

ÉTUDES SUR LA CONTRACTION DES MUSCLES EMBRYONNAIRES (*).

ERNESTO EGIDI

(Laboratoire de Physiologie de la R. Université de Torino
dirigé par le Prof. A. HERLITZKA).

RÉSUMÉ DE L'A.

(Avec 5 figg. d. l. t.)

Les recherches qu'on a faites jusqu'à présent sur les muscles embryonnaires ne sont pas bien nombreuses et cela surtout à cause de la grande fragilité des muscles mêmes qui ne permet pas l'emploi des moyens communs d'enregistrement, de sorte que la plupart des expérimentateurs ont dû se borner à la recherche de l'apparition de l'excitabilité (PREYER, WEISS), ou à des études sur l'embryon *in toto* (LEVI et GALEOTTI), ou sur des muscles non squelettiques (FANO et BADANO, BOTTAZZI).

Les seuls graphiques de muscles embryonnaires squelettiques isolés, obtenus jusqu'à présent sont ceux de BOTTAZZI. Cet A. expérimenta sur des préparations phréno-diaphragmatiques d'embryon de mammifère (chien, vache) à un stade de développement très avancé, ou sur des nouveau-nés.

Plus récemment OLIVO apporta une contribution remarquable à la connaissance de cet argument. OLIVO fit des études sur l'époque de l'apparition de l'excitabilité et tenta de calculer les temps latents pendant les premières phases du développement.

Sur des embryons de poulet j'ai fait des recherches regardant: 1) le comportement des deux premières phases de la secousse simple (excitation latente et durée de la phase d'énergie croissante); 2) le nombre des stimulations par seconde, nécessaire pour produire le téтанoscomplet; 3) le rapport entre la hauteur de la secousse simple et cel-

(*) *Archivio di Scienze Biologiche*, XX, 549-566, 1934, XIII, avec 9 figg. d. l. t.). - Pour la bibliographie voir la Note complète.

le des contractions tétaniques, de même que: 4) le rapport entre la distance de deux stimulations successives du tétanos et: 5) la durée de l'énergie croissante. Tout cela a été étudié à partir de la dixième journée d'incubation, à cause de la difficulté technique due à la petitesse des membres et au manque de résistance des tissus pendant les premiers jours d'incubation.

Méthode de recherche. — L'appareil dont je me suis servi est une dérivation des modernes ultramicromètres, basés sur le principe que les variations de capacité, produites dans un condensateur inséré dans un circuit oscillant, provoquent des variations dans le courant émis par le circuit même, variations qu'on peut enregistrer moyennant un

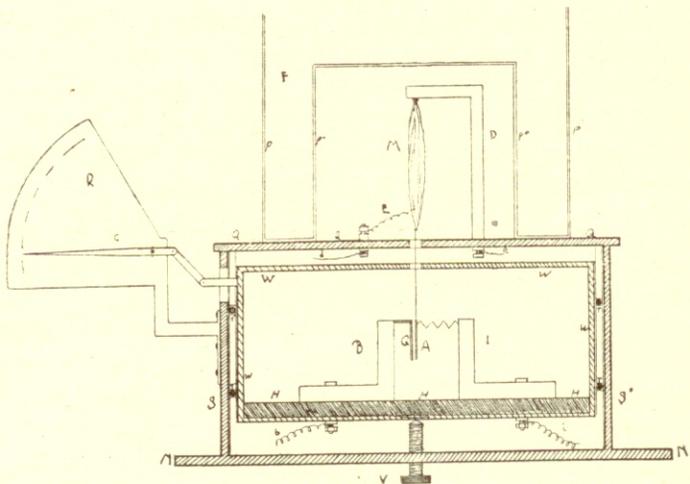


Fig. 1. — Chambre humide et plaques du condensateur variable (schématisé) G, plaque fixe du condensateur fixée, moyennant un support B, sur un socle en matière isolante H; la plaque A, mobile et unie, moyennant un fil, au muscle M, est raccordée à un support I par une bandelette en feuille d'étain large de 3 mm, pliée plusieurs fois à angle, de manière à laisser libres les mouvements de la plaque même. De B et de I partent, respectivement, les fils β et α qui vont à l'appareil révélateur. Les deux extrêmes du secondaire du charriot de Du Bois Reymond arrivent à la chambre humide moyennant les fils d et e , et au muscle moyennant la barre D et le fil E. Pour le jaugeage on fait descendre lentement toute la caissette W qui est solidaire avec la plaque G, et qui glisse le long des supports S et S' qui maintiennent immobile le plan Q de la chambre humide. Le mouvement de descente est amplifié 10 fois par le levier C qui court devant l'échelle R. F est la section de la chambre humide dont P et P' sont les parois externes et P''P''' sont les parois internes. Entre les premières et les secondes l'eau chaude circule. Le système moteur qui permet la descente de la caissette W est schématisé dans le dessin avec la vis V dont l'écrou serait contenu dans l'axe N et qui, en se dévissant, laisserait descendre la caissette. Le système de glissement, le long des supports S et S', est représenté par les 4 points T.

galvanomètre. L'appareil dont je me suis servi consiste en un circuit oscillant qui émet des ondes de 150 mètres et qui est raccordé avec un appareil récepteur dans le circuit duquel est intercalé un condensateur consistant en une plaquette fixe G (Fig. 1) et en une très légère plaque mobile (A) de cm 2×3 qui est suspendue au muscle. Le courant que l'appareil émet normalement est compensé moyennant une pile, et porté, à travers un *shunt*, jusqu'à un microgalvanomètre qui, par effet de cette compensation, reste immobile tant que le muscle ne se contracte pas.

A la suite de la contraction musculaire la plaque mobile, qui normalement couvre toute la surface de la plaque fixe, se soulève, diminuant ainsi la superficie de correspondance des deux plaques. De cette manière la capacité du condensateur varie, de même que la fréquence du courant émis par l'appareil; par conséquent, on a une variation d'intensité du courant redressé, variation qui est enregistrée par le galvanomètre. Un filament incandescent d'une lampe de 150 W éclaire le miroir du galvanomètre même, et son image est réfléctée sur la fente d'un chimographe optique, derrière lequel se déroule le papier sensibilisé. Devant la même fente, et éclairés de manière à faire tomber leur ombre sur le papier sensibilisé, on place deux petits signaux DESPREZ, l'un desquels marque les temps, et l'autre, raccordé au primaire d'un charriot de DU BOIS REYMOND, marque le moment où l'on applique la stimulation ou, dans le tétanos, le nombre des stimulations apportées.

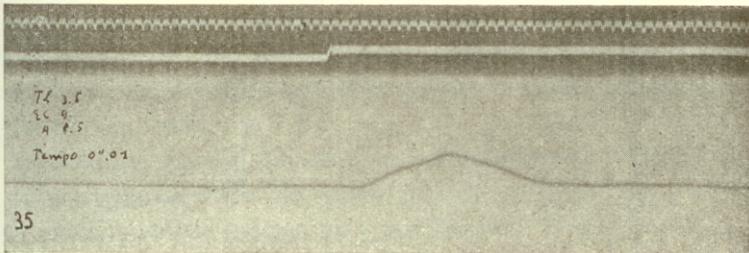


Fig. 2 — Graphique de contraction musculaire. Il faut le lire de gauche à droite; on voit, de haut en bas, l'indication des temps (10 σ), l'indication du moment de la stimulation et le graphique de la contraction.

Les recherches ont été faites en utilisant les muscles de la flexion dorsale du pied. Avant tout on détermina le seuil de la stimu-

Deux autres facteurs pouvaient fausser les résultats, tout en laissant inaltéré le rapport entre les diverses journées d'incubation, savoir: l'inertie du petit signal qui indiquait le moment où l'on appliquait la stimulation et celle du système révélateur, représentée presque exclusivement par l'inertie du galvanomètre. J'ai donc mesuré les erreurs dues à ces deux facteurs.

Le petit signal des stimulations résulta avoir un temps perdu de 3,75 σ et le galvanomètre un temps perdu de 8,6. Les résultats des expériences devaient donc être diminués de la différence entre ces deux temps, soit de 4,85 σ .

Dans la fig. 3 les petits cercles indiquent les moyennes des excitations latentes pour chaque jour d'incubation et une ligne droite réunit les valeurs extrêmes de la période d'incubation; une autre ligne représente celles du 1^{ier} et celles du 5^{ième} jour de vie extra-ovarique. Les points indiquent chaque valeur expérimentale.

Il convient d'observer avant tout l'excitation latente du poussin, 5 jours après sa naissance. Elle résulte de 6,32 σ ; l'excitation latente du poussin à peine né est légèrement supérieure. Pour ce qui concerne l'excitation latente pendant les diverses phases de développement, on remarque qu'elle diminue progressivement pendant le développement graduel de l'embryon, quoique, à parité de développement, tous les embryons ne présentent pas la même excitation latente. Elle diminue graduellement jusqu'à atteindre la moitié de la valeur existant au 10^{ième} jour, tout en restant supérieure à celle du poussin à terme. Pendant le 20^{ième} jour elle présente une forte et brusque diminution jusqu'à un tiers de sa valeur actuelle. La diminution graduelle, pendant la période d'incubation, doit, probablement, être mise en rapport avec une augmentation de myofibrilles striées qu'on constate pendant le développement de l'embryon.

La brusque diminution de l'excitation latente au 20^{ième} jour n'est pas un phénomène isolé. ROWINSKI et COLOMBO, en effet, ont démontré que, vers la même époque, on a une brusque diminution de la chronaxie avec une légère diminution de la rhéobase et apparition de l'excitabilité indirecte qui manquait auparavant. La diminution de la latence peut donc être interprétée comme due à ce que, d'une excitation de la fibre musculaire, on passe, à la fin de l'incubation, à une excitation des terminaisons nerveuses, c'est-à-dire que la longue latence initiale serait une latence de la fibre musculaire, peut-être sarco-

plasmati que; et que la courte latence finale serait une latence des terminaisons nerveuses et de l'excitation indirecte qui en dérive.

Dans plusieurs de mes graphiques j'ai eu occasion de remarquer un relâchement du muscle avant la contraction. Pour expliquer ce fait, que j'avais d'abord mis en rapport avec un réchauffement du muscle dû à une stimulation supérieure à la stimulation optimum, je crois qu'il faut accepter l'hypothèse formulée par BOTTAZZI, pour expliquer un fait analogue, constaté dans ses expériences sur les muscles embryonnaires, c'est-à-dire qu'il s'agit d'une inhibition du tonus du muscle.

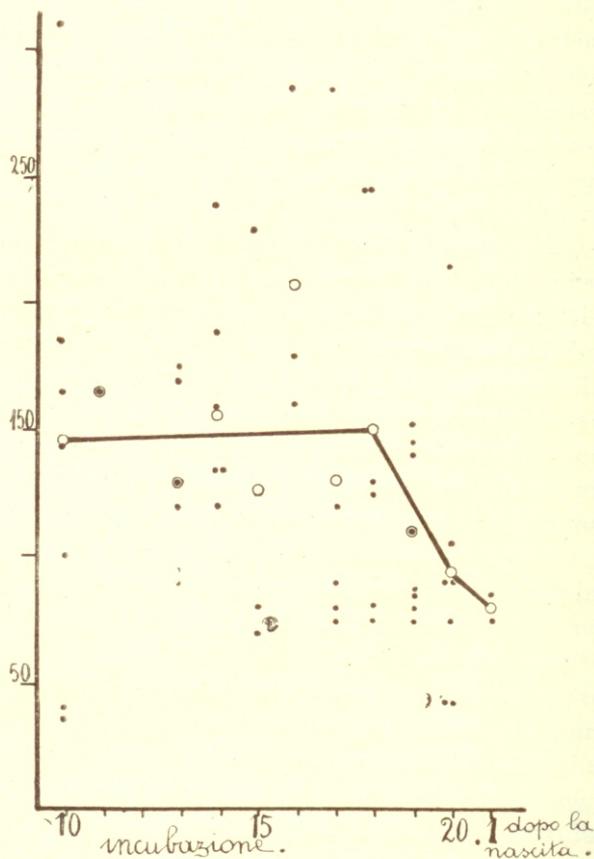


Fig. 4. — Durée de la phase d'énergie croissante. Sur l'ab. sont indiqués les jours d'incubation et de vie extra-ovarique; sur l'ord. la durée de la phase d'én. cr. (en σ)

Phase de l'énergie croissante.— On pouvait s'attendre qu'aussi dans les muscles embryonnaires, comme il arrive généralement, les variations de la phase d'énergie croissante fussent parallèles à celles de l'excitation latente.

Dans les graphiques de mes expér. (fig. 4) on observe, dans la phase d'énergie croissante, un vaste champ de distribution, qui va de 35 à 310 σ , avec des valeurs d'un ordre divers de grandeur pendant tous les jours d'incubation auxquels s'étendent mes recherches. Un premier coup d'œil à la fig. 4 ne nous permet de reconnaître aucune règle dans cette distribution. Si, toutefois, on calcule les valeurs moyennes pour chaque jour d'incubation, on observe que, tandis qu'il est hors de doute que ces moyennes oscillent autour d'une valeur constante d'environ 150 σ jusqu'au 18^{ième} jour d'incubation, avec une variabilité très grande de chaque valeur; dans les derniers jours les valeurs moyennes bais-

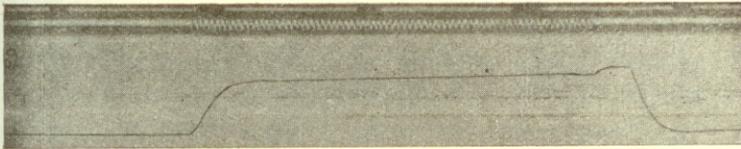


Fig. 5. — Graphique du tétanos (expér. 69). A lire de gauche à droite. En haut sont registrés les temps (") et les stimulations.

sent jusqu'à à 110 σ et 95 σ , pour arriver, tout de suite après la naissance, à 80 σ ; en outre, malgré une valeur aberrante, la variabilité diminue vers la fin de l'incubation.

La durée totale de la secousse n'a pas été mesurée car, le muscle n'étant pas chargé, le retour de la courbe à l'abscisse est trop graduel pour pouvoir saisir avec précision le moment de l'arrivée.

Tétanos musculaire. — Dans les expériences de tétanos musculaire le petit signal marquait les secondes; le papier sensibilisé se déroulait à la vitesse de 5 cm par seconde (fig. 5). Dans la stimulation, pour utiliser, dans la production du tétanos, uniquement les courants d'ouverture, je me suis servi de l'appareil d'AGGAZZOTTI, actionné par un petit moteur, la vitesse duquel était graduellement augmentée jusqu'à obtenir le tétanos complet.

Il m'a été très difficile d'obtenir des graphiques complets de tétanos à cause de la facilité avec laquelle s'épuisent les muscles em-

Journée d'incubation	Expér. N°	Stimulations par* pour tétanos incomplet	Stimulations par* pour tétanos complet	Intervalle entre 2 stimul. (tétanos incomplet) en σ	Intervalle entre 2 stimul. (tétanos complet) en σ	Durée de la phase re- lative d'énergie croissante en σ	Rapport entre hauteur de la secousse simple et du tétanos en σ	Rapport entre l'in- tervalle entre 2 stimul. successives et la durée de l'énerg. croissante (tétanos incompl.)	Rapport entre l'interv. entre 2 stimul. successives et la durée de l'énerg. croissante (tétanos complet).
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
X	59	14		71		165			
	161		19		53	146	0,233	0,43	0,13
	162		17		59	35			0,50
XI	165	21,5		46		165		0,29	
XII	163		27,5		36		0,0308		
	216		18,5		54				
XIII	54	18	26	55	38	120	0,23	0,46	0,32
	55	30		33		95		0,38	
	166	23		43		175		0,25	
	218		10,5		95	130			0,73
XIV	220		14		71	156			0,45
XV	51	18	21	55	48	230		0,24	0,20
	173		19		53	75	0,41		0,71
	224		12		83	127			0,65
XVI	67		17		59	160			0,46
XVII	50	4	8	250	125	105		2,4	1,2
	70	10,5	21	96	48	77	0,77	1,3	0,6
	202		12		83	130			0,63
XVIII	42		10		100	78			1,26
	205		19		53	150			0,35
	206		12		83	150			0,55
	206 _p		11		91	150			0,61
XIX	33	8,5	11	117	91	135	0,21	0,86	0,73
	63		15		67	110	0,39		0,61
	114	8	17	125	59	80	0,26	1,56	0,73
	208		6,5		155	110			1,35
XX	5	15	34	67	29	87	0,033	0,76	0,34
	35	14	19	71	53	90		0,79	0,58
	209	12	21	83	48	94		0,88	0,51
	209 _p	10	14	100	71	94		1,04	0,75
	210	19	25,5	53	39	94		0,56	0,41
	210 _p		22		45	94			0,48

N. B. - Dans la colonne 7 on trouve, en italique, les numéros qui correspondent à la moyenne de la journée d'incubation pendant laquelle on expérimentait. Cela a été fait quand on n'avait pas l'énergie croissante propre à ce muscle.

bryonnaires. L'épuisement est dû à deux causes: au temps passé depuis l'ouverture de l'œuf et au nombre des contractions qu'on a fait faire au muscle. A cet égard il m'était impossible d'obtenir exactement les mêmes conditions dans toutes les expériences.

Le nombre des épreuves possibles résulte donc limité; par conséquent, souvent, le nombre mineur des stimulations par lequel on a obtenu le tétanos complet, ne représente pas la fréquence minimale à laquelle le muscle pouvait réagir avec une telle contraction.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tab. de la p. précédente. Dans la 3^{ième} colonne de ce tableau on peut lire le nombre le plus élevé des stimulations que j'avais apportées, sans, toutefois, obtenir le tétanos complet; dans la 4^{ième} colonne on peut lire le minimum avec lequel j'obtenais la fusion complète. Pour les motifs sus-exposés les deux séries de chiffres présentent beaucoup de lacunes. Dans la 5^{ième} et dans la 6^{ième} colonne sont indiqués, en σ , les temps écoulés entre une stimulation et l'autre et cela pour pouvoir les comparer avec la durée de la phase d'énergie croissante de la contraction simple correspondante (7^{ième} colonne). Dans la 8^{ième} colonne on trouve les rapports entre la hauteur de la secousse simple et celle du tétanos. Dans la 9^{ième} et dans la 10^{ième} colonne on a les rapports entre l'intervalle qui se passe entre deux stimulations successives et la durée de la phase respective d'énergie croissante. On rapporte, dans ces colonnes, les moyennes des cas dans lesquels on n'avait pas enregistré la secousse simple.

A cause de la grande variabilité de l'énergie croissante on ne pouvait pas s'attendre à trouver un rapport constant; toutefois, en général, l'intervalle ne doit pas dépasser les $\frac{2}{3}$ environ du temps de l'énergie croissante. Pourtant, dans quelques cas, et surtout à la fin de la période d'incubation, l'intervalle compatible avec le tétanos complet augmente graduellement. Cela peut dépendre de ce que le muscle n'était pas chargé, étant donnée sa grande fragilité et pour cela la période de relâchement était prolongée à cause des obstacles que le muscle rencontre dans le relâchement, à cause de sa viscosité. Nous ne pouvons pas dire si la viscosité augmente avec le développement embryonnaire, mais, la masse du muscle augmentant, même à viscosité constante, la résistance au relâchement doit augmenter proportionnellement à la section du muscle. Pour cela il reste soutenu entre une stimulation et l'autre et l'intervalle utile à la formation du tétanos complet doit augmenter.

journée d'incubation	Expér. N°	Stimulations par'' pour tétanos incomplet	Stimulations par'' pour tétanos complet	Intervalle entre 2 stimul. (tétanos incomplet) en σ	Intervalle entre 2 stimul. (tétanos complet) en σ	Durée de la phase re- lative d'énergie croissante en σ	Rapport entre hauteur de la secousse simple et du tétanos en σ	Rapport entre l'in- tervalle entre 2 stimul. successives et la durée de l'énerg. croissante (tétanos incompl.)	Rapport entre l'interv. entre 2 stimul. successives et la durée de l'énerg. croissante (tétanos complet).	
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
X	59	14		71		165		0,233	0,43	
	161		19		53	146				
	162		17		59	35				0,13
XI	165	21,5		46		165		0,29		
XII	163		27,5		36		0,0308			
	216		18,5		54					
XIII	54	18	26	55	38	120	0,23	0,46	0,32	
	55	30		33		95		0,38		
	166	23		43		175		0,25		
	218		10,5			95	130		0,73	
XIV	220		14		71	156			0,45	
XV	51	18	21	55	48	230	0,41	0,24	0,20	
	173		19		53	75				
	224		12		83	127				0,71
XVI	67		17		59	160			0,46	
XVII	50	4	8	250	125	105	0,77	2,4	1,2	
	70	10,5	21	96	48	77				
	202		12		83	130				0,6
XVIII	42		10		100	78			1,26	
	205		19		53	150			0,35	
	206		12		83	150			0,55	
	206 _p		11		91	150			0,61	
XIX	33	8,5	11	117	91	135	0,21	0,86	0,73	
	63		15		67	110	0,39		0,61	
	114	8	17	125	59	80	0,26	1,56	0,73	
	208		6,5		155	110			1,35	
XX	5	15	34	67	29	87	0,033	0,76	0,34	
	35	14	19	71	53	90				
	209	12	21	83	48	94				0,79
	209 _p	10	14	100	71	94				0,88
	210	19	25,5	53	39	94				1,04
	210 _p		22		45	94				0,56
								0,48		

N. B. - Dans la colonne 7 on trouve, en italique, les numéros qui correspondent à la moyenne de la journée d'incubation pendant laquelle on expérimentait. Cela a été fait quand on n'avait pas l'énergie croissante propre à ce muscle.

bryonnaires. L'épuisement est dû à deux causes: au temps passé depuis l'ouverture de l'œuf et au nombre des contractions qu'on a fait faire au muscle. A cet égard il m'était impossible d'obtenir exactement les mêmes conditions dans toutes les expériences.

Le nombre des épreuves possibles résulte donc limité; par conséquent, souvent, le nombre mineur des stimulations par lequel on a obtenu le tétanos complet, ne représente pas la fréquence minimale à laquelle le muscle pouvait réagir avec une telle contraction.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tab. de la p. précédente. Dans la 3^{ième} colonne de ce tableau on peut lire le nombre le plus élevé des stimulations que j'avais apportées, sans, toutefois, obtenir le tétanos complet; dans la 4^{ième} colonne on peut lire le minimum avec lequel j'obtenais la fusion complète. Pour les motifs sus-exposés les deux séries de chiffres présentent beaucoup de lacunes. Dans la 5^{ième} et dans la 6^{ième} colonne sont indiqués, en σ , les temps écoulés entre une stimulation et l'autre et cela pour pouvoir les comparer avec la durée de la phase d'énergie croissante de la contraction simple correspondante (7^{ième} colonne). Dans la 8^{ième} colonne on trouve les rapports entre la hauteur de la secousse simple et celle du tétanos. Dans la 9^{ième} et dans la 10^{ième} colonne on a les rapports entre l'intervalle qui se passe entre deux stimulations successives et la durée de la phase respective d'énergie croissante. On rapporte, dans ces colonnes, les moyennes des cas dans lesquels on n'avait pas enregistré la secousse simple.

A cause de la grande variabilité de l'énergie croissante on ne pouvait pas s'attendre à trouver un rapport constant; toutefois, en général, l'intervalle ne doit pas dépasser les $\frac{2}{3}$ environ du temps de l'énergie croissante. Pourtant, dans quelques cas, et surtout à la fin de la période d'incubation, l'intervalle compatible avec le tétanos complet augmente graduellement. Cela peut dépendre de ce que le muscle n'était pas chargé, étant donnée sa grande fragilité et pour cela la période de relâchement était prolongée à cause des obstacles que le muscle rencontre dans le relâchement, à cause de sa viscosité. Nous ne pouvons pas dire si la viscosité augmente avec le développement embryonnaire, mais, la masse du muscle augmentant, même à viscosité constante, la résistance au relâchement doit augmenter proportionnellement à la section du muscle. Pour cela il reste soutenu entre une stimulation et l'autre et l'intervalle utile à la formation du tétanos complet doit augmenter.

Pourtant il faut remarquer que, dans quelques expériences faites à la fin de l'incubation (18^{ième} et 20^{ième} journée), lorsqu'on a pu charger le muscle avec un gr, cela n'a eu aucune influence sur la fréquence des stimulations nécessaires pour obtenir le tétanos.

Conclusions. — Cette première série de recherches, faites avec une nouvelle méthode qui permet d'enregistrer la contraction musculaire, même avec des muscles qui ne supportent pas l'application d'un poids, tout petit qu'il soit, nous a démontré que: 1) le muscle d'embryon de poulet, isolé et tenu dans une chambre humide, pourvu qu'il soit maintenu à peu près à la température d'incubation, réagit aux stimulations électriques, soit isolées, soit répétées, à partir de la 10^{ième} journée, donnant lieu à la formation, respectivement, d'une secousse simple et d'un tétanos musculaire, complet ou incomplet; 2) que l'excitation latente, probablement en rapport avec une augmentation parallèle de myofibrilles dans le muscle, diminue graduellement, mais elle se maintient, pendant toute la période d'incubation, plus élevée qu'après la naissance. Après le dixième jour, lorsqu'elle est environ 10 fois celle du poussin à terme, elle commence à descendre jusqu'au 20^{ième} jour où elle est encore 4 fois supérieure à l'excitation latente du poussin; 3) la phase d'énergie croissante, tout en présentant de fortes oscillations, se maintient constamment élevée pendant toute la période d'incubation, jusqu'à la 18^{ième} journée, et descend ensuite graduellement, jusqu'à atteindre la valeur qu'elle a dans le poussin à terme; 4) l'intervalle plus long entre deux stimulations successives, compatible avec le tétanos, est généralement de $\frac{2}{3}$ de la durée de la phase d'énergie croissante, mais, en quelques cas, il peut se prolonger davantage et cela probablement par effet de la résistance que le muscle rencontre dans son relâchement, à cause de sa viscosité.
