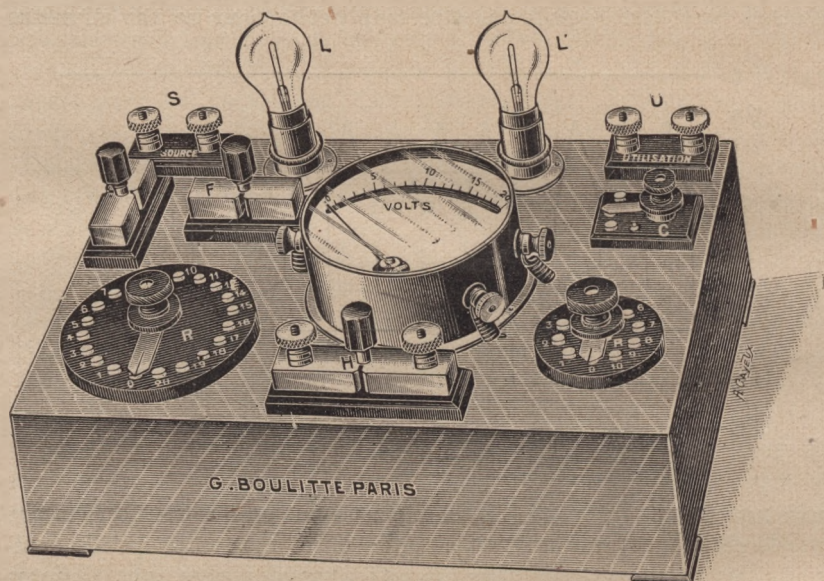


Fig. 57

à la jonction du fil fin et du gros fil ; quel que soit le courant qui parcourt ces fils, il n'y a point de différence de potentiel entre les deux contacts. Supposons que le fil fin, à gauche, soit divisé en neuf parties égales, le gros fil à droite en dix parties égales (j'en ai figuré moins pour alléger la figure) ; quand nous placerons le contact  $M$  sur les plots 1, 2, 3, etc, nous établirons entre  $U$  et  $U'$  une différence de potentiel de 1, 2, 3 dixièmes du voltage total ; en plaçant ensuite  $M'$  sur les plots 1, 2, 3, etc., nous ajouterons une différence de potentiel égale à 1, 2, 3, centièmes du voltage total. Nous pouvons donc avoir toutes les fractions de ce voltage par centièmes.

Et quand, par tâtonnement, nous aurons trouvé la rhéobase, nous lirons le voltage correspondant sur les deux cadrans ; 3 à gauche et 2 à droite, par exemple, font 32 centièmes de voltage total. Pour chercher

la chronaxie, nous en prendrons les 64 centièmes, en mettant le contact de gauche sur le plot 6 et celui de droite sur le plot 4.

La figure 57 représente une réalisation de ce dispositif avec quelques complications qui ont leur utilité. S et U sont les bornes de la source de potentiel et de l'utilisation. R et R' sont les deux cercles de plots avec chacun son contact tournant ; il y a vingt plots à gauche et dix à droite, de sorte qu'avec un accu, on gradue par centièmes de volt (1).

En outre, I est un interrupteur, à fiche, situé entre S' et A du schéma 56 permettant d'établir le courant pour l'usage et de l'interrompre dès qu'on n'en a plus besoin, de manière à ménager la charge des accumulateurs ; cette manœuvre est pratiquement importante. Un voltmètre peut être, par la manœuvre du commutateur C, placé en dérivation entre U et U',

si l'on veut lire directement en volts la différence de potentiel. F est un interrupteur à fiche interposé entre S et B ; quand on l'ouvre, le courant passe par la lampe L. H est un autre interrupteur placé à la jonction du gros fil et du fil fin ; son ouverture interpose entre eux une

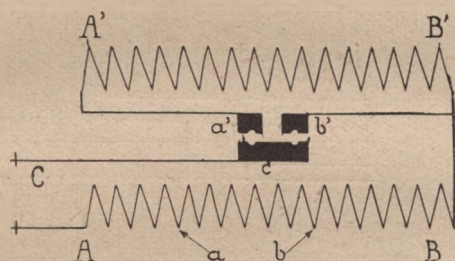


FIG. 58

lampe L'. Ces deux lampes, d'un modèle commercial usuel, constituent des résistances supplémentaires utiles quand on doit employer un potentiel élevé qui, sans elles, entretenirait dans la résistance graduée une intensité trop forte. Avec L dans le circuit, F étant ouvert, il n'y a entre A et B qu'une partie de ce potentiel, d'autant plus faible que la résistance de L est plus grande par rapport à la résistance AB (on trouve dans le commerce des lampes de résistances diverses) ; en mettant les deux contacts tournants chacun sur son chiffre maximum, on sait quel est le voltage que la lampe laisse entre A et B, et l'appareil garde toute sa précision. Si, au contraire, on a besoin d'un voltage élevé on laisse F fermé et on ouvre H ; tout le potentiel de la source alors se trouve sur l'utilisation ; on ne peut fractionner que dans la partie la plus élevée, et on en lira chaque fois la valeur au voltmètre ; la précision est moindre, mais encore suffisante dans la plupart des cas physiologiques ou médicaux. Par le jeu successif ou simultané des deux interrupteurs F et H, les lampes L et L' ayant été convenablement choisies, on peut fractionner à volonté tout le potentiel de la source.

(1) La figure indique par erreur 21 plots à gauche et 11 à droite.

On simplifie beaucoup la manœuvre par l'artifice suivant. On dispose (fig. 58), à côté de la résistance AB une autre résistance A'B' exactement égale ; un commutateur permet de faire passer le courant, tantôt par les deux résistances, tantôt par AB seulement ; dans le premier cas, la différence de potentiel entre A et B, et par suite, entre deux points quelconques, est exactement la moitié de celle qu'elle est dans le second cas. On commence donc l'expérience en établissant la connexion  $ca'$  puis, quand on a trouvé la rhéobase, on déplace cette connexion de  $ca'$  en  $cb'$  ; le voltage du circuit physiologique se trouve ainsi doublé sans qu'on ait eu même à faire la lecture du chiffre de la rhéobase, si on n'es'intéresse pas à ce chiffre.

Ce dispositif a été imaginé par GAUDOU et moi en 1924 et nous l'avons publié sous notre nom ; mais j'ai reconnu ensuite que GUGLIEMMETTI

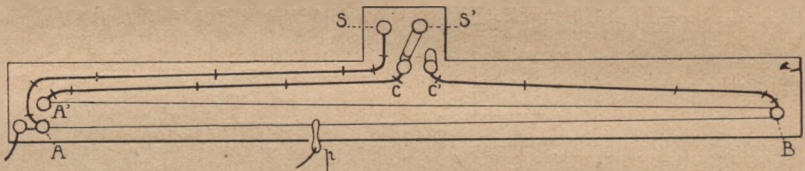


FIG. 59

l'avait déjà publié en 1921, et il dit lui-même l'avoir emprunté à TEDESCHI. Je le considère comme tout à fait recommandable ; il augmente non seulement la rapidité, mais aussi la sécurité de la manœuvre, car il évite trois interventions du cerveau de l'opérateur dont chacune peut donner lieu à une erreur : 1° lire le chiffre de la rhéobase ; 2° multiplier par 2 ce chiffre ; 3° manœuvrer les contacts pour réaliser ce voltage double. Il a encore un autre avantage : c'est que si l'on ne tient pas à mesurer la rhéobase, on peut mesurer la chronaxie avec un réducteur de potentiel non gradué et même affecté d'irrégularités quelconques. Chacun peut alors se construire facilement, à peu près sans frais, un instrument de ce genre suffisant pour une grande partie des recherches physiologiques. La figure 59 représente une réalisation exécutée en quelques heures à mon laboratoire.

Soit une certaine longueur, deux mètres par exemple, d'un fil assez résistant, ferro-nickel ou mieux constantan de 1 dixième de millimètre, on fixe sur une simple planche les deux extrémités à deux bornes A et A' placées l'une près de l'autre, et le milieu du fil à une borne B placée à l'autre bout de la planche. La source de potentiel sera connectée aux deux bornes S et S' ; un bon conducteur isolé (fil de lumière, ou même seulement de sonnerie électrique) réunit S à l'extrémité A de la résistance ; S' fait partie d'un commutateur conduisant par des fils bons conducteurs et que d'ailleurs on réalisera aussi égaux

que possible, soit à l'extrémité A', soit au milieu B de la résistance. Le circuit d'excitation part de la borne A d'une part, et d'autre part d'un contact  $p$  mobile le long du fil AB; contact mobile qui peut être constitué simplement par une petite pince plate à ressort (une serre-fine ou une pince à burette) à laquelle on aura soudé un fil conducteur. On vérifie la construction de l'appareil en mettant un bon voltmètre entre A et B; la manœuvre du commutateur de S'c en S'c' doit exactement doubler le voltage. L'emploi physiologique est le suivant. On établit la connexion S'c; et on cherche la rhéobase par déplacement du contact  $p$ ; quand on l'a trouvée on manœuvre le commutateur de S'c en S'c': le potentiel entre A et  $p$  est par là même doublé.

126. **Electrodes impolarisables.** — Dans le circuit d'excitation, le premier point à examiner ce sont les électrodes, c'est-à-dire le contact entre le circuit métallique et la matière vivante.

En principe ces électrodes doivent être *impolarisables*. Pour comprendre ce que cela veut dire, il faut se rappeler ce qu'est pratiquement la polarisation des électrodes (1).

Essayons, sous un potentiel de quelques dixièmes de volt, de faire passer à travers une solution saline physiologique (7 pour mille de NaCl, avec ou sans une trace de potassium et de calcium) un courant électrique amené par deux fils de platine servant d'électrodes. Au moment de la fermeture du circuit, le courant s'établit suivant la loi d'ohm (quotient du voltage par la résistance); mais, immédiatement, il commence à diminuer d'intensité, et en un temps très court, qui peut être une petite fraction de seconde, il tombe à presque rien; les électrodes sont *polarisées*; des ions + se sont accumulés sur l'électrode —, des ions — sur l'électrode +; nous pourrions dire qu'elles sont neutralisées; on dit qu'elles sont le siège d'une force *contre-électromotrice* égale et de signe contraire à la force électromotrice qui animait notre circuit.

Il en sera de même dans un muscle ou dans un nerf auquel nous amènerions un courant par des fils de platine; la matière vivante, en effet, est essentiellement, quant à sa conductivité électrique, assimilable à la solution ci-dessus, et les colloïdes qui lui donnent sa consistance ralentissent la vitesse des ions, diminuent la conductivité spécifique, mais n'en changent pas les lois, sinon pour y introduire

[1] J'ai à dire un mot pour m'excuser d'explications aussi élémentaires. On trouve dans des mémoires ou même des traités didactiques de physiologie, suivant une formule venue je ne sais d'où, que les électrodes impolarisables sont celles dont le contact avec les tissus ne provoque pas de phénomène électrique. Certains croient que des électrodes de platine sont impolarisables.

des possibilités internes de polarisation qui sont vraisemblablement le processus essentiel de l'excitation elle-même. Pour étudier, ce qui est notre objet, l'excitabilité, soit probablement une répercussion de ces polarisations internes, il ne faut pas que celles-ci soient masquées par la polarisation plus intense, brutale, des électrodes métalliques.

Une première précaution consiste à ne pas prendre des forces électromotrices trop petites, par conséquent trop facilement annulées par les forces contre-électromotrices de polarisation, qui ont une limite supérieure comprise entre 1 et 2 volts. Mais si on peut ainsi empêcher que le courant tombe à zéro, on ne l'empêchera pas d'être déformé suffisamment pour troubler nos recherches.

Voici, figure 60, la reproduction d'un oscillogramme ayant enregistré directement le courant traversant un gastrocnémien de Grenouille, sous un potentiel de 4 volts, avec électrodes en platine

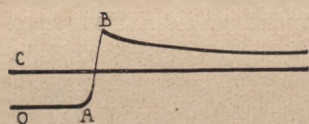


FIG. 60

de un demi-millimètre de diamètre. Un centimètre d'abscisse représente environ un centième de seconde. Le circuit étant fermé en A l'intensité monte jusqu'en B et redescend aussitôt ; après un tour complet de l'appareil, soit une à deux secondes plus tard, le courant est devenu

constant mais à la moitié environ de sa valeur théorique. Or, nous comptons que le courant passera sous intensité constante tout le temps que nous tiendrons fermé le circuit. Pour cela, il nous faut des électrodes impolarisables.

La polarisation se produit au passage d'un conducteur métallique à un conducteur liquide, et réciproquement ; elle ne se produit pas au passage d'une solution à une autre solution avec laquelle elle communique librement. D'autre part, la polarisation manque, ou est ramenée à une autre forme de polarisation plus faible et infiniment plus lente, négligeable dans nos expériences, quand existent certaines relations chimiques entre le métal et la solution. Des électrodes de cuivre dans une solution de sulfate de cuivre, des électrodes de zinc dans une solution de sulfate de zinc ne donnent point de polarisation. Dans ce cas, les ions + étant de même métal que l'électrode s'agglomèrent à la cathode en lui passant leur charge dès qu'ils viennent en contact avec elle ; du côté de l'anode, les ions — sont l'acide ; ils viennent former avec les atomes du métal, en leur faisant abandonner une charge négative, une nouvelle quantité du sel dissous. Il n'y a donc rien de changé, sauf, très peu, la concentration au voisinage de chaque électrode, et le courant continue à passer.

Les premières électrodes impolarisables ont été constituées par

Du Bois REYMOND, en utilisant cette propriété des solutions dont le cation est de même nature chimique que le métal amenant et emmenant le courant ; pendant longtemps on s'est servi exclusivement de ses électrodes zinc-sulfate de zinc. Comme on ne peut pas mettre en contact avec la matière vivante la solution de sulfate de zinc qui est violemment toxique, on interposait une solution physiologique ; soit, comme faisait Du Bois REYMOND, en trempant dans le sulfate de zinc des compresses de papier à filtre imbibées de solution physiologique ; soit, au moyen d'un tube en U, ou de tout autre dispositif, la solution physiologique, moins dense, surnageant le sulfate de zinc. De toute manière, le sulfate de zinc diffuse à travers la solution physiologique qui devient toxique ; et quand une paire d'électrodes a pu, au mieux, servir au cours d'une expérience de quelques heures, il faut en préparer de neuves le lendemain.

OSTWALD a imaginé, pour des expériences physiques, un système d'électrodes à dépolarisant insoluble ; soit une solution de chlorure de potassium sur du mercure qui joue le rôle d'électrode métallique ; on y jette une pincée de calomel (protochlorure de mercure) ; le transport de courant par l'ion  $K^+$  et l'ion  $Cl^-$  n'a plus d'autre effet que de transformer, à la cathode, un peu de calomel en KCl et mercure ; du côté de l'anode, un peu de mercure en calomel. Il a suffi de mettre à la place du KCl, toxique, du NaCl physiologique, pour avoir de bonnes électrodes physiologiques. Je les ai employées régulièrement de 1905 à 1908. Elles sont bien supérieures en commodité aux électrodes de Du Bois REYMOND. Ici, en effet, en raison de la solubilité pratiquement nulle du chlorure mercurieux, il n'y a pas de diffusion de substance toxique, et les mêmes électrodes peuvent servir très longtemps. Dans ce système c'est l'anion, commun à la solution et au dépolarisant, qui joue un rôle important.

Or, il existait déjà en physiologie une autre espèce d'électrode à dépolarisant insoluble, agissant de même par l'anion chlore et qui est encore plus commode que l'électrode d'OSTWALD. C'est l'électrode argent-chlorure d'argent, imaginée par D'ARSONVAL depuis au moins 40 ans. Un fil, un bouton, une lame d'argent, recouverts de chlorure d'argent fondu par la chaleur et qui reste adhérent sur le métal à la façon d'un vernis, constituent des électrodes impolarisables pour une solution de chlorure ou pour la matière vivante ; on peut les mettre directement en contact avec celle-ci, le chlorure d'argent étant pratiquement insoluble dans les liquides de l'organisme.

On peut aussi interposer de la solution physiologique et c'est sous cette forme que l'électrode de D'ARSONVAL s'était répandue dans les laboratoires de physiologie ; une baguette d'argent recouverte de chlorure d'argent fondu était introduite à travers un petit bouchon de

caoutchouc dans un tube de verre, effilé à l'autre extrémité et rempli de solution physiologique. Une telle électrode a le gros avantage pratique de pouvoir être inclinée en tout sens, suivant les besoins, tandis que l'électrode d'OSTWALD doit rester droite en raison de la nature fluide de tous ses constituants et oblige à compléter le circuit avec des siphons auxiliaires lorsque cette position ne permet pas d'atteindre l'objet excitable.

Mais des critiques s'étaient fait jour, et les électrodes au chlorure d'argent étaient tombées en défaveur. On leur reprochait de n'être pas en fait impolarisables ; ce reproche était exact dans les conditions où les employaient le plus souvent les physiologistes ; des électrodes préparées dès longtemps, souvent achetées toutes préparées dans le commerce, étaient conservées au repos pendant des mois, des années comme des instruments inertes ; puis au jour du besoin, remises en service sans contrôle sur la foi de l'étiquette. Si alors un physicien regardait les phénomènes, il voyait des électrodes polarisables ; en effet, à la surface de l'épaisse et compacte couche de chlorure d'argent fondu s'était produite, sous l'action de la lumière, une pellicule d'argent métallique réduit ; l'on était retombé sur un contact direct métal-solution.

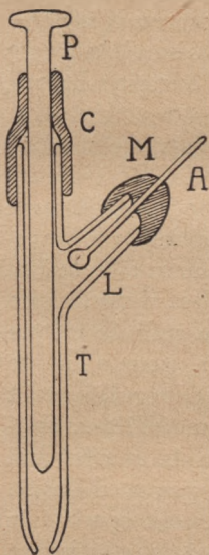


FIG. 61

En 1908, désirant remédier aux incommodités des électrodes type OSTWALD, j'ai cherché de divers côtés, et de tâtonnement en tâtonnement, je suis arrivé au système suivant : électrode d'argent baignant dans le liquide physiologique et fraîchement chlorurée par électrolyse. C'est le système auquel je me suis arrêté depuis cette époque, celui qui est exclusivement appliqué dans mon laboratoire ; je le recommande par-dessus tout autre ; il n'y a point là amour-propre d'auteur, car je me suis aperçu ensuite que ce procédé avait aussi été indiqué par D'ARSONVAL (1889).

J'ai employé, et nous employons encore, suivant les cas, trois dispositifs différents :

1<sup>o</sup> Quand on veut opérer par électrodes séparées, on peut facilement se construire soi-même le modèle suivant (fig. 61, à peu près grandeur nature). Un tube en verre T, plus ou moins effilé à une de ses extrémités, porte dans sa partie moyenne une branche latérale ; dans cette branche pénètre, jusqu'au voisinage du tube principal, un gros fil d'argent A terminé soit par une boule, soit par deux ou trois tours



de spire serrés, de façon à augmenter la surface de cette extrémité ; ce fil est tenu par une calotte épaisse de mastic M, tel que du Golaz (1). Un piston P, formé d'une baguette de verre passant dans le tube sans frottement, est maintenu à la partie supérieure par un bout de tube de caoutchouc C dans lequel il peut glisser. Le petit appareil ainsi monté est entièrement rempli d'eau physiologique, ce qui est facile en manœuvrant le piston P ; puis on le plonge à moitié dans un verre empli de la même solution ; on attache un fil conducteur quelconque à l'extrémité libre du fil d'argent A et on le relie par là au pôle positif d'une pile ; le circuit est fermé au moyen d'une catode quelconque un peu large plongeant dans le verre. Le piston P étant retiré de manière à laisser libre toute la partie inférieure du tube au-dessous de la branche L, la résistance est faible. Un seul accumulateur suffit comme force électromotrice ; on laisse passer le courant plus ou moins longtemps suivant l'usage auquel doit être mise l'électrode ; dix minutes ou un quart d'heure suffisent pour la plupart des expériences. Si, comme il arrive souvent, les excitations sont envoyées tantôt dans un sens et tantôt dans l'autre, les propriétés antipolarisantes sont pour ainsi dire indéfinies.

Le plus souvent, on emploie une paire d'électrodes : cette paire étant construite du même métal et de la même solution et électrolysée en même temps (les deux électrodes ensemble au pôle +, bien entendu), on aura généralement une excellente symétrie électrique et point de différence de potentiel parasite.

Le chlorure d'argent formé se réduit à la lumière ; il faut soit construire le tube avec du verre rouge foncé, soit l'habiller de papier noir. Il ne faut pas le recouvrir d'une peinture noire opaque, car parfois on a besoin de voir s'il n'y a pas de bulle d'air à l'intérieur.

Il y a tendance à l'apparition, à l'autre extrémité libre, d'une bulle d'air qui couperait pratiquement la communication électrique ; rien n'est plus facile que de chasser cette bulle d'air en poussant un peu le piston P. Ce piston est aussi très commode pour régler la résistance de l'électrode ; quand il est poussé presque à fond (position de la figure), la conduction se fait par la mince gaine de liquide restant entre lui et le tube ; la résistance est grande, ce qui est souvent désirable. Si on veut une résistance faible, on retire le piston jusqu'au dessus de l'embouchure de la branche L.

Pour l'emploi, le tube est saisi au-dessous de la branche L, dans une pince montée sur levier souple ou articulé et mis en contact

---

(1) Jusqu'ici, je faisais souder ce fil dans l'orifice fermé au feu de la branche L ; ce procédé offrait : 1° des difficultés, l'argent ne pouvant se souder que dans du verre spécial ; 2° des inconvénients, le point de sortie du fil, sous les tractions transversales, étant sujet à des flexions brusques qui le font bientôt casser.

avec l'objet excitable soit directement, soit par l'intermédiaire d'une floche de coton hydrophile peu serrée, introduite dans l'extrémité du tube et formant pinceau au dehors. On peut aussi faire passer une électrode, ou les deux, verticalement la pointe en l'air à travers une planchette de liège où elles tiendront par frottement ; l'objet excitable, le nerf par exemple, sera ensuite posé dessus ;

2° Le deuxième dispositif est destiné exclusivement au nerf, spécialement au sciatique de la Grenouille.

Un petit chevalet d'ébonite, en forme d'équerre, porte au sommet de sa branche verticale deux bornes destinées aux fils amenant le courant. De là, le circuit est continué, dans l'épaisseur du chevalet, par deux fils d'argent parallèles qui viennent apparaître à la face supérieure de la branche horizontale, mais sans affleurer ; ils sont logés au fond de deux fines gouttières, un peu plus profondes que leur diamètre. Pour l'usage, ces gouttières sont garnies de la pâte usuelle « kaolin-eau physiologique ».

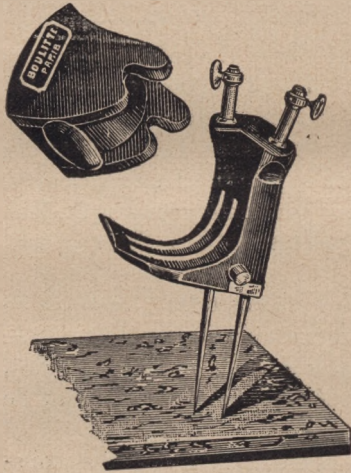


FIG. 62

On malaxe du kaolin avec de l'eau physiologique (dissolution de NaCl à 7 pour 1000 ou mieux solution complexe telle que le liquide de Ringer) de façon à obtenir une pâte semi-fluide. De cette pâte, on frotte la branche horizontale de l'excitateur, parallèlement aux gouttières, pour les bien remplir, puis on en superpose un grand excès. Les deux bornes, ensemble, sont alors mises en communication avec le pôle positif d'un accumulateur dont le pôle négatif est relié à une petite lame de platine (ou de n'importe quel métal) reposant sur la pâte de kaolin. Quand le courant a passé une dizaine de minutes, on sépare de l'accumulateur, on enlève avec le bout du doigt tout l'excès de pâte, et l'appareil est prêt.

Après une interruption de service plus ou moins longue, il suffit en général d'humidifier de nouveau la pâte ; pour cela, il faut, non pas y mettre quelques gouttes d'eau physiologique (les sels précédents y sont restés), mais plonger la pointe de l'appareil pendant quelques minutes dans un assez grand volume d'eau physiologique. Pratiquement, si on ne met pas toujours systématiquement le même pôle à la même électrode, on peut effectuer une longue série d'expériences sans renouveler la chloruration électrolytique.

La Grenouille étant placée comme d'ordinaire, à plat ventre, sur une planchette de liège, on isole le sciatique, puis, en le soulevant très légèrement, on glisse sous lui la branche horizontale de l'excitateur ; cette branche, peu épaisse, touche les muscles et doit même les déprimer sensiblement lorsqu'on a fixé l'appareil en le piquant dans la planchette de liège ; chacun de ses bords est, au milieu, échancré d'une encoche soigneusement arrondie sur la lèvre supérieure. Le nerf passe d'une encoche à l'autre, croisant les deux gouttières. Ainsi, le nerf, tirailé au minimum, repose dans toute sa longueur sur un support isolant sans aucun point d'inflexion brusque, et le contact avec les électrodes est à la fois très sûr et très doux.

Un petit couvercle d'ébonite vient s'encaster sur le chevalet, dans une position bien déterminée par son accrochement à droite et à gauche, sur deux petits tenons cylindriques. Ce couvercle, une fois en place, s'applique exactement sur le chevalet, sauf au-dessus du nerf qu'il entoure comme d'une voûte. Descendant de chaque côté jusqu'au plan inférieur de la branche horizontale du chevalet, il vient par conséquent toucher, lui aussi, les muscles de la cuisse ; le nerf se trouve totalement à l'abri de la dessiccation et des changements brusques de température.

Il en résulte, ce qui était la condition cherchée, que l'excitabilité se maintient remarquablement constante.

Une Grenouille (moelle détruite) peut servir à des expériences pendant une demi-journée sans qu'on déplace le nerf de dessus l'excitateur. Si, le soir venu, on l'abandonne telle quelle, on retrouve le lendemain la préparation immédiatement excitable. J'ai vu une préparation rester excitable pendant trente heures sans que le nerf ait été retiré de dessus l'excitateur.

Si l'on compare avec l'excitateur classique, où le nerf, soulevé dans l'air par deux crochets métalliques, perd toute excitabilité en une fraction d'heure, parfois en quelques minutes, on se rend facilement compte, je pense, que le présent appareil, spécialement conçu pour l'étude précise de l'excitabilité, est préférable même dans l'emploi le plus ordinaire de l'excitation électrique sur le sciatique de la Grenouille.

Monté sur un fil de plomb et une douille à vis, au lieu de deux pointes destinées au liège, il peut être appliqué sans autre modification aux nerfs du cou chez le lapin. Une modification de grandeur ou de forme extérieure suffit pour le rendre applicable à de nombreux autres cas.

Après quinze ans d'usage, ce modèle est resté au premier rang comme commodité et sécurité. Il présente deux défauts auxquels il est facile de remédier :

a) L'écartement des électrodes est un peu faible et donne une chronaxie un peu trop petite (voir § 105). Le plus souvent cette erreur est sans importance. A la condition de ne pas opérer sur de petites Grenouilles, on pourrait lui donner une platine plus large permettant d'écarter les électrodes de 2 ou 3 millimètres de plus, ce qui ramènerait l'erreur à une valeur négligeable ; il faudrait toujours conserver de part et d'autre des électrodes une largeur importante du support isolant, si on ne veut pas, en opérant sur le nerf en place comme il est prévu, que le courant dérive par les muscles sous-jacents meilleurs conducteurs que le nerf au point de changer les relations polaires de l'excitation (c'est-à-dire exciter en courant ascendant quand on croirait opérer en courant descendant) ;

b) Les bornes d'attache des fils sont un peu faibles et fragiles ; il y aurait avantage à les remplacer chacune par un cône creux dans lequel viendrait se coincer un ferret terminal du fil conducteur, comme on fait souvent pour les bobines d'induction ;

3° Une pièce quelconque d'argent chloruré peut être mise en contact direct avec les tissus, avons-nous dit, en raison de l'insolubilité du chlorure d'argent. Il y a des cas où il est avantageux d'opérer ainsi, et D'ARSONVAL l'avait déjà fait remarquer. « En chlorurant des serrefines en argent, on constitue une forme d'électrodes impolarisables excellente pour saisir certains tissus. »

A mon laboratoire, on se sert couramment de fils d'argent chlorurés par un courant de quelques minutes sous deux volts dans une solution physiologique où cet argent forme l'anode. Pour l'excitation musculaire directe, par exemple, qui est d'autant plus précise comme seuil qu'elle est plus ponctuelle (voir § 105) un fil d'argent piqué dans le muscle ou appuyé légèrement dessus et formant la cathode du circuit d'excitation donne de bons résultats. Il faut naturellement avoir ailleurs dans la préparation une anode diffuse, qui sera commodément constituée par une lame d'argent d'environ un centimètre carré, chloruré de même. Ce dispositif sommaire n'est valable que pour les excitabilités rapides, avec lesquelles on emploie seulement des passages de courant très brefs. La réserve de chlorure d'argent qui empêche la polarisation à l'électrode active ne serait pas suffisante pour des passages prolongés. Encore faut-il assez fréquemment faire passer le courant en sens inverse pour renouveler la chloruration.

127. **Résistance et self-induction.** — Entre le réducteur de potentiel et les électrodes, les connexions devront être assurées par des fils aussi courts et aussi rectilignes que possible. Un usage courant emploie des fils roulés en spirale, ce qui est en effet très commode pour ajuster la longueur des connexions à la dis-

tance des objets à réunir ; cet usage doit être proscrit dans notre instrumentation.

En effet, chaque tour de spire, quand le courant s'y établit, induit dans le tour de spire suivant un courant de sens inverse qui s'oppose par conséquent à la propagation et le résultat est que le courant, au lieu de s'établir instantanément à son intensité de régime, arrive à celle-ci progressivement, avec une plus ou moins grande lenteur, suivant la grandeur de cette induction du circuit sur lui-même (*self-induction*) ou plutôt le rapport de cette self-induction à la résistance du circuit exprimable en ohms (1).

Le retard ainsi produit n'aurait aucune influence sur la rhéobase ; la diminution d'efficacité due au retard à l'établissement ne commence à se faire sentir, même pour les excitabilités les plus rapides, comme nous avons vu au chapitre VII, que s'il se compte en millièmes de seconde ; vu la très grande résistance de nos circuits d'excitation, il faudrait pour entraîner un tel retard, de bien autres selfs que ces simples spirales.

Mais la question de leur influence se pose pour la chronaxie ; avec les excitabilités rapides, nous sommes amenés à raisonner sur une fermeture de circuit durant quelques dix-millièmes de seconde, en admettant que le courant prenne sa pleine valeur en un temps négligeable ; c'est-à-dire que le retard devrait être au-dessous du cent-millième de seconde.

On n'arrive probablement jamais à ce résultat, ainsi qu'il ressort de diverses constatations expliquées dans la deuxième partie de cet ouvrage. Aucun circuit n'est totalement exempt de self-induction ; celle-ci existe dans un conducteur rectiligne ; à plus forte raison, dans un circuit, c'est-à-dire un conducteur fermé en cercle. Tout circuit possède aussi une capacité qui contribue au retard. A vrai dire, l'étude systématique et précise de ces causes de retard n'a pas été faite dans les conditions de nos circuits. Les précautions que j'indique sont peut-être exagérées ; provisoirement, il est prudent de restreindre autant que possible la self et la capacité, en évitant tout enroulement de fil, et en réduisant au minimum les surfaces des conducteurs.

Cette condition est gênante pour la question des résistances ; cette

---

(1) L'établissement est de forme exponentielle ; appelant  $L$  le coefficient de self-induction,  $R$ , la résistance ohmique,  $V$ , le voltage,  $t$ , le temps compté depuis la fermeture du circuit, l'intensité instantanée  $i$  s'exprime ainsi :

$$i = \frac{V}{R} \left( 1 - e^{-\frac{Rt}{L}} \right)$$

Le rapport  $L/R$  constitue une constante de temps qui joue ici le même rôle que le produit  $RC$  lorsqu'il y a en dérivation une capacité  $C$  dont nous avons étudié les effets au chapitre VII.

question est une de celles qui laissent à désirer. Nous avons besoin de grandes résistances se comptant par milliers et dizaines de milliers d'ohms. Il serait bon, comme toujours, que ces résistances soient stables dans le temps et varient aussi peu que possible avec la température. On trouve de telles résistances dans le commerce, mais elles sont construites de fils métalliques fins et longs ; ceux-ci sont forcément roulés en spirales sur des bobines. S'ils sont roulés en spirale simple, alors nous retrouvons la self-induction ; pour éviter ce phénomène on a recours souvent à l'enroulement bifilaire, c'est-à-dire qu'on double le fil sur lui-même en le repliant en son milieu ; la bobine comprend alors, par rapport au sens du courant, deux hélices inverses l'une de l'autre et annulant réciproquement leur induction ; mais cet arrangement produit une capacité. J'ai toujours tenu en suspicion ces *boîtes de résistances* et je les ai totalement écartées de mes circuits. Cette proscription absolue est peut-être exagérée comme je l'ai dit ; mais avant de revenir à ces instruments, il faudrait préciser les limites de tolérance admissibles.

On peut utiliser des résistances liquides ; les solutions ont une résistance spécifique d'un ordre beaucoup plus élevé que les métaux. Un tube fin, rempli d'une solution peu concentrée de sulfate de zinc ou de cuivre, fournira une résistance considérable sur une longueur d'un mètre ; en amenant le courant à la solution par une électrode du même métal que le sel, on n'aura pas de polarisation gênante, surtout si on place le tube verticalement, avec l'anode en haut. On peut facilement, de cette manière, se construire soi-même toutes les résistances que l'on veut en variant la section, la longueur ou la concentration de la colonne liquide. Ce dispositif a l'inconvénient d'être assez encombrant et peu transportable ; en outre, comme il est difficile d'obtenir des réalisations parfaitement étanches, il n'est pas très durable ; les fuites et l'évaporation obligent généralement à le refaire au bout de quelque temps.

A mon laboratoire, nous nous sommes surtout servis de crayons à mine artificielle (crayons Conté), suivant les conseils donnés par G. WEISS. Il s'agit d'une pâte dans laquelle est incorporée de la poudre très fine de charbon ; le petit cylindre d'une vingtaine de centimètres de long et de quelques millimètres de diamètre qui constitue un crayon présente, suivant les hasards de sa fabrication, une résistance qui peut varier de la centaine d'ohms à la centaine de milliers d'ohms et davantage ; aucun indice ne permet d'avance de prévoir cette résistance ; il faut la mesurer. Dans un lot on cherche donc, en les essayant, les spécimens qui présentent les grandeurs de résistance dont on a besoin.

Pour ce premier essai, on se contente de tailler le crayon par les

deux bouts et de rouler un petit câble de cuivre souple autour de la mine débarrassée du bois. Mais un tel contact est incertain. Suivant un tour de main indiqué par WEISS, on recouvre les deux extrémités de la mine d'une couche de cuivre par électrolyse d'une solution de sulfate de cuivre et on rétablit sur ce cuivre le contact en l'assurant par un point de soudure. La résistance du crayon a d'ailleurs en général varié sensiblement au cours de cette opération galvanoplastique ; il faut la mesurer de nouveau.

Si la résistance trouvée est plus grande que ce que l'on désire, il est inutile de chercher à la régler en raccourcissant le crayon ; car elle ne variera nullement en proportion inverse de la longueur ; cette résistance est localisée surtout en un ou plusieurs points singuliers. On réalise les valeurs dont on a besoin par la combinaison, en parallèle ou en série, des ressources fournies par le hasard. Il faut savoir encore que la valeur de la résistance est sujette à varier avec le temps et doit être vérifiée souvent. De plus, la température a sur elle une influence importante.

Malgré son caractère empirique et son danger d'infidélité, cette instrumentation offre de grandes commodités ; elle n'a ni self ni capacité appréciable ; elle ne coûte guère qu'un peu de travail ; et une boîte à cigares, dans laquelle on a rangé dans de la ouate une série de ces résistances reliées à des bornes isolées sur le couvercle, est capable de rendre de grands services.

Les résistances en carborundum fabriquées par l'industrie sont encore moins fidèles que les crayons Conté, sans offrir aucun avantage, étant donné les très faibles intensités qui nous sont nécessaires.

Soit pour les colonnes liquides, soit pour les crayons, il faut que le physiologiste ait le moyen de mesurer des résistances ; d'ailleurs, il arrive aussi qu'on ait besoin de mesurer la résistance d'une préparation, d'un nerf ou d'un muscle, entre les électrodes mêmes servant à l'excitation. Pour ce dernier cas, la méthode de KOHLRAUSCH, qui est maintenant courante dans les laboratoires de physiologie en vue de la mesure de la conductivité spécifique des solutions, est la seule qui convienne. Elle s'appliquera sans difficulté aux crayons et aux colonnes liquides. Pour ces résistances instrumentales, on pourrait employer aussi les ohmmètres industriels que possèdent tous les électriciens.

La résistance d'un sciatique de Grenouille pris sur une longueur d'un centimètre est de cinquante à cent mille ohms ; ce qui d'ailleurs ne peut pas se traduire en cinq à dix mille ohms par millimètre, la résistance transversale, en face de chaque électrode, étant plus grande que la résistance longitudinale. L'étude exacte de ces résistances n'a pas été faite, à ma connaissance. J'indique seulement ici l'ordre

de grandeur qu'il faut faire entrer dans certains raisonnements techniques.

La résistance d'un gastrocnémien de Grenouille entre deux fils d'argent piqués dans le muscle et distants d'un centimètre est d'environ trois mille ohms.

Pour exciter un sciatique de Grenouille, en observant le seuil sur le gastrocnémien, il y a à la rhéobase, entre les électrodes, une différence de potentiel de l'ordre du dixième de volt, de 2 ou 3 centièmes seulement avec une électrode très fine ; pour l'excitation directe du muscle, il faut quelques dixièmes de volt. Il est avantageux à

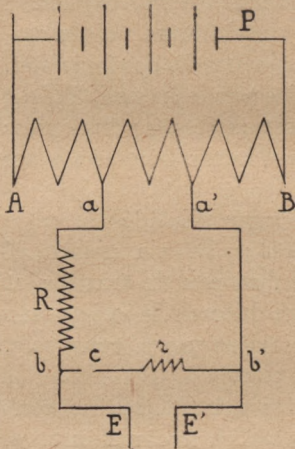


FIG. 63

divers points de vue de manier des voltages plus grands. Pour le muscle il suffira d'avoir en série avec la préparation quelques milliers d'ohms ; 10.000 par exemple, électrodes comprises s'il y a lieu, tripletront le voltage liminaire ; ces mêmes résistances ajoutées à la résistance que le nerf présente par lui-même n'en changeraient pas l'ordre de grandeur ; il faudrait y ajouter des centaines de mille ohms. Dans certains cas, cette dernière combinaison est avantageuse. Mais la plupart du temps, il est commode d'avoir des voltages du même ordre pour l'excitation directe et pour l'excitation indirecte. Pour cela il faut *shunter* le nerf, c'est-à-dire constituer avec des résistances

instrumentales un circuit complet dérivé du réducteur de potentiel, et mettre le nerf avec ses électrodes en dérivation sur une fraction du second circuit ; le nerf alors n'est soumis qu'à un voltage proportionnel à cette fraction.

On emploie couramment, à mon laboratoire, des shunts constitués d'avance, avec des résistances en crayons Conté et un interrupteur ; ces shunts ont été conçus spécialement pour la détermination de la chronaxie par les décharges de condensateurs, suivant un procédé que nous verrons plus loin ; mais ils se sont montrés si commodes qu'on en fait un usage général.

Voici le principe du shunt (fig. 63).

Soit P la source (batterie d'accumulateurs), AB, le réducteur de potentiel ; le circuit d'excitation y est dérivé de a en a' pour aller, à travers la résistance R, aux électrodes E et E' ; c'est la préparation qui fermera le circuit entre E et E'. Si cette préparation est le muscle, supposant qu'on ait pris R d'une valeur de 7.000 ohms, le muscle



faisant 3.000 ohms, nous aurons entre E et E' une différence de potentiel égale aux  $3/10^e$  de la différence de potentiel prise entre  $a$  et  $a'$ . Si c'est le nerf, faisant par hypothèse 70.000 ohms, la fraction sera presque égale à l'unité ( $70 : 77 = 0,91$ ). Ayons, dans la position indiquée par la figure, entre  $b$  et  $b'$ , une résistance  $r$  de 3.000 ohms ; l'interrupteur  $c$  étant ouvert pour le cas du muscle, cette résistance ne comptait pas ; mais pour le nerf, fermons cet interrupteur ; le courant passe alors presque tout entier par  $r$  en ne dérivant par le nerf entre E et E' qu'une fraction de son intensité (ici 4 centièmes environ)

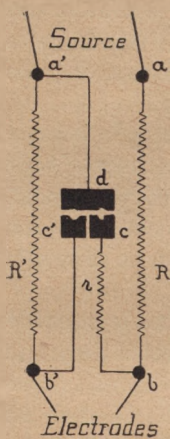


FIG. 64

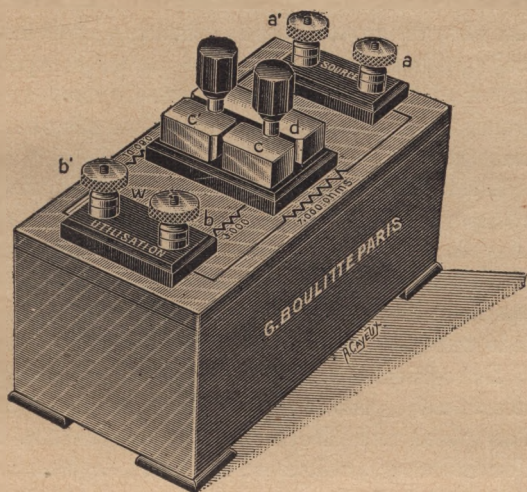


FIG. 65

assez petite pour ne compter que très peu dans la distribution du potentiel ; nous aurons donc, entre les extrémités de cette résistance  $r$ , et par conséquent entre les électrodes si nous négligeons la résistance de celles-ci, sensiblement la même différence de potentiel qu'avec le muscle faisant également 3.000 ohms (1). Comme il peut être commode d'avoir une résistance totale du circuit plus grande, soit 20.000 ohms laissant alors entre les électrodes une fraction de potentiel deux fois plus petite, on a ajouté à l'instrumentation une résistance de 10.000 ohms qui, par le jeu d'un interrupteur, peut, entre  $a'$  et  $b'$ , remplacer la connexion directe. Le schéma de l'instrument est alors celui de la figure 64 ; la réalisation est représentée dans la figure 65.

(1) Le calcul exact est lesivant : dans les deux circuits en dérivation l'un sur l'autre, les conductances (inverses des résistances), s'ajoutent : la conductance du double circuit est donc en milliers d'ohms  $1/3 + 1/70$ , soit, en réduisant au même dénominateur,  $73/210$  ; sa résistance est l'inverse,  $210/73 = 2,87$  (2870 ohms.). Par rapport au potentiel pris entre  $a$  et  $a'$ , on a alors, aux extrémités de ce doublé circuit,  $2870/9870 = 0,29$  en chiffre rond, au lieu de 0,3.

La fiche *dc'* étant en place, et *dc* ouvert, on a la disposition de la figure 63 mettant 7.000 ohms en série avec le muscle ; en posant la fiche *dc*, on introduit le shunt de 3.000 pour exciter le nerf ; en enlevant la fiche *dc'*, on ajoute 10.000 ohms en série.

128. **Précautions relatives à la préparation physiologique.** — Du côté de l'objet excitable, la grande préoccupation des physiologistes, pendant longtemps, a été de savoir si l'excitation tombait sur le nerf ou sur le muscle (étant entendu que nous ne considérons pour le moment que des réponses consistant en une contraction). La plupart du temps, la question était inextricable ; nous savons aujourd'hui qu'elle n'a pas de sens, puisque le nerf et le muscle ont même chronaxie, au moins pour les nerfs qui fournissent une réponse à une excitation isolée, ce qui est le cas où nous nous sommes limités dans le présent ouvrage.

La loi de l'isochronisme se vérifie parfaitement en physiologie comparée, dans tous les cas où j'ai pu exciter séparément le nerf et le muscle, par exemple chez l'Escargot, chez l'Écrevisse, chez la Sangsue. Il n'y a donc pas lieu de se préoccuper d'autre chose que de la région sur laquelle porté la catode ; la chronaxie qu'on trouvera se rapporte à la substance qui se contracte sous la catode.

Dans bien des cas il est avantageux d'opérer suivant le procédé dénommé inexactement « excitation unipolaire » ; c'est-à-dire que l'on place une électrode large en contact, soit avec le muscle que l'on interroge, soit avec un autre organe de l'animal établissant un contact médiat, par exemple, sur la Grenouille, une petite plaque d'argent mise dans la bouche ; cette large électrode sera reliée au pôle + et on aura une électrode fine pour servir de catode. Il paraît néanmoins intéressant de choisir la position relative des deux électrodes de telle sorte que les lignes de courant soient à peu près longitudinales par rapport aux fibres musculaires.

Certaines préparations présentent le phénomène dit : de l'inversion polaire ; c'est-à-dire que c'est l'anode qui est le pôle excitant à la fermeture. Dans ce cas, la chronaxie obtenue est celle de la région anodique et il peut y avoir lieu d'en tenir compte, si la préparation est hétérogène. Dans tous les cas, il est nécessaire d'observer un très petit seuil ; ce seuil est généralement localisé à l'électrode excitante ; alors il importe peu que celle-ci soit l'anode ou la catode.

Quand on opère sur un nerf préalablement disséqué en observant une réponse par le muscle, il faut opérer en courant descendant, c'est-à-dire avec la catode du côté du muscle, pour se mettre à l'abri des perturbations possibles par la polarisation anodique si l'influx nerveux devait traverser cette polarisation.

Qu'il s'agisse d'un nerf ou d'un muscle la dissection provoque généralement des troubles à la suite desquels l'excitabilité est pendant un certain temps en variation continue : il ne faut pas faire de mesure immédiatement après la dissection ; pour le nerf, la région voisine de la section ne reprendra jamais son excitabilité normale : il faut disposer d'un segment de nerf assez long pour placer la cathode à bonne distance de cette région.

La température a sur la chronaxie une grosse influence qui a été bien étudiée. Pour un abaissement de  $10^{\circ}$ , au voisinage de la température ordinaire, la chronaxie est multipliée par 1,7 ; par exemple en passant de  $20^{\circ}$  à  $10^{\circ}$ . Il est par conséquent nécessaire de noter la température de chaque expérience, de façon à pouvoir faire une correction lorsqu'on voudra comparer entre elles diverses expériences.

Un phénomène moins connu et qui souvent risque d'introduire des perturbations, c'est l'influence des températures antérieures. Une Grenouille prise en hiver dans un aquarium extérieur au voisinage de 0 et ramenée dans le Laboratoire à la température ambiante depuis un petit nombre d'heures, présente une chronaxie anormalement petite. Les pœcilothermes qui doivent servir aux recherches doivent donc être conservées en permanence à peu près à la température de l'expérience. D'ailleurs sans parler même de l'influence spéciale du froid hivernal, il est nécessaire que l'équilibre de température soit réalisé entre les diverses parties de la préparation et les instruments ; pour cette raison encore il faut que les animaux à sang froid soient mis longtemps d'avance dans la pièce où l'on opérera.

Avec les animaux à sang chaud, le danger, c'est le refroidissement des parties qu'on excite, par exemple un nerf isolé : il faut prendre toutes les précautions possibles à cet égard. La meilleure consiste à loger les électrodes dans un étui isolant au point de vue électrique, à y amener le courant par des fils également isolés, et, après avoir disposé le nerf sur ces électrodes, à replacer le tout dans la profondeur des tissus en refermant les plans musculaires et la peau au moyen de quelques pinces ; de cette façon le nerf sera maintenu à la température de l'animal, température qu'il faudra encore contrôler au moyen d'un thermomètre ayant son réservoir au voisinage de l'électrode et sa tige apparente au dehors de l'ouverture cutanée. Dans ce dispositif le nerf sera en même temps parfaitement protégé de la dessiccation, qui est le mécanisme d'altération le plus à redouter sur toutes les préparations.

Il faut avoir grand soin d'éviter cette dessiccation autant que possible en établissant autour du nerf et en général de la préparation qu'on étudie une chambre étanche d'un aussi petit volume que possible. Dans bien des cas, on sera amené à mouiller préalablement

le nerf au moyen d'un liquide physiologique, le sang même de l'animal quand on le pourra, sinon une solution minérale soigneusement composée de façon à être inoffensive. Pour la Grenouille, on a des formules classiques de tels liquides ; en première approximation ces mêmes liquides peuvent servir pour les Invertébrés tels que la Sangsue, l'Escargot ou l'Écrevisse. Mais si l'on veut faire une série d'expériences précises sur ces invertébrés, il faut leur constituer dans chaque cas leur sérum physiologique, variant de l'un à l'autre au moins par le  $\Delta$ . Pour les Invertébrés marins, l'eau de mer est un sérum physiologique parfait.

Une petite couche de ce liquide restant adhérente à la périphérie de la préparation constitue une dérivation électrique entre les électrodes ; cette dérivation ne change pas la chronaxie, mais elle change la rhéobase. Ceci n'a aucune importance si les conditions restent constantes, si la rhéobase ne change pas. Lorsqu'on a dû remouiller une préparation menaçant de se dessécher, il faut ensuite éponger l'excès de liquide qui s'écoulerait lentement et donnerait une variation continuelle de rhéobase, rendant toute mesure de chronaxie impossible. Il est d'ailleurs nécessaire, en thèse générale, d'encadrer toujours une mesure de chronaxie entre deux mesures de rhéobase pour s'assurer que celle-ci n'a pas changé : ce contrôle est particulièrement nécessaire lorsque l'on vient de pratiquer une intervention quelconque sur la préparation.

**129. Les rhéotomes. Pendule de Helmholtz.** — Il s'agit maintenant d'appliquer aux circuits d'excitation définis comme nous venons de voir des forces électromotrices réglables par notre réducteur de potentiel pendant des durées limitées, de façon à obtenir, pendant ces durées, des passages de courant constant. Tous les circuits étant sans self ni capacité on pourrait, théoriquement, interrompre en un point quelconque et faire les fermetures de durée limitée en ce point. Il est plus sûr de fermer préalablement le circuit du réducteur de potentiel ; il vaut même mieux alors, quoique cela représente de l'électricité dépensée en pure perte, laisser passer dans ce réducteur le courant en permanence pendant toute une série d'essais ; il a le temps ainsi de prendre son régime thermique. C'est sur le circuit dérivé, ouvert en permanence, que nous ferons les fermetures limitées.

Pour la rhéobase, pas grande difficulté. Il nous faut une fermeture nette ; mais les progrès de nos connaissances nous ont, à l'inverse de ce qui se passe d'ordinaire, rendus moins difficiles là-dessus que nous ne l'étions *a priori* il y a vingt ans. Un petit retard à l'établissement serait sans importance, et un petit rebondissement du contact

pourrait également être considéré comme négligeable. On peut très bien employer des instruments très ordinaires, comme la clef de Morse des télégraphistes. Un gros fil métallique plongeant dans du mercure fait un excellent contact, surtout si c'est un métal qui s'amalgame à sa surface.

Le temps de la fermeture doit être, en principe, supérieur à dix fois la chronaxie.

Pour les nerfs et les muscles rapides, cette durée est de quelques millièmes de seconde ; en opérant à la main, fermant et ouvrant aussi vite que l'on pourra, on sera toujours bien au delà de la durée nécessaire, les fermetures ainsi réalisées atteignant au moins un dixième de seconde. Cet excès de durée ne fausse pas le chiffre ; mais il a tout de même un inconvénient, surtout avec des essais inévitables dépassant le seuil ; il crée des perturbations durables dans les tissus. Lorsqu'on veut avoir des expériences tout à fait précises, la rhéobase devra aussi être prise avec un appareil réalisant un passage de courant plus limité.

Pour les excitabilités lentes, le passage du courant devra être patiemment prolongé ; avec un muscle lisse il peut être nécessaire de dépasser dix secondes ; mais alors on se trouve dans des durées que nous contrôlons directement par nos sens et il est facile de savoir si nous avons bien atteint la durée pour laquelle le voltage liminaire est minimum. Pour ces excitabilités très lentes, la chronaxie peut être, au moins approximativement, déterminée par des fermetures à la main comme faisait ENGELMANN en se guidant sur les battements d'un métronome donnant le quart de seconde. Pour avoir une chronaxie précise, même dans ces cas, il faut avoir un appareil mécanique opérant avec un intervalle parfaitement limité et réglable la fermeture et l'ouverture du circuit : un appareil de ce genre s'appelle *rhéotome*. Le rhéotome est absolument nécessaire pour toutes les chronaxies plus petites et il devient très difficile d'avoir un rhéotome fonctionnant convenablement pour les durées très petites qui sont les chronaxies des nerfs et muscles rapides. Nous allons passer en revue divers appareils qui peuvent être employés dans ce but.

Le plus ancien est le pendule de HELMHOLTZ qui a été très fréquemment employé et qui peut rendre de bons services dans beaucoup de cas. C'est un pendule oscillant sur un axe horizontal, avec une masse inférieure formée d'une lourde barre d'acier bien dressée parallèlement à l'axe ; cette barre vient frapper, vers le bas de sa course, c'est-à-dire au moment de la vitesse maxima du pendule, deux déclics dont l'un peut être décalé par rapport à l'autre au moyen d'une vis micrométrique ; chacun de ces deux déclics est constitué de telle sorte que le premier mouvement qu'il exécute sépare deux pièces métal-

liques formant contact isolé et par conséquent peut ouvrir ainsi un circuit ; ensuite une pièce sollicitée par un ressort et libérée par le déclic vient fermer un autre contact ; on peut donc opérer soit entre une fermeture et une ouverture de circuit, soit entre deux ouvertures.

La durée de passage de courant ainsi déterminée ne peut être fixée que par une mesure directe ; pour les temps courts la seule mesure possible est la mesure physique par la quantité d'électricité, mesurée au galvanomètre balistique, que débite dans cet intervalle de temps un courant d'intensité connue. Cet appareil fonctionne convenablement pour les durées pas trop petites ; mais pour les temps très courts obtenus par un décalage très faible des deux déclics, la précision des vis micrométriques est illusoire, du moins sur les réalisations que j'ai eu l'occasion d'examiner ; par contre, on peut obtenir des durées assez grandes en en faisant un pendule composé par addition d'une masse mobile au-dessus de l'axe ; la vitesse peut être ainsi ralentie dans une large mesure, mais il y a toujours un étalonnage assez compliqué et la lecture des temps ne s'obtient que par comparaison du tableau d'étalonnage avec les positions des vis micrométriques.

130. **Rhéotome balistique de Weiss.** — Les durées de passage très courtes n'ont vraiment été réalisées avec précision et sûreté qu'en 1901, par GEORGES WEISS, en prenant comme mobile chargé d'ouvrir le circuit, une balle de carabine.

Dans l'artillerie il est classique de mesurer la vitesse instantanée des projectiles en leur faisant couper deux fils métalliques placés à une distance assez petite par rapport à la vitesse ; un courant électrique d'intensité donnée passe dans un galvanomètre balistique pendant l'intervalle de temps qui sépare les deux sections et de la quantité d'électricité ainsi passée on déduit facilement le temps. G. WEISS a repris ce dispositif en renversant l'application, c'est-à-dire qu'avec un projectile de vitesse connue, on fait sur des distances réglables entre les fils, des passages de courant bien limités. Il employait une carabine à acide carbonique liquide réglée de telle sorte que la vitesse initiale de la balle était de 125 mètres à la seconde ; en un millième de seconde, il y avait donc douze centimètres et demi de parcourus : le millième de seconde devient ainsi une grandeur tout à fait accessible à nos sens et très facile à subdiviser.

J'ai construit une réplique de l'appareil de WEISS en prenant comme arme un pistolet rayé de six millimètres à cartouches de fulminate, et j'ai trouvé que les munitions du commerce, pourvu qu'on prenne la première qualité dite de précision, fournissent des vitesses très suffisamment constantes, plus grandes d'ailleurs que celles de WEISS, 25 à 27 centimètres par un millième de seconde.

Cet appareil a été très largement employé depuis plus de vingt ans à mon laboratoire soit par moi-même, soit par divers collaborateurs et nous y avons encore recours de temps en temps. On y a brûlé certainement plus de 10.000 cartouches et un premier pistolet a dû être remplacé après usure : c'est dire qu'il nous a rendu de nombreux services. Cet appareil a encore l'avantage qu'il peut être constitué à relativement peu de frais dans un atelier de laboratoire. Je vais donner quelques indications sur cette construction :

Il faut d'abord avoir une base bien ferme et inflexible, longue

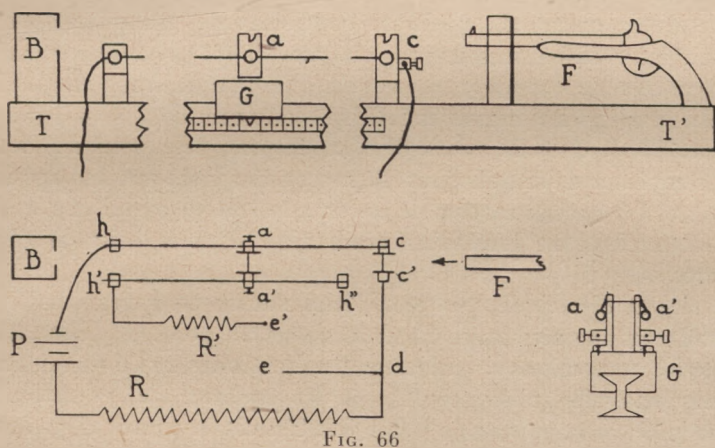


FIG. 66

d'au moins un mètre cinquante ; cette base peut être constituée soit par une assez forte pièce de bois contre-plaqué, soit par une petite poutre en fer à double T. (fig. 66, TT'.) Le pistolet F est fixé très solidement à une extrémité par sa crosse et son canon ; à l'autre extrémité, on place une boîte B pour arrêter les balles et leurs éclats ; cette boîte sera constituée en tôle d'acier assez forte, trempée, au moins pour le fond qui reçoit directement les balles, mais trempée pas trop dur ; il est avantageux de la remplir de paille de fer. Elle sera close de toute part avec seulement un orifice d'un à deux centimètres de diamètre dans sa face tournée du côté du pistolet pour laisser entrer les balles ; le couvercle sera amovible pour permettre après un certain temps d'usage l'enlèvement du plomb qui tend à l'engorger. Deux petites équerres, *c* et *c'*, de laiton rigide, sont montées face à face à deux ou trois centimètres l'une de l'autre, sur une base isolante devant la bouche du pistolet, à une distance d'environ 10 centimètres. Deux équerres semblables, *a* et *a'*, sont montées sur un bloc isolant G pouvant glisser sur la poutre TT' ; elles portent chacune sur sa face externe une borne à travers laquelle peut coulisser une

tringle de cuivre fixée par ses extrémités, pour l'un des côtés, à  $c$  et à une borne isolée  $h$  près de la boîte à balles ; de l'autre côté, à deux bornes isolées  $h'$  et  $h''$ , placées de façon à assurer la rectitude et le parallélisme des tringles. Un mètre en bois est fixé latéralement sur la poutre  $TT'$ , son zéro au-dessous de  $cc'$ , de façon à repérer la position réglable de  $aa'$ .

Les extrémités supérieures des équerres  $cc'$ ,  $aa'$  doivent être électriquement reliées, paire par paire, au moyen d'un fil métallique fin destiné à être coupé par la balle, tendu par conséquent perpendiculairement sur la trajectoire de celle-ci. On emploie pour cela du fil de laiton ou de cuivre de quelques centièmes de millimètre ; ce fil, qui se trouve en bobines dans le commerce, est préalablement divisé en segments de longueur convenable, à chaque bout desquels on attache une petite masse métallique quelconque ; ce segment de fil peut ainsi, dans le cours de l'expérience, être posé rapidement pour remplacer celui qui vient d'être coupé ; il est automatiquement tendu par les petites masses de ses extrémités et prend une position bien déterminée au fond d'un cran taillé dans le haut de chaque équerre.

Le circuit électrique, partant d'une source de potentiel  $P$ , passe d'abord par une résistance  $R$ , puis, après un point de bifurcation  $d$  sur lequel nous allons revenir, par les électrodes  $ee'$ , éventuellement par une nouvelle résistance  $R'$ , par les équerres  $aa'$  et retourne à l'autre pôle de la source de potentiel. Tel est le circuit d'excitation, qui sera interrompu par la rupture du fil  $aa'$ , mais il faut que le courant commence à la rupture de l'autre fil  $cc'$ . Celui-ci est, dans ce but, disposé en *court-circuit*, entre le point  $d$  et le point  $a$ . Quand il est en place, il ne passerait aucun courant dans les électrodes si sa résistance était nulle ; sa résistance étant très petite par rapport à  $R$  d'une part, à la somme de  $R'$  et des électrodes avec la préparation d'autre part, le courant qui passe est très petit, parfaitement négligeable physiologiquement, pourtant légèrement sensible physiquement et parfois gênant pour des mesures au galvanomètre ; pour que ce courant soit minimum, sur une somme de résistances données, il faut que cette somme soit partagée en deux moitiés égales par le point  $d$  ; c'est-à-dire que  $R$  doit être égal à la somme  $R' + E$  ( $E$ , somme des résistances des électrodes et de la préparation).

La boîte de shunt décrite § 127 convient pour ce circuit si on établit les connexions de la façon suivante :  $b'$  de la boîte à un pôle de la pile (ou mieux du réducteur de potentiel non représenté dans la figure 66) ; la borne  $a'$  devient le point  $d$  de notre figure ; de là partiront d'une part un fil pour la borne  $c'$  de l'appareil balistique (connexion  $dc'$ ), d'autre part un fil allant à une électrode ; l'autre élec-



trode sera reliée à la borne  $b$  de la boîte, et enfin, la borne  $a$  de la boîte à la borne  $h'$  de l'appareil balistique. Sur la boîte, on ne mettra jamais de fiche en  $dc'$ ; on laissera  $dc$  ouvert pour exciter un muscle, et on mettra la fiche en  $dc$  s'il s'agit d'un nerf qui se trouvera ainsi shunté par  $r$ . Dans un cas, comme dans l'autre, nous aurons sensiblement  $R = R' + E = 10.000$  ohms. Sous une force électromotrice  $e$ , le court circuit étant ouvert, on aura dans la préparation un courant de

$\frac{V}{20.000}$ ; le court-circuit étant en place, si nous lui attribuons une

résistance de un ohm, le courant sera de  $\frac{V}{(10.000)^2}$ , soit cinq mille

fois plus faible. Or, avec un circuit bien établi et des équerres  $cc'$  bien décapées au fond du cran par un coup de papier émeri, la résistance du court-circuit sera de moins d'un ohm, et le courant préalable réduit dans la même proportion.

Aussitôt le fil  $cc'$  coupé par la balle, le courant prend sa pleine valeur à travers la préparation; ce début par rupture vive donne des garanties de netteté supérieures à celles d'aucun établissement de contact; c'est une condition à généraliser, quel que soit le reste du dispositif, toutes les fois qu'il s'agit de durées de passage extrêmement courtes.

Pour mesurer la rhéobase exactement dans les mêmes conditions de début, il est bon ici d'employer aussi le pistolet; si le maximum d'écartement réalisable entre  $aa'$  et  $cc'$  n'est pas suffisant, il n'y a qu'à placer le second fil non entre  $a$  et  $a'$ , mais entre  $h$  et  $h'$ , en dessous de la trajectoire de la balle. Aussi rapidement que possible après la rupture de  $cc'$  par la balle, interrompre le circuit à la main, soit par rupture de  $hh'$ , soit mieux, par ouverture d'une clef placée au point le plus commode du circuit.

Avec les munitions dont j'ai parlé et les dimensions que j'ai indiquées, l'appareil permet de mesurer des chronaxies au-dessous de  $3\sigma$ , en descendant jusqu'à  $0,2\sigma$ ; cette dernière durée correspond à une distance de cinq centimètres; on pourrait prévoir un intervalle encore moitié moindre (en plaçant les équerres  $aa'$  au bord à droite du bloc G), soit une durée de passage de  $0,1$ ; la mesure physiologique dans ce cas est, à mon avis, une précision illusoire; mais quelques dixièmes de  $\sigma$  peuvent réellement être manipulés avec sûreté. Pour de telles durées le rhéotome balistique de WEISS est précieux, parfois nécessaire.

131. **Pendule de Keith Lucas.** — KEITH LUCAS, en 1907, a construit spécialement pour des recherches comme les nôtres un pendule

qui est un bon instrument, et qui est employé avec faveur dans divers laboratoires ; je l'ai moi-même utilisé avec avantage il y a une quinzaine d'années dans mon propre laboratoire et il y rend encore des services.

Le défaut du pendule de HEIMHOLTZ classique, c'est sa trop faible

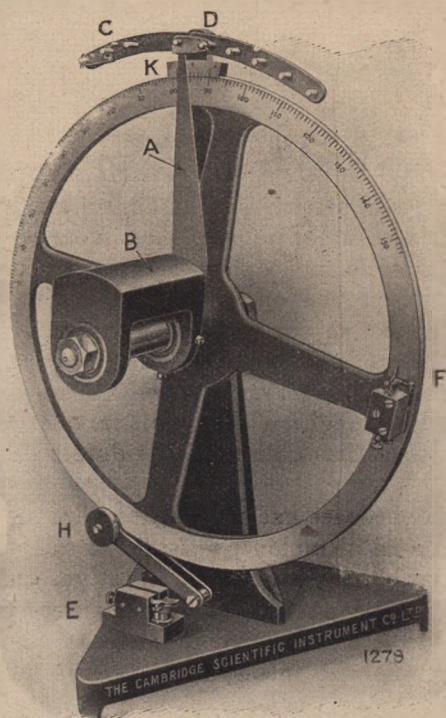


FIG. 67

vitesse, qui oblige à compter sur des décalages si petits entre les deux déclis que les défauts et l'usure des vis micrométriques introduisent dans la mesure du temps des erreurs relatives énormes. K. LUCAS a imaginé de prendre un pendule très court, par conséquent à oscillation rapide, mais de le prolonger au delà de sa masse principale B par un bras relativement léger A ; l'extrémité de ce bras est animée alors d'une vitesse linéaire beaucoup plus grande que le pendule classique ; ce bras, en passant, ouvre successivement deux déclis, le début de passage de courant se faisant toujours par ouverture de court-circuit comme dans le dispositif de WEISS ; le premier déclis E est fixé vers le point bas du pendule, l'autre F est porté par un limbe circulaire mobile autour de l'axe du pendule, gradué en degrés et fixé dans la

position choisie par l'écrou H. On étalonne physiquement la valeur en temps de cette graduation pour chaque instrument. Dans la région de la plus grande vitesse, le mien parcourt à peu près  $1020'$  en  $1\sigma$ ; sur une circonférence d'environ un mètre cinquante, le millième de seconde occupe donc un arc de cinq millimètres; c'est une grandeur facile à diviser et le  $\sigma$  pourrait théoriquement l'être finement en lisant la position du limbe mobile sur le vernier K que porte l'appareil. On tomberait, je crois, sur une précision illusoire si on cherchait à manier ainsi le dix millième de seconde, en raison des déformations auxquelles

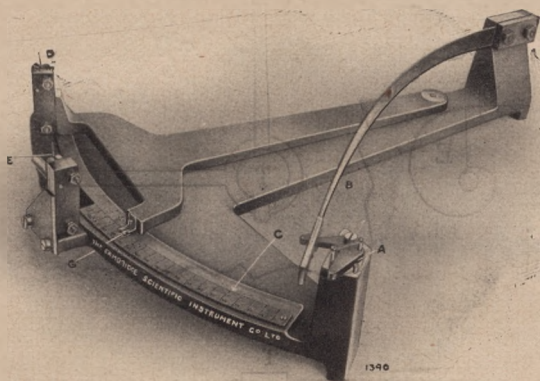


FIG. 68

sont sujets les déclis. On peut admettre que cet appareil donne fidèlement les durées depuis un demi-millième de seconde jusqu'à près d'un dixième de seconde; c'est cette gamme étendue pour les millièmes et centièmes de seconde qui fait sa supériorité sur le rhéotome balistique. Sur le pendule d'HELMHOLTZ il a encore l'avantage d'une manipulation plus rapide.

K. LUCAS a construit d'autre part un rhéotome à ressort, probablement moins précis, mais moins coûteux et moins encombrant, qui peut rendre déjà beaucoup de services (figure 68).

132. **Chronaximètre.** — Fin 1915, cherchant à rendre facile l'application de la chronaximétrie en clinique, à propos des innombrables traumatismes nerveux causés par la guerre, j'ai combiné un appareil de manipulation aussi simple et de lecture aussi claire que possible, pouvant s'intercaler sans plus dans toute installation d'excitation galvanique. Je suis arrivé au dispositif suivant, dont le premier spécimen, faute d'ouvriers disponibles, a été réalisé de mes mains dans

l'atelier que Boulitte avait bien voulu mettre à ma disposition ; cette première réalisation a déjà fonctionné d'une façon satisfaisante et les réalisations ultérieures ne comportent pas de modification considérable.

Un plateau circulaire horizontal PP' en métal (figure 69) d'environ 25 centimètres de diamètre, porte à deux centimètres au-dessus de

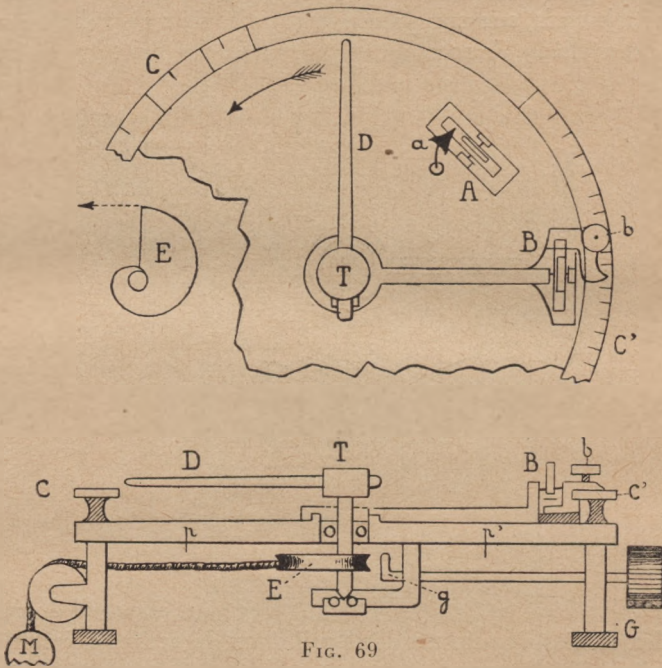


FIG. 69

sa circonférence, sur des pieds isolants, un anneau de cuivre gradué en centièmes et millièmes de seconde.

En face du zéro est fixé à demeure un contact électrique A. Un autre contact B, porté par un bras radial, peut se déplacer à volonté tout le long de l'anneau et s'y fixer par serrage de la vis *b*.

Dans la tête T d'un axe vertical qui perce le plateau en son centre est fixée une forte aiguille d'acier D. Au-dessous du plateau, cet axe porte une poulie E calée sur lui et découpée en forme de développante de cercle ; dans la gorge de cette poulie s'enroule un fil solide et inextensible, qui, après passage sur une poulie de renvoi, supporte un poids M. Si ce poids descendait avec une vitesse constante, il ferait tourner l'axe et l'aiguille, en raison de la forme de la poulie E, avec une vitesse accélérée ; abandonné à la pesanteur, il descend lui-même avec une vitesse accélérée ; par l'addition de ces deux accé-

lérations, la vitesse à la pointe de l'aiguille atteint au bout d'un tour une vitesse linéaire de près de dix mètres par seconde, c'est à dire qu'en  $1 \sigma$ , elle parcourt un arc de près d'un centimètre de longueur.

Les contacts A et B sont ainsi constitués que l'aiguille D, en passant sur eux, abat une came excentrique ; celle-ci fléchit et maintient en flexion un ressort plat. Par ce mouvement, dans le contact B, le ressort, qui est à la masse, vient toucher le pied de la vis *b*, jusque là isolée de la masse, mais en contact avec le cercle C, qui se trouve ainsi mis à la masse. Dans le contact A, le ressort, également à la masse, quitte la dent *a*, qui est isolée dès qu'elle ne touche plus le ressort. Par conséquent si on l'intercale dans un circuit, un pôle au cercle C, l'autre à la dent *a*, l'appareil fonctionne comme un interrupteur (figure 70). Les deux comes étant levées, le circuit est interrompu entre B et *b* ; l'aiguille passant dans le sens de la flèche abat d'abord la came B ; le circuit est fermé par l'intermédiaire du plateau *pp'* ; l'aiguille abat ensuite la came A, et rompt le circuit entre le ressort A et la dent *a*. Le courant passe ainsi durant

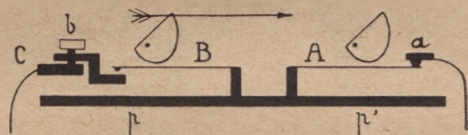


FIG. 70

le temps que met l'aiguille à franchir l'intervalle qui sépare les deux contacts. Après un certain nombre de tâtonnements sur la forme à donner aux comes, j'ai obtenu l'arrêt sûr dans la position abaissée ; il ne peut être question de rebondissement ; d'autre part, pour éviter l'interposition de rouille, le ressort porte au point de contact un petit bouton d'argent.

Pour armer l'appareil il faut : 1° les deux comes restant baissées comme elles le sont par le fonctionnement, faire tourner à la main l'aiguille en sens inverse du fonctionnement ; à un point donné, la poulie E s'enclenche sur le crochet *g*, et l'aiguille reste fixe à son point de départ ; 2° relever les deux comes, en ayant soin de relever B avant A.

Pour le fonctionnement, faire tourner d'un quart de tour le bouton moleté G ; la poulie E est libérée, et le poids M entraîne l'aiguille.

Après le dernier fonctionnement d'une série avoir soin de relever les comes pour abandonner les ressorts au repos.

La graduation ne peut être qu'empirique ; le calcul à partir de la chute libre et du rayon décroissant de la poulie ne donne pour les vitesses angulaires que des limites supérieures, au-dessous desquelles se tiennent les vitesses réelles, en raison de l'inertie et des frottements (les roulements sont à bille). Cette graduation se fait au galvanomètre balistique pour un certain nombre de points ; les autres points de

l'échelle s'obtiennent par interpolation graphique. J'ai inscrit la graduation sur le cercle en fractions de seconde; je tenais beaucoup, en vue de l'usage médical, que la chronaxie pût être directement lue sur l'appareil. Je m'en suis bien trouvé même pour l'usage physiologique. J'ai au laboratoire deux appareils construits cette fois de main d'ouvrier d'après mon modèle; ils ont servi à d'innombrables

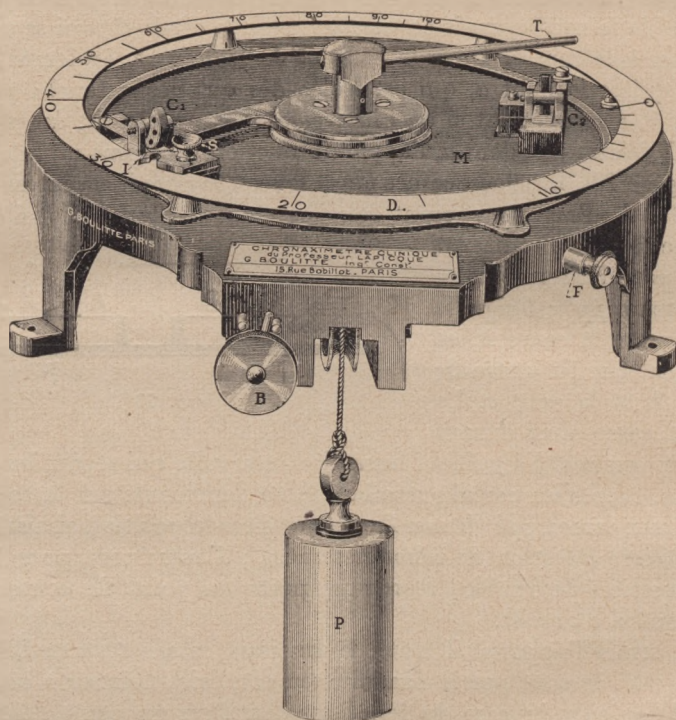


FIG. 71

expériences par une douzaine et plus de chercheurs; ils restent fidèles, pourvu qu'on n'oublie pas le graissage (spécialement des axes des cames) comme pour n'importe quelle mécanique.

J'avais appelé cet appareil : *chronaximètre clinique* en raison de l'usage en vue duquel je l'avais combiné, mais il s'est montré précieux au laboratoire; il est bien plus commode que le pendule de KEITH LUCAS, notamment on peut opérer seul faisant à la fois la manœuvre de l'appareil et l'observation du seuil, ce qui est à peu près impossible avec le pendule de LUCAS; d'autre part, il est moins encombrant et moins fragile que ce dernier qui a parfois des ratés d'accrochage prenant les déclics à rebours et les faussant; le chronaximètre peut

être mis dans toutes les mains ; mes deux exemplaires ont résisté à un service de près de dix ans. Débutant par une fermeture, il n'exige pas double système de résistance. Comme ses temps courts se superposent aux temps longs du rhéotome de WEISS qui, aussi bien, resterait nécessaire à côté du pendule de LUCAS, c'est le chronaximètre et le pistolet qui sont nos appareils les plus usuels quand nous voulons employer des rhéotomes.

Jusqu'ici, le chronaximètre avait le défaut de descendre à peine jusqu'au millième de seconde comme brièveté de passage bien réglé ; un perfectionnement récent lui permet de descendre jusqu'au quart de millième de seconde (voir § 138) ce qui suffit à la plupart des besoins, au laboratoire comme à la clinique (1).

---

(1) STROHL (1924) a réalisé, sous le nom d'*égérsimètre* un rhéotome spécialement destiné à l'électrodiagnostic. Cet appareil est séduisant par sa forme compacte et sa simplicité de manœuvre. Je ne puis rien dire de sa fidélité.

## CHAPITRE XIV

### Mesures par les condensateurs ; chronaximétrie clinique

133. **Les condensateurs ; charge et décharge.** — Pour le plus grand nombre des recherches et notamment quand il s'agit d'étudier sur le nerf ou sur le muscle strié de la Grenouille l'action d'un poison, d'une solution saline, de la température etc., nous nous servons des condensateurs. Pour les petites chronaxies, cette instrumentation l'emporte de beaucoup en commodité sur le rhéotome et elle est susceptible de fournir à peu près les mêmes indications.



FIG. 74

La valeur de cette technique dépend entièrement de la qualité des condensateurs, comme un dosage volumétrique dépend de la qualité des burettes graduées. Il faut avoir, en condensateurs de précision au mica, les capacités d'un millième au dixième de microfarad. Les constructeurs livrent généralement le jeu suivant :

1	capacité de 1 millième	1	capacité de 1 centième
2	—	2	—
1	—	5	—
		1	—
		4	—

La combinaison par fiches permet d'obtenir toutes les capacités, par millièmes entre 1 et 110 millièmes.

Il est avantageux d'avoir la même série prolongée dans les dixièmes (1, 2, 2, 5 dixièmes), ce qui donne alors un microfarad et ses subdivisions par millièmes. Mais on réalisera généralement une économie assez sérieuse en gardant une précision suffisante, si l'on prend, pour les dixièmes, un condensateur dit industriel (à papier paraffiné au lieu de mica) (figure 74) d'un microfarad à section 0,1, 0,2, 0,2, 0,5 (1).

(1) Il serait absurde de combiner des millièmes de précision avec des dixièmes approximatifs, mais nous n'avons besoin que de deux chiffres significatifs, dans nos mesures ; on peut donc



Enfin, à un degré de précision encore moindre, on trouve chez tous les électriciens des capacités plus grandes, utilisées par exemple avec les téléphones. Un modèle usuel donne deux microfarads (sans subdivision) avec des dimensions d'environ  $10 \times 5 \times 5$  centimètres ; il est utile d'en posséder deux exemplaires, qu'on munira de bornes qui faciliteront leur emploi (figure 75). Il en existe de même capacité électrique sous un beaucoup plus petit volume, qui peuvent aussi servir sous les mêmes réserves. Nous les emploierons presque exclusivement comme grande capacité indéfinie, pour la mesure de la rhéobase ; leur précision n'a alors aucune importance.

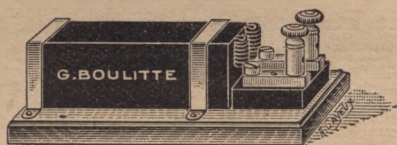


FIG. 75

Il vaut mieux néanmoins les vérifier et en choisir quelques bons parmi d'autres (ils sont extrêmement bon marché) ; on pourra éventuellement s'en servir pour une mesure approchée.

Un condensateur se compose théoriquement de deux lames métalliques, dites *armatures*, placées en face l'une de l'autre avec inter-

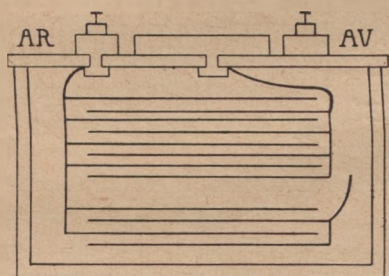


FIG. 72

position d'un isolant (*dielectrique*). Il faut de grandes surfaces pour obtenir des capacités notables ; afin d'éviter l'encombrement, les condensateurs du commerce sont constitués par des séries de lames minces (papier d'étain) décalées alternativement à droite et à gauche (figure 72) ; dans chacun des systèmes droit et gauche, les diverses lames sont en contact les unes avec les autres, et l'ensemble de chaque système cons-

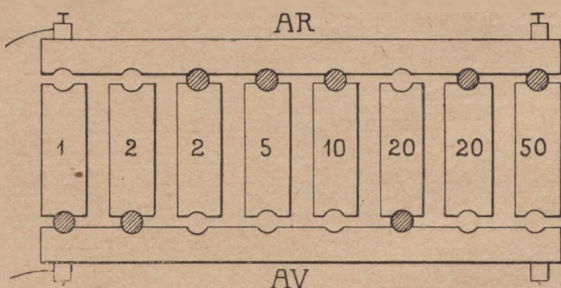


FIG. 73

légitimement combiner ces dixièmes avec les centièmes de la boîte de précision, et lire une chronaxie par exemple à 0,52 microfarad quand même il y aurait une erreur de plusieurs millièmes sur la capacité 0,50.

titue une armature. L'une de ces armatures est connectée avec une barre de cuivre saillante sur le couvercle de la boîte (barre AR, figures 72 et 73), l'autre avec une barrette perpendiculaire à ladite barre. Chacune des diverses séries est connectée de même par une de ses armatures à la barre commune AR, par l'autre, à une barrette particulière, qui porte gravée la valeur de la capacité.

A l'état de repos toutes les barrettes sont réunies par des fiches à la barre AR (à l'arrière de la boîte quand on a celle-ci devant soi avec les chiffres dans le bon sens pour la lecture), ce qui met toutes les capacités en court-circuit ; c'est-à-dire que les deux armatures communiquent entre elles à travers une résistance négligeable, et sont par conséquent au même potentiel. La fiche, d'une capacité qui ne

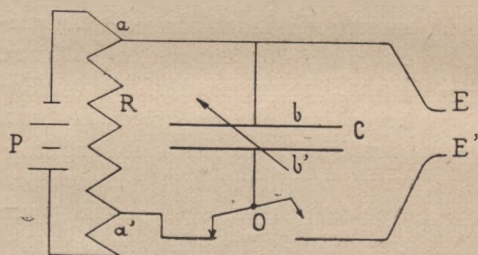


FIG. 76

sert pas, soit parce que tout l'appareil est au repos, soit parce qu'on se sert d'une capacité voisine, doit toujours être dans cette position, pour éviter certaines erreurs.

Pour employer une capacité donnée, on enlève la fiche correspondante de cette position de repos, ce

qui isole l'une de l'autre les deux armatures de cette capacité et l'on place cette fiche entre la barrette et la barre AV, à l'avant de la boîte. Si l'on place ainsi 2, 3 fiches, etc., on additionne les capacités correspondantes. Dans l'exemple représenté figure 73, on a pris une capacité totale de 23 (millièmes de microfarad). Les deux armatures de la capacité complexe ainsi constituée sont représentées l'une par la barre AR, l'autre par la barre AV. C'est aux bornes dont sont munies ces barres que l'on ira prendre les connexions pour l'emploi.

Le condensateur dit industriel (figure 74) n'a pas de barre, mais des bornes. La borne O est l'homologue de la barre AR, c'est-à-dire communique avec toutes les capacités par une de leurs armatures ; les autres armatures viennent chacune à une borne distincte. Au repos, toutes les bornes doivent être réunies par un fil de cuivre à la borne O.

Pour l'emploi on enlève le fil de jonction et on prend le contact, d'une part avec la borne O, d'autre part, avec une ou plusieurs des autres bornes réunies entre elles. Pour la combinaison avec le condensateur précédent, on réunit la borne O à la barre AR, et les bornes des capacités choisies à la barre AV. Il est prudent que les bornes qui ne servent pas soient réunies par un fil distinct à la borne O.

La capacité étant réglée, il faut la charger à un potentiel déterminé, puis la décharger à travers la préparation.

Soit (figure 76), un condensateur  $c$  (représenté conventionnellement par deux traits parallèles figurant les deux armatures, avec une flèche oblique signifiant *capacité réglable*). Son armature  $b$  est en connexion avec le réducteur de potentiel, soit en  $a$  ; son autre armature  $b'$  est en connexion avec un levier métallique  $o$  qui peut, en oscillant vers la gauche de la figure, mettre cette armature en connexion avec un autre point, soit  $a'$ , du réducteur de potentiel.

Le condensateur *se charge* ainsi au voltage  $aa'$ , une de ses armatures étant au potentiel  $a$ , l'autre au potentiel  $a'$ . Le levier  $o$  basculant à droite, l'armature  $b'$  est d'abord isolée, puis les deux armatures sont mises en communication par l'intermédiaire du circuit d'excitation qui va de  $E$  à  $E'$  ; leur différence de potentiel s'égalise par cette voie, c'est-à-dire que le condensateur se décharge à travers le nerf ou le muscle placé entre  $E$  et  $E'$ .

Supposons qu'on veuille, pour une capacité donnée, déterminer le voltage liminaire ; la manœuvre, très simple, est la suivante. La clef oscillante étant fixée à la position de décharge, on choisit un voltage sur le réducteur de potentiel ; on amène la clef à la position de charge, puis, aussitôt ou après un léger temps d'arrêt, peu importe, on la ramène, ou mieux, on la laisse revenir, aussi rapidement que possible, à la position de décharge. Si le muscle ne répond pas, on prend un voltage plus élevé, et on recommence ; bref on cherche le seuil. Une main sur le réducteur de potentiel et l'autre sur la clef, chaque essai prend à peine plus d'une seconde ; avec les tissus les plus rapides, il est bon, pour garder une excitabilité constante, de modérer son rythme, et de ne pas faire se succéder les décharges aussi fréquemment qu'on serait tenté de le faire.

Quoique cela semble très simple, il faut apporter beaucoup d'attention dans le choix du levier oscillant. On en trouve divers modèles dans le commerce sous le nom de clef de MORSE, ou clef à double contact. Il faut les choisir et les régler avec soin. Les conditions à réaliser sont : 1<sup>o</sup> Communication électrique assurée entre le fil venant du condensateur et le levier oscillant (c'est-à-dire autrement que par l'intermédiaire de pièces frotantes) ; 2<sup>o</sup> Intervalle de temps très court entre la position de charge et la position de décharge ; 3<sup>o</sup> Pas de rebondissement au contact du côté de la décharge.

Les deux dernières conditions imposent une faible masse et une oscillation de faible amplitude. Il existe généralement un ressort qui rappelle le levier sur un des deux contacts : c'est de ce côté qu'on placera la décharge. Les deux contacts sont parfois aux deux bouts du levier ; je me suis trouvé mieux en général des modèles donnant

un contact en bas (charge) et un contact en haut appuyé par un ressort (décharge).

Il sera inutile de chercher une bonne clé si l'ensemble du circuit n'est pas convenablement isolé (bien entendu, la platine de la clé doit être d'une matière réellement isolante) ; avec les capacités dont nous avons à nous servir, le temps qui s'écoule entre la rupture de la connexion du côté de la source et la fermeture du circuit d'excitation est suffisant pour laisser perdre une partie importante de la charge, s'il y a une fuite, même légère, dans le condensateur entre ses armatures, ou, dans une région quelconque entre *b'o* et n'importe quelle partie du circuit tenant à *b*. Mais il n'est pas nécessaire non plus, étant donné nos faibles voltages, de recourir aux hauts isollements. On vérifiera d'un seul coup l'ensemble de l'installation, en cherchant à diverses reprises un seuil avec de petites différences dans la rapidité de manipulation de la clef. On aura toujours un relèvement apparent du seuil si on manœuvre cette clef très lentement, l'isolement étant pratiquement toujours très imparfait. Mais des différences dans la *touche*, légères à notre appréciation (elles seront ainsi considérables par rapport aux temps qui intéressent l'excitation), ne devront donner que de légères différences de seuil. Le meilleur contrôle sera la détermination des voltages liminaires pour une demi-douzaine de capacités réparties, sinon dans toute la gamme instrumentale, du moins dans la zone où le seuil de l'objet interrogé varie amplement suivant la capacité (il faut prendre un objet rapide puisque les petites capacités surtout sont sujettes à caution). On construit ensuite la courbe des *quantités* liminaires, et l'on regarde si cette courbe reproduit bien la loi connue, c'est-à-dire approximativement une droite, avec une sensible inflexion vers le bas pour les petites capacités (voir § 51).

134. **Mesure de la chronaxie par les condensateurs.** — La manière dont les décharges de condensateurs peuvent se substituer dans nos recherches aux passages limités de courant constant, est suffisamment intelligible par la comparaison classique du flux d'électricité avec un courant d'eau. Un passage de courant constant, c'est l'ouverture d'un robinet sur une conduite en pression ; notre mesure résulte de la fermeture du robinet un temps exactement déterminé après l'ouverture, et la difficulté réside dans le temps très court qui doit séparer les deux mouvements. La décharge de condensateur, c'est l'ouverture d'un robinet au bas d'un récipient ; nous n'avons plus à nous occuper de la fermeture ; quand le récipient sera vide, l'écoulement s'arrêtera de lui-même ; comme nous aurons, toute chose égale d'ailleurs, des écoulements plus ou moins prolongés suivant que le récipient aura une plus ou moins grande capacité, c'est le choix

préalable de la capacité qui nous permettra de régler la durée du courant que nous déclenchons.

Si l'on veut préciser la durée en cause, la question devient assez difficile ; elle a été étudiée en détail au chapitre vi. Mais prise au point de vue pratique, une fois la notion de chronaxie établie, elle présente une solution très simple.

La seule condition à réaliser est une résistance fixe, connue et sans self, pour le circuit de décharge ; dans les termes de notre comparaison hydraulique ci-dessus, il ne faut pas avoir affaire tantôt à un robinet large, et tantôt à un robinet étroit ; si nous voulons que la durée du courant ne dépende que de la capacité, il faut que l'écoulement se fasse toujours par un même robinet, franchement ouvert d'un seul coup. Le problème est résolu par le shunt décrit au § 127. Nous avons vu là comment, par la combinaison de résistances instrumentales, les unes en succession (en série, disent les physiiciens) avec l'objet excitable, les autres en dérivation, on peut ramener la résistance totale d'un circuit à 10.000, ou à 20.000 ohms, ou à telle valeur qu'on voudra suivant la constitution du shunt, à une valeur sensiblement constante et arbitrairement choisie, ce circuit comprenant tantôt un muscle qui pour sa part fait 3.000 ohms, et tantôt un nerf, qui en fait de 50.000 à 100.000. Avec de légères modifications on peut appliquer ce dispositif à n'importe quel cas.

Cette résistance étant fixe, la durée de la décharge ne dépend que de la capacité, et elle est proportionnelle à la capacité ; si la résistance varie, la capacité restant fixe, cette durée varie proportionnellement à la résistance. Au total, elle est proportionnelle *au produit de la résistance par la capacité*. Ce produit est appelé *constante de temps de la décharge*. On ne peut pas exprimer d'une façon simple la durée de la décharge, qui ne se termine pas nettement à un instant donné, mais finit graduellement d'une façon insensible, toujours comme l'écoulement d'un vase qui se vide et qui finit par se vider goutte à goutte. Pour nos mesures, il nous suffit de savoir que par rapport à un repère quelconque, les durées des diverses décharges sont entre elles comme le produit de la capacité par la résistance.

Cela posé, voici comment nous transposerons aux condensateurs une mesure de chronaxie. D'abord, détermination de la rhéobase, ou plutôt détermination, sur le réducteur de potentiel, du voltage rhéobasique. J'entends par rhéobase identiquement ce que nous avons défini sous ce nom (§ 101).

Pour cela deux procédés :

1° Ou bien, voltage liminaire pour un passage de courant constant assez long, suivant la définition même de la rhéobase, mais bien entendu, exactement sur le circuit de décharge lui-même. Pour cela

on rompt en  $b'$  la connexion avec le point  $O$  (figure 76) — il est commode d'avoir là un commutateur — et on fixe cette connexion à la borne de la clef de décharge en communication avec  $E'$  ; la clef étant mise à ce qui était la position de charge (cas de la figure), on a bien un passage de courant constant sous le voltage  $aa'$  dans le circuit même de la décharge. Nous nous retrouvons dans le cas général de la détermination de rhéobase. Ce procédé s'impose dès que l'excitabilité n'est pas très rapide ;

2<sup>o</sup> Ou bien, voltage liminaire pour la décharge d'une capacité suffisamment grande, pratiquement infinie (la décharge d'une capacité infinie est évidemment un courant constant). Quand il s'agit de petites chronaxies, comme le gastrocnémien de la Grenouille ou même du Crapaud, sur 10.000 ohms au moins, il suffit de 2 ou 4 microfarads ; capacité qui sera constituée par 1 ou 2 de ces condensateurs de téléphone bon marché dont nous avons parlé ; la précision ici n'a aucune importance. La manœuvre consiste à relier l'une des armatures de cette grande capacité à la barre  $AV$ , l'autre à la barre  $AR$  du condensateur de précision ; puis on cherche le voltage liminaire exactement comme pour une capacité quelconque. Quand on passera à l'opération suivante il sera prudent d'enlever non seulement une des connexions ci-dessus, mais les deux, pour isoler complètement la grande capacité.

Le voltage rhéobasique étant déterminé, on le double, et on cherche la capacité pour laquelle on retrouvera le seuil.

La méthode consiste donc, on le voit, à substituer une capacité dans la définition de la chronaxie à une durée. C'est bien une chronaxie au sens large, tant que la résistance ne variera pas. Dans un assez grand nombre de cas, cette mesure de la constante de temps de l'excitabilité par une capacité suffit. Par exemple, pour mesurer l'influence de la température, l'action d'un poison ou d'une solution quelconque sur la chronaxie d'un nerf ou d'un muscle, on note le changement de la capacité dont la décharge est liminaire sous un voltage double du voltage rhéobasique. La chronaxie au sens précis est toujours proportionnelle à cette capacité ; si celle-ci double, triple, augmente ou diminue dans une proportion quelconque, c'est que la chronaxie a varié dans la même proportion. Il est donc légitime de noter ces variations en capacités, et nous en sommes arrivés à dire couramment, par exemple, que la chronaxie est montée de 3 centièmes à 5 centièmes de microfarad.

Mais on peut passer de là à la chronaxie au sens précis, et connaître celle-ci en fraction de seconde, moyennant un calcul très simple que nous allons exposer et expliquer.

Soit  $C_w$  la capacité en question déterminée expérimentalement,

R, la résistance du circuit de décharge, résistance connue d'une façon quelconque, généralement prédéterminée par un dispositif tel que notre shunt.

Le produit d'une résistance par une capacité est en physique, d'après les équations dites *de dimension*, un *temps* ; ce temps est exprimé en seconde si R est exprimé en ohms et C en farads ; Cw est toujours une très petite fraction de farad, tandis que R est forcément très grand. Il est commode pour le calcul, au lieu de s'embarasser d'une kyrielle de zéros avant ou après la virgule, de se servir des puissances de 10, positives ou négatives ; c'est-à-dire du rang avant ou après l'unité ci-dessus (ohm ou farad), occupé par le chiffre auquel nous donnons la signification d'une unité plus petite ou plus grande.

Vingt mille ohms, c'est  $2 \cdot 10^4$  (unité, la dizaine de mille ohms).

Un microfarad, c'est un millionième de farad ; un centième de microfarad, c'est un cent-millionième de farad, 0,00000001 ; on l'écrit  $1 \cdot 10^{-8}$ .

Soit donc  $Cw = 2,3 \cdot 10^{-8}$  ;  $R = 2 \cdot 10^4$  ; pour avoir RCw, nous n'avons qu'à faire le produit des chiffres significatifs et multiplier par la puissance de 10 égale à la somme algébrique des exposants ; le résultat s'obtient d'un coup d'œil,  $4,6 \cdot 10^{-4}$  ; c'est-à-dire 4,6 dix-millièmes de seconde ou  $0 \sigma, 46$ .

Ainsi apparaît un temps en fraction de seconde ; si nous prenons toujours pour caractériser les excitabilités diverses, la décharge de condensateur qui atteint le seuil sous un voltage double du voltage rhéobasique, la constante de temps de cette décharge, le produit RCw est une chronaxie au sens large ; mais c'est un autre choix arbitraire que celui que nous avons fait ; c'est une autre chronaxie au sens précis. Quelle est la relation avec la chronaxie dont nous avons convenu — durée de passage du courant constant liminaire pour une intensité double de la rhéobase ?

La question peut, sans plus, être soumise à l'expérience ; il s'agit simplement, sur une préparation donnée, de déterminer RCw et la chronaxie, puis de comparer les deux valeurs.

J'ai fait cette recherche en 1910 avec Mme LAPICQUE. Sur un sciaticque gastrocnémien de Grenouille, nous avons trouvé, par exemple, chronaxie mesurée au moyen du pistolet :  $3,0 \cdot 10^{-4}$  ; sur la même préparation, aussitôt après, la résistance étant 20.000 ohms, nous avons trouvé  $Cw = 4 \cdot 10^{-8}$ , soit  $RCw = 8 \cdot 10^{-4}$ . La chronaxie est donc à RCw comme 3 est à 8, soit comme 1 est à 0,375.

Un grand nombre d'expériences sur le même tissu nous a donné, malgré les variations individuelles de la chronaxie, ou le changement de celle-ci avec la température, des rapports toujours voisins de celui-là, à savoir de 0,33 à 0,40, en moyenne 0,37, et les dernières expériences les plus précises ont donné toutes des valeurs très voisines de 0,37.

Il nous a paru très important de rechercher si ce rapport restait le même en passant à d'autres objets de chronaxies diverses.

Voici les valeurs que nous avons trouvées :

Objet	Chronaxie (en millièmes de seconde)	Rapport à RCw
Pince de l'Ecrevisse.....	6	0,41
Queue de l'Ecrevisse.....	1,3	0,31
Columellaire de l'Escargot....	14	0,40
Pied de l'Escargot.....	10	0,41
Fléchisseur du pied, Tortue... -	0,9	0,37

Dès ce moment, nous avons conclu qu'on pouvait considérer le rapport comme constant, puisque, dans une série de chronaxies variant de 1 à 50, il ne présentait pas d'écarts supérieurs à l'approximation des expériences.

Aujourd'hui, nous savons théoriquement que n'importe quelle constante de temps de l'excitabilité doit être proportionnelle à la chronaxie (voir chap. xi et plus précisément § 102, note en bas de page) ; il est devenu évident *a priori* que l'on pouvait passer de RCw à la chronaxie au moyen d'un coefficient de transformation. En 1910, j'avais observé la constance du facteur de transformation simplement comme un fait empirique. D'une façon comme d'une autre, au point de vue pratique, nous pouvons utiliser la règle suivante.

La chronaxie, telle qu'elle est définie au moyen de courants constants, s'obtient par les condensateurs en déterminant la capacité dont la décharge atteint le seuil sous un voltage double du voltage rhéobasique ; le produit de cette capacité, en farads, par la résistance du circuit en ohms, multiplié par 0,37, donne la chronaxie en secondes.

Voyons quelles sont les chronaxies que nous atteignons par ce procédé au moyen de l'instrumentation décrite plus haut.

Les 23 millièmes de microfarad sur 20.000 ohms pris déjà comme exemple nous donnent  $0,46 \times 0,37 = 0,17$  millième de seconde. Nous pouvons faire la détermination à un millième de microfarad près ; c'est ici une approximation au vingtième ; on n'a pas à chercher mieux dans la pratique courante comme précision relative ; en précision absolue, le cent-millième de seconde est assuré.

Aucun rhéotome ne peut nous en donner autant ; le rhéotome balistique avec une vitesse initiale de 250 mètres donnerait la même précision apparente avec des tâtonnements par quart de centimètre, ce qui est tout à fait concevable comme manœuvre ; mais le retard à l'établissement du courant que nous avons examiné plus haut rend vraisemblablement illusoire un tel fractionnement de la durée de fer-



meture ; avec les condensateurs, les mêmes causes de retard produisent un décalage et une altération de la forme dans la décharge, mais pas d'erreur dans la quantité d'électricité effectivement employée pour l'excitation, au total, une erreur moindre. C'est ce qui apparaît dans ce fait que l'incurvation de la courbe des quantités vers le bas, incurvation indiquée par l'analyse comme par la théorie, est facilement visible, même pour les excitabilités les plus rapides, avec les condensateurs de petite capacité, tandis qu'elle reste insaisissable avec les passages de courant constant limité.

Donc, pour les chronaxies extrêmement petites, les condensateurs sont la méthode qui permet le plus de précision ; c'est en même temps la plus commode dans tous les cas où l'on peut obtenir une résistance fixe et précise. Aucun dispositif ne permet d'atteindre plus vite la mesure ; avec un circuit monté d'avance, et qui peut rester toujours prêt pour l'emploi, on détermine une chronaxie en moins d'une minute. Jusqu'à quelle grandeur de chronaxie peut-on user de cette commodité ? Cela dépend uniquement du système de capacités et de résistances dont on dispose. Avec l'installation indiquée plus haut, 1,1 microfarad et 20.000 ohms dans la résistance, nous arrivons à  $1,1 \cdot 10^{-6} \times 2 \cdot 10^4 = 2,2 \cdot 10^{-2}$  ; multipliant par 0,37, nous arrivons à un centième de seconde, c'est-à-dire à la chronaxie du pied de l'Escargot. En y ajoutant deux capacités de 2 microfarads chacune, nous quintuplons cette valeur. L'échelle d'application est donc très étendue et pourrait s'étendre à volonté en ajoutant des capacités. Néanmoins, dès que la chronaxie atteint quelques millièmes de seconde, nous préférons le chronaximètre.

D'ailleurs, quand il s'agit de connaître la valeur absolue d'une chronaxie, la méthode par courant constant limité est plus sûre ; des erreurs peuvent s'introduire assez facilement dans la pratique ; en particulier, l'erreur liée à la dimension des électrodes ou à une lecture de seuil pas assez fin et comprenant un nombre important de fibres musculaires dans le cas d'excitation directe, erreur encore mal définie que nous avons examinée au § 105, paraît plus à craindre avec les décharges de condensateurs. Ce qui ne veut pas dire qu'avec des précautions, on ne puisse obtenir une bonne mesure de chronaxie absolue par les condensateurs ; en tout cas, lorsqu'il s'agit de chronaxie relative dans un ordre de grandeur très petit, par exemple, action pharmacodynamique sur les muscles de la Grenouille, les condensateurs offrent des avantages pratiques considérables sur toute autre méthode.

**135. Application à l'Homme et à la clinique. Technique de Bourguignon.** — C'est cette méthode des condensateurs que BOURGUI-

GNON a choisie pour ses recherches sur l'Homme sain ou malade, et a ainsi obtenu une importante série de résultats.

Le problème de l'application de cette méthode à l'Homme, une fois mises à part toutes les difficultés résolues par la technique courante d'électrodiagnostic, c'est la détermination de la résistance qui va entrer dans le calcul. La résistance électrique du corps humain est d'une nature particulière; la masse du corps est assez conductrice, mais la peau, plus précisément la couche cornée de l'épiderme, forme une enveloppe quasi isolante; l'épaisseur et l'état physique de cette couche conditionnent la résistance effective; l'épaisseur varie d'un individu à un autre, d'un endroit du corps à un autre; et l'état physique varie d'un instant à un autre, notamment, sous l'action même du courant électrique, qui produit des changements, peut-être dans la constitution des cellules épidermiques, en tout cas, dans la circulation locale, dans la sécrétion des glandes sudoripares, par suite dans le degré d'hydratation de l'épiderme et le diamètre des pores dont il est percé; il suffit d'une émotion pour produire instantanément une diminution importante de la résistance. En outre, cette enveloppe cutanée est éminemment polarisable, capable de développer des forces contre-électromotrices beaucoup plus grandes que ne le peuvent faire les tissus disséqués de nos expériences physiologiques. On voit le danger pour une méthode de mesure de la chronaxie où la résistance est à la base de la grandeur chronologique expérimentale.

BOURGUIGNON a eu recours au dispositif du shunt, comme ci-dessus, en ajoutant une résistance instrumentale assez grande en série avec le sujet dans le circuit dérivé, de façon à être sûr que le shunt fonctionne toujours comme nous l'avons imaginé pour le nerf, c'est-à-dire que la conductance dérivée reste négligeable. Ce dispositif a l'inconvénient d'exiger un fort voltage; il faut pouvoir disposer de 200 volts.

Pour avoir des électrodes impolarisables BOURGUIGNON utilise aussi l'argent chloruré électrolytiquement; il est facile de réaliser les instruments usuels de l'électrodiagnostic avec une plaque ou un bouton terminal en argent sous une compresse imbibée d'eau salée. Mais pour des mesures précises, il faut que la surface de l'électrode en contact avec le sujet reste constante; dans ce but BOURGUIGNON constitue cette surface par un disque d'argent encastré au fond d'une petite cuvette d'ébonite, remplie ensuite jusqu'au ras des bords avec de l'amiante imbibée d'eau salée. Dans certains cas notamment pour les nerfs du poignet et les muscles de la main, ayant besoin d'une surface de contact très étroite, il emploie telle quelle mon électrode à tube de verre décrite au § 126.

Le fractionnement du potentiel, la charge et la décharge se font suivant les indications que j'ai données plus haut, compte tenu pour l'instrumentation du voltage beaucoup plus élevé que dans nos expériences de physiologie.

Le jeu des capacités va d'un centième de microfarad à 50 microfarads. La résistance réduite étant constamment de 11.000 ohms, ces grandes capacités sont nécessaires pour suivre les chronaxies des muscles dégénérés. Parallèlement à cette installation de condensateurs, l'auteur a monté un rhéotome balistique suivant le principe de WEISS et le détail du dispositif que j'ai indiqué plus haut. Ce rhéotome a servi surtout à contrôler, au début du travail, les mesures données par les capacités. Il a permis de vérifier l'exactitude du facteur 0,37 pour obtenir la chronaxie à partir de la constante de temps de la décharge liminaire sous un voltage double du voltage rhéobasique, ce qui est une justification pour l'ensemble du dispositif et des recherches, les mesures faites par un procédé ou par l'autre ayant toujours donné une bonne concordance.

BOURGUIGNON exprime ses résultats en prenant le millième de seconde pour unité, et va jusqu'à la deuxième décimale. Cette décimale est illusoire, comme il est facile de le constater par l'examen des chiffres expérimentaux ; la première décimale elle-même n'est qu'approchée ; c'est déjà une fort belle approximation. Ce degré de précision était d'ailleurs nécessaire pour reconnaître ce que BOURGUIGNON est le premier à avoir fait, des différences systématiques de chronaxies entre les divers muscles squelettiques de l'Homme.

136. **Résultats physiologiques de Bourguignon.** — Il s'est aperçu d'abord d'une grande différence entre le biceps et les extenseurs des doigts, 0,09 à 0,14 pour le premier de ces muscles sur cinq sujets différents, examinés chacun un assez grand nombre de fois, à des jours différents ; 0,50 à 0,63 pour les extenseurs dans les mêmes conditions. Il entreprit alors « de déterminer soigneusement la chronaxie normale de tous ou de presque tous les muscles striés du corps humain accessibles à travers les téguments ».

C'était là un gros travail qui s'est montré fructueux, car il a abouti, non pas simplement à établir une statistique de chiffres épars, mais à démontrer une systématisation des chronaxies musculaires qu'il serait juste d'appeler *loi de Bourguignon*. L'auteur a lui-même formulé cette loi comme suit :

*Tous les muscles synergiques d'un même mouvement forment un groupe homogène caractérisé par la même chronaxie.*

Nous allons tout de suite passer aux exemples :

*Membre supérieur :*

1 <sup>er</sup> groupe : deltoïde, biceps, brachial antérieur, long supinateur, vaste interne du triceps . . . . .	de 0,06 à 0,10
2 <sup>e</sup> groupe : vaste externe et longue portion du triceps . .	de 0,16 à 0,32
3 <sup>e</sup> groupe : pronateurs, fléchisseurs superficiels et profonds, palmaires, tous les muscles de la main, radiaux .	de 0,20 à 0,36
4 <sup>e</sup> groupe : court supinateur, cubital postérieur, tous les extenseurs, long abducteur du pouce . . . . .	de 0,44 à 0,72

Ce classement ne correspond ni à l'innervation par les nerfs périphériques, ni à l'innervation radulaire, mais à des fonctions différentes. On saisit au premier coup d'œil l'opposition, soit au bras, soit à l'avant-bras, des fléchisseurs et des extenseurs, ceux-ci ayant dans chaque segment une chronaxie double de celle des premiers. (Les extenseurs du bras ont par coïncidence la même chronaxie que les fléchisseurs de l'avant-bras.) Le vaste interne au bras, les radiaux à l'avant-bras, peuvent sembler égarés dans des groupes de muscles avec lesquels ils n'ont rien de commun comme fonction ; cela n'empêcherait pas l'intérêt de la constatation ci-dessus ; mais une discussion détaillée des mouvements fait apparaître une synergie dans l'intervention de ces muscles avec ceux pour lesquels ils sont isochrones.

Au membre inférieur, même distribution systématique des chronaxies, indépendante des innervations soit périphériques soit radulaires :

1 <sup>er</sup> groupe : grand fessier, droit antérieur du quadriceps crural, vaste interne, vaste externe, couturier, grand et moyen adducteur, droit interne . . . . .	de 0,10 à 0,16
2 <sup>e</sup> groupe : biceps crural, demi-membraneux, demi-tendineux . . . . .	de 0,16 à 0,32
3 <sup>e</sup> groupe : extenseur commun des orteils, extenseur propre du gros orteil, long et court péroniers, pédieux, soléaire . . . . .	de 0,24 à 0,36
4 <sup>e</sup> groupe : Les deux jumeaux, fléchisseurs des orteils, muscle de la plante du pied . . . . .	de 0,44 à 0,72

Le premier groupe (sauf le grand fessier) produit le mouvement du membre en avant, le deuxième, le mouvement en arrière. Le troisième groupe (sauf le soléaire) produit dans la jambe et le pied le mouvement en avant ; le quatrième groupe, le mouvement en arrière.

Ici, le fessier et le soléaire se trouvent classés avec leurs antagonistes ; c'est (en plus net peut-être), la question que nous avons rencontrée au membre supérieur à propos du vaste interne et des radiaux. Pour BOURGUIGNON, il y a une synergie dans cet antagonisme, par action frénatrice pendant le mouvement. Si spécieux que paraisse

le raisonnement, traitant au point de vue fonctionnel l'antagonisme que j'appellerai anatomique, tantôt comme antagonisme, tantôt comme synergie suivant les besoins de la cause, ce double rôle des antagonistes anatomiques correspond à une réalité. La *Loi de Bourguignon* va permettre de reprendre avec des possibilités expérimentales nouvelles toute la série de faits si intéressants découverts par SHERRINGTON sur l'inhibition des antagonistes dans le réflexe en même temps que l'ordre de mouvement. Déjà BREMER (1925), qui a vérifié chez le Chat et le Chien, plus tard chez la Tortue, l'existence de différences analogues dans les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs, a trouvé que la strychnine, poison qui diminue la chronaxie des nerfs (§ 111), agit sur les petites chronaxies moins que sur les grandes, de sorte que celles-ci tendent à s'égaliser avec les premières. Or, on sait que l'effet de ce poison est de remplacer l'inhibition des antagonistes par leur excitation (SHERRINGTON). La constatation de BREMER serait donc conforme à une hypothèse générale que j'ai formulée dès 1907 et développée en 1910 pour la théorie du fonctionnement des centres nerveux. Mais c'est une question qui demanderait une longue discussion, pour laquelle il faudra des expériences nouvelles et que je veux laisser en dehors du présent ouvrage. Dans ces intéressantes recherches de BREMER, si j'ai mentionné les faits relatifs à la strychnine, outre la généralisation de la *Loi de Bourguignon*, c'est uniquement pour laisser entrevoir la portée de celle-ci.

Le tableau des chronaxies des muscles de la face donne d'ailleurs de cette portée une autre illustration plus directement intelligible que BOURGUIGNON a lui-même explicitée.

Les orbiculaires des paupières, le grand zygomatique, le releveur de l'aile du nez, et l'orbiculaire de la lèvre supérieure ont des chronaxies comprises entre 0,5 et 0,7; l'orbiculaire de la lèvre inférieure, le carré du menton ont des chronaxies de 0,24 à 0,36; dans ce dernier groupe de valeurs rentre la chronaxie du sourcilier, bien que ce muscle soit innervé par la branche supérieure du facial comme les premiers muscles et non par la branche inférieure comme les seconds. Or, remarque BOURGUIGNON, le premier groupe relève, le second groupe abaisse les traits du visage, « comme quand on pleure ».

137. **Desiderata de la clinique.** — La pathologie fournit aux mesures de chronaxie un champ très étendu, dont une grande partie était complètement inaccessible aux anciens procédés d'électrodiagnostic. Je renvoie pour ce chapitre à l'ouvrage de BOURGUIGNON, plus compétent que moi. Je rapporterai seulement les deux chiffres obtenus expérimentalement par section du nerf moteur chez deux Chiens; la chronaxie est passée en quatorze jours de 0,10 à 23 pour

l'un et à 16 pour l'autre. On voit quelle énorme variation subit le muscle dans ce cas. La clinique présente sur l'Homme des chiffres analogues, comme je l'avais signalé en 1915.

Laissons de côté les résultats pour nous en tenir à la méthode. La technique de BOURGUIGNON est, comme nous venons de la voir, d'une finesse très pénétrante. Cette finesse lui a permis de reconnaître, parmi les chronaxies musculaires, des différences systématiques que j'avais, pour ma part, considérées comme inaccessibles ; j'ai dit quel intérêt j'attache à cette découverte. Mais je ne crois pas que cette technique satisfasse aux besoins de l'électrodiagnostic courant, ni, par suite, qu'elle soit capable de se substituer aux grossières méthodes actuelles et de faire réellement bénéficier la clinique du progrès réalisé par la physiologie dans ce domaine. Elle est trop compliquée comme instrumentation, trop laborieuse et trop délicate comme application, et peut-être pas assez expressive pour l'imagination. J'ai pu constater qu'elle effraie les médecins qui sont théoriquement tentés par la chronaxie.

Je reste convaincu qu'il faut au médecin un *chronaximètre* permettant de lire une durée comme il lit une température sur un thermomètre ; l'essence de la notion de chronaxie, c'est-à-dire *un temps caractéristique*, doit ressortir immédiatement de l'opération de mesure et non pas résulter d'un calcul. C'est dans ce but que j'avais imaginé l'appareil que j'ai décrit au § 132, mais je ne voudrais pas que ce mot fût réservé au dispositif du rhéotome dont j'ai fait choix assez précipitamment, dans les circonstances difficiles de la guerre. Peut être appelé *chronaximètre* tout appareil qui permettra de lire une chronaxie après détermination du seuil sous une intensité double de la rhéobase. Le chronaximètre idéal reste à trouver. Quelles que soient les utilisations que l'on ait faites du pendule de HELMHOLTZ, je n'ai pas confiance dans cet instrument pour de si petites durées, et en tout cas, les vis micrométriques me paraissent nécessiter une attention trop minutieuse pour la pratique médicale. Le pendule de K. LUCAS est un peu plus sûr et un peu moins minutieux ; il faudrait tout de même regarder un vernier pour atteindre la précision demandée ; de toute manière, un aide est nécessaire pour manœuvrer l'appareil ; en outre, le fonctionnement débutant par ouverture d'un court-circuit, il faut un double système de résistances. Ces deux dernières complications se retrouveraient avec le rhéotome balistique de WEISS, le seul qui jusqu'ici ait donné avec sécurité des courants constants limités assez courts ; en outre, pour celui-ci le temps de la manœuvre entre deux essais est relativement long, et d'ailleurs, on ne peut guère songer à tirer des coups de pistolet dans un cabinet de consultation.

J'avais conçu mon appareil de telle manière qu'il puisse s'intercaler sans plus dans une installation de mesure du seuil galvanique, en parallèle avec la clef ; c'est, si l'on veut, une clef qui ferme le circuit pendant un temps réglable très court. Le chronaximètre étant ouvert, on cherche à la main comme d'ordinaire le seuil avec la clef (*rhéobase*). Puis la clef restant ouverte, on cherche avec l'appareil jusqu'où on peut raccourcir le passage sans voir disparaître la réponse (*temps utile*). Malheureusement, outre l'incertitude théoriquement inévitable sur la lecture du temps utile (voir § 102), il existe, à l'état pathologique, comme d'ailleurs au cours de certaines intoxications expérimentales, un décalage du temps utile qui peut atteindre beaucoup plus de dix fois la chronaxie. Je me suis aperçu de ce fait, en pathologie, à l'hôpital militaire du Grand Palais, pendant la guerre, au cours même des essais de mon chronaximètre, avec le docteur FOURQUIER. Cette question n'a pas été étudiée plus avant et je n'ai rien publié à cet égard. Je la signale pour conclure que le temps utile ne peut être pris au lieu et place de la chronaxie en clinique, et qu'il faut mesurer celle-ci. Ce qui implique qu'on doublera le voltage rhéobasique et qu'on pourra faire des passages de courant très brefs. Le premier point devrait se réaliser en modifiant le réducteur de potentiel usuel, de façon à éviter les inconvénients de la self-induction (après avoir déterminé quelle est la valeur tolérable pour cette propriété du circuit) et à permettre soit une graduation sérieuse, soit mieux, un doublement automatique, comme je l'ai indiqué au § 127 (fig. 58).

Le deuxième point serait d'avoir un rhéotome qui, tout en gardant la possibilité de s'intercaler à la place de la clef (c'est-à-dire que son fonctionnement débute par une fermeture) et d'être manœuvré d'une seule main par un opérateur restant assis, donne des temps assez courts.

Il n'est sans doute pas très difficile de réaliser un tel appareil, si l'on ne tient pas à descendre jusqu'au dix-millième de seconde exactement mesuré. Le modèle que j'ai réalisé moi-même faute d'ouvriers, comme je l'ai dit, donne le millième de seconde, et il n'a guère été perfectionné depuis. Par une amélioration facile dans la construction des contacts, il peut certainement atteindre, avec une approximation convenable, disons le tiers du millième de seconde. Cette précision n'aurait pas suffi aux recherches très fines de BOURGUIGNON ; d'ailleurs, je répète que le condensateur permet d'aller plus loin que n'importe quel rhéotome dans l'étude des très petites chronaxies. Mais une chronaximétrie relativement grossière, limitée au demi-millième de seconde, par exemple, voire au millième, constituerait une méthode clinique facile, peu coûteuse à installer et comode à l'usage. On pourrait même, en première approximation, se dispenser de tenir compte des chronaxies particulières des différents

muscles ; en considérant comme normale toute chronaxie inférieure à 1 millièrne de seconde, on perdrait sans doute un certain nombre d'indications qui peuvent devenir précieuses, mais on aurait encore des renseignements infiniment supérieurs à ceux que fournit l'électrodiagnostic classique. Celui-ci (je l'indiquerai au paragraphe suivant) ne permet pas d'affirmer l'augmentation de chronaxie tant que celle-ci n'est pas au moins décuplée ; il est vrai qu'elle peut être centuplée ou davantage.

Quand les médecins électriciens auraient, à n'importe quelle approximation, fait un premier apprentissage de la chronaximétrie, quand cette méthode, que j'ai d'ailleurs débarrassée de toute mathématique, ne leur paraîtrait plus rébarbative, on avancerait rapidement vers un deuxième stade où la médecine elle-même dirait quelle est la précision qui lui est réellement nécessaire ; on obtiendrait alors certainement des constructeurs le chronaximètre lui donnant cette précision par lecture directe.

**138. Amélioration du chronaximètre ; contrôle physiologique.** — Cet ouvrage était entièrement composé quand j'ai pu réaliser l'amélioration postulée ci-dessus pour le chronaximètre, simplement en allégeant la came et en diminuant la largeur du ressort plat dans le premier contact (contact B). On peut désormais demander à cet appareil, avec une approximation intéressante pour la Physiologie comme pour la Pathologie, le quart de millièrne de seconde. Mais je n'ai pu étudier cet ordre de durées qu'au moyen du procédé suivant, essentiellement physiologique ; je l'indique ici pour les constructeurs et les physiologistes ; les cliniciens n'ont pas à s'en préoccuper ; ils doivent pouvoir obtenir des chronaximètres tout réglés.

Ce procédé consiste essentiellement à commencer, sur une résistance connue, la décharge d'un condensateur de capacité connue, puis au bout du temps à étudier, à envoyer le reste de la décharge dans une patte galvanoscopique.

Soit une capacité  $C$  chargée à un potentiel  $V$  et déchargée sur un circuit de résistance  $R$ . Au temps  $t$  après le début de la décharge, le potentiel tombe à la valeur

$$v = V \cdot e^{-\frac{t}{RC}}$$

Connaissant  $R$  et  $C$ , nous calculons facilement pour quelle valeur  $t_1$  du temps le potentiel tombera à une fraction déterminée  $v_1$  de sa valeur primitive ; et si nous avons le moyen de reconnaître avec quelque précision le passage par la valeur  $v_1$ , nous pourrons par là même déterminer finement le temps  $t_1$ . Or, une patte galvanoscopique nous fournit ce moyen, si nous prenons  $v_1$  égal au potentiel liminaire.



Pour cela, nous fixons d'abord expérimentalement ce voltage liminaire avec la capacité choisie ; puis, ayant chargé cette capacité à un potentiel  $V = v_1 e \frac{t_1}{RC}$ , nous la déchargeons sur la résistance  $R$  sans passer par le nerf jusqu'au moment  $t_1$  ; le reste de la décharge, envoyé dans le nerf, doit alors atteindre juste le seuil ; si on est au-dessous du seuil (pas de réponse), c'est que le temps effectif a été trop grand ; si on est au-dessus (réponse plus ou moins ample), le temps effectif a été trop petit. Eventuellement, on peut raisonner sur une charge de condensateur, au lieu d'une décharge, exactement de la même manière.

Voici (figure 80) comment se fait le montage pour mon chronaximètre (passage débutant par une fermeture de circuit) ;  $a$  et  $b$  sont les deux contacts du chronaximètre, manœuvrés successivement par l'aiguille passant dans le sens de la flèche. Le circuit d'excitation part de la masse de l'appareil (une borne spéciale sera désormais fixée à cette masse), entre les deux contacts, pour revenir à la capacité au delà de  $b$  ; le nerf peut ou non être shunté par une résistance quelconque  $r$ , la résistance de cette partie du circuit n'entrant pas en ligne de compte. Avant l'opération,  $a$  est ouvert et  $b$  est fermé. Au moment où  $a$  se ferme, la charge de la capacité commence, sans passer par le nerf ; mais quand  $b$  s'ouvre, le reste de la charge passe par le nerf et l'excite si la différence de potentiel entre les armatures du condensateur est encore suffisante. Pour déterminer le voltage liminaire, on fait passer dans le nerf une charge toute entière par la simple fermeture de  $a$ , ayant préalablement ouvert  $b$ .

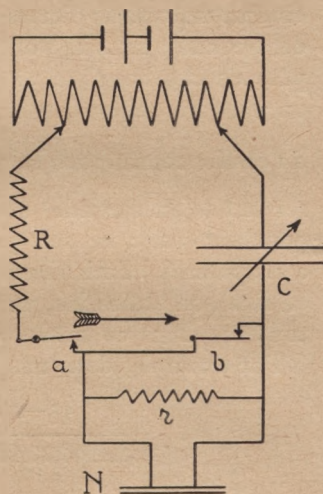


FIG. 80

$R$  (résistance sans self, bien entendu) doit être exactement connue.

Voici un exemple numérique. Soit  $C = 10^{-7}$  (un dixième de microfarad)  $R = 10^4$  (dix mille ohms) ; nous aurons  $\frac{t}{RC} = 1$  pour  $t_1 = 10^{-3}$  (un millième de seconde). Ayant déterminé  $v_1$ , nous prenons donc sur le réducteur un potentiel  $V = v_1 \times e$  (c'est-à-dire  $\times 2,72$ ) ; quand on coupe la charge au moyen du chronaximètre comme il est dit ci-dessus, on retrouve le seuil si l'appareil a laissé passer en dehors du nerf la première partie de cette charge exactement pendant un

millième de seconde. Pour un dix-millième de seconde en plus ou en moins, le courant débiterait dans le nerf, non plus sous le voltage  $v_1 = \frac{V}{2,72}$ , mais  $\frac{V}{2,46}$  ou  $\frac{V}{3,00}$  ; soit une variation de 10 pour 100 environ (1). Or nous pouvons facilement déterminer le seuil à 2 ou 3 pour 100 près, et par conséquent obtenir la vérification du millième de seconde avec cette dernière approximation, qui est évidemment très fine.

Ayant supposé un chiffre rond pour la résistance R, nous avons obtenu une valeur simple de l'exposant de  $e$  pour une fraction simple de seconde ; mais si l'on prend pour éviter la self une résistance en pâte de charbon, par exemple en se servant du shunt décrit § 127, on aura un chiffre quelconque, non réglable ; peu importe ; à partir du chiffre connu pour R, on calculera  $x = \frac{t}{RC}$  en se donnant arbitrairement  $t$  (en seconde) et C (en farad) dans un rapport simple (tel pourtant que  $x$  ne soit pas trop différent de 1) ; en multipliant par  $e$  le potentiel liminaire observé pour une capacité quelconque (charge entière), on obtiendra, par la méthode indiquée, des durées qui seront toujours dans ce même rapport simple avec la capacité.

Par exemple, dans mes essais, j'ai eu  $R = 12.100 \omega$ . Il vient

$$\frac{10^{-3}}{12100 \times 10^{-7}} = 0,83 \quad e^{0,83} = 2,30.$$

Par suite, en multipliant dans chaque cas,  $v_1$  par 2,30 (au lieu de 2,72) la durée contrôlée sera comme ci-dessus d'autant de millièmes de seconde qu'on aura pris de dixièmes de microfarad.

Le procédé est applicable, toujours avec la même approximation, à des durées plus grandes, des centièmes, des dixièmes de seconde, si on dispose d'un jeu de résistance et de capacités précises suffisamment grandes. On peut donc, de cette manière, contrôler toute l'échelle du chronaximètre. Pratiquement, il est rare qu'on dispose de plus d'un microfarad en condensateurs de précision ; sur une résistance R d'environ 10.000 ohms, cela nous donne le centième de seconde ; mais on peut prendre de plus grandes résistances, et d'ailleurs nous arrivons à des durées pour lesquelles on peut utiliser commodément le galvanomètre balistique, ou même des méthodes graphiques usuelles en physiologie.

(1) Les valeurs de  $e^x$  et  $e^{-x}$  sont données dans des tables mathématiques ; mais, en France, on ne les trouve que dans certains recueils spéciaux, et non dans les tables de logarithmes courants

Voici quelques chiffres arrondis à deux décimales ; cela suffit pour tracer une courbe qui,

Pour les temps très courts, au contraire, la patte galvanoscopique constitue, suivant l'expression de DU BOIS REYMOND, un *rhéoscope* incomparable. Le dix-millième de seconde, correspondant dans les conditions indiquées à un centième de microfarad, peut se mesurer avec autant de commodité et, théoriquement, autant de précision relative qu'une durée quelconque ; pratiquement, on aurait à compter avec le décalage des courbes de décharge par rapport à la formule exponentielle simple, qui suppose toujours négligeable le temps d'établissement du courant ; malgré cette erreur possible, nous aurons encore une mesure suffisante pour l'expérimentation physiologique ; nous sommes d'ailleurs à la limite de ce que peuvent réellement donner les rhéotomes.

De cette manière, j'ai pu constater que mon chronaximètre exige dans la graduation relative aux fractions du millième de seconde une répartition imprévue que le galvanomètre balistique n'avait pas permis de suivre ; la division régulière du dernier millième, par moitié, par quarts, donne des résultats faux, probablement par suite d'une vibration consécutive au choc sur le contact B ; c'est en établissant par le procédé ci-dessus une graduation empirique, qu'on obtient des résultats utilisables jusqu'au quart de millième de seconde.

On peut même utiliser de cette manière l'ancien modèle ; l'irrégularité est seulement plus grande, et porte jusque sur le deuxième millième.

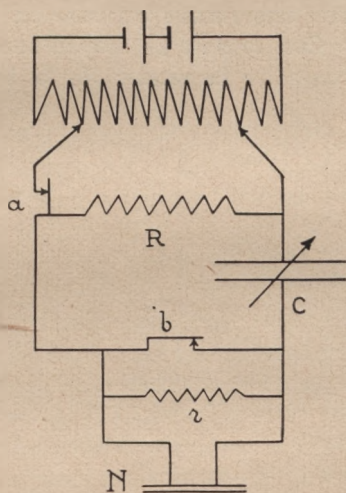


FIG. 81

sur du papier millimétrique, en donnant 10 centimètres à l'unité, permet de lire à l'approximation nécessaire toutes les valeurs dont le physiologiste a besoin.

$x$	$ex$	$e^{-x}$
0	1	1
0,2	1,22	0,82
0,4	1,49	0,67
0,6	1,82	0,55
0,8	2,22	0,45
1,0	2,72	0,37
1,2	3,32	0,30
1,5	4,48	0,223
2,0	7,39	0,135
3,0	20,1	0,050
4,0	54,6	0,018

Quelle que soit la graduation établie, je pense qu'il sera bon de la contrôler à nouveau de temps en temps.

Le procédé peut s'appliquer à tous les rhéotomes. Pour ceux qui débutent par une ouverture de court-circuit (pendule de K. LUCAS, appareil de WEISS), on n'a qu'à faire la modification suivante dans le schéma de montage (fig. 81). Tous les circuits étant fermés, la capacité est chargée au potentiel choisi sur le réducteur ; si on coupe en  $a$  (premier interrupteur du rhéotome), la capacité se décharge à travers R sans passer par le nerf ; au moment où on coupe en  $b$  (deuxième interrupteur du rhéotome), le restant de la décharge passe par le nerf. Pour obtenir  $v_1$ ,  $b$  ayant été préalablement ouvert, on fait une simple coupure en  $a$ .

Ceci fournit un moyen commode, avec l'appareil de WEISS, pour contrôler la vitesse de la balle.

## CHAPITRE XV

### Indices chronaxiques

Sous ce titre, nous allons passer en revue diverses méthodes qui fournissent une indication plus ou moins précise de la valeur du temps pour l'excitabilité en cause, et comparer ces méthodes à la mesure directe de la chronaxie.

139. **L'excitabilité faradique.** — Le premier de ces indices qu'on doit rappeler est la comparaison, classique et usuelle en électrologie médicale, de l'excitabilité faradique à l'excitabilité galvanique. Le *seuil galvanique* s'obtient par la fermeture à la main d'un voltage constant sur le circuit d'excitation; c'est par conséquent une détermination de rhéobase.

La réduction du potentiel se fait d'ordinaire sur une résistance non graduée, roulée en hélice torique; les électrodes (en métal quelconque entouré d'une compresse mouillée) sont généralement polarisables; l'excitation se fait à travers la peau, polarisable pour son compte, et, de plus, sujette à varier considérablement de résistance au cours même de la série des essais; un galvanomètre (milliampèremètre) interpose sa self dans le circuit; le seuil est lu sur ce milliampèremètre, qui possède une période d'oscillation relativement courte pour un galvanomètre, longue néanmoins par rapport aux phénomènes de polarisation; ses indications ne valent que pour le courant de régime qui s'établit lorsqu'on atteint la limite des polarisations, c'est-à-dire bien après que s'est effectivement produite l'excitation.

C'est donc, à de multiples points de vue, une mesure incorrecte mais, pratiquement: 1° le voltage nécessaire pour le seuil est toujours considérable par rapport aux voltages que nous sommes habitués à considérer en physiologie, plusieurs dizaines de volts; la polarisation est ainsi moins importante; 2° la mesure directe de l'intensité (milliampèremètre) est nécessaire, en raison de la résistance de la peau très variable d'un sujet à un autre, et au cours même de l'investigation; l'intensité du régime après polarisation est encore plus significative que toute autre mesure, sauf emploi de méthodes délicates et compliquées.

Nous concluons donc que le seuil galvanique est une rhéobase assez grossière, mais bien une rhéobase, valable comme telle par rapport au seuil faradique, si celui-ci est cherché sur le même circuit, c'est-à-dire avec les mêmes électrodes appliquées de la même façon, ce qui est réalisé avec une approximation plus ou moins grande suivant l'habileté de l'opérateur.

Le *seuil faradique* est le seuil pour l'onde induite d'ouverture d'une bobine d'induction, dont le primaire est soumis, puis soustrait à une force électromotrice constante ; le secondaire est généralement une bobine coaxiale à la bobine primaire, pouvant s'éloigner ou s'approcher suivant l'axe commun de façon à faire varier l'induction mutuelle, et par conséquent le voltage du courant induit ; on lit la distance des bobines pour le seuil (qui varie en sens inverse de cette distance, mais suivant une loi complexe sur laquelle nous allons revenir).

La durée de l'onde induite d'ouverture, seule en cause, dépend de la self-induction de la bobine et de la résistance du circuit ; elle ne varie qu'entre des limites étroites, pour une instrumentation donnée ; et elle est toujours très courte, de l'ordre du millième de seconde. Imaginons, pour simplifier, qu'il s'agisse d'un passage de courant constant durant  $1 \sigma$  ; le seuil faradique sera l'intensité liminaire pour cette durée ; cette simplification va nous permettre un raisonnement facile assez approché pour rendre compte des phénomènes connus. Si la chronaxie est petite, de l'ordre du dix-millième de seconde, le seuil faradique sera presque égal à la rhéobase ; plus la chronaxie sera grande, plus il s'élèvera au-dessus de la rhéobase ; il en sera le double si la chronaxie est d'un millième et à partir de là, pour des chronaxies indéfiniment croissantes, il croîtra comme la racine carrée de la chronaxie exprimée en millièmes de seconde (1).

Si la chronaxie est de 2 millièmes de seconde, le seuil faradique montera à près du triple de la rhéobase ; puis il devra atteindre, par exemple, environ sept fois la rhéobase pour une chronaxie d'un centième de seconde ; neuf rhéobases pour une chronaxie de 2 centièmes de seconde ; vingt rhéobases pour une chronaxie d'un dixième de seconde. Les muscles dégénérés présentent facilement des chronaxies de cet ordre. Si le seuil galvanique exige alors 50 volts, chiffre assez courant pour ces cas, le seuil faradique devra atteindre 1000 volts (2).

(1) Nous avons vu que la formule d'interpolation (au § 98) tirée de l'énergie se confond pratiquement, toutes les fois que la durée de l'excitation est plus petite que la chronaxie, avec la formule simple  $i = 2a \sqrt{\frac{\tau}{t}}$  où  $a$  est la rhéobase, et  $\tau$  la chronaxie.

(2) Le calcul par la loi hyperbolique d'HOORWEG-WEISS, très facile sous la forme  $i = a \left( 1 + \frac{\tau}{t} \right)$  conduirait à des valeurs beaucoup plus élevées, onze rhéobases pour la chronaxie

En électricité médicale, généralement, on ne mesure pas l'intensité du courant induit ; on note simplement la distance des bobines en centimètres ; or le voltage s'accroît avec le rapprochement, mais suivant deux proportions bien différentes quand la bobine induite est entièrement séparée de la bobine primaire, ou quand elle recouvre plus ou moins celle-ci (la figure 78 représente, pour une bobine de mon

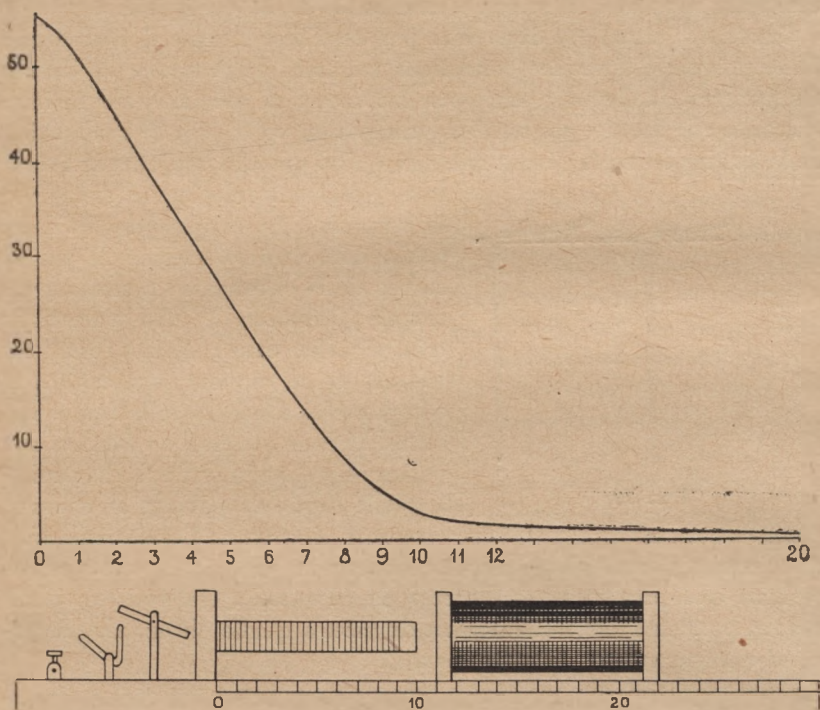


FIG. 78

laboratoire, prise à titre d'exemple, la courbe de ces voltages en fonction de la distance). Le médecin électrologiste fait sa comparaison uniquement sur la base que voici : il a l'habitude, chez les sujets normaux, de trouver le seuil aux environs d'une certaine position de ses bobines ; s'il doit les rapprocher notablement il conclut à une excitabilité faradique diminuée ; s'il trouve en même temps une excitabilité galvanique normale, c'est-à-dire un seuil en milliampères plus ou moins voisin de celui dont il a également l'habitude chez les sujets normaux avec ses électrodes, nous avons une indication que nous

---

d'un centième, 21 pour la chronaxie de 2 centièmes, 100 rhéobases pour une chronaxie d'un dixième de seconde, soit 5.000 volts si la rhéobase est à 50 volts.

pouvons traduire par *augmentation de chronaxie*. On voit que c'est vague, et on ne pourra évidemment reconnaître ainsi qu'une altération assez forte de l'excitabilité. En examinant au chronaximètre des malades sur lesquels de bons électrologistes arrivaient tout juste à diagnostiquer la diminution de l'excitabilité faradique, j'ai constaté que la chronaxie était passée au moins à  $10 \sigma$ ; c'est-à-dire qu'elle était, par rapport à la normale, multipliée 20, 30 ou 40 fois.

Cet indice usuel est donc fort peu sensible, comme il était facile de le prévoir d'après les conditions très mal déterminées de l'essai. On pourrait facilement améliorer beaucoup sa précision sur la base suivante : 1<sup>o</sup> lecture du seuil galvanique en volts (1) ; 2<sup>o</sup> graduation de la bobine en volts (étant entendu qu'on prendra toujours la même

force électromotrice pour alimenter le primaire). Le rapport de ces deux seuils doit croître comme la racine carrée de la chronaxie et, sans aucun calcul, présenterait des variations très significatives ; toutefois, les valeurs de ce rapport ne seraient pas comparables d'une installation à une autre. Mais on pourrait en déduire une valeur objective, si on avait déterminé à quelle durée de passage de courant constant équivaut l'onde induite



FIG. 79

d'ouverture ; ceci s'obtiendrait facilement en faisant comparativement quelques mesures directes de chronaxie. On pourrait alors savoir, pour une instrumentation donnée, à quelle chronaxie correspond chaque valeur de ce rapport (2).

Cette méthode, que je conçois théoriquement, n'a pas, que je sache, été appliquée. Mais on a demandé à la bobine d'induction un autre indice chronaxique.

**140. Relation entre les ondes induites d'ouverture et de fermeture.** — L'onde induite d'ouverture est plus efficace que l'onde induite de fermeture ; naguère, à la suite de DU BOIS REYMOND, on attribuait cette différence à la variation plus brusque du flux électrique dans l'onde d'ouverture. Aujourd'hui, nous l'expliquons différemment. Les deux ondes débitent, dans des temps inégaux, la même

(1) Ce qui n'empêcherait pas la lecture usuelle au milliampèremètre pour l'appréciation du seuil galvanique en lui-même.

(2) Soit  $f$  ce rapport, égal à  $\frac{i}{a}$  ; soit  $t$  la durée équivalente de l'onde faradique ; la formule simplifiée rappelée dans une note ci-dessus donne  $\tau = f^2 \times \frac{t}{4}$ .



quantité d'électricité (1) ; or, nous savons depuis HOORWEG et WEISS, qu'il faut, pour atteindre le seuil, une quantité d'électricité d'autant plus grande que cette quantité est fournie dans un temps plus grand.

Certains traités, même récents, représentent ces ondes avec une forme inexacte, ou du moins grossièrement approchée, telle qu'elle a été imaginée par DU BOIS REYMOND il y a trois quarts de siècle. Je reproduis ci-contre (figure 79) un oscillogramme direct de ces ondes, l'onde induite de fermeture vers le bas. On voit l'énorme différence de forme. Evidemment, le rapport de l'une de ces ondes à l'autre varie suivant les constantes de l'appareil envisagé ; celles-ci, fournies par un appareil usuel, n'ont rien d'exagéré ; encore faut-il noter que l'onde de fermeture n'était pas tout à fait terminée quand le courant du primaire a été rompu ; d'autre part, le courant passait à travers un muscle, par conséquent, en vertu de l'effet Fleischl, l'onde d'ouverture est sans doute un peu avantagée comme hauteur ; mais il en est ainsi pour nos excitations elles-mêmes.

La valeur de l'abscisse est d'environ 1 centième de seconde par centimètre. On voit que, approximativement, l'onde d'ouverture dure un millième de seconde, l'onde de fermeture, un centième de seconde ; la forme de l'une et de l'autre se rapprochant de la forme d'une décharge de condensateur.

Pour que l'onde de fermeture plus lente fournisse l'excès de quantité ainsi exigé par rapport à l'onde d'ouverture, il faudra donc, pratiquement, rapprocher les bobines.

Dans quelle proportion ? Ceci dépend de la relation entre les durées des deux ondes, d'une part, et la chronaxie de l'objet excitable d'autre part. Mme LAPICQUE et Mlle J. WEILL ont fait expérimentalement cette remarque en 1909 ; elles ont montré que le rapport des intensités liminaires de ces ondes, pour une bobine donnée, classe les divers muscles dans l'ordre des *vitesse d'excitabilités* (on ne disait pas encore chronaxies).

Bien entendu, il faut faire le rapport, non entre les distances elles-mêmes, mais entre les voltages (ou les intensités, qui leur sont proportionnelles) en fonction de ces distances, voltages établis par un étalonnage préalable comme celui de la figure 78.

Ces auteurs ont trouvé, par exemple, les valeurs suivantes de ce rapport pour divers muscles :

Gastrocnémien, Grenouille ..	14,4	Queue, Écrevis e.....	12,6
Hyogloss, — ..	4,0	Pince, — .....	4,7

(1) Sous réserve de l'effet FLEISCHL ; à travers les tissus organisés, l'onde induite d'ouverture, en raison de son voltage plus élevé, est moins entravée par la polarisation et débite un peu plus d'électricité.

Quand on élève la température d'un muscle, ce rapport augmente. Il diminue sous l'influence de la curarisation, d'autant plus que l'action du poison est plus intense. Par exemple, il est passé de 15,2 sur le gastrocnémien normal à 8,5 sur le muscle curarisé à la limite ; avec une dose double de curare, le rapport est descendu à 6,8.

Il est manifeste que nous avons là une indication des différences et des variations de chronaxie.

H. LAUGIER a fait de cet indice une étude théorique et expérimentale soignée, et il l'a appliqué, en collaboration avec BOURGUIGNON, à l'électrodiagnostic (1912).

Un raisonnement géométrique simple et clair, fondé sur la loi de HOORWEG-WEISS, c'est-à-dire sur la représentation des quantités liminaires en fonction de la durée de passage par une droite, lui permettait de bien faire comprendre la relation constatée. Cette loi étant inexacte, le raisonnement ne peut pas être considéré comme rigoureux, et je ne le reproduirai pas ici. Pour saisir intuitivement la façon dont la chronaxie conditionne le rapport des deux seuils faradiques, il suffit d'ailleurs de se reporter à la notion de chronaxie spécialement sous la forme que nous lui avons donnée au § 100.

Une seule et même courbe peut représenter toutes les excitabilités, à condition de modifier convenablement l'échelle des abscisses. Ceci est vrai aussi bien de la courbe des quantités que de la courbe des intensités. D'autre part, pour fixer les idées, assimilons l'onde induite d'ouverture à un passage de courant d'un millième de seconde, l'onde induite de fermeture à un passage d'un centième de seconde.

Pour les petites chronaxies, l'échelle des temps est très grande ; il faudra, par exemple, trois divisions pour représenter un millième de seconde (gastrocnémien de la Grenouille). L'onde d'ouverture se placera très loin vers la droite, à un point où la courbe des quantités, qui va en montant continuellement avec la durée, aura eu le temps de monter très haut par rapport à sa hauteur au-dessus du point correspondant à un millième de seconde.

Avec les grandes chronaxies, l'échelle des temps est petite. La division qui représentait tout à l'heure un tiers de millième de seconde va représenter, je suppose, 2 centièmes de seconde (pied d'Escargot) ; alors la distance entre un millième et un centième de seconde apparaîtra toute petite, et les ordonnées élevées sur ces deux points jusqu'à la courbe seront presque égales, étant si voisines. Pour une chronaxie encore plus grande, ces deux ordonnées finiront par se confondre dans un seul trait ; elles seront pratiquement égales.

On voit bien ainsi que pour deux stimulus de même forme, ayant deux durées fixes différentes, le rapport des quantités (et respectivement des intensités) liminaires tend vers l'unité quand la chronaxie augmente.

LAUGIER et BOURGUIGNON, opérant sur l'Homme, avec une certaine hobine, ont trouvé, sur une série de sujets sains, pour le biceps, des rapports très voisins les uns des autres, variant seulement de 10,8 à 12,9. Les autres muscles de ces sujets donnaient des valeurs analogues, pourtant un peu plus faibles pour certains muscles, tels que l'extenseur commun des doigts et le jambier antérieur (premier soupçon des différences systématiques que BOURGUIGNON devait bientôt mettre en lumière par les condensateurs). Sur des muscles atteints de dégénérescence plus ou moins avancée on trouvait des rapports de 8, de 6, de 3, ou même de 2,5.

En suivant de semaine en semaine un même muscle sur un sujet au cours de l'évolution d'une lésion nerveuse, on a pu voir ce rapport passer progressivement, en deux mois, de 3,7 à 10,3, repérant à chaque fois la marche vers la guérison.

Dans un autre cas (paralysie faciale périphérique) sur l'orbiculaire des lèvres, le rapport est descendu en un mois, progressivement, de 9 à 3,2 pour remonter au bout de trois mois à 6,5 ; au bout de cinq mois à 8,5.

Cet *indice faradique* paraissait donc précieux ; il présentait assurément une grande supériorité, avec l'objectivité de son chiffre, sur les méthodes classiques d'électrodiagnostic, limitées à la comparaison vague du seuil galvanique au seuil faradique. Il a néanmoins été abandonné pour les mesures de chronaxie proprement dite.

141. **Indice par une capacité sous voltage fixe.** — CLUZET (1913) a proposé, pour la clinique, d'abord une mesure de  $a : b$ , rapport des coefficients de la formule de WEISS, qui est restée pour lui la véritable *caractéristique de l'excitabilité* ; on cherche, par tâtonnement, la capacité  $C_0$  pour laquelle on obtient le seuil avec le minimum d'énergie, puis on multiplie la constante de temps  $RC_0$  par le facteur 1,26. Ce facteur est obtenu par déduction mathématique en appliquant à la décharge exponentielle des condensateurs la formule de WEISS  $Q = a + bt$  supposée exacte ; j'ai montré ailleurs que ce raisonnement peut conduire à de grosses erreurs, mais peu importe ici ; car la détermination expérimentale du minimum d'énergie pour les décharges de condensateurs ne peut être que très imprécise ; CLUZET ne dit pas s'il la recherche par interpolation ; il insiste d'ailleurs fort peu là-dessus, ainsi que sur deux autres méthodes analogues de calculer  $a : b$  par les condensateurs.

Il propose surtout un test qui est un indice chronaxique assez grossier, mais fort simple, au moyen seulement d'un condensateur à capacité réglable de 0,005 à 10 microfarads. « Pour chercher la *réaction de dégénérescence*, point n'est besoin d'un réducteur de potentiel ni

d'un voltmètre ; il suffit de relier les fils de charge aux pôles d'une source de courant continu, secteur ou batterie. Le potentiel de charge du condensateur réglable est alors constant (110 ou 220 volts en général) et l'on cherche le seuil de la contraction musculaire en augmentant peu à peu la capacité. Les nerfs et les muscles sont ainsi parcourus par des décharges de plus en plus longues. Avec un potentiel de 110 volts, les nerfs et les muscles normaux commencent en général à être excités par la décharge de 2 centièmes de microfarad, les électrodes actives et indifférentes ayant respectivement 1 et 100 centimètres carrés comme surface de contact.

« Dans les cas où l'examen électrique ordinaire révèle une RD complète, au contraire, les muscles ne sont excités qu'au moyen de fortes capacités supérieures à un microfarad.

« Lorsque la RD est partielle, les muscles sont excitables par les moyennes capacités (0,1 à 1 mf.). Cette méthode que j'emploie depuis plusieurs années a été reconnue par LEWIS JONES comme préférable à la méthode classique. »

Je souscris à cette dernière opinion, si, par *méthode classique*, on entend la recherche de l'excitabilité faradique telle que je l'ai rappelée au début du § 135. Mais l'indice proposé par CLUZET comporte encore une large incertitude que nous allons essayer d'apprécier. Elle suppose : 1<sup>o</sup> que la résistance du circuit de décharge est toujours la même ; 2<sup>o</sup> que le voltage rhéobasique est toujours le même. Moyennant ces deux conditions, la chronaxie serait proportionnelle à la capacité liminaire.

En fait le voltage liminaire présente, sans même parler de cas exceptionnels, des variations du simple au quadruple ou au sextuple ; la résistance présente des variations au moins aussi grandes ; ces deux variations se compenseraient si elles étaient toujours en sens inverse, mais il n'en est rien ; elles sont quasi indépendantes l'une de l'autre. De sorte que l'indice de CLUZET n'est une mesure de chronaxie qu'à 1000 pour 100 près. L'auteur admet lui-même une indécision de 500 pour 100. En effet, voici ses limites diagnostiques : « Les muscles pour lesquels on obtient une capacité liminaire voisine de 0,02 sont normaux ; ceux pour lesquels on obtient un nombre beaucoup plus fort (0,1 à 1 en général) présentent la RD partielle. »

Je remarque qu'on obtiendrait par cette recherche d'une capacité liminaire sur voltage fixe une bonne approximation de la chronaxie en tenant compte du seuil galvanique, recherché comme d'ordinaire, mais noté à la fois en volts et en milliampères. Il faut, autant que possible, éviter tout calcul au médecin qui doit pouvoir apprécier la grandeur de son élément diagnostic pendant l'opération même de la mesure, intuitivement. Aussi, je ne conseillerais pas de recourir

à la formule citée tout à l'heure en note ; une vraie mesure de chronaxie serait plus simple mais la connaissance de ce voltage et de cet ampérage rhéobasique permettrait de reconnaître d'emblée la signification réelle de la capacité liminaire et de la corriger au besoin dans un sens ou dans un autre.

142. **Pouvoir d'accumulation de von Kries.** — En 1919, VON KRIES a repris sous la forme suivante le développement d'une conception indiquée dès 1884, à savoir qu'il y a dans chaque tissu excitable un certain *pouvoir d'accumuler* les effets de l'excitant électrique. Il mesure le voltage liminaire d'un courant constant assez prolongé pour que l'augmentation du passage ne fasse plus baisser le seuil ; puis, au moyen d'un pendule de HELMHOLTZ, le voltage liminaire d'un courant constant de durée nettement limitée et plus ou moins brève, suivant l'objet en cause. Le rapport de ce deuxième seuil au premier est appelé quotient chronologique (*Zeitquotient*) ; le produit du quotient chronologique par la durée du courant liminaire constitue le *pouvoir d'accumulation absolu* caractéristique de l'objet considéré.

Il trouve ainsi, pour le sciatique (gastrocnémien) de la Grenouille, avec une durée de  $0,17 \sigma$ , un quotient de 4 environ, soit un pouvoir d'accumulation absolu de 0,7 ; ce pouvoir diminue avec l'élévation de la température ; dans l'excitation directe du gastrocnémien, il trouve les mêmes valeurs, ou des valeurs un peu plus fortes ; mais celles-ci augmentent beaucoup avec la curarisation ; dans ce cas on trouve des quotients de 4 à 8, même pour des durées de 3 à 4  $\sigma$  ; ce qui conduit à un pouvoir d'accumulation jusqu'à 15 ou 20  $\sigma$ . Le cœur de la Grenouille donne un quotient de 5 à 6 pour des durées de 4 à 7  $\sigma$ , pouvoir d'accumulation : 15 à 45  $\sigma$ .

Je regrette de n'avoir pu connaître intégralement et dans son texte original ce mémoire de VON KRIES, paru dans un fascicule de l'*Archiv de Pflüger* qui manque dans les bibliothèques de Paris ; je le cite d'après BLUMENFELDT (1923).

Ce qui précède suffit à situer le travail de VON KRIES par rapport à notre question. Le *quotient chronologique* reviendrait identiquement à l'indice faradique tel que je l'ai posé théoriquement fin du § 135 si la durée de passage limité était constante. Pour des raisons pratiques sans doute (le voltage dont on dispose avec des accumulateurs ne pouvant pas en général s'élever aussi haut que le voltage d'une onde induite), l'auteur allonge cette durée pour les tissus lents de façon à diminuer le quotient. Il faut alors faire entrer en ligne de compte cette durée variable pour comparer les tissus les uns aux autres. VON KRIES fait simplement le produit de la durée par le quotient. On peut laisser

de côté les considérations théoriques assez arbitraires par lesquelles il essaie de justifier ce calcul. Disons simplement que c'est un *indice chronaxique* (1).

143. **Temps réduit de Cremer.** — CREMER (1920), par des considérations théoriques sur les conducteurs à noyau, a été amené à faire intervenir, dans une formule pour la vitesse de l'influx nerveux, ce qu'il appelle le *quotient ampère-coulomb*. Ce quotient est, d'après la théorie, le rapport entre deux grandeurs possibles à mesurer expérimentalement, comme nous allons le voir ; si on en prend l'inverse (alors une quantité divisée par une intensité) on obtient une valeur qui doit physiquement s'interpréter comme un *temps* ; cette donnée que CREMER appelle *temps réduit* correspond, suivant l'expression même de l'auteur : « à peu près à la *chronaxie* de LAPICQUE et au *pouvoir absolu d'accumulation* de VON KRIES ».

Les deux grandeurs expérimentales sont : 1° L'intensité efficace minima du courant constant, celui-ci étant prolongé *ad libitum* ; c'est notre rhéobase ; 2° La quantité minima d'électricité nécessaire pour l'excitation, quantité au-dessous de laquelle on ne peut pas descendre quelle que soit la brièveté du stimulus. Cette deuxième grandeur est pour moi illusoire ; mais elle correspondrait à l'une des constantes de la formule de HOORWEG-WEISS, celle que WEISS désigne par la lettre *a* et HOORWEG par la lettre *b*. Ce rapport, mis dans le sens où il représente un temps, a été, comme je l'ai rappelé en plusieurs endroits de cet ouvrage, et notamment au § 103, une première esquisse de la chronaxie ; c'est la forme sous laquelle est mesurée l'influence du temps dans mes travaux et ceux de mes élèves entre 1903 et 1909.

Dans l'école de CREMER, on a fait diverses mesures de ce *temps réduit*, notamment SPERLING (1921) et BLUMENFELDT (1923). Nous calculons les constantes *a* et *b* de la formule de WEISS à partir des mesures sur deux durées quelconques. Les auteurs ci-dessus mesurent directement la rhéobase, soit *b*, puis pensent aussi mesurer *a* directement, par le procédé suivant : ils prennent un voltage beaucoup plus élevé que le voltage rhéobasique et cherchent pour quelle capacité ils retrouvent le seuil, puis, ils doublent ce voltage et cherchent

(1) Les deux mesures expérimentales de cet indice permettraient théoriquement, d'obtenir la chronaxie elle-même au moyen d'un calcul différent de celui de VON KRIES. Nous avons rappelé, dans une note quelques pages plus haut, la relation valable dans le cas présent :  $i = 2a \sqrt{\frac{\tau}{i}}$

ou, identiquement,  $\tau = \left(\frac{i}{a}\right)^2 \frac{t}{4}$ . Pour quelque raison que je ne puis apercevoir, tous les temps de ces expériences de VON KRIES, soit calculés ainsi, soit même expérimentaux, sont notablement trop grands pour cadrer avec ce que je connais.

de nouveau la capacité liminaire et ainsi de suite, jusqu'au moment où la dernière capacité trouvée est exactement moitié de la précédente de sorte que, dans les deux dernières mesures, le produit de la capacité par le voltage (quantité d'électricité) est la même.

Exemple emprunté à BLUMENFELDT (1923, p. 100) :

1° Seuil pour le courant constant :

Voltage : 0,34 ; intensité ;  $18,72.10^{-6}$  ;

Résistance (quotient des deux grandeurs précédentes) : 18.150 ohms.

2° Seuil pour les décharges de condensateurs :

Voltage	Capacité $\times 10^6$	Quantité $\times 10^6$
4	0,058	0,24
8	0,0237	0,1896
16	0,0108	0,1728
32	0,0054	0,1728

Ainsi, la dernière mesure est faite avec un voltage cent fois plus élevé que le voltage rhéobasique. Je ne sais comment on a pu arriver à une pareille valeur pour une décharge dont la constante de temps n'est pas extraordinairement petite (environ un dix-millième de seconde). Il est vrai que l'objet interrogé est le couturier de la Grenouille préalablement disséqué et l'on sait la variation d'excitabilité que subit un tel muscle. Néanmoins, il est impossible d'admettre une chronaxie suffisamment grande pour rendre compte d'une telle élévation du voltage liminaire avec une décharge de cet ordre. Quoi qu'il en soit, les lectures de seuil perdent toute signification quand on est si loin de la rhéobase ; des variations très amples du voltage donnent alors uniquement des réponses très petites, pratiquement égales, dont l'une ou l'autre peut être indifféremment considéré comme minima. C'est ainsi que je m'explique que les auteurs trouvent une quantité liminaire constante, alors que cette quantité devait toujours aller en diminuant avec la diminution de capacité.

D'ailleurs, en poursuivant ses expériences, BLUMENFELDT a été amené à prendre des capacités de plus en plus petites, jusqu'à quelque cent-millièmes de microfarad, sur des résistances de moins de dix mille ohms ; (*l. c. p.* 104) ; on arrive alors à des constantes de temps de moins d'un millionième de seconde. L'allure de telles décharges doit s'écarter énormément de la forme supposée. Il est vrai qu'ici la théorie ne fait pas entrer en ligne de compte la durée de la décharge, mais seulement sa quantité.

Il est curieux qu'on arrive à mesurer un temps sans avoir pris aucune durée en considération ; si la théorie était exacte, ce serait pourtant correct ; une quantité divisée par une intensité est bien

un temps ; l'intensité rhéobasique étant mesurée directement, on n'aurait même pas besoin de connaître la résistance du circuit, et par conséquent la constante de temps des décharges, que les auteurs ne font d'ailleurs pas intervenir explicitement. Il est facile de comprendre comment le temps s'introduit ici. La rhéobase  $b$  est égale au quotient du voltage par la résistance :

$$b = \frac{V}{R}$$

La quantité minima,  $a$ , est égale au produit de la dernière (ou de l'avant-dernière) capacité essayée,  $C$ , par le voltage  $V'$  liminaire pour cette capacité :

$$a = V' C.$$

Le rapport qui constitue le *temps réduit* de CREMER est donc :

$$\frac{a}{b} = \frac{V' RC}{V}$$

Si  $R$  et  $C$  sont définis, on a un temps  $RC$  également défini, et l'on est revenu, sauf un coefficient constant, au *pouvoir absolu d'accommodation* de VON KRIES,  $\frac{V'}{V}$  étant le quotient chronologique de cet auteur, et  $RC$ , l'homologue de la durée prise arbitrairement comme base de son indice. Ici, on suppose qu'à partir d'une valeur de  $V'$  assez petite, le produit  $V'C$  est constant, et  $RC$  n'a plus besoin d'être connu.

Mais  $V'C$  n'est jamais constant ; il s'agit seulement d'une apparence ; de sorte que le *temps réduit* dépend des conditions de l'observation. Dans une première série de détermination de BLUMENFELDT (condensateur à section, à partir d'un millième de mf.) les valeurs sur le muscle normal (couturier excisé) variaient en millièmes de seconde de 5,5 à 0,74, avec une valeur moyenne de 2,8 ; le muscle curarisé donnant une moyenne de 3,4. Une deuxième série sur le même muscle (adjonction d'un condensateur tournant de TSF donnant les cent-millièmes), le temps réduit varie de 0,5 à 1,2, avec une moyenne de 0,7 à l'état normal, le muscle curarisé donnant une moyenne de 3,3. La mesure s'est évidemment améliorée.

Une série de mesures faites sur l'Homme par la même méthode a donné pour les muscles squelettiques normaux exactement la même moyenne, 0,72, sans qu'apparaisse aucune différence, par exemple, entre les fléchisseurs et les extenseurs des doigts. Les muscles dégénérés donnent un temps réduit formidablement augmenté ; par exemple, une paralysie du péronier datant de trois mois, avec exci-



tabilité faradique diminuée (mais pas disparue, ce qui montre une dégénérescence point trop avancée) donne 110  $\sigma$ , contre 0,65 du côté sain. D'autre part, des mesures sur les nouveau-nés et les enfants ont donné des *temps réduits* plus petits que chez l'adulte, à savoir 0,3 pour les nouveau-nés ; 0,5 pour les enfants de quelques mois. Or, la chronaxie des jeunes enfants est en fait plus grande que celle de l'adulte, d'autant plus grande qu'ils sont plus jeunes, 5 à 10 fois plus grande quand il s'agit du nouveau-né. (BANU, BOURGUIGNON et LAUGIER, 1921).

Cette méthode est donc à peine un indice chronaxique ; en raison du caractère illusoire de la quantité  $a$ , elle peut conduire à des valeurs quelconques, et même à des variations en sens inverse de la réalité, comme dans la comparaison de l'enfant à l'adulte. D'ailleurs BLUMENFELDT semble y avoir complètement renoncé ; ses travaux de 1925 ne considèrent plus que la chronaxie.

144. **Log  $\theta$  de Hill et de K. Lucas.** — Parmi les indices chronaxiques ou chronaxies approximatives, il faut ranger la notation —  $\log \theta$  tirée par K. LUCAS de la formule de HILL (§ 82) et qui, dans le manuel de physiologie de BAYLISS, est la seule forme sous laquelle apparaisse la caractéristique chronologique de l'excitabilité.

Dans son mémoire de 1910, K. LUCAS, après avoir montré comment on peut, d'une série de chiffres expérimentaux, tirer la valeur de la constante  $\theta$  de HILL (voir § 94), passe à la *comparaison de divers tissus excitables*. Il prend alors comme caractéristique, non pas  $\theta$ , mais —  $\log \theta$ , faisant remarquer que  $\theta$  étant égal à  $e^{-\beta}$  et  $\beta$  étant une vitesse, le logarithme de  $\theta$  sera quelque chose de proportionnel à cette vitesse. Il me semble que le coefficient du temps dans la formule exponentielle était une chose assez compréhensible ; l'inverse de ce coefficient, c'est-à-dire une constante de temps, l'était encore plus ; mais masquer ce coefficient en écrivant  $\theta$  au lieu de  $e^{-\beta}$  pour prendre ensuite le logarithme (décimal !) de  $\theta$  est un détour inutilement compliqué aboutissant à une notation plus obscure.

Quoi qu'il en soit, voici le tableau donné par K. LUCAS pour ranger ses résultats par ordre de rapidité décroissante, tableau reproduit dans les *Principles* de BAYLISS et souvent cité :

Substance $\beta$ du couturier.....	2
Fibre nerveuse.....	0,3
Fibre musculaire (couturier).....	0,07
Myocarde.....	0,0005

tous ces tissus étant de la Grenouille. Ces valeurs, ajoutait K. LUCAS, doivent évidemment être regardées seulement comme une première

approximation indicative de l'ordre dans lequel se rangent les excitabilités. Il est manifeste toutefois que cet ordre est celui que donnent les durées de courant pour lesquelles on atteint l'intensité minima, durées dont les chiffres approximatifs sont :

Substance $\beta$ du couturier.....	0,0009 seconde
Fibre nerveuse.....	0,003
Fibre musculaire (couturier).....	0,02
Myocarde.....	2 secondes

Ce second tableau donne des indications saisissables ; l'auteur a éprouvé le besoin de reprendre, avec lui, pied sur la réalité pour apprécier le classement par son  $\log \theta$ . On peut se demander alors à quoi bon tant d'algèbre et d'abstraction au lieu du chiffre expérimental direct du second tableau (1).

Étant donné le patronage de BAYLISS, il n'est pas étonnant que cette notation ait eu des adeptes. Elle n'en a pas eu beaucoup dans la pratique, et ceux-ci ne semblent pas avoir eu à s'en louer.

Tout récemment K. UMRATH (1925) a consacré un très gros travail, à la fois théorique et expérimental, à l'interprétation des paramètres de la formule de HILL en physiologie comparée. Je n'en veux signaler ici que le point suivant : dans un certain nombre de cas, pour des excitabilités végétales, sa méthode pour obtenir  $-\log \theta$  a été de mesurer expérimentalement la chronaxie suivant ma définition et de calculer ensuite  $-\log \theta = \frac{0,212}{\text{chronaxie}}$ .

En effet, si la formule exponentielle est exacte, la chronaxie étant la durée de passage du courant pour laquelle on atteint le seuil avec une intensité double de l'intensité liminaire pour les temps très longs, ici  $a$ , on a, en appelant  $\tau$  la chronaxie :  $2a = \frac{a}{1 - m\theta^\tau}$  ce qui donne, par des transformations algébriques élémentaires :

$$-\log \theta = \frac{\log 2m}{\tau}$$

Il faut alors donner à  $m$  une valeur fixe arbitraire ; UMRATH a pris évidemment  $m = \frac{8}{\pi^2} = 0,81$ . Tel a été, je le suppose du moins,

(1) Dans ce tableau les temps sont donnés en secondes ; mais pour le premier il est peut-être bon de dire, ce que l'auteur n'a pas fait, que l'unité de temps est le millième de seconde. J'ajouterai que, sauf le chiffre des fibres nerveuses, tous les autres sont faux ou illusoire ; mais ceci est affaire d'erreur expérimentale, et non de notation algébrique ; ces questions expérimentales ont été discutées au chapitre XIII pour les fibres musculaires et la substance  $\beta$  ; au § 106 pour le cœur.

son raisonnement ; je ne sais s'il l'a légitimé, ou même explicité ; je n'ai pas pu trouver cette explication dans son mémoire extraordinairement touffu. Je retiens seulement que lorsqu'il s'est trouvé en présence de mesures difficiles, il a renoncé à se servir de la formule de HILL.

D'ailleurs, je crois bien que K. LUCAS lui-même y avait renoncé d'une façon générale. Son dernier travail, un mémoire posthume, fini de rédiger en août 1914 et paru en 1917, ne parle plus de  $\log \theta$ , mais seulement de *temps d'excitation* ou *chronaxie*.

En résumé, on peut dire que les indices chronaxiques n'offrent en général aucun avantage pratique sur la mesure de la chronaxie ; souvent même ils sont moins commodes, tout en étant moins précis. En fait, on les voit abandonnés les uns après les autres.

Ils peuvent rendre service dans des cas particuliers, notamment suivant l'instrumentation dont on dispose. Même alors, ils ne prennent une signification claire que par rapport à la chronaxie.

---



## CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La chronaxie, constante de temps relative à l'efficacité du courant électrique, permet d'interpréter les effets de ce courant et de prévoir dans tel cas déterminé, en y ajoutant la connaissance de la rhéobase, comment il faudra l'employer pour obtenir une réponse ou bien comment on pourrait l'introduire sans provoquer de réaction.

Grâce à elle, on peut poser des règles applicables à toutes les excitabilités, si différentes qu'elles nous paraissent (voir § 6). Il suffit, au lieu de la seconde, unité astronomique que nous appliquons indifféremment à tous les phénomènes, de prendre pour unité de temps la chronaxie de l'élément anatomique considéré.

Par exemple :

1<sup>o</sup> *Le courant constant entre en ligne de compte pour l'excitation jusqu'à 10 fois la chronaxie.*

ou, réciproquement,

*Le courant constant à début brusque doit passer pendant au moins 10 chronaxies pour atteindre le seuil avec le minimum d'intensité possible (rhéobase) ;*

2<sup>o</sup> *L'effet du courant rhéobasique est supprimé par un retard à l'établissement dépassant 10 chronaxies ;*

3<sup>o</sup> *Un courant croissant linéairement n'atteindra jamais le seuil si sa pente est inférieure à 2 centièmes de la rhéobase dans une chronaxie ;*

4<sup>o</sup> *Un condensateur chargé à un voltage double du voltage rhéobasique atteindra le seuil, si le produit de sa capacité par la résistance du circuit est égal au moins à 2,7 fois la chronaxie, etc., etc.*

Des cas plus compliqués peuvent se résoudre avec un peu d'algèbre comme nous avons fait au § 138 pour calculer l'intensité liminaire du choc d'induction sur les excitabilités lentes.

---

La chronaxie s'obtient très facilement, sans formule mathématique, sans calcul par mesure physiologique directe.

Pour la pathologie, quand il s'agit de caractériser l'état d'un muscle, elle fournit un chiffre qui a une valeur objective, qui permet les com-

paraisons précises d'un jour à un autre, d'un opérateur à un autre, d'un sujet à un autre. L'examen électrique classique ne donne que des appréciations dont les cliniciens ont tiré d'excellents diagnostics et d'intéressantes doctrines. De même, on connaissait la fièvre avant le thermomètre. Mais aujourd'hui, on exprime la fièvre par un chiffre de température ; tout le monde comprend, et mieux que par une accumulation de symptômes. Pour juger l'évolution d'un muscle malade, sa marche vers la dégénérescence ou son rétablissement en fonction de la régénération de son nerf, la courbe des chronaxies de semaine en semaine est une base assurée de pronostic comme une feuille de température.

Pour la pharmacodynamie, un grand nombre de poisons modifient l'excitabilité des muscles ou des nerfs. Dans ce cas, deux mesures de chronaxies, l'une avant, l'autre après l'action du poison caractérisent nettement l'activité toxique. On a commencé à se servir de cette mesure comme procédé de dosage physiologique.

---

Mais la portée de la notion de chronaxie est bien supérieure à celle d'une règle technique pour l'excitation, ou d'un repère numérique pour la neuropathologie ou la pharmacodynamie. *La valeur du temps* dans ce phénomène artificiel qu'est l'excitation électrique s'applique au fonctionnement normal de l'élément anatomique ainsi interrogé. Et par suite, la chronaxie nous révèle une modalité profonde, une propriété essentielle de chaque organisation particulière de la matière vivante ; cette modalité conditionne pour une part importante les actions du monde extérieur sur la cellule et les réactions de la cellule sur l'ambiance ; pour une part encore plus importante, les interactions de cellule à cellule.

Dans l'*Introduction* de cet ouvrage, j'ai essayé de montrer, par la comparaison de deux muscles, comment une différence quantitative dans l'influence du temps, si elle est très grande, se présente à nous sous l'aspect d'une différence qualitative, d'une distinction spécifique dans la sensibilité, totale ou nulle, à telle ou telle forme d'excitation. On pourrait de même obtenir tour à tour pour l'un et l'autre muscle une efficacité totale ou nulle de la contraction (tout au moins de la contraction élémentaire dite secousse) en la faisant travailler sur une résistance convenablement choisie en fonction du temps (1).

---

(1) Imaginons, par exemple, comme résistance à la contraction, un piston laissant quelque jeu entre lui et son cylindre : 1° Fermons le cylindre en bas et emplissons-le de glycérine ; la secousse du gastrocnémien ne fera pas bouger le piston ; la contraction élémentaire du muscle lisse le déplacera facilement ; 2° Ouvrons largement le cylindre par en bas et plongeons-le dans

Ce point de vue trop négligé même dans les cas les plus frappants ouvre à l'investigation physiologique des domaines nouveaux.

La forme de la contractilité frappe directement nos sens ; ses relations chronologiques avec l'excitabilité ont été aperçues par FICK dès 1863 ; quelques années plus tard, ENGELMANN, sans expliciter l'idée, laissait tomber de sa plume le mot *temps physiologique* : ce pouvait être la porte ouverte sur la généralisation, quoiqu'il ne parlât encore que de motricité parallèlement à l'excitabilité ; mais cette expression n'a eu aucun écho jusqu'au jour où j'ai moi-même repris la question.

Moins facile à voir, mais plus intéressante encore, est la relation entre la chronaxie et la rapidité fonctionnelle dans le nerf.

Il y a trois quarts de siècle que HELMHOLTZ a réussi à mesurer la vitesse de l'influx nerveux dans le sciatique de la Grenouille. C'est une expérience mémorable, établissant le fait que cette vitesse (27 à 30 mètres par seconde) est infiniment plus petite que celle de l'électricité. Mais il s'agit là d'un nerf particulier, et chaque nerf a sa vitesse propre, ce que la physiologie a ignoré ou même a nié formellement (1) jusqu'à une époque récente.

On n'étudiait guère, en effet, outre ce nerf de la Grenouille, que les nerfs volontaires des Mammifères, qui ont une vitesse analogue, avec des mesures moins précises. Quelques faits aberrants, des vitesses moindres signalées par CHAUVÉAU sur les nerfs de l'œsophage chez le Cheval, par FUCHS, puis BORUTTAU sur des nerfs de Céphalopodes (FICK avait même indiqué une vitesse de quelques centimètres chez l'Anodonte) ne furent pas pris en considération. On parlait couramment de la vitesse de l'influx nerveux comme d'une grandeur univoque ; d'ailleurs, ne disait-on pas *le nerf*, sans préciser quel nerf ?

En 1905 et 1907, A. J. CARLSON, au contraire, par des mesures systématiques faites chez des Vertébrés et des Invertébrés, montra que, régulièrement, la vitesse dans le nerf moteur décroît à mesure

---

une cuvette d'eau ; la secousse du gastrocnémien fera monter l'eau dans le cylindre, donnera un coup de pompe efficace ; la contraction du muscle lisse déplacera le piston sans entraîner l'eau.

(1) En 1883 un élève de DU BOIS REYMOND, SACHS, travaillant dans l'Amérique du Sud et s'étant servi d'un Batracien indigène (*Bufo marinus*) pour répéter les expériences classiques, avait trouvé une vitesse nerveuse correspondant, toute correction faite pour la température, etc., à 12 ou 13 mètres par seconde. DU BOIS REYMOND trouva ce résultat paradoxal ; « de deux choses l'une, dit-il : ou bien SACHS s'est complètement trompé ; ou bien les Crapauds ont une vitesse nerveuse plus faible que les Grenouilles ; il faut vérifier sur un Crapaud d'ici », et il confia les expériences de contrôle à WEDENSKY. Par extraordinaire, au lieu du Crapaud commun, *B. vulgaris*, on prit une autre espèce de Batracien relativement rare, *Pelobates fuscus* ; on retrouva la même vitesse que sur la Grenouille, et le résultat de SACHS fut rejeté comme une erreur. Or, la chronaxie du sciatique-gastrocnémien chez *P. fuscus* est la même que chez la Grenouille ; les vitesses doivent donc être égales ; mais chez *B. vulgaris*, la chronaxie étant deux fois et demie plus grande on aurait sans doute trouvé une vitesse très voisine de celle attribuée par SACHS au *B. marinus* (Voir L. LAPICQUE, *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, 1914, p. 363).

que croît la durée de contraction du muscle correspondant ; un muscle lent est toujours commandé par un nerf lent.

Malgré toute sa netteté, cette constatation du physiologiste américain ne suscita pas l'attention qu'elle méritait ; et j'ai eu la surprise de voir que l'auteur lui-même n'y attachait pas un grand intérêt.

A ce moment, j'étais en train de me convaincre de l'isochronisme du muscle et du nerf, avec une valeur particulière de la chronaxie pour chaque complexe neuro-musculaire (je n'avais pas encore le mot *chronaxie*, mais j'avais bien l'idée). Un raisonnement quasi géométrique s'imposait : *Premises* : 1° La chronaxie d'un muscle est d'autant plus grande que sa durée de contraction est plus grande ; 2° La chronaxie d'un nerf moteur est la même que celle du muscle innervé ; 3° La vitesse de l'influx dans un nerf moteur est en raison inverse de la durée de contraction du muscle innervé.

*Conclusion* : Donc la vitesse de l'influx dans un nerf est en raison inverse de la chronaxie de ce nerf.

Dès 1907, j'ai énoncé cette relation ainsi déduite et je l'ai développée avec ses conséquences possibles pour la théorie du fonctionnement nerveux en 1910.

Aujourd'hui j'ai quelques documents directs, pas encore en assez grand nombre, mais je crois pouvoir, au moins à titre provisoire, énoncer la règle suivante extrêmement simple.

*L'influx nerveux parcourt 1 centimètre dans 1 chronaxie.*

Exemples :

	Vitesse (en centimètres- seconde)	Chronaxie (en secondes)
Sciaticque-gastrocnémien de <i>Rana esculenta</i> (1).....	3.000	0,0003
Sciaticque-gastrocnémien de <i>Calyptocephalus Gayi</i> (2).....	1.200	0,0008
Chaîne nerveuse d'un Lombric (3)....	60	0,020
Chaîne nerveuse de la Sangsue (4)....	40	0,030

Je compte poursuivre la série de ces déterminations.

Mais, il y a une autre forme de l'activité nerveuse qui est aussi une fonction du temps, d'ailleurs point indépendante de la vitesse de la transmission, et qui est manifestement en relation avec la chronaxie. C'est l'onde de négativité fonctionnelle, conception moderne du *courant d'action* de DU BOIS REYMOND, phénomène électrique qui donne

(1) *C. R. de la Soc. de Biologie*, t. LXIII, p. 788.

(2) Chiffres connus.

(3) LAPICQUE et MURM, 1926.

(4) M. LAPICQUE et C. VEIL, 1925.



une image précise de l'influx nerveux, s'il n'est pas l'influx nerveux lui-même. Un point donné d'un nerf où passe cet influx devient négatif par rapport aux points en repos ; cette négativité va croissant, passe par un maximum, puis revient à zéro, suivant une courbe étudiée dès longtemps par BERNSTEIN au moyen du procédé laborieusement analytique du *rhéotome répétiteur*, suivie plus directement par l'électromètre de LIPPMANN, le galvanomètre à corde, et récemment l'oscillographe cathodique. C'est une étude fort difficile, où subsiste encore une certaine imprécision.

Néanmoins il est certain que la rapidité de variation du potentiel en un point est fonction de la vitesse de propagation de l'influx, par conséquent fonction de la chronaxie. C'est une affirmation que j'ai déjà pu formuler en 1907 et en 1910, d'après les quelques documents que j'avais trouvés dans divers auteurs. En 1914, R. S. LILLIE a consacré un intéressant mémoire à la relation entre la vitesse de propagation de l'excitation et la durée de la phase ascendante du courant d'action dans les muscles et dans les nerfs ; c'est un travail surtout de compilation (1) auquel j'aurais à adresser quelques critiques, comme, par exemple, de ne point distinguer entre le muscle normal et le muscle curarisé, mais qui contient une documentation précieuse et des vues suggestives. La relation en question y apparaît comme bien établie. D'après les documents cités j'indiquerais comme probable la règle suivante.

*La phase ascendante du courant d'action dure 3 chronaxies.*

C'est une relation que je serais heureux de voir vérifier ou rectifier, et j'espère pouvoir travailler moi-même à cette précision.

En tout cas, il est bien certain que la durée de cette phase ascendante est fonction de la chronaxie ; il est très probable qu'elle en est raison directe et que le coefficient seul est sujet à révision. Quoi qu'il en soit, j'ai fait l'hypothèse que cette variation de potentiel, parvenue à la terminaison du nerf moteur, agit sur le muscle suivant les mêmes lois que notre courant électrique employé artificiellement pour l'excitation ; dès lors, la nécessité de l'isochronisme commence à s'éclairer.

Mais une fois admise cette condition de transmission de nerf à muscle, on peut, par généralisation, faire une hypothèse intéressante.

Le système nerveux tout entier se compose d'éléments cellulaires distincts (neurones) placés en contiguité les uns avec les autres. Il y a une profonde ressemblance, que j'ai indiquée au § 120 entre les synapses de neurone à neurone, et la plaque motrice neuro-musculaire,

---

(1) Il ignore mon antériorité, et comme je n'ai point fait de réclamation vu la date (juillet 1914), il est parfois cité comme l'auteur original de ce rapprochement.

qui, bien comprise, est une véritable synapse. Chaque neurone doit avoir sa chronaxie, une constante de temps propre réglant son excitabilité comme son influx. Et de neurone à neurone, l'isochronisme ou l'hétérochronisme doit conditionner la transmission de l'excitation. J'avais fondé une première esquisse du fonctionnement nerveux sur l'hypothèse que la transmission s'effectuait comme de nerf à muscle (1907 et 1910). J'avais même tiré de là une théorie de l'émotion qui a été adoptée par la psychologie physiologique française (1911). Je faisais, il est vrai, toute réserve, disant que ce qui me paraissait indiqué, c'était de faire intervenir les chronaxies, mais que leur jeu pouvait être complexe.

En réalité, il semble bien y avoir dans le système nerveux un certain nombre de fonctionnements par isochronisme. On a vu (§ 136) que BOURGUIGNON a trouvé les mêmes chronaxies pour tous les muscles de chaque groupe synergique. Il faut ajouter que la chronaxie des nerfs sensitifs cutanés est apparue au même auteur, dans chaque région, égale à la chronaxie des muscles sous-jacents. J'ai laissé de côté dans cet ouvrage la chronaxie des nerfs sensitifs qui demande une discussion délicate et de nouvelles recherches. Je dirai pourtant que chez la Grenouille, par une méthode toute différente évidemment de celle de BOURGUIGNON qui cherche un seuil subjectif, j'avais déjà constaté que les nerfs cutanés dorsaux ont dans la région scapulaire la même chronaxie que les muscles des membres antérieurs, soit deux fois plus grande environ que dans la région lombaire, où les nerfs cutanés ont la même chronaxie à peu près que les muscles des membres postérieurs. Et dans le sciatique, les fibres dont l'excitation déclenche le réflexe croisé ont même chronaxie que les nerfs des muscles intéressés (L. et M. LAPICQUE, 1912). Cette égalité est évidemment significative.

Mais il y a sûrement aussi, dans le système nerveux central, des fonctionnements hétérochrones. On sait depuis fort longtemps que, pour obtenir un réflexe sur la moelle après mise hors jeu des centres supérieurs, il faut *sommer* l'excitation, c'est-à-dire la répéter un certain nombre de fois à petit intervalle.

Il existe bon nombre d'organes, musculaires ou autres, qui ne répondent non plus qu'à des excitations sommées ; les nerfs qui les commandent doivent réitérer leur influx pour obtenir une réponse. J'ai appelé ces nerfs *itératifs*, et depuis 1912, où j'ai commencé, avec MEYERSON, l'étude de ces nerfs par le pneumogastrique, nerf d'arrêt du cœur, j'ai fait de nombreuses recherches dans ce domaine, et plusieurs de mes collaborateurs y ont apporté d'importantes contributions. Or on peut toujours mesurer la chronaxie d'un nerf itératif ; on peut quelquefois mesurer la chronaxie de l'appareil terminal

(tunique musculaire des vaisseaux, cellules pigmentaires, par exemple) et dans ce cas, on constate un hétérochronisme considérable, l'appareil terminal ayant une chronaxie beaucoup plus grande que celle du nerf.

La direction dans laquelle je cherche des précisions est la suivante :

Il y a à considérer quatre éléments de l'excitation ; 1<sup>o</sup> le nombre ; 2<sup>o</sup> la fréquence des stimulus ; 3<sup>o</sup> la durée de chaque stimulus ; 4<sup>o</sup> son intensité. On obtient des lois d'excitation en maintenant fixe deux éléments, et en cherchant comment, en fonction du 3<sup>e</sup>, varie le 4<sup>e</sup>.

Le nombre et la fréquence étant fixes, la relation de la durée à l'intensité donne une chronaxie ; c'est la chronaxie du nerf (fait démontré de plusieurs manières).

La durée du stimulus étant fixe, l'intensité varie soit en fonction du nombre, soit en fonction de la fréquence suivant des *lois de sommation* qui caractérisent l'organe d'aboutissement (fait également démontré expérimentalement).

Ces lois de sommation dépendent de la chronaxie de l'organe d'aboutissement et du rapport entre cette chronaxie et la chronaxie du nerf itératif. Cette relation est abordée indirectement par l'étude des lois de l'*addition latente* de RICHET, c'est-à-dire de l'excitation d'un muscle (d'un muscle lent pour la commodité de la recherche) au moyen de stimulus très brefs par rapport à sa chronaxie et pris au-dessous de l'intensité liminaire du stimulus isolé. Un certain nombre de ces stimulus paraissent nuls et non avendus (latence) ; un dernier stimulus surajouté atteint le seuil.

En partant de chiffres expérimentaux nombreux patiemment recueillis sur ma demande par M. et Mme CHAUCHARD, j'ai pu établir entre les divers éléments de l'excitation itérative une relation mathématique assez simple qui suit bien les valeurs expérimentales ; cette relation contient une constante de temps liée à la chronaxie d'une manière qui reste à préciser (*Annales de Physiologie et de Physicochimie biologique*, 1925).

Quand ces études seront assez poussées, on peut espérer arriver à déterminer la chronaxie des neurones centraux ; comme on pourra, et ceci semble très prochain, déterminer aussi une chronaxie pour la glande sous-maxillaire, par exemple, et expliquer la paralysie excito-sécrétoire par l'atropine d'une façon analogue à la théorie de la curarisation. On entrevoit dans ce domaine des nerfs itératifs des changements de théories analogues à ceux que la chronaxie a amenés dans la curarisation. L'atropine, par exemple, ne paraît nullement un poison nerveux, mais un poison musculaire, *curare des muscles lisses*, a-t-on dit ; l'expression est probablement très exacte. L'atropine augmente la chronaxie, tout comme le curare (M. LAPICQUE

et C. VEIL, 1919) ; mais le curare agit de préférence sur les muscles à petite chronaxie, et d'autant plus que leur chronaxie est plus petite (L. et M. LAPICQUE, 1910) laissant intacts les muscles à grande chronaxie ; l'atropine agit de préférence sur les muscles à grande chronaxie, d'autant plus que leur chronaxie est plus grande, laissant intacts les muscles à petite chronaxie.

Le myocarde auriculaire et ventriculaire présente chez tous les Vertébrés une relation chronaxique définie avec le faisceau de jonction auriculo-ventriculaire, la chronaxie du faisceau étant environ triple de celle du myocarde. Les poisons qui changent ce rapport produisent des troubles du rythme cardiaque, en particulier l'alloorhythmie (arrêt de la transmission de l'excitation entre l'oreillette et le ventricule) ; en général ces poisons, comme ceux dont nous venons de parler, ont une activité graduée suivant la chronaxie du muscle, agissant plus ou moins sur le gastrocnémien de la Grenouille d'une part et le pied de l'Escargot de l'autre, par exemple ; ils attaquent le myocarde et le faisceau suivant ce même ordre. Il y a là des faits intéressants d'une part, pour la théorie, toujours indécise, de la conduction nerveuse ou musculaire dans le cœur ; d'autre part, pour la connaissance des médicaments cardiaques.

Un tissu déterminé, pris dans une espèce déterminée sous les conditions normales, présente chez tous les individus une chronaxie déterminée. Ce caractère physiologique constant repose évidemment sur une constitution constante. De quelle nature est cette condition matérielle, substratum de la chronaxie ? Dans les nerfs myélinisés j'ai constaté avec LEGENDRE, en 1913, une relation manifeste entre le diamètre des fibres et la chronaxie ; le diamètre est d'autant plus grand que la chronaxie est plus petite, c'est-à-dire que la vitesse est plus grande. Les chiffres que nous avons donnés alors sont à reviser ; il a dû s'y glisser quelque erreur relativement à l'échelle de nos grossissements, mais la relation est certaine. Or, depuis qu'on regarde au microscope, on sait qu'il y a de petites et de grosses fibres nerveuses ; on n'avait jamais pu trouver une signification à cette différence ; c'était la notion de chronaxie qui manquait.

Tout cela, publié dans des notes éparses, demande encore un peu de travail avant qu'on ne puisse le coordonner dans un ensemble systématique et précis comme celui que j'ai essayé de constituer ici.

Le présent ouvrage ne traite que de la chronaxie en elle-même ; je me suis simplement permis, dans cette conclusion, d'ouvrir quelques perspectives sur les applications physiologiques de la chronaxie.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- APOSTOLAKI et DERIAUD, 1925. Variations de la chronaxie au cours de dégénérescences expérimentales (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 92, p. 1482).
- D'ARSONVAL, 1889. Nouveaux appareils destinés aux recherches d'électro-physiologie (*Archives de Physiologie*, 5<sup>e</sup> série, t. 1, p. 424.)
- BEZOLD, 1861. *Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln* (330 p. in-8°, Leipzig).
- BLUMENFELDT, 1923. Ueber die Bedeutung der Ampère-Coulomb Quotienten (reduzierte Reizzeit) in Physiologie und Pathologie (*Zeitch. f. experim. Medizin*, t. 35, p. 76-127.)
- BLUMENFELDT, 1925. Ueber den Einfluss von Kalium- und Calciumsalzen auf die Erregbarkeit der Froschnerven (*Biochem. Zeits.*, t. 156, p. 236).
- BOURGUIGNON (G.), 1923. *La chronaxie chez l'homme. Etude de physiologie générale des systèmes neuro-musculaires et des systèmes sensitifs.* (Thèse de sciences, Paris, chez Masson, 417 p.)
- BOURGUIGNON et LAUGIER, 1912. Vitesse d'excitabilité et courant induit. I. Etude sur l'homme normal; II. Evolution de réactions de dégénérescence (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 72, p. 376 et 416).
- BRÜCKE (E.), 1867. Ueber den Einfluss der Stromesdauer auf die elektrische Erregung der Muskeln (*Sitz. der K. Akad. d. Wissensch., Wien, Math-Natur. Cl.* 2<sup>e</sup> Abth., t. 56, p. 594-602).
- BRÜCKE (E.), 1868. Ueber die Reizung der Bewegungsnerven durch elektrische Ströme (*Ibid.*, t. 58, p. 451-466).
- BREMER et RYLANT, 1925. Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'action de la strychnine sur le système nerveux central (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 92, p. 199.)
- CARDOT et LAUGIER, 1914. Influence de l'écartement des électrodes dans les mesures d'excitabilité (*C. R. Soc. Biol.*, t. 76, p. 539).
- CAMIS, 1919. Observations sur quelques travaux relatifs à la curarisation du *Leptodactylus ocellatus* (*Journ. de Physiol. et de Pathologie gén.*, t. 18, p. 497-502).
- CLUZET (J.), 1905. *Loi d'excitation des nerfs par décharges de condensateurs*, (Thèse de sciences de Paris, 116 p.)
- CLUZET (J.), 1913. Electrodiagnostic au moyen d'un condensateur réglable (*C. R. Soc. Biol.*, t. 74, p. 1327).
- DAVIS (H.), 1923. The relationship of the « Chronaxie » of Muscle to the Size of the stimulating Electrode (Preliminary Report) (*Journ. of Physiol.*, t. 57, p. LXXXI).
- DU BOIS REYMOND, 1848. *Untersuchungen über thierische Electricität* (2 vol., Berlin).
- CYBULSKI et ZANIETOWSKI, 1894. Ueber die Anwendung des Condensators zur Reizung der Nerven und Muskeln statt des Schlittenapparates von Du Bois Reymond (*Pflüger's Archiv*, t. 56, p. 45).
- ENGELMANN, 1870. Beiträge zur allgemeinen Muskel und Nerven Physiologie.

- I. Ueber die electriche Erregung der Ureter, mit Bemerkungen über die electriche Erregung in allgemein (*Pfluger's Archiv*, t. 3, p. 247-326).
- EUCKEN, 1908. Ueber den Verlauf der galvanischen Polarisation durch Kondensator-entladung. Anwendung auf die Nervenreizung (*Sitz. ber. d. K. preuss. Akad. d. Wiss.*, 1<sup>er</sup> sem., p. 524).
- EUCKEN, 1908. Zur Theorie der elektrischen Nervenreizung durch Kondensator-entladung (*Pfluger's Archiv*, t. 123, p. 454).
- EUCKEN et MIURA, 1911. Zur Nernstchen Theorie der Nervenreizung (*Pfluger's Archiv*, t. 140, p. 593).
- FICK, 1863. *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen* (Braunschweig., 68 p. in-4°).
- GILDEMEISTER, 1904. Untersuchungen über elektrische Nervenreizung und Bemerkungen zur Theorie derselben (*Pfluger's Archiv*, t. 101, p. 203).
- GILDEMEISTER, 1910. Die allgemeine Gesetz des elektrischen Reizes (*Pfluger's Archiv*, t. 131, p. 199-200).
- GILDEMEISTER, 1913. Die allgemeinen Gesetze des elektrischen Reizes. I. Die Nutzzeit und ihre Gesetze (*Zeitsch. f. Biol.*, t. 62, p. 358-396).
- GILDEMEISTER et O. WEISS, 1909. Ueber indirekte Muskelreizung durch Stromstöße und Strompausen (*Pfluger's Archiv*, t. 130, p. 329-345).
- GOTCH et MACDONALD, 1896. Temperature and Excitability (*Journ. of Physiology*, t. 20, p. 283).
- GUGLIEMETTI (J.), 1921. Etudes sur la curarisation de *Leptodactylus ocellatus*. Excitabilités musculaires (*Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 19, p. 74-79).
- HILL (A. V.), 1910. A new mathematical treatment of Changes of ionic concentration in Muscle and Nerve under the action of electric currents with a theory as to their mode of excitation (*Journ. of Physiology*, t. 40, p. 190-224).
- HERMANN (L.), 1906. Ueber indirekte Muskelreizung durch Kondensator-entladungen (*Pfluger's Archiv*, t. 111, p. 537-566).
- HERMANN (L.), 1909. Untersuchungen über indirekte Muskelreizung durch abgebrochene Kondensator-entladungen (nach Versuchen von Alfred Adam), *Ibid.*, t. 127, p. 172.
- HOORWEG (L.) (in Utrecht), 1892. Ueber die elektrische Nervenerregung (*Pfluger's Archiv*, t. 52, p. 87).
- HOORWEG (L.), 1904. Recherches sur l'excitation électrique des nerfs (*Archives Teyler*, série 2, t. 9, 2<sup>e</sup> part.).
- JINNAKA et AZUMA, 1922. I. Electric Current as a Stimulus with respect to its Duration and Strength (*Proceedings of the Royal Soc.*, B., t. 94, p. 49-70).
- JINNAKA et AZUMA, 1922. II. Changes of electrical Excitability of Amphibian Muscle Fibre and Discussion of A. V. Hill's Excitation Formula (*Ibid.*, p. 71).
- KOENIG (J.), 1870. Beiträge zur Theorie der elektrischen Nervenreizung (*Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss.*, Wien, *Math. Natur. Cl.*, t. 62, p. 537-546).
- KRIES (VON), 1884. Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlicher Verlauf der zur Reizung dienenden Elektrizitäts Bewegungen (*Arch. f. Physiol.* p. 337).
- LAPICQUE (L.), 1907. I. Sur l'excitation par décharge de condensateurs ; détermination directe de la durée et de la quantité utiles (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 62, p. 701).
- LAPICQUE (L.), 1907. II. Recherches quantitatives sur l'excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation (*Journal de Physiol. et de Pathol. gén.*, t. 9, p. 620-635).
- LAPICQUE (L.), 1907. III. Polarisation de membrane reproduisant la loi de l'excitation électrique des nerfs (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 63, p. 37).
- LAPICQUE (L.), 1907. IV. Plan d'une théorie physique du fonctionnement des centres nerveux (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 63, p. 787).
- LAPICQUE (L.), 1908. I. Orthorhéonome à volant. Excitabilité de nerfs diffé-

- rents pour des ondes électriques lentes ou rapides (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 64, p. 6).
- LAPICQUE (L.), 1908. II. Excitation par double condensateur (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 64, p. 336).
- LAPICQUE (L.), 1908. III. Electrodes au chlorure d'argent (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 65, p. 215).
- LAPICQUE (L.), 1908. IV. Sur la théorie de l'excitation électrique. Expérience montrant qu'il n'y a pas une durée limitée pour l'excitation (*Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 10, p. 601 et 624).
- LAPICQUE (L.), 1909. I. Définition expérimentale de l'excitabilité (*C. R. Soc. de Biol.* t. 67, p. 280).
- LAPICQUE (L.), 1909. II. Conditions physiques de l'excitation électrique étudiées sur un modèle hydraulique de la polarisation (*Journ. de Physiol. et de Path. gén.* t. 11, p. 1009 et 1035).
- LAPICQUE (L.), 1910. Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire. (*Revue gén. des Sciences*, 15 février).
- LAPICQUE (L.), 1911. Essai d'une nouvelle théorie physiologique de l'émotion. (*Journ. de Psychologie*, p. 1).
- LAPICQUE (L. et M.), 1903. I. Variation de la loi d'excitation électrique pour les muscles de la Grenouille suivant la rapidité de la contraction (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 55, p. 445).
- LAPICQUE (L. et M.), 1903. II. Expériences sur la loi d'excitation électrique chez quelques Invertébrés (*Ibid.*, p. 608).
- LAPICQUE (L. et M.), 1903. III. Recherches sur la loi d'excitation électrique (*Journ. de Physiologie et de Path. gén.*, t. 5, p. 842 et 991).
- LAPICQUE (L. et M.), 1905. Durée des processus d'excitation pour différents muscles (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 58, p. 501).
- LAPICQUE (L. et M.), 1906. I. Comparaison de l'excitabilité du muscle à celle de son nerf moteur (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 58, p. 898).
- LAPICQUE (L. et M.), 1906. II. Variation d'excitabilité du muscle dans la curarisation (*C. R. de Biol.*, t. 58, p. 991).
- LAPICQUE (L. et M.), 1907. Influence d'une variation locale de température sur l'excitabilité du nerf moteur (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 62, p. 925).
- LAPICQUE (L. et M.), 1908. I. Excitation par double condensateur : influence de la température et de la vitesse propre du nerf (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 64, p. 589).
- LAPICQUE (L. et M.), 1908. II. Sur le mécanisme de la curarisation (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 65, p. 733).
- LAPICQUE (L. et M.) 1909. Excitabilité électrique de l'estomac de la Grenouille (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 67, p. 283).
- LAPICQUE (L. et M.), 1910. I. Détermination de la chronaxie par décharge de condensateurs (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 68, p. 797).
- LAPICQUE (L. et M.), 1901. II. Action du curare sur les muscles de divers animaux (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 68, p. 1007).
- LAPICQUE (L. et M.), 1911. Durée utile des décharges de condensateurs ; expériences sur l'Escargot (*C. R. Acad. des sciences*, t. 153, p. 125).
- LAPICQUE (L. et M.), 1912. I. Curarisation par la vératrine ; antagonismes dans la curarisation (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 72, p. 283).
- LAPICQUE (L. et M.), 1912. II. Mesure analytique de l'excitabilité réflexe (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 72, p. 871).
- LAPICQUE (L. et M.), 1913. Action locale de la strychnine sur le nerf ; hétérochronisme non curarisant ; poisons pseudo-curarisants (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 74, p. 1012).
- LAPICQUE (L. et M.), 1914. Action de divers poisons musculaires (alcaloïdes) sur l'imbibition du muscle (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 77, p. 288).
- LAPICQUE (L. et M.), 1919. Modification de l'excitabilité musculaire par la fatigue (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 82, p. 772).
- LAPICQUE (L. et M.), 1922. Excitabilité électrique des chromatophores chez les Spirogyres (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 87, p. 507).

- LAPICQUE (L. et M.), 1925. Nouvelle démonstration de l'égalité des chronaxies entre le muscle strié et son nerf moteur (*C. R. Acad. sc.*, t. 180, p. 1056).
- LAPICQUE et CARDOT, 1909. Actions polaires antagonistes dans l'excitation électrique du cœur de l'Escargot (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 67, p. 115).
- LAPICQUE et FAURÉ-FREMIET, 1913. Mesure de l'excitabilité électrique de la Vorticelle (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 74, p. 1194).
- LAPICQUE et LAUGIER, 1921. Distance des électrodes et excitation; discussion du modèle physique de la polarisation dans les nerfs (*Journ. de Physiol. et Path. gén.*, t. 19, p. 528).
- LAPICQUE et PETETIN, 1910. Nouvelles recherches sur un modèle de la polarisation en vue de la théorie physique de l'excitation (*Journ. de Physiol. et Path. gén.*, t. 12, p. 696).
- LAPICQUE (M.), 1905. Recherches sur l'excitabilité électrique de différents muscles de Vertébrés et d'Invertébrés (*Thèse de sciences*, Paris).
- LAPICQUE (M.) et WEILL (J.), 1909. Emploi de la bobine d'induction pour la comparaison des vitesses d'excitabilité (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 66, p. 355).
- LAPICQUE (M.) et VEIL (C.), 1916. Vitesses musculaires mesurées par la chronaxie dans les différentes cavités du cœur et les faisceaux de passage (*C. R. Acad. sciences*, t. 163, p. 103).
- LAPICQUE (M.) et VEIL (C.), 1919. Action de l'atropine sur le muscle (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 82, p. 153).
- LAPICQUE (M.) et NATAN-LARRIER (M.), 1922. Action de l'adrénaline sur l'excitabilité musculaire et sur la fatigue (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 86, p. 474).
- KEITH LUCAS, 1906. I. On the conducted Disturbance in Muscle (*Journ. of Physiol.*, t. 34, p. 51-83).
- KEITH LUCAS, 1906. II. On the optimal electric Stimuli of normal and curarised Muscle (*Ibid.*, p. 372-390).
- KEITH LUCAS, 1907. I. On the optimal electric Stimuli of Muscle and Nerve (*Ibid.*, t. 35, p. 103-114).
- KEITH LUCAS, 1907. II. The analysis of complex excitable Tissues, by their Response to electric Currents of short duration (*Ibid.*, p. 310-331).
- KEITH LUCAS, 1907. III. The excitable Substances of amphibian Muscle (*Ibid.*, t. 36, p. 113-135).
- KEITH LUCAS, 1907. IV. On the Rate of variation of the exciting Current as a Factor of electric Excitation (*Ibid.*, p. 253-274).
- KEITH LUCAS, 1908. I. The Temperature-Coefficient of the Rate of Conduction in Nerve (*Ibid.*, t. 37, p. 112-121).
- KEITH LUCAS, 1908. II. On the Rate of development of the excitatory Process in Muscle and Nerve (*Ibid.*, p. 459-480).
- KEITH LUCAS, 1910. An analysis of changes and differences in the excitatory Process of Nerves and Muscles based on the physical Theory of Excitation (*Ibid.*, t. 40, p. 225-249).
- KEITH LUCAS, 1912. The Process of Excitation in Nerve and Muscle (*Croonian Lecture, Proceed. of the Royal Soc.*, B., t. 85, p. 495-524).
- KEITH LUCAS, 1917. On Summation of propagated Disturbances in the claw of Astacus and on the double neuro-muscular System of the adductor (*Journ. of Physiology*, t. 51, p. 1-35).
- LAUGIER (H.), 1913. Vitesse d'excitabilité et courants induits; méthodes nouvelles en électrodiagnostic (*Thèse de médecine*, Paris).
- NERNST, 1899. Zur Theorie der elektrischen Reizung (*Nachrichten K. ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math. Phys. Kl.*, p. 104).
- NERNST, 1908. I. Zur Theorie der galvanischen Polarisation: Anwendung zur Berechnung der Reizwirkungen elektrischer Ströme (*Sitz. ber. d. K. preuss. Akad. d. Wiss.*, I<sup>e</sup> sem., p. 1).
- NERNST, 1908. II. Zur Theorie der elektrischen Reize (*Pflüger's Archiv.*, t. 122, p. 275).
- NERNST et BARRATT, 1904. Ueber die elektrischen Nervenreizung durch Wechselströme (*Zeitsch. f. Elektroch.*, t. 35, p. 664).



- OBRE, 1914. Etude sur l'action curarisante de la scopolamine (*Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 16, p. 655-670).
- PFLÜGER, 1859. *Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus*. Berlin.
- REBELLO et FONTES, 1925. La paralysie par le curare et la paralysie curariforme par la strychnine (*C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 912).
- DEL RIO HORTEGA, 1925. La plaque motrice (*Soc. de Biol. Séance plénière avril*).
- ROUGET, 1862. Note sur la terminaison des nerfs moteurs (*C. R. Acad. des sc.*).
- ROUGET, 1864. Mémoire sur la terminaison des nerfs moteurs (*Journ. de la Physiol.*, t. 5, p. 574).
- SCHOTT (J.), 1891. Ein Beitrag zur elektrischen Reizung des quergestreiften Muskels von seinen Nerven aus. (*Pflüger's Archiv.*, t. 48, p. 354-385).
- UMRATH (K.), 1925. Zur Theorie der elektrischen Erregung (*Biologia generalis*, t. 1, p. 396-481).
- WALLER (A.), 1899. (*Proc. Physiol. Soc., Journ. of Physiology*, t. 24, et *Proc. Royal Soc.* t. 45, p. 214).
- WEILL (Jeanne), 1913. Action sur le nerf moteur et le muscle de quelques poisons considérés comme curarisants (*Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 15, p. 790-795).
- WEISS (G.), 1901. I. Recherches sur l'excitation des nerfs par les courants de très courtes durées (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 53, p. 253).
- WEISS (G.), 1901. II. Excitation des nerfs par deux ondes successives et très courtes (*Ibid.*, p. 400).
- WEISS (G.), 1901. III. La loi de l'excitation électrique des nerfs (*Ibid.*, p. 466).
- WEISS (G.), 1901. IV. Sur la possibilité de rendre comparables entre eux les appareils servant à l'excitation électrique (*Arch. italiennes de Biologie*, t. 35, p. 413-446).
- WILKE et ATZLER, 1912. Experimentelle Beiträge zum Problem der Reizleitung in Nerven (*Pflüger's Archiv.*, t. 146, p. 434).
-



## TABLE DES MATIÈRES

---

AVANT-PROPOS.....	5
-------------------	---

### INTRODUCTION

1. L'irritabilité.....	7
2. Mesure de l'excitabilité.....	8
3. L'électricité comme excitant.....	10
4. Le muscle et son nerf moteur.....	11
5. Muscle strié et muscle lisse.....	12
6. Différence d'excitabilité.....	15
7. « On sent l'abscisse ».....	17

### PREMIÈRE PARTIE

#### Historique

##### CHAPITRE PREMIER

##### *Du Bois-Reymond et ses prédécesseurs*

8. La Grenouille et l'Homme.....	19
9. Loi de DU BOIS-REYMOND.....	20
10. Discussion de la formule de DU BOIS-REYMOND.....	22
11. L'excitation est consécutive à une variation de courant.....	23
12. L'excitation dépend de la rapidité de la variation.....	25

##### CHAPITRE II

##### *De Pflüger à Engelmann*

13. PFLÜGER et l'électrotonus.....	28
14. Recherches de VON BEZOLD.....	29
15. Recherches de FICK sur l'Anodonte.....	30
16. Généralisation à la Grenouille.....	32
17. BRÜCKE ; muscles paralytiques et muscles curarisés.....	33
18. Essai d'expression du rôle de la durée dans l'excitation.....	34
19. Recherches d'ENGELMANN sur l'uretère ; influence de la durée.....	37
20. Influence de la rapidité de variation.....	38
21. Diverses autres constatations.....	39
22. Généralisation ; le <i>temps physiologique</i> .....	40

## CHAPITRE III

*30 ans de dogmatisme*

23. Recherches de KÖNIG.....	43
24. Le « Handbuch » de HERMANN.....	45
25. VON KRIES ; l'orthorhéonome ; le diviseur de l'excitation.....	46
26. Point de vue comparatif de GRÜTZNER.....	49
27. Recherches de SCHOTT.....	50
28. Critique expérimentale des résultats de SCHOTT.....	54

## CHAPITRE IV

*Débuts de la période moderne*

29. Recherches de HOORWEG.....	57
30. Formule de HOORWEG.....	59
31. Discussion.....	62
32. CYBULSKI et ZANIEWOWSKI ; DUBOIS (de Berne).....	64
33. A. D. WALLER ; la « caractéristique de l'excitation ».....	66
34. Recherche de Georges WEISS.....	68
35. Formule de WEISS ; identité avec la formule de HOORWEG.....	71
36. La rapidité caractéristique et les recherches de WEISS.....	72

## DEUXIÈME PARTIE

**Les données quantitatives de l'expérience**

## CHAPITRE V

*Relation entre l'intensité et la durée liminaires du courant constant*

37. Inexactitude de la loi hyperbolique pour les temps courts.....	75
38. Nos expériences d'Arcachon.....	76
39. Précautions à prendre avec les muscles lents.....	77
40. Résultats expérimentaux sur le Crabe et l'Aplysie.....	80
41. Objections et réponses.....	83
42. Généralisation ; expériences sur l'estomac de la Grenouille.....	84
43. Expériences sur le pied et le cœur de l'Escargot.....	87
44. Discussion pour le gastrocnémien de la Grenouille.....	89
45. Inexactitude de la loi hyperbolique du côté des temps longs.....	90
46. Hypothèse de WEISS sur la limite de la durée d'excitation.....	92
47. Allure exacte de la loi expérimentale.....	93
48. Expériences précises sur le gastrocnémien de la Grenouille.....	94
49. Forme générale de la loi chez les animaux.....	97
50. Extension aux Protozoaires et aux Algues.....	98

## CHAPITRE VI

*La durée dans l'excitation par décharges de condensateurs*

51. Inexactitude de la formule de HOORWEG pour les décharges rapides.....	102
52. Discussion entre HERMANN et HOORWEG.....	103
53. Durée utile des décharges ; théories de WEISS, CLUZET, DUBOIS.....	104
54. Hypothèse de HERMANN.....	109
55. Expériences personnelles.....	110

56. Comparaison avec le courant constant.....	116
57. Confrontation des diverses théories avec l'expérience.....	119
58. Contrôle par des mesures sur l'Escargot.....	120

## CHAPITRE VII

*Les courants progressifs*

59. Résumé des données classiques.....	124
60. Expériences de KEITH LUCAS.....	125
61. Expériences personnelles à l'orthorhéonome.....	127
62. Double condensateur.....	129
63. Excitation sélective par la durée.....	131
64. Durée utile des courants progressifs.....	132
65. Etablissement exponentiel et établissement linéaire.....	136
66. La durée du processus d'excitation varie avec la forme du courant.....	137
67. Quantité d'électricité nécessaire pour l'excitation avec les courants progressifs.....	139

## TROISIÈME PARTIE

## Essais de théorie

## CHAPITRE VIII

*Théorie de Nernst*

68. Point de départ exposé par l'auteur.....	141
69. Application aux courants alternatifs.....	143
70. Vérifications expérimentales ; ZEYNEK.....	144
71. Application aux courants constants de brève durée ; loi de la racine carrée du temps.....	145
72. Réserve pour les cas des courants prolongés ou progressifs ; <i>l'accommodation</i> .....	148
73. Confrontation avec les données expérimentales.....	149
74. Domaine d'application de la loi de NERNST.....	151
75. Imprécision de l'idée d'accommodation.....	153
76. Discussion des conceptions physiques prises comme base.....	155
77. Théorie pour les décharges des condensateurs par EUCKEN.....	157

## CHAPITRE IX

*Essais personnels et formule de Hill*

78. Essai provisoire sur le schéma de HELMHOLTZ.....	162
79. Loi exponentielle ; variations symétriques de ses deux paramètres..	164
80. Expériences physiques sur la polarisation des membranes.....	166
81. Modification à l'hypothèse de NERNST ; modèle hydraulique.....	169
82. Etude mathématique de A. V. HILL.....	173
83. Objection algébrique de HILL contre la théorie ci-dessus.....	177
84. Réponse à cette objection.....	179
85. Deuxième modèle hydraulique.....	183
86. Relation théorique entre la perméabilité et l'excitabilité.....	187
87. Notion de perméabilité sans membrane.....	188
88. Expériences pharmacodynamiques.....	189
89. Discussion théorique.....	191
90. Retour à l'électrotonus ; conducteur à noyau de mercure.....	193
91. Influence de la distance des électrodes.....	196

## CHAPITRE X

*Recherche d'une constante de temps mathématique*

92. A défaut d'une théorie physique, recherche d'une formule empirique.	200
93. Erreurs pratiques avec la formule exponentielle.....	201
94. Cas particulier de l'exponentielle de HILL.....	202
95. Erreurs pratiques avec la formule hyperbolique de HOORWEG-WEISS.	204
96. Point caractéristique dans l'énergie liminaire en fonction du temps...	207
97. Formule tirée de l'énergie représentée par une hyperbole.....	209
98. Relation entre la constante de temps de cette formule et la chronaxie..	216

## QUATRIÈME PARTIE

**La chronaxie, donnée expérimentale**

## CHAPITRE XI

*Définition de la chronaxie*

99. La chronaxie au sens large.....	219
100. Comment préciser la chronaxie par un chiffre.....	220
101. La rhéobase ; repérage de la chronaxie par un multiple défini de cette valeur.....	222
102. Choix du double de la rhéobase.....	224
103. Discussion de priorité.....	227
104. La définition d'une excitabilité exige deux paramètres.....	230
105. Influence des conditions instrumentales sur les valeurs expérimentales de ces paramètres.....	233
106. La chronaxie caractérise la région catodique.....	239

## CHAPITRE XII

*Isochronisme du muscle et de son nerf moteur. Théorie de la curarisation*

107. Problème de l'excitation musculaire dite directe.....	241
108. La curarisation.....	243
109. Le curare augmente la chronaxie musculaire.....	245
110. Démonstration par les courants progressifs.....	245
111. Curarisation par la strychnine sans altération de la chronaxie musculaire.....	248
112. La triple excitabilité de K. LUCAS ; première esquisse.....	249
113. Expériences avec le courant constant ; courbes complexes.....	251
114. Discussion de la combinaison $\alpha\gamma$ .....	252
115. Discussion de l'excitabilité $\beta$ .....	255
116. Discussion des courbes triples et conclusion.....	258
117. Expériences de JINNAKA et AZUMA.....	262
118. La substance $\beta$ et la curarisation ; K. LUCAS, CAMIS, GUGLIEMMETTI...	264
119. La plaque motrice traditionnelle, mythe anonyme.....	267
120. Structure réelle de la plaque motrice.....	269
121. Théorie chronologique de la curarisation.....	272
122. Divers hétérochronismes curarisants ; épreuve cruciale.....	274
123. Curarisation dans la fatigue musculaire.....	278
124. La dégénérescence musculaire.....	281

## CHAPITRE XIII

*Technique instrumentale de la chronaxie*

125. Force électromotrice ; accumulateurs et réducteur de potentiel.....	283
126. Electrodes impolarisables.....	289
127. Résistance et self-induction.....	296
128. Précautions relatives à la préparation physiologique.....	302
129. Les rhéotomes ; pendule de HELMHOLTZ.....	304
130. Rhéotome balistique de WEISS.....	306
131. Pendule de KEITH LUCAS.....	309
132. Chronaximètre.....	311

## CHAPITRE XIV

*Mesure par les condensateurs ; chronaximétrie clinique*

133. Les condensateurs ; charge et décharge.....	316
134. Mesure de la chronaxie par les condensateurs.....	320
135. Application à l'homme et à la clinique ; technique de BOURGUIGNON...	325
136. Résultats physiologiques de BOURGUIGNON.....	327
137. Desiderata de l'électrodiagnostic clinique.....	329
138. Amélioration du chronaximètre. Contrôle physiologique.....	332

## CHAPITRE XV

*Indices chronaxiques*

139. L'excitabilité faradique.....	337
140. Relation entre les ondes induites d'ouverture et de fermeture.....	340
141. Indice par une capacité sous voltage fixe.....	343
142. <i>Pouvoir d'accumulation</i> de v. KRIES.....	345
143. <i>Temps réduit</i> de CREMER.....	346
144. — log. $\theta$ de HILL et K. LUCAS.....	349

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	353
----------------------------------	-----









KOLEKCJA  
SWF UJ

A  
706

Biblioteka Gł. AWF w Krakowie



1800056004