

FASCICULE 1

166

4

LES TERMINAISONS NERVEUSES
ET LES
ORGANES NERVEUX SENSITIFS
DE L'APPAREIL LOCOMOTEUR

(Dispositifs nerveux kinesthésiques)

PREMIÈRE PARTIE

Les terminaisons nerveuses
et les organes nerveux sensitifs des muscles striés
squelettaux.

PAR

Cl. REGAUD

Professeur agrégé
Chef des travaux pratiques
d'Histologie

de la Faculté de Médecine de Lyon.

M. FAVRE

Moniteur des travaux pratiques
au Laboratoire
d'Histologie

(Avec 34 figures dans le texte)

Juin 1904.

INTRODUCTION

Les organes dont se compose l'appareil locomoteur (muscles, aponeuroses et tendons, os et cartilages, ligaments et articulations) sont le siège de sensations diverses, reçues par des dispositifs nerveux terminaux qui leur appartiennent en propre. De ces sensations, les unes sont communes, d'autres sont plus ou moins spécifiques.

Sensations reçues par l'appareil locomoteur.

Parmi les *sensations communes*, il faut ranger les *sensations douloureuses*. La plupart des tissus entrant dans la constitution des organes locomoteurs peuvent en devenir le siège. Les muscles sont douloureux par exemple dans la myosite aiguë, le tétanos, la trichinose; les tendons, les ligaments et les tissus articulaires, dans le rhumatisme, l'entorse; les os, dans les fractures, l'ostéomyélite aiguë, etc.

Sensations communes.

Les *sensations de pression* : musculaires, tendineuses, ostéo-articulaires, qui sont parfois difficiles à distinguer nettement de celles de la peau chez les sujets normaux, deviennent évidentes chez ceux qui ont de l'anesthésie tégumentaire. Ce sont là encore des sensations communes.

Sensations spécifiques.

D'autres sensations ont une certaine spécificité et ne peuvent pas être confondues avec les sensations tégumentaires : telle est la *sensation de fatigue*, résultant du fonctionnement excessif des muscles et des articulations, ou survenant, sans mouvements excessifs préalables, au début de la plupart des maladies infectieuses; telle est encore la *sensation électromusculaire* de DUCHENNE.

Sensations cinesthésiques.

Il est enfin dans les organes locomoteurs des sensations hautement spécifiques : ce sont celles qui nous donnent à chaque instant la conscience de nos attitudes et de nos mouvements. Lorsque nos membres sont au repos complet, nous connaissons la position qu'ils occupent dans l'espace, abstraction faite du souvenir des mouvements

antérieures et de l'intervention du sens de la vue ; mais alors peut-être sommes-nous redevables de cette notion de position principalement aux sensations tégumentaires. Au contraire, les sensations profondes, musculotendineuses et articulaires, interviennent d'une manière prépondérante dans les mouvements passifs et surtout dans les mouvements actifs. Dès que les muscles se contractent, soit qu'il n'en résulte aucun déplacement (dans les cas d'équilibre des muscles antagonistes ou d'obstacle au mouvement), soit que la contraction produise un mouvement apparent, ces sensations immédiatement produites traduisent avec précision le degré de contraction des muscles, et nous permettent d'évaluer soit une résistance, soit un poids, soit l'amplitude d'un déplacement, etc. C'est encore en grande partie grâce à des impressions du même ordre, inconscientes ou subscientes, que nous pouvons approprier nos mouvements au résultat que nous voulons atteindre. On connaît depuis longtemps ces sensations spécifiques sous le nom de *sens musculaire*. Ce terme usuel serait excellent si l'on s'en servait seulement pour désigner la part qui revient aux muscles dans l'ensemble des sensations provoquées par le mouvement ; et de fait cette part est absolument prépondérante. Mais des sensations d'origine tendineuse et articulaire se joignent toujours aux précédentes, et la distinction de ces deux ordres principaux de sensations est loin d'être facile. Quand on veut grouper dans une conception d'ensemble, d'une part tous les dispositifs nerveux distribués dans l'appareil locomoteur, et d'autre part, les sensations complexes reçues par ces dispositifs, il est préférable d'employer les termes plus compréhensifs de *dispositifs nerveux* et de *sensations cinesthésiques*.

L'objet de cette revue est précisément de rassembler les connaissances actuellement acquises sur la morphologie et l'histophysiologie des dispositifs nerveux cinesthésiques ; mais avant d'entrer dans le vif de notre sujet, il nous paraît utile, non pas de faire l'analyse psychophysiologique des sensations cinesthésiques (1), mais de rappeler brièvement les caractères généraux de ces sensations et les opinions qui ont été émises au sujet de leur origine. Ainsi mis au courant des principales difficultés et des questions litigieuses de physiologie se rapportant aux dispositifs morphologiques qu'il s'agit de décrire, le lecteur s'intéressera davantage à cette description.

(1) Ce travail a été fait, d'une manière aussi satisfaisante que le permet l'extrême difficulté du sujet, par V. HENRI, en 1899 (Revue générale sur le sens musculaire, l'Année psychologique, vol. V, p. 391-557) ; nous prions le lecteur de s'y reporter.

Les sensations cinesthésiques possèdent des caractères généraux qui expliquent les opinions contradictoires soutenues à propos de leur nature.

I. — Ces sensations, comme nous l'avons déjà fait remarquer, ont leur origine dans des organes d'espèce différente : muscles, tendons, tissus articulaires, etc. Nonobstant cette diversité d'origine, nous les localisons très imparfaitement. Par exemple, dans l'acte de soulever un poids et d'apprécier sa grandeur, nous distinguons mal, même en y prêtant attention, la part qui revient aux sensations articulaires et musculotendineuses. Dans l'exécution d'un mouvement un peu complexe, mettant en jeu une grande partie des muscles du membre supérieur, nous sentons la contraction musculaire ; mais il faut une grande attention pour discerner la part des divers groupes de muscles, et nous sommes à peu près incapables de localiser la contraction des divers muscles d'un même groupe.

II. — L'insuffisance dans la localisation des sensations cinesthésiques est intimement liée à leur caractère inconscient ou subscient. Dans la vie courante, et à défaut d'une attention spécialement dirigée sur cet ordre de phénomènes, nous n'avons qu'une notion obscure de la contraction des muscles et du jeu des articulations. Les expériences physiologiques et l'observation des malades (par exemple des ataxiques) démontrent avec évidence que la perte de la sensibilité musculaire trouble profondément la coordination des mouvements. Or, à l'état normal, les sensations musculaires, dans l'accomplissement d'un mouvement complexe coordonné, tel que la marche, demeurent presque totalement inconscientes.

III. — Non seulement les sensations cinesthésiques sont mal localisées et peu conscientes, mais encore, dans la vie courante, nous détournons d'elles notre attention pour la porter aussi exclusivement que possible sur les représentations psychiques sensitivo-motrices évoquées par elles, et qui sont la résultante complexe de nos mouvements.

L'effacement des sensations primaires au profit des représentations psychiques secondaires est commun à tous les sens et résulte de leur éducation ; il est particulièrement complet pour les sensations cinesthésiques.

Par exemple, dans l'acte d'écrire nécessitant des mouvements si

Caractères généraux des sensations cinesthésiques.

Localisation imparfaite.

Sensations subscientes ou inconscientes.

Sensations masquées par des images sensitivo-motrices.

parfaitement coordonnés et appropriés, et qui ne peuvent l'être que grâce à une sensibilité musculaire exquise, nous perdons de vue, autant que possible, les sensations primaires qui généraient les images psychiques évoquées par l'écriture.

Sensations
étrangères
adjuvantes:
cutanées,
visuelles, etc.

IV. — A l'état normal, les sensations cinesthésiques ne sont jamais pures. Elles sont toujours mélangées de sensations cutanées; très fréquemment, elles sont contrôlées, aidées ou suppléées par des sensations visuelles et labyrinthiques; les sensations auditives elles-mêmes ne leur sont pas étrangères.

Les sensations cutanées accompagnent nécessairement tout mouvement, actif ou passif, parce que la peau est anatomiquement solidaire de l'appareil locomoteur, qu'elle recouvre. La dissociation entre les sensations cutanées et les sensations cinesthésiques proprement dites est très difficile, parfois impossible à l'état normal. Par l'expérimentation et surtout par l'étude des perturbations pathologiques, on la fait au contraire facilement.

La participation des sensations visuelles à la coordination des mouvements est bien connue. La vue contrôle les sensations cinesthésiques et peut même les suppléer lorsqu'elles sont abolies: on sait qu'il suffit d'ordonner à un ataxique de fermer les yeux, lorsqu'il se tient debout sans appui, pour le voir immédiatement chanceler.

Sens central
d'innervation.

V. — Enfin tous les mouvements actifs volontaires, qui mettent en jeu la sensibilité cinesthésique, sont immédiatement précédés d'un effort de volonté, véritable « sens central d'innervation ». Ce phénomène purement psychique intervient évidemment dans la connaissance que nous avons de nos mouvements, et une analyse minutieuse est indispensable pour le dégager des sensations d'origine périphérique.

Théories diverses
relatives
à l'origine
des sensations
cinesthésiques.

Les particularités précédentes ont contribué chacune pour une part notable à faire naître des explications fort contradictoires des sensations cinesthésiques.

A une époque où l'on ne savait rien sur les nerfs sensibles de l'appareil locomoteur, il pouvait paraître légitime de lui dénier toute sensibilité sensorielle. On attribuait alors les sensations cinesthésiques aux téguments ou à la conscience centrale d'innervation (BAIN, SCHIFF, WUNDT, TROUSSEAU, etc.). La découverte des terminaisons encapsulées du périoste, des ligaments et des tissus articulaires (RAUBER, 1865) fit naître la théorie articulaire. La découverte des réflexes tendineux (CHARCOT et VULPIAN, 1862, trépidation épileptoïde du

ped; — ERB, WESTPHAL, 1875, réflexe du tendon rotulien) et celle des terminaisons nerveuses dans les tendons (SACHS, ROLLETT, 1875, — GOLGI, 1878-1880) firent attribuer à ces organes une partie des sensations musculaires. Longtemps avant qu'on eût la moindre notion anatomique sur les nerfs sensibles des muscles (KÖELLIKER, 1850, 1862, — REICHERT, 1851), la théorie musculaire des sensations cinesthésiques avait été fondée, sur l'expérimentation et l'observation des malades, par CH. BELL (1822-1830, théorie du circuit nerveux neuro-musculaire). Actuellement, les psychologues et les physiologistes sont généralement éclectiques, parce qu'on sait discerner avec une précision plus grande la part des divers organes locomoteurs et des téguments dans la réception des sensations relatives au mouvement.

L'autonomie des sensations cinesthésiques est cependant loin d'être communément acceptée. C'est ainsi que MORAT et DOYON, dans leur excellent *Traité de physiologie*, les font rentrer dans le groupe des sensations tactiles. Cette manière de voir trouve des arguments dans l'analogie très grande de certaines sensations cutanées avec certaines sensations profondes (sensations de pression), et dans l'existence de dispositifs nerveux communs aux téguments et aux organes locomoteurs (par exemple, les corpuscules du type pacinien, qu'on trouve dans le derme, l'hypoderme, les muscles, les tendons, les ligaments, les tissus articulaires, le périoste, au voisinage des nerfs, etc.). Mais, par contre, il y a des dispositifs nerveux hautement différenciés, qui sont étroitement spécialisés soit dans la peau (corpuscules de MEISSNER), soit dans les organes moteurs (organes musculotendineux, fuseaux neuromusculaires). De même, il y a des sensations tactiles qui n'ont rien de commun avec les sensations musculaires. La connaissance plus approfondie des sensations spécifiques musculotendineuses et de leurs organes nerveux réceptifs oblige à rejeter leur groupement avec les sensations tégumentaires sous l'étiquette commune de « sens tactile ». D'autre part, il paraît légitime de faire une place à part, parmi les sensations et les dispositifs nerveux cinesthésiques, aux sensations et aux dispositifs supérieurs musculotendineux, en leur conservant l'ancienne dénomination de « sens musculaire ».

Autonomie du
sens cinesthésique,
par rapport
au sens tactile.

Les sources auxquelles ont été puisés les documents relatifs aux sensations cinesthésiques, — documents extrêmement nombreux et rassemblés actuellement en un désordre chaotique, — sont principalement: l'introspection, c'est-à-dire l'observation subjective, — l'observation psycho-physiologique objective, — l'expérimentation

Sens musculaire
ou cinesthésique
supérieur.

Importance des
documents
anatomiques
pour l'étude du
sens cinesthésique.

sur les animaux, l'étude des malades présentant de la dissociation des sensibilités. Les données anatomiques et histophysiologiques, pourtant d'importance capitale, ont été, dans la question qui nous occupe, beaucoup trop négligées; ou plutôt elles ne parviennent à la connaissance des psychologues et des physiologistes qu'après un retard considérable. Les organes musculotendineux, découverts il y a près de vingt-cinq ans par GOLGI, ne sont connus de beaucoup de physiologistes que depuis peu. Les fuseaux neuromusculaires, organes hautement différenciés de la sensibilité musculaire sensorielle, dont la fonction véritable, indiquée dès 1888 par KERSCHNER et RAMON Y CAJAL, a été rigoureusement démontrée par les recherches physiologiques de SHERRINGTON (1894), sont encore complètement méconnus.

L'anatomiste, dont la fonction consiste avant tout à décrire des formes et des structures, ne saurait être tenu de disserter sur la physiologie des objets dont il s'occupe. Le physiologiste au contraire est obligé de s'appuyer constamment sur les données anatomiques; il importe beaucoup au progrès de ses recherches qu'il puisse être mis au courant des dernières découvertes morphologiques. Bien des dissertations psychophysiologiques apparaîtront vaines, à la lumière des faits histologiques que nous allons maintenant exposer.

Dans la première partie de notre travail, nous nous limiterons aux nerfs et aux dispositifs nerveux terminaux sensitifs des muscles striés volontaires, c'est à dire des agents actifs du mouvement.

CHAPITRE PREMIER

LES NERFS SENSITIFS DES MUSCLES ET LEURS DISPOSITIFS TERMINAUX, EN GÉNÉRAL

§ 1. — Historique sommaire de nos connaissances.

Dans la question qui nous occupe, comme dans bien d'autres, des notions communes et élémentaires de physiologie ont précédé de beaucoup les acquisitions anatomiques.

Les premières notions histologiques sur les nerfs centripètes musculaires sont dues à KOELLIKER (1850) et à REICHERT (1851).

Le premier de ces auteurs vit dans le muscle omo-hyoïdien de l'Homme des fibres nerveuses qu'il considéra comme sensitives.

Les observations du second furent faites sur le muscle peucier thoracique de la Grenouille; elles furent complétées et confirmées, sur le même objet d'étude, par KOELLIKER (1862). La signification sensitive des fibres nerveuses étudiées par ces deux auteurs (puis par ODENIUS, 1872) résultait de considérations purement morphologiques. SACHS (1874), par des expériences histophysiologiques faites aussi sur la Grenouille, transforma cette hypothèse en une réalité définitive. Il montra, en effet, au moyen de la méthode des dégénérescences wallériennes, que les fibres nerveuses en question ont leurs cellules d'origine dans les ganglions spinaux et qu'elles conduisent des impressions centripètes. En ce qui concerne les Mammifères, la même démonstration rigoureuse ne fut donnée que vingt ans plus tard, par SHERRINGTON (1894).

Les premiers dispositifs terminaux sensitifs trouvés dans les muscles sont les corpuscules paciniformes, rencontrés chez les Mammifères (HERBST, 1849; W. KRAUSE, 1861; RAUBER, 1865, etc.) et chez

Fibres nerveuses
centripètes
des muscles.

Dispositifs terminaux sensitifs.
Corpuscules paciniformes.

Terminaisons
libres.

les Oiseaux (RAUBER, 1882). Quant aux nerfs sensitifs vus dans les muscles de la Grenouille, ils se terminaient — ou, plus exactement, prenaient leur origine — soit par des extrémités libres dans le tissu conjonctif (KOELLIKER, 1862), soit au contact des fibres musculaires (ODENIUS, 1872, surtout SACHS, 1874), soit exclusivement dans les aponévroses (TSCHIRIEW, 1879) : opinions qui ne renferment chacune qu'une part de vérité.

Terminaisons
sensitives
dans les tendons.

La découverte des terminaisons nerveuses sensitives dans les tendons (SACHS, 1875 ; ROLLETT, plaques tendineuses, 1876, et surtout GOLGI, organes musculotendineux, 1878) parut indiquer que la plupart ou même la totalité des nerfs sensitifs contenus dans les muscles se rendent au tissu fibreux des tendons et des aponévroses.

Fuseaux
neuromusculaires.

Mais en 1888, indépendamment l'un de l'autre, KERSCHNER et RAMON Y CAJAL, s'appuyant sur de puissantes raisons morphologiques, émirent l'opinion que les fuseaux musculaires sont des organes sensitifs. Ces organes, — entrevus par WEISMANN (1861), découverts par KOELLIKER (1862) chez la Grenouille, très bien étudiés par KÜHNE (1863) chez cet animal, ainsi que chez les Reptiles et les Mammifères, — étaient restés très discutés quant à leur signification physiologique, malgré les travaux nombreux dont ils avaient été l'objet. L'opinion de KERSCHNER fut pleinement justifiée par les travaux ultérieurs et notamment par les observations anatomopathologiques de FORSTER (1894) et les expériences histo-physiologiques de SHERRINGTON (1894). On doit considérer, aujourd'hui, les fuseaux musculaires comme les principaux organes de la sensibilité des muscles : les organes de Golgi, placés à la limite du muscle et du tendon, faisant anatomiquement partie de ce dernier.

Dispositifs
sensitifs divers.

Les fuseaux musculaires ne sont pas le seul dispositif sensitif terminal des muscles. Ils n'existent pas chez les Poissons et chez les Amphibiens urodèles. Chez ces animaux, il existe d'autres formes encore peu connues de terminaisons sensitives musculaires : *paniers* et *réticelles* de GIACOMINI (1898) des Poissons et des Urodèles, *pinceaux* de POLOUMORDWINOFF (1898) des Sélaginiens. Chez les Vertébrés supérieurs eux-mêmes, diverses formes de terminaisons nerveuses sensitives, distinctes des fuseaux, ont été décrites : terminaisons en grappes ou ombelliformes (BREMER, 1882), terminaisons spéciales aux muscles oculaires (SHERRINGTON, 1898 ; HUBER, 1899, etc.), plaques nerveuses interstitielles des muscles (DOGIEL, 1901), etc.

Tel est, envisagé dans ses grandes lignes, le développement historique de nos connaissances histologiques relatives aux nerfs

sensitifs des muscles. Cette question est actuellement bien loin d'être épuisée. A côté des faits importants qui sont définitivement acquis, quelques-uns sont encore discutés ; et un bien plus grand nombre d'autres seront le bénéfice des recherches futures.

§ II. — Trajet intramusculaire des fibres nerveuses centripètes.

Le trajet intramusculaire des fibres nerveuses issues des dispositifs terminaux est connu principalement chez la Grenouille et chez les Mammifères. A cette question se rattache étroitement celle de la démonstration de l'existence de fibres nerveuses centripètes dans les muscles. Aussi devons-nous la traiter tout d'abord.

*
* *
*

Il y a, chez la Grenouille, un muscle extrêmement mince et plat, qui se prête très facilement aux investigations microscopiques, c'est le *peaucier thoracique*. REICHERT (1851) en fit connaître l'innervation, et y décrit certaines fibres nerveuses, qu'il considéra comme sensibles. Le même objet d'étude servit à KOELLIKER (1862), puis à ODENIUS (1872), SACHS (1874), TSCHIRIEW (1879) et MAYS (1884). Sauf en ce qui concerne le mode de terminaison des fibres nerveuses sensibles, tous ces auteurs sont à peu près d'accord sur leurs caractères et sur leur trajet. MAYS a, de plus, constaté que la même description générale est applicable à d'autres muscles du même animal : couturier, cutané dorsal, cutané fémoral, etc. Nous prendrons donc comme exemple le muscle *peaucier thoracique*.

Ce muscle, de forme quadrilatère, s'insère sur le sternum et se dirige obliquement d'arrière en avant et de dedans en dehors, pour se fixer à la peau. Le nerf qui s'y distribue l'aborde par son bord externe et se ramifie sur sa face profonde. Parmi les huit à douze fibres à myéline qui constituent ce nerf, il en est une ou deux qui se distinguent des autres par un mode de distribution particulier (*fig. 1*). Elles se divisent et se subdivisent dichotomiquement dans le tronc du petit nerf et de ses branches ; mais, au lieu de se terminer directement, comme leurs voisines, sur les fibres musculaires, en donnant des buissons de Kühne, elles traversent pour la plupart le muscle. Arrivées sur sa face cutanée, elles cheminent isolément, parcourant de grands trajets, même en dehors des zones d'innervation motrice. Ces fibres nerveuses

Caractères
et trajet des
fibres nerveuses
sensibles dans
le peaucier
thoracique
de la Grenouille.

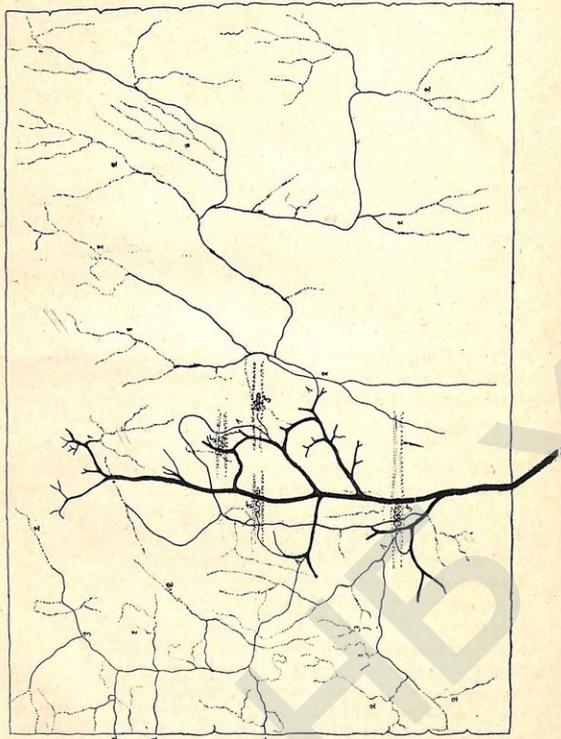


Fig. 1. — Distribution des nerfs sensitifs dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille.

Les principales ramifications motrices sont seules indiquées. Les fibres musculaires ne sont pas dessinées, mais seulement le contour quadrilatère du muscle. — 1, 1, ... cinq fibres nerveuses sensibles; 2, 2, ... leurs filaments amyéliniques terminaux; 3, 3, ... filaments nerveux sensibles qui gagnent la face profonde du muscle, opposée à la peau; 4, 4, fibres sensibles qui dépassent le bord inférieur du muscle; 5, 5, ... cinq « nervenknospen » ou fuseaux neuromusculaires. Gr. = environ 16 d. D'après KOELLIKER (1862-3).

isolées possèdent une gaine de myéline et sont de petit calibre. Elles fournissent des ramifications amyéliniques latérales (se détachant au niveau des étranglements annulaires de Ranvier), et terminales. Ces ramifications, qu'on peut suivre lorsque le muscle a été traité par l'acide acétique à 1 p. 100, se terminent principalement (KOELLIKER, 1862) [exclusivement même (TSCHIRIEW, 1879)] dans le tissu conjonctif qui recouvre le muscle, peut-être aussi dans le tissu conjonctif interstitiel et à la surface des fibres musculaires (ODENIUS, 1872; SACHS, 1874). Quoi qu'il en soit de ces divergences, qui ne portent que sur le mode de terminaison, il est certain que ces fibres nerveuses sont bien distinctes des fibres motrices. Quelques-unes de leurs branches myéliniques dépassent même le bord du muscle (fig. 1, 4) et vont se terminer en dehors de lui (REICHERT).

Parfois la fibre nerveuse souche, d'où proviennent toutes ces ramifications, au lieu d'être contenue dans le troncle moteur, arrive au muscle séparément (KOELLIKER, 1862).

Le même muscle contient toujours de deux à cinq fuseaux neuromusculaires (fig. 1, 5), et c'est même dans cet objet d'étude que KOELLIKER (1862) les a découverts. Le renflement de chaque fuseau est abordé par une fibre nerveuse à myéline très grosse, à étranglements annulaires rapprochés, et entourée d'une gaine de Henle large. Ces fibres des fuseaux rejoignent, par un trajet rectiligne ou arqué, mais généralement court, le troncle nerveux le plus voisin, cheminant souvent (MAYS, 1884) avec les fibres nerveuses centripètes fines. Nous savons aujourd'hui que les fuseaux musculaires sont des organes sensitifs, et que les grosses fibres à myéline qui abordent leur renflement sont centripètes.

REICHERT, KOELLIKER et ODENIUS admirent, par exclusion, que les fibres fines à trajet particulier ne peuvent être que sensibles; SACHS donna la démonstration du fait, par les expériences suivantes.

Fuseaux neuromusculaires du même muscle.

Expériences de Sachs.

I. — On exagère préalablement la sensibilité d'une grenouille par une injection sous-cutanée de strychnine ou de picrotoxine, de manière que les effets des excitations soient ainsi rendus plus évidents. L'animal est fixé sur une planchette de liège; on enlève la peau d'une cuisse; le nerf du muscle couturier est isolé et sectionné. On excite ensuite le bout central de ce nerf, et l'on voit se produire des contractions musculaires d'ensemble plus ou moins généralisées. Donc le nerf musculaire contient des fibres centripètes.

Si, laissant le nerf intact, on sectionne le muscle couturier à ses

deux extrémités, et qu'on le sépare par dissection de tous les organes ambiants, l'excitation électrique d'un point quelconque du muscle produit des contractions plus ou moins généralisées. Il en est de même si on dépose une goutte d'ammoniaque caustique sur l'une des extrémités coupées du muscle : il se produit d'abord une onde de contraction dans le couturier, puis des contractions généralisées. Ces

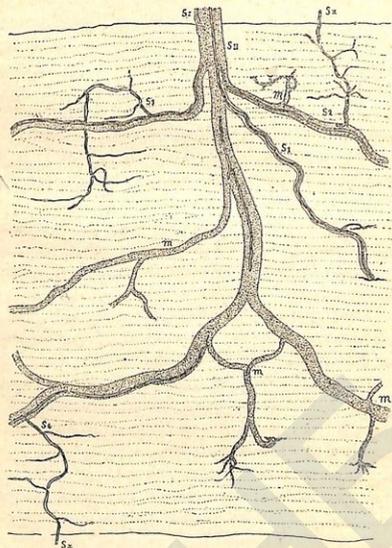


Fig. 2. — Fibres nerveuses sensibles du muscle couturier (gauche) d'une grenouille, 52 jours après la section des racines antérieures du nerf sciatique.

Le muscle est vu par sa face profonde, sur toute sa largeur et sur 1/6 environ de sa longueur. Le tronc nerveux pénètre par le bord médial du muscle. Les fibres motrices sont complètement dégénérées, granuleuses et opaques (elles sont représentées par un pointillé uniforme). Les fibres sensibles sont conservées. Les fibres musculaires sont représentées par des lignes pointillées qui marquent leurs limites.

S_1, S_2, S_3, S_4 , fibres nerveuses sensibles saines provenant de deux fibres souches S_1, S_2 . $S_5, S_6, S_7, S_8, S_9, S_{10}, S_{11}, S_{12}$. Ces dernières cheminent parmi les fibres motrices dégénérées, et à la cachées par elles, puis émergent de nouveau plus loin; m , troncs moteurs; Sx, Sx , fibres sensibles dépassant les bords du muscle.

Gr. = environ 35 d. D'après SACS (1874).

expériences mettent hors de cause la sensibilité de la peau, des articulations et des fascias.

II. — La méthode des dégénérescences wallériennes sert aussi à SACS pour démontrer l'existence et déterminer le trajet des nerfs sensibles des muscles. S'il y a des fibres nerveuses sensibles dans les muscles, on doit les retrouver intactes parmi les fibres motrices dégénérées, un certain temps après la section des racines antérieures des nerfs spinaux. SCHIFF (1859) avait déjà fait cette expérience et trouvé que toutes les fibres nerveuses intramusculaires dégèrent après la section des racines antérieures. Mais la technique histologique employée par lui était grossière. SACS répéta ces expériences avec une technique plus parfaite et obtint les résultats suivants :

1° Six à huit semaines après la section des racines antérieures chez la Grenouille, il ne persiste dans le muscle couturier que deux grosses fibres nerveuses myéliniques, dont la distribution est tout autre que celle des fibres motrices (fig. 2). Ces fibres passent donc par les racines postérieures et représentent des fibres sensibles :

2° La section des racines postérieures donna des résultats peu concluants.

III. — Un muscle très mince (couturier, peaucier thoracique) de Grenouille étant disposé vivant sous le microscope, dans du sérum artificiel, SACS excite isolément des fibres nerveuses en les touchant avec une paire d'électrodes en platine excessivement fines ($0^{mm}1$) et rapprochées ($0^{mm}5$), amenant le courant induit de l'appareil de Du Bois-Reymond (courant assez faible pour ne pas provoquer de contractions idio-musculaires). On constate ainsi que certaines fibres nerveuses excitées commandent la contraction de groupes de fibres musculaires, tandis que l'excitation d'autres fibres ne provoque aucune contraction. Ces dernières fibres sont donc sensibles.

Chez les Mammifères, les fibres nerveuses centripètes contenues dans les nerfs musculaires ont été mises en évidence par SHERRINGTON (1894). Diverses expériences, entreprises dans le but d'éclaircir le mécanisme du réflexe rotulien, lui avaient démontré que ce phénomène est étroitement lié à l'existence de nerfs centripètes intra-

Expériences de
Sherrington
sur les Mammifères

musculaires. Il restait à suivre le trajet de ces fibres et à déterminer leurs caractères anatomiques. C'est ce que SHERRINGTON fit chez le Singe et chez le Chat. Nous ne rapporterons ici que le résumé de ses expériences les plus décisives.

En sectionnant les racines spinales antérieures et postérieures consécutives, correspondant aux nerfs de certains muscles (par exemple le triceps fémoral), la dégénérescence wallérienne élimine de ces nerfs toutes les fibres centrifuges (motrices) et laisse intactes les fibres centripètes (sensitives) dont les cellules siègent dans les ganglions spinaux. SHERRINGTON a pratiqué cette expérience sur 3 singes et 19 chats, qu'il a laissés vivre de 13 à 90 jours après l'opération. Les nerfs, fixés par l'acide osmique, étaient préparés en coupes transversales. Cette opération laisse dans les troncles nerveux musculaires un grand nombre de fibres à myéline intactes. SHERRINGTON démontre que ces fibres intactes ne sont ni des fibres récurrentes provenant d'une racine non sectionnée, ni des fibres régénérées après la section, ni des fibres sympathiques. Elles proviennent donc des ganglions spinaux et représentent les nerfs sensitifs des muscles.

En effet, si on sectionne les racines et qu'on extirpe les ganglions spinaux correspondants, aucune fibre à myéline ne reste saine dans les nerfs musculaires.

L'existence de fibres sensitives dans les nerfs musculaires est encore démontrée d'une manière fort élégante par certains cas de *spina bifida*, accompagnés d'arrêt de développement de la moelle épinière et d'absence des racines antérieures, avec développement normal des ganglions spinaux. Dans deux de ces cas (dont une observation personnelle) rapportés par SHERRINGTON, les muscles et les nerfs musculaires étaient bien développés : or l'absence des racines antérieures oblige à considérer les nerfs musculaires comme formés, dans ces cas, exclusivement par des fibres centripètes.

Les fibres centripètes des nerfs musculaires sont indistinguables des fibres motrices par leurs seuls caractères structuraux. Leur nombre est considérable. A la suite de numérations très précises, SHERRINGTON l'évalue à un tiers au moins et parfois même à la moitié du nombre total des fibres, dans les troncs nerveux se rendant aux muscles et dans leurs branches principales intramusculaires.

Leur diamètre varie de 1 μ . 8 à 22 μ . Parmi les fibres centripètes des nerfs musculaires, il en est qui sont plus grosses que les fibres centripètes des nerfs cutanés. Mais dans un nerf musculaire, les fibres sensitives sont moins grosses que les motrices.

Conservation des nerfs centripètes des muscles après section des racines spinales.

Nombre et diamètre des fibres nerveuses sensibles dans les nerfs musculaires.

Dans les nerfs musculaires visibles à l'œil nu, les fibres centripètes et centrifuges sont entremêlées généralement sans ordre, quel que soit leur diamètre. Ces nerfs sont donc toujours mixtes.

Il n'en est pas de même pour les petits nerfs, visibles seulement au microscope. Ceux-ci peuvent être purement sensitifs, ou (plus rarement) purement moteurs.

A l'estimation de SHERRINGTON, les deux tiers environ des fibres centripètes des nerfs musculaires proviennent par moitié des fuseaux neuromusculaires et des organes musculotendineux de Golgi; les fibres du dernier tiers tirent leur origine de dispositifs sensitifs divers indéterminés.

§ III. — Les dispositifs sensitifs terminaux des muscles en général. Leur classification.

Il importe de définir et de classer tout d'abord les diverses formes de terminaisons nerveuses dont il va maintenant être question. Tous ces dispositifs terminaux rentrent dans deux grandes catégories : les uns sont *épimystaux*, les autres sont *interstitiels*.

I. — Nous donnons le nom de *dispositifs sensitifs épimystaux* à ceux qui sont caractérisés par le contact direct des terminaisons nerveuses avec les fibres musculaires. On en a décrit et il en existe plusieurs sortes :

A. — Les terminaisons décrites avec des variantes par ODENIUS (1872), AUNDT (1873), SACHS (1874), ROUGET (1896), dans lesquelles des fibres nerveuses amyéliniques finissent purement et simplement au contact des fibres musculaires ou bien en s'enroulant autour d'elles ;

B. — Les terminaisons en grappe, découvertes par TSCHIRIEW (1879), considérées par BREMER (1882, 1883) comme *peut-être* sensitives ;

C. — Les terminaisons en paniers, à l'extrémité des fibres musculaires, découvertes par RETZIUS (1892), considérées comme sensitives par GIACOMINI (1898) ;

D. — Les terminaisons spéciales aux muscles moteurs du globe oculaire, découvertes par RETZIUS (1892), considérées comme sensitives par HUBER (1899) ;

E. — Les terminaisons sensitives des fuseaux neuromusculaires.

Dispositifs sensitifs épimystaux.

Dispositifs
sensibles
interstitiels

II. — Les dispositifs terminaux interstitiels, c'est-à-dire siégeant dans le tissu conjonctif périnysial, entre les fibres musculaires, sont :

- A. — Les *terminaisons libres*, décrites par KOELLIKER (1862);
 B. — Les terminaisons en plaques interstitielles ou en buissons, signalées par KENSCHNER (1888);
 C. — Les *terminaisons encapsulées dans des corpuscules pacini-formes*.

Ces divers dispositifs terminaux ont une importance très inégale. Une place absolument prépondérante doit être réservée aux fuseaux neuromusculaires ; nous leur consacrerons donc et tout d'abord un chapitre distinct. Nous grouperons ensuite dans un second chapitre les autres formes de terminaisons.

CHAPITRE II

LES FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES

Parmi les nombreuses dénominations proposées pour ces organes, nous avons choisi celle qui nous a paru la meilleure. Elle a été proposée par WEISS et DUTIL (1895) et adoptée par RUFFINI (1896). Elle est une combinaison de l'expression proposée par KÜHNE (1863), *Muskelspindel*, fuseau musculaire (1), avec celle proposée par ROTH (1880), *neuromuskuläre Stämmchen*, troncule neuromusculaire. Le mot « fuseau » fait allusion à la forme ordinairement renflée de ces organes. Cette forme étant inconstante, la dénomination est relativement inexacte, mais puisqu'elle est devenue classique, il n'y a pas lieu de la changer (2).

Considéré à un point de vue très général et abstraction faite des nombreuses variétés qui peuvent se présenter, tout fuseau neuromusculaire est essentiellement constitué par les parties suivantes (*fig. 3*) : Le fuseau comprend une ou plusieurs fibres musculaires striées, *m*, présentant certaines particularités histologiques, insérées à leurs deux extrémités sur des fibres tendineuses *t t'* ; une ou plusieurs terminaisons nerveuses motrices *p* ; un ou plusieurs dispositifs sensitifs terminaux

Fuseau
schématique.

(1) KÜHNE (1863, *a* et *b*) désignait sous le nom de fuseau musculaire seulement la partie renflée, encapsulée, des fibres musculaires, et non pas la totalité de l'organe. On a donc étendu sa définition.

(2) Voici la synonymie de ces organes : *Nervennospen* (bourgeons nerveux), KOELLIKER (1862) ; *Nerve-Tuft*, BEALÉ (1862, 1863) ; *Muskelspindel* (fuseaux musculaires), KÜHNE (1863) ; *Muskelknospen* (bourgeons musculaires), KOELLIKER (1867) ; *umschnürte Bündel* (faisceaux étranglés), FRENKEL (1878) ; *neuromuskuläre Stämmchen* (troncules neuromusculaires), ROTH (1880) ; *organes de KOELLIKER* (fuseaux à plusieurs fibres musculaires de la Grenouille, des Mammifères, etc.) et *organes de KÜHNE* (fuseaux à une fibre musculaire des Reptiles). KENSCHNER (1888-9) : *faisceaux neuromusculaires*, BANINSKI (1889), etc. Cette dernière expression ne s'applique qu'aux fuseaux composés de plusieurs fibres musculaires.

épimysiaux T S, fournis par une ou plusieurs fibres nerveuses *n s*, enveloppées par une gaine de Henle; une capsule *c*, formée d'une ou plusieurs lamelles de substance conjonctive revêtues de cellules

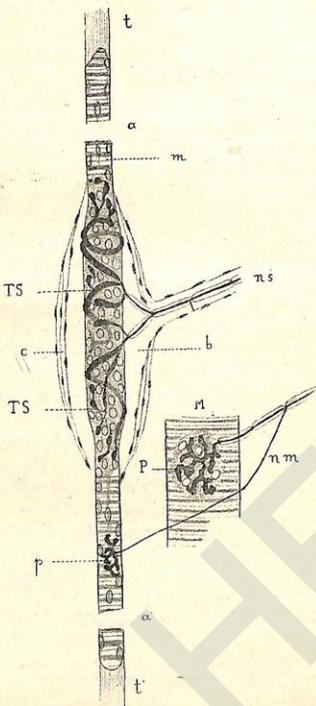


Fig. 3. — Schéma d'un fuseau neuromusculaire.

m, Fibre musculaire fusale; *a, a'*, interruptions de cette fibre (fauts de place); *b*, espace capsulaire; *c*, capsule; *t*, insertions tendineuses de la fibre fusale; *p*, plaque motrice fusale; T S, terminaison nerveuse sensible sur la fibre fusale, fournie par le nerf *n s*; N M, nerf moteur musculaire; M, fibre musculaire ordinaire voisine du fuseau; *n m*, collatérale motrice pour le fuseau; P, plaque motrice pour la fibre ordinaire.

plates, engageant la fibre musculaire dans la région de la terminaison sensitive, et laissant entre elle et la fibre musculaire un espace clos *b*, fusiforme et rempli de liquide.

Un tel organe est caractérisé, comparativement aux autres dispositifs sensibles épimysiaux, par l'existence d'une capsule lamelleuse et d'un espace clos limité par celle-ci.

Les fuseaux neuromusculaires n'ont été rencontrés ni chez les Poissons (1), ni chez les Amphibiens urodèles (2). Ils existent chez les Amphibiens anoures, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères. Ce sont les fuseaux des Mammifères qui ont fait l'objet des recherches les plus nombreuses et qui sont les mieux connus. Pour cette raison et à cause de l'intérêt considérable qu'ils présentent au point de vue de la physiologie et de la pathologie humaines, ils retiendront surtout notre attention.

C'est chez les Ophidiens et les Sauriens que les fuseaux neuromusculaires, en l'état actuel de nos connaissances, présentent la plus grande simplicité structurale. Aussi, intervertissant l'ordre de la classification zoologique, c'est par les Reptiles et non par les Amphibiens que nous commencerons notre description.

PREMIÈRE SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES REPTILES

Les fuseaux neuromusculaires sont connus chez les Ophidiens, les Sauriens et les Chéloniens. Ils sont presque semblables chez les Ophidiens et les Sauriens qui ont servi jusqu'à présent d'objet d'étude. Nous réunirons donc ces deux groupes de Reptiles dans un paragraphe commun.

(1) Chez les Poissons, KENSCHNER (1888-a) a vu des fibres musculaires grêles qu'on n'a jusqu'à présent aucune raison de considérer comme des fuseaux musculaires. GIACOMINI (1898-d et f) n'a trouvé de fuseaux ni chez les Téléostéens (*Tinea vulgaris*, *Anguilla vulgaris*), ni chez les Selaciens (*Torpedo ocellata*, *Raja clavata*, *Trygon pastinaca*, *Mustelus vulgaris*). BAUM (1899) a obtenu le même résultat négatif chez *Petromyzon* (Cyclostomes), *Pristiurus melanostomus* (Selaciens) et *Syngnatus phlegon* (Téléostéens).

(2) FRANQUÉ (1899) n'a pas vu de fuseaux chez *Geotriton fuscus* (Urodèles). GIACOMINI (1898-c) a obtenu le même résultat négatif chez *Triton cristatus*, *T. taeniatus*, *Salamandra maculata*, *Salamandrina perspicillata* et *Splerpes (geotriton) fuscus*.

§ 1. — Ophidiens et Sauriens (1).

Les fuseaux neuromusculaires des Ophidiens et des Sauriens, dans les espèces jusqu'ici étudiées, sont toujours *unifasciculaires* : c'est-à-dire ne comprenant qu'une seule fibre musculaire. CIPOLLONE (1897) n'a vu qu'une exception à cette règle ; il s'agissait d'un fuseau à deux fibres musculaires chez un Lézard.

Ainsi que l'a nettement indiqué pour la première fois GIACOMINI (1898-a) et que nous l'avons personnellement vérifié, on trouve deux variétés de fuseaux unifasciculaires chez les Ophidiens et les Sauriens. Les uns possèdent une terminaison sensitive peu étendue, engainée dans une capsule affectant la forme d'un fuseau court; GIACOMINI les appelle « fuseaux à terminaison nerveuse simple » ; nous préférons les appeler *fuseaux à terminaison sensitive circonscrite*. Les autres ont une terminaison sensitive plus étendue, engainée dans une capsule peu distincte ; GIACOMINI les appelle « fuseaux à terminaisons nerveuses complexes », nous les appellerons *fuseaux à terminaison sensitive étendue*. A la lecture des mémoires antérieurs, on reconnaît que les auteurs ont décrit tantôt l'une, tantôt l'autre sorte de fuseaux, sans faire entre les deux une distinction nette (2).

Les deux sortes de fuseaux paraissent exister dans tous les muscles qu'on a jusqu'à présent étudiés. On trouve parfois deux fuseaux voisins appartenant chacun à une variété différente (GIACOMINI). Ils sont particulièrement faciles à observer chez les Ophidiens dans les muscles costopeauciers et abdominaux.

D'après SHULER (1900) il n'existerait pas de fuseaux dans les muscles du tronc et de la queue des Lézards, ce qui nous paraît être une erreur.

(1) Voici la liste chronologique des auteurs qui se sont occupés des fuseaux des Ophidiens et des Sauriens, avec l'indication des espèces étudiées : KÜHNE (1864), *Tropidonotus natrix* (Couleuvre à collier); *Lacerta* (sp. ?); RANVIER (1878), *T. natrix*, *L. viridis*; RENAUT (1878), *L. muralis*; BREMER (1883), *Lacerta* (sp. ?); MAYS (1884), *T. natrix*; TRINGHESE (1886, 1891), *Platydictylus mauritanicus* (Gecko), *Lacerta* (sp. ?), *Podarcis* (sp. ?); RAMON Y CAJAL (1888), *Lacerta* (sp. ?); KELLIKER (1889), Reptiles; FRANQUÉ (1891), *T. natrix*, *Coronella levis*, *L. ocellata*; KRESCHEWEN (1892, 1893), Reptiles; THANHOFFER (1892), *Lacerta* (sp. ?); SHULER (1896, 1900), Serpents, Lézards; HUBER et DE WITT (1898), Serpents ; CIPOLLONE (1897, 1898), *L. agilis*, *L. viridis*; GIACOMINI (1898-a), *T. natrix*, *C. levis*, *Zamenis viridiflavus*, *Vipera aspis*, *L. muralis*, *L. viridis*, *Seps chalcides*, *Anguis fragilis*; PERRONCITO (1901, 1902), *L. muralis*, *L. viridis*.

(2) Cette distinction a été entrevue avant GIACOMINI, par SHULER (1896) et surtout par CIPOLLONE (1897). Ce dernier auteur distingue trois catégories de fuseaux chez le Lézard ou égaré au mode de terminaison de la fibre nerveuse sensitive. La troisième correspond manifestement aux fuseaux à terminaison sensitive circonscrite.

Fuseaux toujours unifasciculaires.

Deux variétés de fuseaux.

D'après KÜHNE (1864), chacun des petits muscles costopeauciers et abdominaux de la Couleuvre à collier contiendrait un fuseau, et un seul. Sur cinquante muscles, il n'en vit qu'un seul qui eût deux fuseaux. Ce fait a été confirmé par MAYS (1884) mais contesté formellement par RANVIER (1878) et par FRANQUÉ (1890).

Malgré les différences notables qui séparent les deux catégories de fuseaux, il n'y a pas lieu de donner pour chacune d'elles une description distincte. Tout fuseau d'Ophidien et de Saurien comprend les mêmes parties énumérées plus haut à propos du fuseau considéré en général.

I. — **Fibre musculaire du fuseau.** — La fibre musculaire est très grêle (1), et ce caractère permet de la distinguer aisément parmi les autres, dans une dissociation (fig. 7). Elle a la même longueur que les fibres musculaires ordinaires auxquelles elle est parallèle.

Les fuseaux à terminaison sensitive circonscrite portent, vers le milieu de leur longueur, un renflement fusiforme très prononcé qui est dû principalement à la capsule lamelleuse (fig. 4). Au contraire, les fuseaux à terminaison sensitive étendue

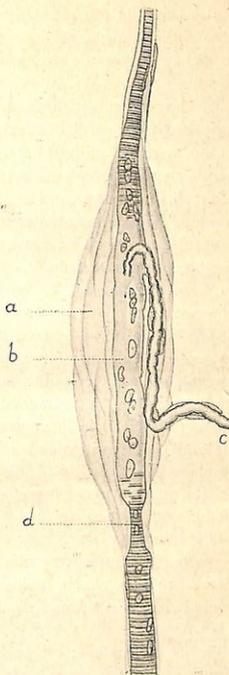


Fig. 4. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de la Couleuvre à collier, examiné à l'état frais (dissociation du muscle dans le sérum). Ce fuseau appartient à la variété « à terminaison nerveuse circonscrite ».

a, Capsule lamelleuse; b, partie intracapsulaire non striée de la fibre musculaire; c, fibre nerveuse sensible myélinique; d, amincissement local de la fibre musculaire produit par le tiraillement pendant la dissociation.

Gr.—environ 335 d. D'après KÜHNE (1864).

(1) D'après FRANQUÉ (1890), chez *T. natrix*, *Coronella levis* et *Lacerta ocellata*, la fibre musculaire des fuseaux a un diamètre de 5 à 11 μ ; le renflement fusiforme a un diamètre de 16 à 30 μ , et une longueur de 80 à 133 μ . Le même auteur dit avoir observé des bifurcations ou des fissurations marginales de la fibre musculaire dans la région du renflement capsulaire, ce qui paraît être une erreur.

sont à peine un peu plus gros au niveau du point d'arrivée de la fibre sensitive que dans le reste de leur longueur; ils ne possèdent en effet qu'une capsule rudimentaire et leur forme justifie mal le nom de « fuseau ».

La fibre musculaire fusale appartient, par sa structure, à la catégorie des fibres musculaires dites « rouges ». La striation transversale y est très marquée; on peut observer des noyaux axiaux et des noyaux marginaux. Le protoplasma est abondant et forme parfois une traînée axiale plus ou moins continue, renflée au niveau des noyaux. Cette structure subit d'importantes modifications au niveau de la région encapsulée qui reçoit les terminaisons sensibles. Il y a lieu de faire à ce propos des distinctions.

Chez les *Ophidiens*, les fuseaux à terminaison sensitive étendue conservent seuls la striation transversale de leur fibre musculaire dans la région où se termine la fibre nerveuse sensitive; mais les noyaux sont là plus nombreux et le protoplasma plus abondant qu'aux extrémités de la fibre. La fibre musculaire garde dans toute sa longueur le même diamètre. Au contraire, dans les fuseaux à terminaison nerveuse circonscrite (fig. 4), la fibre musculaire perd sa striation complètement. Elle le fait par disparition de la substance contractile dans le renflement capsulaire. En cet endroit, la fibre musculaire, légèrement élargie, est constituée par une masse de protoplasma finement granuleux, fortement colorable (en particulier par la méthode de l'or et par la méthode à l'hématoxyline de SHILER), et semé de nombreux noyaux. De part et d'autre de cette région, la substance contractile reparait peu à peu; mais ordinairement la masse protoplasmique se prolonge en s'éfilant dans l'axe de la fibre musculaire. La disparition de la substance contractile dans le renflement capsulaire n'est pas un artifice de préparation; car on la constate même sur des fuseaux observés à l'état frais, sans l'aide d'aucun réactif (KÜHNE, 1864). Elle a été observée, chez les *Ophidiens*, par RANVIER (1878), FRANQUÉ (1890), SHILER (1896, 1900) et GIACOMINI (1898).

Chez les *Sauriens*, non seulement les fuseaux à terminaison sensitive étendue conservent entièrement leur striation (fig. 5), mais les fuseaux à terminaison circonscrite eux-mêmes ne la perdraient pas complètement (GIACOMINI, 1898-a). Cette différence a été entrevue par RANVIER (1878). Il est vrai que BREMER (1883), FRANQUÉ (1890) et SHILER (1900) ont observé la disparition de la striation dans certains fuseaux de Lézard. CIPOLLONE (1897) croit que la disparition de la striation dans certains fuseaux de Lézard n'est qu'apparente. De ces observations

Modifications de la région encapsulée.

Disparition de la substance contractile.

de prime abord contradictoires, il semble résulter que, si, chez les *Ophidiens*, la striation disparaît toujours (ou presque toujours) complètement dans le renflement fusiforme, elle y est fréquemment (mais pas toujours) conservée chez les *Lacertiens* (1).

II. — Capsule lamelleuse. — La capsule lamelleuse existe constamment; elle se continue avec la gaine de Henle de la fibre nerveuse sensitive. Mais son degré de développement est différent suivant qu'il s'agit de l'une ou de l'autre variété de fuseau.

Dans les fuseaux à terminaison sensitive circonscrite (fig. 4), la capsule est épaisse, surtout chez les *Ophidiens*, et forme un renflement fusiforme court. Aux deux extrémités du renflement elle se continue avec une gaine unilamellaire mince qui s'applique étroitement à la surface de la fibre musculaire.

Vers le milieu du renflement, la capsule est formée de plusieurs lamelles entées les unes sur les autres, et dans les intervalles

Variations de la capsule.



Fig. 5. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire du Lézard vert (muscles de la cuisse), examiné à l'état frais. Ce fuseau appartient à la variété « à terminaison nerveuse étendue ».

g, gâines (capsule lamelleuse) du fuseau; — a, noyaux de ces gaines; — f, f', fibres nerveuses myéliniques abondant le fuseau (la fibre f est sûrement sensible, la fibre f' l'est probablement aussi); — n, n, noyaux de la fibre musculaire, disposés en séries, dans la région de la terminaison sensitive. D'après RANVIER (1878).

(1) Dans les préparations traitées successivement par l'acide formique (à 15-25 p. 100) et par le chlorure d'or (méthode de LÖWIT, modifiée dans ses détails par BREMER, REPERTI, CIPOLLONE, etc.), ou par la méthode de SHILER, les fibres musculaires subissent presque toujours, chez les Reptiles, des altérations de forme qui ont été prises pour des particularités normales de structure. Leurs bords deviennent festonnés, principalement dans la région capsulaire, quelle que soit la variété de fuseau. La déformation se fait sentir aussi, comme nous le verrons, sur les terminaisons nerveuses. Il s'agit bien ici d'un artifice de préparation; car le festonnement ne s'observe ni à l'état frais, ni après coloration des nerfs par le bleu de méthylène (RIGAUD et FAVRE). Cette erreur est manifeste dans les descriptions et les figures de BREMER (1883), THURCHER (1888 et 1891) et CIPOLLONE (1897). Ce dernier auteur a particulièrement insisté sur le festonnement « en ailes de chauve-souris » de certains fuseaux du Lézard; mais c'est là, croyons-nous, une production due au retrait partiel subi par les fibres musculaires à protoplasma abondant et délicat sous l'influence de l'acide formique.

desquelles on peut voir des noyaux très plats de cellules endothéli-formes.

Dans les fuseaux à terminaison sensitive étendue (*fig. 5*), la capsule reste uni- ou paucilamellaire, même au niveau du point d'accès du nerf sensitif. A un examen superficiel d'une préparation traitée par le chlorure d'or, cette mince gaine peut être méconnue.

Les lamelles dont se compose la capsule sont formées d'une substance fondamentale anhiste, identique à celle qui constitue les lamelles de la gaine lamelleuse des faisceaux nerveux (1).

Espace capsulaire. Entre la capsule et la fibre musculaire existe un espace étroit (CIPOLLONE, 1897), visible dans les deux variétés de fuseaux. Cet espace est clos aux deux extrémités de la capsule par l'accolement de cette dernière à la fibre musculaire.

III. — **Nerf sensitif et sa terminaison.** — C'est RAMON Y CAJAL (1888) et KERSCHNER (1888, 1892) qui considérèrent les premiers les deux terminaisons nerveuses distinctes que reçoit chaque fuseau de Reptile, l'une comme sensitive. l'autre comme motrice. Cette conception, exprimée aussi par SIBLER (1896, 1900), fut démontrée définitivement exacte par CIPOLLONE (1897, 1898) et par PERRONCITO (1901, 1902). GIACOMINI (1898-a) a cru, au contraire, que ces terminaisons sont toutes deux sensibles.

Les fibres nerveuses qui donnent la terminaison sensitive sont *toujours myéliniques*. Elles ont été décrites par KÜHNE (1864) et RANVIER (1878). Ce sont de grosses fibres enveloppées, à une certaine distance, par une gaine de Henle très nette. Elles se comportent d'une façon bien différente suivant qu'il s'agit de l'une ou de l'autre variété de fuseaux (2).

a) *Fuseaux à terminaison sensitive circonscrite.* — La fibre nerveuse, unique, aborde le renflement fusiforme capsulaire soit vers

(1) SIBLER (1896, 1900) dit que les lamelles et la gaine de Henle qu'elles contiennent sont formées de substance élastique, parce que l'acide acétique ne la gonfle pas. HUNER et DE WITT (1898) repoussent avec raison cette opinion, qui est absolument erronée. Les lamelles de la capsule ont, ainsi que l'a dit RANVIER (1878), la plus grande analogie avec les lamelles de la gaine lamelleuse des nerfs et des corpuscules de PACINI; elles sont constituées par une variété de substance collagène, qui se gonfle beaucoup moins par les acides que la substance des faisceaux conjonctifs et tendineux.

(2) Généralement chaque fuseau ne reçoit qu'une fibre myélinique sensitive. Mais il n'est pas exceptionnel d'en trouver deux, qui abordent la fibre musculaire soit ensemble, soit séparément. Ce dernier cas se rapporte à des fuseaux qui possèdent plusieurs renflements fusiformes successifs pour une même fibre musculaire (FRANQUE, 1890; CIPOLLONE, 1897; SIBLER, 1900).

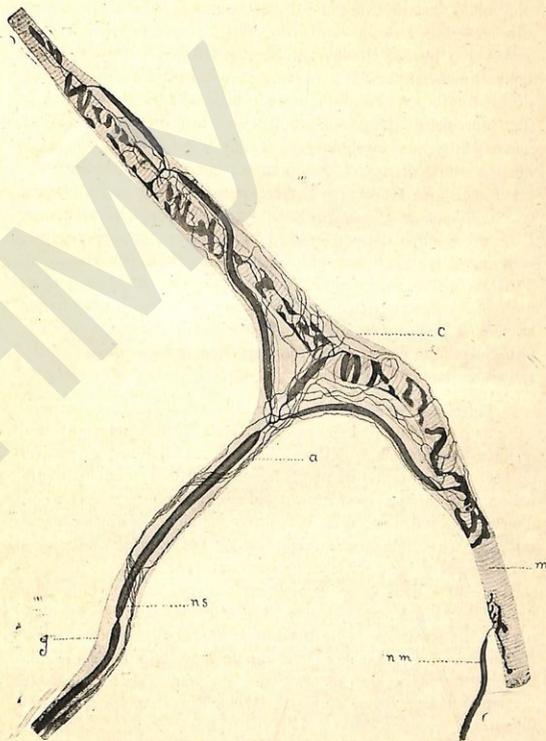


Fig. 6. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de Lézard; variété de fuseau « à terminaison sensitive étendue ». Méthode à l'or de Levit-Ruffini.

m, fibre musculaire du fuseau; — c, capsule du fuseau; — n. s., fibre nerveuse (à myéline) motrice, se terminant par une petite plaque sur la fibre musculaire fusale; — n. s., fibre nerveuse sensitive. Elle se partage en trois branches terminales en abordant le fuseau. Ces branches donnent des terminaisons polymorphes, qui rappellent, par places, les rubans annulo-spiraux des Mammifères. — g, gaine de Henle; — a, faisceau de fibrilles amyéliniques très fines, courant dans la gaine de Henle et formant une intrication plexiforme dans la région sensitive du fuseau. D'après PERRONCITO (1902).

son milieu, soit près de l'une de ses extrémités; ceci ordinairement sans se diviser. La gaine de Henle se fusionne avec la capsule lamelleuse; et la fibre myélinique pénètre dans la cavité capsulaire. Elle donne immédiatement la terminaison; ou bien, plus rarement, elle décrit dans la cavité capsulaire un court trajet parallèlement à la fibre musculaire. Après avoir subi l'étranglement préterminal, la fibre nerveuse, devenue amyélinique, se ramifie aussitôt en un bouquet de filaments nus, divergents, grêles, mais pourvus de renflements successifs (méthode de l'or); ces filaments portent des ramuscules latéraux courts. Filaments et ramuscules se terminent par des renflements. Cette arborisation d'aspect général ombelliforme, très circonscrite, embrasse la portion intracapsulaire striée (Lacertiens) ou non (Ophiidiens) de la fibre musculaire. GIACOMINI (1898-a) est le seul auteur qui ait décrit cette terminaison amyélinique, assez difficile à colorer par la méthode de l'or, tant à cause de l'épaisseur de la capsule que de la forte colorabilité de la masse protoplasmique sous-jacente à l'arborisation terminale.

b) *Fuseaux à terminaison sensitive étendue.* — L'innervation sensitive de ces fuseaux est beaucoup plus variée. La fibre nerveuse, presque toujours unique, subit une ou plusieurs divisions successives immédiatement avant d'aborder le fuseau: de telle sorte que les terminaisons amyéliniques proviennent au moins de deux et quelquefois d'un plus grand nombre de branches myéliniques distinctes qui se rattachent à une fibre souche unique (fig. 6). Les branches myéliniques terminales cheminent soit chacune dans une gaine de Henle distincte, soit ensemble dans la gaine unilamellaire qui enveloppe la fibre musculaire. Finalement, chaque fibre nerveuse perd sa gaine de myéline et fournit une partie de l'arborisation terminale (1).

L'arborisation terminale s'étend sur un long trajet à la surface de la fibre musculaire, de part et d'autre du point d'accès de la fibre nerveuse souche; elle est toujours contenue dans la mince capsule du fuseau.

Chez les Ophiidiens (HUBER et DE WITT, 1898; GIACOMINI, 1898-a), les cylindraxes nus cheminent le long de la fibre musculaire, en des directions opposées; et ils se divisent, chemin faisant, en fines rami-

(1) CIPOLLONE (1897) décrit une variété de terminaison nerveuse dans certains fuseaux du Léopard, caractérisée par l'existence d'une fibre myélinique à segments interannulaires courts, qui chemine parallèlement à la fibre musculaire, en abandonnant à cette dernière, à chaque étranglement, une collatérale amyélinique qui se ramifie immédiatement. RENAUT (1875) avait déjà décrit un semblable mode de terminaison.

fications secondaires et tertiaires pourvues de varicosités de formes variées. Quelquefois le cylindraxe constitue une bandelette irrégulière, accolée à la fibre musculaire, bandelette à laquelle sont unies par des

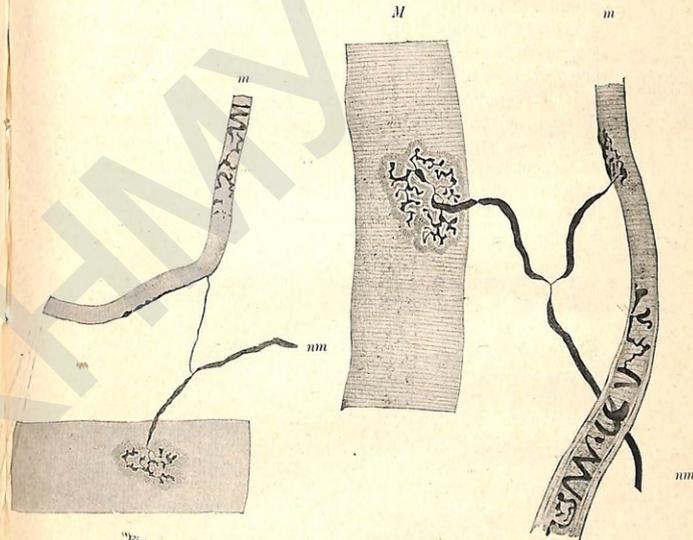


Fig. 7.

Fig. 7 et 8.

Fig. 8.

— Fragments de fuseaux neuromusculaires de Léopard.

Méthode à l'or de Lévy-Ruffini.

M, fibres musculaires communes; — m, fibres musculaires fusales; — m, fibres nerveuses motrices. Au niveau d'un étranglement annulaire, celles-ci se divisent chacune en deux branches: l'une, myélinique (fig. 8) ou amyélinique (fig. 7), se termine sur la fibre musculaire fusale par une plaque motrice rudimentaire; musculaire commune. Une partie de la terminaison sensitive est visible (ébauche d'anneaux et de spires).

D'après PERRONCITO (1901-a).

tractus grêles les varicosités diversement conformées, éparses à la surface de la fibre musculaire.

Chez les Sauriens (1), les cylindraxes cheminent aussi à la surface

(1) RENAUT, 1875; BREMER, 1883; TRINCHESI, 1886, 1891; CIPOLLONE, 1897; principalement GIACOMINI, 1898-a, et PERRONCITO, 1901, 1902. (Ce dernier auteur n'a pas décrit la terminaison sensitive, mais il en a donné de très bonnes figures.)

de la fibre musculaire et fournissent des expansions secondaires et tertiaires de forme variée. Mais on observe fréquemment, principalement à la partie moyenne de l'arborisation terminale, des expansions en forme de C et d'S (*fig. 7, 8, 10*), qui tendent à faire le tour complet de la fibre musculaire (GIACOMINI). Parfois même le cylindraxe prend la forme d'un ruban qui décrit des tours de spire réguliers autour de la fibre musculaire (PERRONCITO, 1901). Une telle disposition (*fig. 9*) est très analogue à la terminaison dite primaire, ou à ruban annulo-spiral (RUFFINI) qui caractérise les fuseaux des Mammifères; tandis que l'arborisation terminale étendue des Ophidiens se rapproche beaucoup de la terminaison dite secondaire ou en forme de fleurs (RUFFINI) qu'on rencontre également chez les Mammifères. Chez les Sauriens, l'arborisation terminale, par ses variétés de formes, participe de ces deux dispositifs typiques (1).

IV. — NERFS MOTEURS ET LEURS TERMINAISONS. — Les terminaisons motrices sont fournies le plus souvent par des fibres nerveuses amyéliniques (*fig. 7, 9, 10*), qui arrivent au fuseau en suivant un trajet distinct de celui de la fibre sensitive. En remontant le long de ces fibres, à partir de leur terminaison, on reconnaît presque toujours qu'elles se raccrochent à des fibres myéliniques fines après un trajet amyélinique plus ou moins long. Plus rarement une fibre motrice conserve sa gaine de myéline (*fig. 6, 8*), jusqu'à sa terminaison (Sauriens principalement, GIROLLORE, 1897). Ces fibres n'ont pas de gaine de Henle distincte.

Chaque fuseau reçoit en général plusieurs terminaisons motrices (jusqu'à 5, GIACOMINI, ou 7, GIROLLORE), qui sont situées de part et d'autre de la terminaison sensitive, parfois à une assez grande distance de celle-ci, toujours en dehors de la capsule. Ces terminaisons appartiennent le plus souvent à la variété « en grappe » (TSCHEBIEW, 1879) ou « ombelliforme » (BUEMER, 1883); leur taille est très variable: tantôt elles se réduisent à un ou deux filaments terminés par des renflements (*fig. 9, 10*), tantôt elles sont plus compliquées (*fig. 6, 8*). Chez les

(1) Le traitement par les acides des préparations destinées à être colorées par la méthode de For détermine, sur l'arborisation nerveuse terminale comme sur la fibre musculaire, des modifications plus ou moins importantes sur l'interprétation desquelles beaucoup d'auteurs se sont trompés (BUEMER, 1883; TRINCHESE, 1886, 1891; et même en partie GIROLLORE, 1897, etc.). La principale altération paraît consister dans l'interruption de la continuité des différentes parties de l'arborisation; les renflements de forme variée, colorés en violet plus ou moins foncé par l'or, paraissent isolés les uns des autres. TRINCHESE a donné le nom bizarre de *neurocoques* à ces masses isolées de substance nerveuse. Les *neurocoques* occupent principalement les festons saillants de la fibre musculaire déformée. Les figures données jusqu'ici des arborisations terminales des fuseaux sont presque toutes, plus ou moins, entachées de cette altération.

Sauriens, elles se rapprochent fréquemment par leur conformation des terminaisons en plaques (plaques motrices ordinaires).

Les grappes ou ombelles ne possèdent ordinairement pas le substratum protoplasmique semé de noyaux (semelle de KÜHNÉ), des plaques motrices.

Ces terminaisons furent découvertes, chez les Sauriens, par BREMER (1883), qui reconut la plupart des détails que nous venons d'énumérer. Il établit même en loi générale que chaque fuseau en reçoit au moins une. Malheureusement il considéra ces terminaisons comme sensibles, attribuant au contraire la signification motrice à la terminaison centrale encapsulée. RAMON Y CAJAL (1888) et KERSCHNER (1888, 1893) signalent brièvement les deux ordres de terminaisons chez les Reptiles, mais ne leur consacrent aucune description spéciale. KERSCHNER (1892) reconnut qu'en suivant les fibres nerveuses qui donnent la terminaison en plaques chez les Reptiles, on voit qu'elles se détachent de fibres nerveuses fournissant des plaques motrices à des fibres musculaires ordinaires: c'était la démonstration péremptoire de la nature motrice de ces terminaisons. SMILER (1896) figure et considère comme motrices les petites terminaisons en grappe des

Historique des terminaisons motrices.



Fig. 9. — Fragment de fuseau neuro-musculaire de Lézard. Méthode à l'or de Léwil-Ruffini.

M, fibre musculaire commune; — m, fibre musculaire fusale; — ns, fibre nerveuse sensitive, donnant une terminaison en ruban annulo-spiral typique; — n m, fibre nerveuse motrice se terminant par une plaque motrice ordinaire sur une fibre musculaire commune. Aussitôt après l'étranglement préterminal, une fibrille amyélinique s'en détache et va se terminer par une plaque radiaire sur la fibre musculaire fusale; — n', autre fibre motrice amyélinique, abordant la fibre musculaire fusale.

D'après PERRONCITO (1901-02).

fuseaux des Ophidiens. GIROLLORE (1897) les décrit très exactement et leur attribue leur véritable signification; en 1898, il montre, comme

KERSCHNER (1892), qu'elles peuvent être fournies par des collatérales des fibres nerveuses motrices communes. GIACOMINI (1898) considère ces terminaisons comme sensibles (avec les terminaisons en grappe, en général); d'où il suit que les fibres musculaires des fuseaux n'auraient pas de terminaison

Collatérales
motrices.

nerveuse motrice, ce qui n'est guère admissible. Enfin PERRONCITO (1901, 1902), confirmant et complétant la découverte de KERSCHNER (1892) et de CIPOLLONE (1898), posa en règle générale, pour les Lézards, que les terminaisons en plaques ou en grappes sont fournies par des fibres nerveuses collatérales des fibres motrices ordinaires. Tantôt la fibre motrice (le plus souvent amyélinique, parfois myélinique) se détache de la fibre nerveuse motrice au niveau d'un étranglement annulaire (fig. 7, 8), plus ou moins distant de la plaque motrice (de la fibre musculaire commune). Tantôt elle se détache de l'étranglement préterminal précédant immédiatement la plaque (fig. 9). Tantôt, enfin, elle est issue d'une des ramifications de la plaque motrice (fibrilles ultra-terminales de RUFFINI) (fig. 10). En tout cas, ces faits (CIPOLLONE, PERRONCITO) établissent péremptoirement la signification motrice de la terminaison nerveuse en plaque ou en grappe, et prennent ainsi une importance capitale dans l'histoire générale du fuseau neuromusculaire.

V. — Fibrilles amyéliniques plexiformes du fuseau. — PERRONCITO (1902) vient de décrire des fibrilles extraordinairement

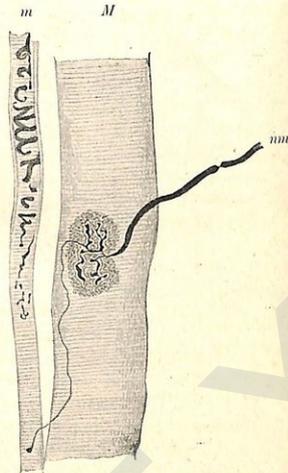


Fig. 10. — Fragment de fuseau neuromusculaire de Lézard. Méthode à l'or de Löwit-Ruffini.

M, fibre musculaire commune; — m, fibre musculaire fusale; — nm, fibre nerveuse motrice, se terminant par une plaque ordinaire sur la fibre musculaire commune. D'une des ramifications de cette plaque part une fibrille amyélinique (ultra-terminale de RUFFINI), qui se termine par un renflement (terminaison motrice très rudimentaire) sur la fibre musculaire fusale.

D'après PERRONCITO (1901-2).

fines qui se distribuent dans les plaques motrices ordinaires et aussi dans les fuseaux neuromusculaires, chez le Lézard. « Dans quelques cas, deux ou trois fibrilles; dans d'autres cas, de véritables petits faisceaux, courent dans la gaine de Henle de la robuste fibre myélinique qui fournit la principale terminaison du fuseau... Elles se divisent et s'entrecroisent diversement. Sur le point où elles entrent dans l'organe, elles forment un plexus parfois très riche. Elles se ramifient ensuite, courant dans la gaine du fuseau, et y formant des entrelacements (fig. 6). » Le mode de terminaison et la signification de ces fibrilles sont jusqu'ici complètement inconnus.

§ II. — Chéloniens.

Les fuseaux neuromusculaires des Chéloniens nous sont connus par les recherches de GIACOMINI (1898 a, *Testudo graeca*) et de HUBER et DE WITT (1898, *Emys meleagris*). Ce sont des fuseaux tantôt plurifasciculaires, tantôt unifasciculaires (GIACOMINI).

Les fuseaux plurifasciculaires comprennent de 2 à 5 (GIAC.) ou à 8 (H. et DE W.) fibres musculaires grêles. On rencontre des fuseaux qui possèdent deux ou trois aires de terminaisons sensibles successives (H. et DE W.) Le faisceau de fibres musculaires est enveloppé et pénétré, comme chez les Mammifères, par du tissu conjonctif lâche, relié à la capsule lamelleuse par des tractus grêles traversant l'espace capsulaire (H. et DE W.).

L'arborisation sensitive terminale est fournie par une ou plusieurs fibres à myéline volumineuses dont la gaine de Henle se fusionne avec la capsule du fuseau. Arrivées dans le tissu conjonctif qui unit et sépare les fibres musculaires, ces fibres nerveuses myéliniques se divisent et parcourent un trajet variable avant de fournir l'arborisation terminale. Celle-ci, commune à toutes les fibres musculaires, se fait suivant le mode déjà décrit à propos des terminaisons sensibles étendues des Ophidiens; c'est une terminaison en forme de fleurs (GIAC.).

En dehors de la région capsulaire, les fibres musculaires reçoivent des terminaisons en plaques ou en petites grappes (GIAC.) qu'on doit considérer comme motrices.

DEUXIÈME SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES AMPHIBIENS

Les Amphibiens urodèles ne possèdent pas de fuseaux (GIACOMINI, 1898-*b* et *c*). Le seul Amphibien anoure chez lequel on les ait étudiés est la Grenouille (1).

Il existe probablement dans les muscles de la Grenouille des fuseaux unifasciculaires. RENAULT (1878) décrit en effet, dans le muscle sterno-hyoïdien, des fibres musculaires excessivement grêles, n'ayant que le tiers ou le quart du diamètre des fibres musculaires adjacentes, et dépassant constamment la ligne d'insertion musculotendineuse, aux deux extrémités du muscle (2). Malheureusement ces fibres musculaires grêles, que RENAULT considère avec raison comme des fuseaux neuromusculaires, n'ont jamais été étudiées au point de vue de leurs terminaisons nerveuses (3). Les fuseaux plurifasciculaires sont au contraire bien connus. On les a rencontrés dans la plupart des muscles des membres ainsi que dans le peaucier thoracique, où ils ont été découverts par KOELLIKER (1862); la minceur de ce dernier muscle en fait un objet d'étude favorable, qu'ont utilisé la plupart des auteurs; il contient de deux à cinq fuseaux.

MAYS (1884), qui a étudié la situation des fuseaux comparativement dans plusieurs muscles de la Grenouille, dit qu'ils sont situés fréquemment près du point d'entrée du nerf dans le muscle, et qu'on en trouve aussi dans les parties du muscle situées en dehors de la zone d'innervation motrice (4).

FRANQUÉ (1890), CIPOLLONE (1897) et SHILER (1900) ont vu des fuseaux juxtaposés l'un à l'autre (fuseaux jumaux, ou mieux gémés).

(1) Voici la liste chronologique des auteurs qui se sont occupés des fuseaux neuromusculaires de la Grenouille: WEISMANN (1861), KOELLIKER (1862), BEALE (1864, 1865), KÜHNE (1865), RENAULT (1878-*b*), BREMER (1883), MAYS (1884), RAMON Y CAJAL (1888), KOELLIKER (1889), FRANQUÉ (1890), DOEBEL (1890), TRINGHESI (1891), SHILER (1896, 1900), CIPOLLONE (1897), HUBER et de WITT (1898), POLOMOROWINOFF (1898).

(2) Voir la fig. 215 du *Traité d'histologie pratique* de RENAULT, t. I^{er}, p. 605.

(3) SHILER (1900) dit aussi sans autres détails que certains fuseaux de la Grenouille sont unifasciculaires.

(4) D'après CACCHIERELLI (1906), les fuseaux neuromusculaires n'existent pas dans les muscles dorsaux des Amphibiens anoures (*Rana*, *Bufo*, *Bombinator*) et y sont remplacés, comme appareils sensitifs épimysiaux, par des terminaisons nerveuses en paniers (voy. chap. III, § IV). Chez les Anoures, les muscles en question ont gardé partiellement la disposition métamérique des Poissons et des Urodèles.

Fuseaux
unifasciculaires et
plurifasciculaires.

I. — **Fibres musculaires du fuseau. Faisceau de Weismann** (1). — Les fuseaux plurifasciculaires de la Grenouille comprennent de 3 à 8 (CIPOLLONE, 1897) ou même 11 (KOELLIKER, 1889) fibres musculaires. Ces fibres sont distinctes dans toute leur longueur (BREMER, 1883; FRANQUÉ, 1890, etc.) et non pas fusionnées dans la région capsulaire, comme le croyait KÜHNE (1863, 1866). Leur longueur est égale à celle des fibres musculaires adjacentes. Elles sont toujours plus grêles que ces dernières, mais leur diamètre varie beaucoup. Les plus fines ont 3 ou 4 μ , les plus grosses, 12 à 15 μ .

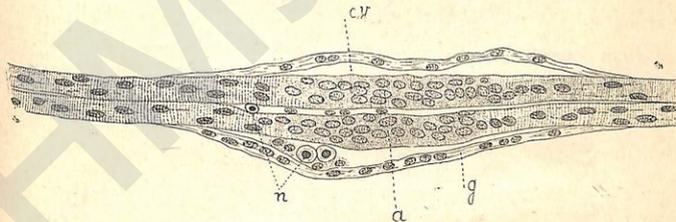


Fig. 11. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de Grenouille. vue en coupe.

Deux fibres musculaires seulement sont visibles dans la coupe, a, région de ces fibres correspondant à la terminaison sensitive (striation disparue; nombreux noyaux); b, coupes de fibres nerveuses à myéline; c, capsule; cc, espace capsulaire.

D'après FRANQUÉ (1890).

(KOELLIKER, 1889). Elles se renflent légèrement dans la région capsulaire (FRANQUÉ, 1890), au niveau de la terminaison sensitive.

Ces fibres appartiennent à la catégorie des fibres des muscles rouges. Leur striation transversale est très marquée; leur protoplasma est abondant, et le faisceau de Weismann prend, à cause de cela, une teinte brune après l'action de l'acide osmique; leurs noyaux sont les uns marginaux, les autres axiaux, même en dehors de la capsule.

Les fibres musculaires subissent dans la région capsulaire d'importantes modifications de structure (fig. 11). La substance contractile se

Modifications
de la région
encapsulée.

(1) C'est WEISMANN (1861) qui a découvert, chez la Grenouille, ces faisceaux de fibres musculaires grêles, qui lui sembleraient réunies en une certaine région, par un anas de substance granuleuse (débris de la capsule et des nerfs sensitifs détruits par la potasse à 35 p. 100). Il crut qu'il s'agissait de fibres musculaires jeunes, résultant de la division de grosses fibres préexistantes. Pour rappeler cette découverte, KOELLIKER (1889) proposa de donner à l'ensemble des fibres musculaires des fuseaux plurifasciculaires en général le nom de *faisceau de Weismann*, qui a été adopté.

rarifiée et se dispose comme une mince écorce autour d'un axe protoplasmique très riche en noyaux. Vers le centre du renflement capsulaire, la disparition de la striation est le plus souvent (pas toujours, KÜHNE) complète. La fibre est ici réduite à une masse de protoplasma délicat (vacuolisant facilement) contenant de nombreux noyaux. Dans cette région, il existerait, autour des fibres musculaires, des cellules fusiformes qualifiées par KÜHNE de *sarcoplastes*, et dont l'existence est niée par d'autres auteurs. Ce qui est certain, c'est que de nombreux noyaux sont extérieurs aux fibres musculaires; ils appartiennent probablement pour la plupart à l'arborisation sensitive nue.

II. — **Capsule.** — La capsule affecte la forme d'un fuseau très allongé qui envelopperait le faisceau de Weismann à la manière d'un manchon. Elle est peu épaisse, et comprend, en son milieu, seulement de 2 à 4 lamelles séparées par des cellules endothéliiformes. Elle s'amincit à ses extrémités; puis elle s'accorde aux fibres musculaires et se fusionne, semble-t-il, avec le sarcolemme.

L'espace capsulaire a mesuré, dans un fuseau fixé par le liquide de Flemming et coupé longitudinalement, 95 μ de largeur maxima et 324 μ de longueur (FRANQUÉ). Il est traversé axialement par le faisceau de Weismann.

III. — **Nerf sensitif et sa terminaison.** — Le nerf sensitif aborde le fuseau généralement vers le milieu de la capsule. Il est le plus souvent réduit à une seule fibre myélinique très volumineuse, trois ou quatre fois plus grosse qu'une fibre myélinique ordinaire et montrant des segments interannulaires courts. Quelquefois le nerf comprend deux ou trois fibres myéliniques, dont une au moins est volumineuse.

Tous les observateurs, depuis KOELLIKER et KÜHNE, ont été frappés par le diamètre insolite de ces fibres nerveuses. Il est facile de les suivre jusque dans l'épaisseur des troncles nerveux intramusculaires, qu'elles rejoignent par un trajet direct rectiligne ou légèrement arqué (MAYS, 1884).

La gaine de ce petit nerf est large et plurilamellaire. Elle se continue avec la capsule du fuseau (KÜHNE, etc.). Après avoir pénétré dans l'espace capsulaire, quelquefois même auparavant, la fibre nerveuse fournit une série de divisions consécutives. Il se forme ainsi un bouquet de petites branches myéliniques, à segments interannulaires de plus en plus courts: bouquet d'autant plus riche que le fuseau con-



Fig. 12. — Terminaisons nerveuses d'un fuseau neuro-musculaire de Grenouille (muscle pectoral thoracique), colorées par le bleu de méthylène.

A, fibre myélinique sensitive, fournissant une arborisation terminale formée de filaments amyéliniques variqueux à la surface des fibres musculaires (dans leur région intra-capsulaire non striée); B, fibre myélinique motrice, se terminant par un buisson de Kühne: a, capsule.
D'après RAMON Y CAJAL (1888).

Arborisation myélinique préterminale.

tient davantage de fibres musculaires. Ces fibres myéliniques de deuxième, troisième... ordre s'insinuent entre les fibres musculaires, les contourant en hélice et cheminant plus ou moins loin vers les deux extrémités du renflement fusiforme. Finalement chaque fibre myélinique terminale fournit une partie de la riche arborisation amyélinique qui enveloppe et pénètre le faisceau de Weismann (fig. 12).

L'arborisation terminale (1) se compose de filaments primaires nombreux et très fins, cheminant parallèlement à la direction des fibres musculaires, sinueux et très variqueux. Ces filaments donnent des branches secondaires, elles-mêmes ramifiées et toutes ces ramifications se terminent par des boutons. L'arborisation, d'après HUBER et DE WITT (1898), serait tout entière *épilémale* et aurait comme substratum le tissu conjonctif délicat qui enveloppe les fibres musculaires. Chaque rameau myélinique terminal distribue ses ramifications amyéliniques à plusieurs fibres musculaires. Les régions d'innervation des fibres musculaires ne sont pas toutes situées au même niveau, dans la capsule. CIPOLLONE signale même des fuseaux à

Arborisation nue terminale.

(1) L'arborisation terminale, entrevue par BEALE (1864, 1865), a été décrite pour la première fois exactement par RAMON Y CAJAL (1888), puis par DOGIEL (1890), HUBER et DE WITT (1898) et POLJOMORWINSOFF (1898). Toutes ces descriptions concordent dans les points essentiels. Il est à remarquer que toutes les quatre, elles ont été faites d'après des préparations au bleu de méthylène. La méthode de l'or semble particulièrement défavorable à cette arborisation délicate, si on en juge par les résultats mauvais qu'elle a donnés à CIPOLLONE (1897); cet auteur la figure comme composée de grains (neurones) discontinus, et ce n'est que par analogie avec d'autres terminaisons, qu'il se représente les filaments qui doivent unir ces grains.

arborisations terminales sensibles, multiples, entièrement distinctes les unes des autres et successives.

IV. — **Nerfs moteurs et leurs terminaisons.** — Les terminaisons motrices sont disposées par groupes en dehors de la région capsulaire, tantôt d'un seul côté, tantôt des deux. Elles ont la forme soit de petits buissons de Kühne, soit d'ombelles ou de grappes. Elles sont fournies par des fibres nerveuses myéliniques fines, ou amyéliniques, qui se détachent d'un fascicule nerveux moteur à l'endroit où celui-ci va croiser la direction du fuseau (1).

Mention fut faite par BREMER (1883), puis par FRANQUÉ (1890), des fibres nerveuses amyéliniques ou myéliniques fines qui se mettent toujours en rapport avec les fibres musculaires du fuseau, à distance du renflement capsulaire.

La véritable signification des terminaisons motrices a été indiquée par RAMON Y CAJAL (1888), et admise par CIPOLLONE (1897) et SHILER (1900).

TROISIÈME SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES OISEAUX (2);

GIACOMINI a trouvé chez les Oiseaux deux sortes de fuseaux : les uns sont unifasciculaires, d'autres sont plurifasciculaires et contiennent de 2 à 7 fibres musculaires. Les deux variétés peuvent se trouver côte à côte dans le même muscle. La plupart des fuseaux se rencon-

(1) C'est à BEALE (1865), que revient l'honneur d'avoir découvert que les fuseaux (*nerve-fus*) de la Grenouille sont abordés par deux ordres distincts de fibres nerveuses : 1° un petit nerf comprenant une ou deux grosses fibres myéliniques, abordant le renflement fusiforme ; 2° un nerf comprenant des fibres myéliniques minces, abordant le fuseau au delà du renflement, tantôt d'un seul, tantôt des deux côtés. Parfois le nerf à fibres minces aborde au fuseau seulement des ramifications collatérales, et va plus loin, innervant des fibres musculaires ordinaires. Ce travail de BEALE n'a été jusqu'à présent cité par aucun des auteurs qui se sont occupés des terminaisons nerveuses des fuseaux.

(2) Les fuseaux des Oiseaux ont été étudiés par KENSCHNER (1888-9, 1893, simples mentions, chez le Pigeon, la Mésange et la Cigogne) ; par TRINGHESE (1891, Poulet, Moineau) ; et surtout par CIPOLLONE (1897, Pigeon), HUBER et DE WITT (1898, Pigeon), GIACOMINI (1898-9, *Ardea cinerea*, *Pica canad.*, *Falco tinnunculus* et *Alcedo naevia*). Pour l'étude des terminaisons nerveuses, HUBER et DE WITT ont employé le bleu de méthylène qui, disent-ils, réussit difficilement chez les Oiseaux. CIPOLLONE et GIACOMINI se sont servis du chlorure d'or. Cette dernière méthode produit ici ses altérations habituelles (denticures marginales des fibres musculaires, fragmentation marquée dans les résultats de CIPOLLONE. La meilleure description est celle de GIACOMINI.

trent au voisinage des tendons et des cloisons aponévrotiques. Ils sont très nombreux ; dans un fragment de muscle ayant 5 millimètres de longueur sur 1 millimètre de largeur, GIACOMINI en a compté 8, dont 1 unifasciculaire et 7 plurifasciculaires.

Les fibres musculaires fusales sont excessivement grêles (les plus Fibras musculaires dit CIPOLLONE). Elles ont les mêmes caractères histologiques que ceux dont nous avons parlé à propos des Amphibiens et des Reptiles. La striation ne disparaît pas complètement dans la région capsulaire.

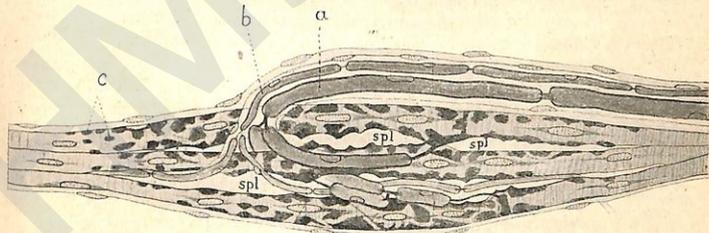


Fig. 13. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire de Pigeon.

Méthode à l'or de Lœwit-Cipollone.

a, grosse fibre nerveuse à myéline fournissant la terminaison sensible ; b, petite fibre nerveuse à myéline pénétrant avec la précédente et fournissant les terminaisons motrices (en dehors de la figure) ; c, renflements terminaux de l'arborisation sensitive, artificiellement séparés (neurocoques) ; spl, espace intra-capsulaire.

D'après CIPOLLONE (1897).

Là, cependant, les fibres musculaires se renflent légèrement et se colorent intensément par le chlorure d'or (CIP.).

Eu égard à la disposition de la capsule et de la terminaison sensible, GIACOMINI distingue deux variétés : les fuseaux unifasciculaires et bifasciculaires ont une capsule très mince et très longue, une forme à peine renflée et une terminaison sensitive très étendue. Les fuseaux comprenant plus de deux fibres musculaires ont une capsule plus épaisse et moins longue (d'où résulte une forme très renflée) et une terminaison nerveuse plus circonscrite, trois ou quatre fois moins étendue que celle des fuseaux de l'autre variété.

On rencontre des fuseaux qui ont deux ou trois zones distinctes et successives d'innervation sensitive (CIP., GIAC.).

Variétés
des fuseaux.

Nerfs et terminaisons sensitives.

Sauf l'étendue en longueur, le dispositif terminal sensitif est le même dans tous les cas. Il est fourni par une ou deux grosses fibres myéliniques, qui abordent la région capsulaire en un point quelconque. La gaine de Henle se fusionne avec la capsule. La fibre à myéline se divise et se subdivise, à l'intérieur de la capsule, en un bouquet de fibres myéliniques courtes qui divergent et s'insinuent par des trajets variés entre les fibres musculaires. Naturellement, ce bouquet préterminal est d'autant plus riche que le nombre des fibres musculaires qu'il dessert est plus grand. Dans les fuseaux uni- et bifasciculaires, l'arborisation terminale est parfois fournie par une fibre à myéline qui chemine parallèlement aux fibres musculaires, et abandonne à chaque étranglement annulaire une branche amyélinique (GIAC.).

Chaque branche myélinique terminale se continue avec une fibre nue, qui s'accôle à une fibre musculaire et la suit plus ou moins loin. De ces fibres nues se détachent des ramifications qui enlacent les fibres musculaires, et présentent sur leur trajet et à leur extrémité des élargissements polymorphes très nombreux.

Nerfs et terminaisons motrices.

Les fibres musculaires fusales reçoivent des terminaisons motrices, situées en dehors de la région capsulaire. Ces terminaisons auraient, pour CIPOLLONE, la même forme que les plaques motrices ordinaires des Oiseaux, tandis que, pour GIACOMINI, elles se rapprochent beaucoup des terminaisons en grappe. Au lieu d'être fournies par des fibres nerveuses à trajet absolument indépendant de celui du nerf sensitif, comme c'était le cas des animaux étudiés jusqu'ici, ces terminaisons motrices des Oiseaux sont très fréquemment fournies par des fibres myéliniques grêles qui accompagnent les grosses fibres sensitives dans la même gaine de Henle, pénètrent avec ces dernières dans la capsule, et gagnent de là les régions extra-capsulaires du fuseau.

QUATRIÈME SECTION

FUSEAUX NEUROMUSCULAIRES DES MAMMIFÈRES (1)

§ 1^{er}. — Nombre des fuseaux dans les muscles.

Nous n'avons que peu de renseignements sur le nombre absolu des fuseaux neuromusculaires.

KÜHNE (1863-*b*) estima ce nombre à 1 p. 100 des fibres muscu-

(1) Les fuseaux des Mammifères ont été étudiés par une foule d'auteurs. Non compris les observations purement anatomologiques ou expérimentales dont il sera ultérieurement question, et qui n'ont d'ailleurs presque rien appris au sujet

Nombre absolu des fuseaux dans les muscles.

laïres ordinaires, chez la Souris (1), proportion difficile à apprécier exactement et qui paraît trop forte (BAUM, 1899).

FÉLIX (1889) a compté soixante-neuf fuseaux dans le biceps brachial d'un fœtus humain (2).

KOELLIKER (1889) compta quinze fuseaux dans chaque ventre du muscle omo-hyoïdien, chez un garçon de quatre ans.

MORPURGO (1897) trouva que le muscle couturier du Rat contient huit fuseaux en nombre égal de chaque côté (3).

CIPOLLONE (1897) en compta dix-neuf dans le ptérygoïdien externe d'un lapin et quarante dans le masseter du même animal (4).

HUBER (1902) a étudié le nombre et la distribution des fuseaux dans les muscles intercostaux du Chat (5). Dans les six premiers espaces intercostaux, il a trouvé de soixante à cent fuseaux pour chaque espace; du septième au dixième espace, les fuseaux étaient un peu moins nombreux; il y en avait vingt-huit dans le onzième et dix-huit dans le douzième. Les fuseaux n'ont pas de groupement particulier et sont à peu près également répartis entre les intercostaux externes et internes.

Si l'on considère un même muscle, on constate que le nombre des fuseaux, apprécié sur des coupes transversales faites au même niveau, subit de grandes variations, dans certaines conditions physiologiques et pathologiques.

Variations numériques apparentes.

de la structure proprement dite des fuseaux, voici l'énumération de ces travaux, avec les espèces animales auxquelles ils se rapportent.

KÜHNE (1863-*a*), Rat blanc, découverte des fuseaux unifasciculaires chez les Mammifères; (1863-*b*), Rat, Souris; (1864), Lapin, simple mention. — GOLGI (1880), Homme et Mammifères divers non spécifiés. — ROTU (1880), Homme, Chat, Chien, Lapin. — BREMER (1883), Souris, simple mention. — BABINSKI (1886, 1889), Homme. — CATTANEO (1887), Homme et Mammifères divers. — KENSCHNER (1888-*a*), espèces précédentes, Loir, Pore, Beauf, Champarré. (1888-*b*). — FÉLIX (1888, 1889), Homme. — RAMON Y CAJAL (1888), Lapin, Cobaye, Rat, simple mention. — KOELLIKER (1889), Homme et Mammifères divers. — FRAUQUE (1890), Homme. — PILLIET (1890), Homme. — OSANOFF (1890), Homme, Chien. — TRINCHESI (1891), *Myos avellanarius*. — CHRISTOPOULOS et STROESSNER (1891), Homme. — KENSCHNER (EINER) (1899), KENSCHNER (1893, 1895), espèces non spécifiées. — THANNOFFER (1899), Souris et Mammifères non spécifiés. — RUFFINI (1899, 1899), Chat, Homme. — FORSTER (1897), Homme. — SHURINGTON (1894), Singe (sp. ?), Chat. — WEISS et DURIL (1895, 1896), Cobaye, Lapin, Chat. — RUFFINI (1896, 1897, 1898), Chat. — LANGHANS (1897), Homme. — BATTEN (1897), Homme; (1898), Chien. — CIPOLLONE (1897, 1898), Lapin, Cobaye, Chien, Homme. — HUBER et DE WITT (1898), Chien, Chat, Lapin, Cobaye, Rat. — POLOMONOWITZOFF (1898), Lapin, Cobaye. — RUFFINI (1899). — BATH (1899), Homme et Mammifères divers. — CREVATIN (1901), Chat, Souris, Poro-épie, Renard. — RUFFINI et PICOZZI (1901), Homme. — DOGIEL (1901, 1903), Homme, Singe, Chien, Lapin, Cobaye, Chat. — FORSTER (1902), Homme. — HUBER (1902), Chat.

Dans cette liste, des travaux d'une importance capitale voisinent avec d'autres dont la valeur est insignifiante et que nous ne citons que pour être complets.

(1) Dissociation des muscles frais dans du sérum sanguin camphré.

(2) Dissociation des muscles bouillis.

(3) Dissociation des muscles macérés dans l'acide salicylique.

(4) Méthode de Löwit-Fischer à l'acide formique et au chlorure d'or, avec modifications indiquées par l'auteur.

(5) Méthode de Sihler.

Age.

Ce nombre est très considérable chez le fœtus (de six à neuf mois, chez l'Homme), moindre chez le nouveau-né, moindre encore chez l'adulte sain. Cette constatation a été faite par FÉLIX (1889) pour la première fois. CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891) ont montré que la diminution du nombre des fuseaux, au fur et à mesure que les sujets avancent en âge, n'est qu'*apparente*.

Amaigrissement.

Le nombre des fuseaux paraît augmenter lorsque le volume du muscle diminue par amaigrissement; ce fait a été constaté pour la première fois par EISENLOHR (1876), puis par FRENKEL (1878) et une foule d'auteurs (ROTH, 1880; — PILLIET, 1890; — CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; — WEISS et DUTIL, 1896; — etc.). On a souvent fait remarquer que l'étude des fuseaux est particulièrement facile dans les muscles atrophiés ou simplement amaigris. De même que la diminution du nombre des fuseaux quand l'âge augmente a été interprétée (FÉLIX) en faveur de la théorie qui faisait des fuseaux des centres de production de nouvelles fibres musculaires (théorie de WEISMAN-KOELLIKER). — de même l'augmentation de leur nombre dans l'atrophie musculaire, quelle qu'en soit la cause, a servi d'argument aux auteurs qui ont considéré les fuseaux comme des productions pathologiques.

Hypertrophie musculaire.

MORPURGO (1897) a constaté que, lorsqu'on détermine expérimentalement l'hypertrophie dite d'activité, en soumettant les muscles d'un animal (Chien) à un exercice physiologique progressif (1), le nombre absolu des fuseaux neuromusculaires reste le même, quelque augmentation de volume que subisse le muscle.

Fixité numérique réelle des fuseaux.

On sait aujourd'hui (CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891) que toutes ces variations numériques des fuseaux sont *apparentes*. Le nombre absolu des fuseaux dans un muscle reste très probablement invariable pendant toute la durée de l'existence, depuis le milieu de la vie intra-utérine (2). Mais le volume total du muscle est susceptible de varier beaucoup par l'augmentation ou la diminution du nombre, et surtout du diamètre des fibres musculaires ordinaires. Les fuseaux sont donc plus ou moins écartés et paraissent par suite moins ou plus nombreux. Il peut même arriver que, dans les muscles atrophiés par suite d'un processus pathologique quelconque ne retentissant pas

(1) MORPURGO faisait parcourir quotidiennement à des chiens un nombre progressif de kilomètres, en les obligeant à courir dans une roue suspendue et tournante. Il a montré que l'accroissement de volume du muscle, dans l'hypertrophie d'activité, est dû non pas à l'augmentation du nombre des fibres, mais à l'accroissement de leur diamètre.

(2) La loi de la constance du nombre des fuseaux dans un muscle n'est exacte qu'approximativement, à cause des variations individuelles.

sur les fuseaux (par ex., atrophie musculaire myélopathique), ces organes restent seuls intacts, les fibres musculaires ordinaires ayant entièrement disparu.

Il y a toutefois des variations numériques des fuseaux d'ordre individuel. Le muscle peaucier thoracique de la Grenouille permet de s'en rendre compte aisément; il contient de 2 à 5 fuseaux. Ce sont ces variations individuelles qui induisirent en erreur KOELLIKER (1862, 1889) et lui firent croire à des variations saisonnières.

Il existe aussi très probablement des variations d'ordre spécifique, encore très mal connues. C'est ainsi que le Chat paraît être plus richement pourvu de fuseaux que le Lapin et le Cobaye (WEISS et DUTIL, 1896). Il est très vraisemblable que le nombre des fuseaux est plus considérable chez les animaux dont le sens musculaire est très développé, comme le Chat. Nous allons voir en effet que, pour une espèce donnée, les fuseaux prédominent dans les muscles affectés aux mouvements délicats qui exigent une coordination et une souplesse d'appropriation au but particulièrement précises.

On a trouvé des fuseaux neuromusculaires dans presque tous les muscles striés: il est inutile que nous énumérions les observations positives. Mais la richesse des muscles en fuseaux, dans une espèce animale donnée, est assez variable. D'une manière générale, les fuseaux sont plus nombreux dans les muscles des membres que dans ceux du tronc, du cou et de la tête; ils sont aussi plus nombreux dans les membres thoraciques que dans les membres pelviens. Dans un membre, ils sont généralement d'autant plus nombreux qu'on considère un muscle plus éloigné de la racine du membre. Ces règles générales souffrent de nombreuses exceptions. La connaissance exacte de la répartition des fuseaux dans les divers muscles du corps serait fort intéressante au point de vue de la physiologie. Malheureusement nous manquons, sur ce sujet, de renseignements suffisamment étendus et précis (1).

Certains muscles ont eu, d'autres ont encore la réputation d'être complètement dépourvus de fuseaux. Cette question mérite d'être examinée de près.

(1) KÜHN (1863) trouve que les muscles thoraciques et abdominaux sont plus riches en fuseaux que ceux des extrémités, chez la Souris, ce qui paraît inexact. — FRENKEL (1878) trouve les fuseaux particulièrement nombreux dans les muscles de l'éminence thenar, de l'Homme. — OSANOFF (1890) dit qu'ils sont très abondants dans les muscles intrinsèques de la main, les flechisseurs des doigts et de la main, le quadriceps fémoral. — SHERRINGTON (1894) en a trouvé beaucoup sous l'aponévrose du vaste interne de la cuisse. — Les muscles de la plante du pied contiennent beaucoup de fuseaux (FONSTER, 1894; — SHERRINGTON, 1894; — HUBER et DE WITT, 1898, etc.). — Voir aussi BACH (1890).

Variations numériques individuelles et spécifiques.

Abondance comparée des fuseaux dans les muscles.

Muscles dépourvus de fuseaux.

Muscles oculaires.

Beaucoup d'auteurs ont cherché en vain les fuseaux dans les muscles oculaires (FRENKEL, 1878; — SHERRINGTON, 1894, 1897; — BATTEN, 1897; — CIPOLLONE, 1897; — BAUM, 1899; — etc.). Cependant SIEMERLING (1888-a) décrit dans un muscle droit inférieur d'un homme, muscle qui avait subi une atrophie considérable, un corps qu'il considéra comme un fuseau. Malgré ce fait, d'interprétation d'ailleurs un peu incertaine, l'absence de fuseaux dans les muscles oculaires était considérée, jusqu'à ces derniers temps, comme un fait acquis. On opposait même l'absence des fuseaux à la richesse de ces mêmes muscles en organes de Golgi (qui ont été spécialement étudiés dans les muscles oculaires par MARCHI, 1881) et on déduisait, de ces deux faits ainsi rapprochés, des considérations physiologiques intéressantes sur le rôle respectif des fuseaux et des organes de Golgi dans la coordination musculaire. Mais CREVATIN (1900) figura une terminaison nerveuse spirale typique d'après une préparation de muscle droit de l'œil d'un Boeuf. Ultérieurement, le même auteur (1901-b et 1902) a confirmé ce fait d'une manière définitive, pour plusieurs espèces de Mammifères. Les muscles de l'œil sont donc à rayer de la liste des muscles sans fuseaux.

Muscles de la langue.

Dans les muscles de la langue, SHERRINGTON (1894), BATTEN (1897), CIPOLLONE (1897) et BAUM (1899) n'ont pas vu de fuseaux. Mais FRANQUÉ (1890) en a vu une fois chez l'Homme, PILLIET (1890) en a trouvé chez le Chat adulte et FORSTER (1894) en a rencontré constamment dans les muscles hyoglosse et génioglosse de l'Homme (treize fuseaux dans une coupe transversale de ce dernier muscle).

Diaphragme, muscles du larynx, etc.

Plusieurs auteurs, depuis BATTEN (1897), ont avancé qu'il n'y a pas de fuseaux dans le diaphragme. Mais DOGIEL (1901) en a trouvé (et figuré) chez plusieurs espèces de Mammifères.

Les muscles du larynx ne contiennent pas de fuseaux (SHERRINGTON, 1897; — CIPOLLONE, 1897; — BAUM, 1899).

CAVALIÉ (1902-b) n'a pas rencontré de fuseaux dans le muscle cremaster. Le muscle strié œsophagien n'est signalé, à ce point de vue, par aucun auteur. Ces deux muscles sont, comme on le sait, totalement soustraits à la volonté.

CIPOLLONE (1897), qui a étudié avec soin les muscles peuciers faciaux (chez le Lapin seulement), n'y a jamais vu de fuseaux. BAUM (1899) a confirmé ce résultat négatif, et l'a étendu aux muscles du pavillon de l'oreille, au muscle laryngo-pharyngien, aux deux ventres du digastrique, au stylo-hyoïdien, aux muscles ischio-caverneux et bulbo-caverneux. Il y en a, au contraire, dans les muscles

masticateurs. Il y a lieu de remarquer que la section du trijumeau sensitif amène cependant des troubles dans les mouvements faciaux, troubles qui sont attribuables à l'abolition des sensations provenant de ces muscles (CH. BELL, 1830).

En tenant compte des contradictions et de l'insuffisance des observations négatives, il paraît juste de considérer comme une loi l'existence de fuseaux neuromusculaires, en abondance variable, dans la plupart des muscles striés volontaires.

§ II. — Situation dans les muscles, rapports, formes et dimensions des fuseaux.

Les fuseaux ne sont pas distribués d'une manière homogène dans la masse d'un muscle. Presque tous sont situés au voisinage des insertions tendineuses (tendons proprement dits, expansions tendineuses intramusculaires et aponeuroses d'insertion). La première mention de cette loi a été faite par CATTANEO (1887) et elle a été confirmée par tous les auteurs postérieurs (KOELLIKER, 1889; — PILLIET, 1890; — CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; — etc.).

FORSTER (1894) distingue quatre modalités des rapports entre les fuseaux et les tendons : a) le fuseau est situé complètement dans le muscle; les fibres musculaires fusales s'insèrent sur le tendon après être sorties de la capsule du fuseau; b) le fuseau confine au tendon par une de ses extrémités; l'insertion tendineuse des fibres musculaires fusales se fait soit dans la capsule même, soit immédiatement à sa terminaison; c) une extrémité du fuseau dépasse plus ou moins la ligne d'insertion des fibres musculaires voisines; le fuseau est partiellement intratendineux (1); d) le fuseau est tout entier situé en plein tendon; FORSTER n'a observé ce cas qu'une seule fois.

Un assez grand nombre de fuseaux sont situés à une distance plus ou moins grande des tendons, en plein corps charnu du muscle. Il est probable que ces fuseaux s'insèrent, par une de leurs extrémités, sur un septum fibreux voisin.

Beaucoup d'auteurs ont remarqué que les fuseaux, principalement ceux qui sont situés dans la masse charnue du muscle, sont longés par un tronculus nerveux de grosseur variable, ou par une artère (FRENKEL, 1878; etc.).

(1) Ce fait, signalé auparavant par KERSCHNER (1888-a), est à rapprocher de la constatation faite par RENAULT (1879) chez la Grenouille. DOGIEL (1901) a aussi rencontré, dans les muscles plats de l'abdomen, des fuseaux musculaires intratendineux, qui ne touchaient le muscle que par une de leurs extrémités.

Rapports des fuseaux avec les tendons.

Direction des fuseaux.

Ordinairement la direction des fuseaux est parallèle à celle des fibres musculaires voisines : mais, lorsque le fuseau est à distance du tendon, il n'est pas rare que sa direction soit oblique (FORSTER, SHERRINGTON, 1894). Cela nous paraît tenir à ce qu'il va prendre son insertion tendineuse sur un septum fibreux voisin, tandis que les fuseaux secondaires ambiants continuent leur marche plus loin.

Rapports avec les fuseaux secondaires.

Les rapports des fuseaux avec les fuseaux secondaires ambiants s'apprécient aisément sur les coupes transversales du muscle. Le plus souvent les fuseaux siègent dans les travées connectives qui séparent les uns des autres les fuseaux secondaires, soit entre deux de ces fuseaux, soit au point de rencontre de trois ou quatre d'entre eux (GOLGI, ROTH, 1880).

Mais il n'est pas rare de les trouver inclus dans l'aire même d'un fuseau secondaire (FRENKEL, 1878; — CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891, etc.). Dans ce dernier cas, tantôt ils occupent un angle de l'aire du fuseau qui paraît alors tronqué, tantôt ils sont environnés de toutes parts par les fibres musculaires communes (ce qui est assez rare). Quoi qu'il en soit, le fuseau est toujours en relation avec les espaces conjonctifs périfasciculaires, au moins par des travées conjonctives qui lui amènent ses vaisseaux et ses nerfs.

Rapports avec les organes de Golgi.

Par le fait même de leur situation de prédilection dans la zone musculotendineuse, les fuseaux sont souvent au voisinage immédiat d'organes de Golgi. CATTANEO (1887) a signalé des cas où le tendon d'un fuseau se fusionne avec celui d'un organe de Golgi (fig. 14). WEISS et DUTH (1896) ont observé une fois un fuseau neuromusculaire et un organe de Golgi qui recevaient chacun une branche de bifurcation de la même fibre nerveuse. Nous verrons que cette observation a une assez grande importance pour la signification physiologique du fuseau.

Fuseaux unifasciculaires et plurifasciculaires.

Les fuseaux des Mammifères sont tantôt *unifasciculaires* (KÜHN, 1863-b., DOGIEL, 1901), tantôt et le plus souvent *plurifasciculaires*. La première catégorie est représentée surtout chez les petits Mammifères (Souris, Lapin) ; elle n'a pas été signalée chez l'Homme. Les fuseaux plurifasciculaires, beaucoup mieux connus, sont de dimensions très variables. Ceux de l'Homme sont parmi les plus volumineux qui aient été étudiés.

Ces organes ont une configuration généralement fusiforme, d'ailleurs inconstante et irrégulière. L'augmentation localisée du diamètre transversal est due principalement à la capsule, et accessoirement à la largeur de l'espace libre intracapsulaire et à la terminaison nerveuse sensitive.



Fig. 14.

Rapports d'un fuseau neuromusculaire avec un organe musculotendineux de Golgi, chez le Lapin.

M, fuseau; T, organe de Golgi, à tendon bifurqué; t, tendon du fuseau, se fusionnant avec un des tendons de l'organe de Golgi; n, fibre nerveuse sensitive du fuseau, l'abordant par deux branches *ff'* qui donnent chacune une terminaison distincte; n', fibre nerveuse se terminant dans l'organe de Golgi.

Gr. = 52 d. environ. D'après CATTANEO (1888).

Fuseaux simples et fuseaux complexes.

Parmi les fuseaux plurifasciculaires, nous distinguerons les *fuseaux simples* et les *fuseaux complexes*. Les fuseaux simples ne possèdent qu'un seul faisceau de Weismann, et qu'un seul renflement capsulaire le long de ce faisceau. Les fuseaux complexes présentent soit plusieurs faisceaux de Weismann, plus ou moins distincts (*fuseaux juxtaposés*, ou *composés*), soit plusieurs renflements capsulaires disposés à la suite les uns des autres (*fuseaux à renflements successifs*) ; on peut rencontrer les deux variétés de fuseaux complexes combinées.

Fuseaux complexes composés.

Les fuseaux complexes composés ne sont pas simplement des fuseaux devenus voisins les uns des autres. Ce sont des fuseaux plus ou moins complètement soudés dans leur région capsulaire (CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; — FORSTER, 1894; — SHERRINGTON, 1894; — BATTEN, 1897, etc.). Ils sont presque toujours doubles; mais on en a rencontré exceptionnellement de triples et même de quadruples. Suivant la manière dont se comportent les faisceaux de fibres fusales, les capsules et les espaces périfasciculaires, on pourrait en distinguer plusieurs variétés.

Fuseaux complexes à renflements successifs.

Les fuseaux à renflements successifs sont communs (KOELLIKER, 1889; — FORSTER, 1894; — BATTEN, 1897; — BAUM (1), 1899, etc.); et on a observé jusqu'à trois renflements. Tantôt

(1) BAUM (1899) appelle improprement *fuseaux composés* les fuseaux à renflements successifs.

Le même auteur a observé une fois dans le muscle omohyoïdien de l'Homme un fuseau à renflements successifs ayant, d'après l'étude des coupes sériees, la constitution suivante. Trois fibres musculaires forment un premier renflement capsulaire ayant 0,7 mill. de longueur. Après la disparition de la première capsule, quatre nouvelles fibres musculaires s'adjoignent aux précédentes et forment un deuxième renflement capsulaire de 1,95 mill. de longueur. Après disparition de la deuxième capsule, il se forme un troisième renflement capsulaire ayant 2,9 mill. de longueur. Ces trois renflements successifs sont séparés par deux régions musculaires nues, ayant : la première, 1,5 mill. et la deuxième 2,5 mill. de longueur.

les renflements capsulaires sont indépendants l'un de l'autre, tantôt les capsules se touchent. Chaque renflement correspond à une zone de terminaisons nerveuses sensibles.

Les fuseaux complexes paraissent être fréquents chez l'Homme.

Tableau des dimensions des fuseaux.

		LONGUEUR (millim.)	LARGEUR (millim.)	
KÖLLIKER, 1889.	Enfant de 4 ans. Muscle omolyoidien.	7,4		Ce fuseau recevait 8 rameaux nerveux sur plusieurs renflements successifs.
CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891.	Homme, âges divers. Muscle couturier.	2,5 à 3	0,046 à 0,260	Méthode des coupes sériées.
FORSTER, 1894.	Homme, un fuseau : moyenne :	10,36 de 0,8 à 13	0,1 à 0,15	Méthode des coupes sériées.
SHERRINGTON, 1894	Chat, Singe.	de 0,75 à 4	de 0,080 à 0,200	
BATTEN, 1897.	Homme, dimen- sions maxima.	11,7	0,5	
BATTEN, 1898.	Chien.	3 à 4	0,16 (max.)	
BAUM, 1899.	Homme adulte.	2 à 10	0,08 à 0,25 max. : 0,40	
—	Souris (moy.):	1,7		
—	Hérisson (moy.):	1,5		

Dimensions des
fuseaux.

On comprend aisément que les dimensions transversales et longitudinales des fuseaux soient très variables, en raison des particularités que nous venons de signaler. Le diamètre transversal est facilement appréciable sur les coupes. Il n'en est pas de même de la longueur. Il y a lieu, en effet, de distinguer la longueur totale du faisceau de fibres musculaires fusales et la longueur de la région capsulaire. Malheureusement cette distinction n'a pas toujours été faite et fréquemment on ne sait pas à quoi rapporter les chiffres donnés. La

longueur de la région capsulaire s'apprécie assez aisément soit sur des fuseaux dissociés, soit d'après des coupes transversales sériées d'épaisseur connue. La longueur totale, au contraire, est presque toujours très difficile à préciser, parce qu'il est malaisé d'obtenir des fuseaux dissociés d'une insertion tendineuse à l'autre, et parce que la partie extracapsulaire des fibres musculaires fusales se distingue difficilement des fibres ordinaires, dans les coupes sériées (1).

Voici ci-avant un tableau comparatif de quelques-uns des chiffres indiqués par divers auteurs.

§ III. — Les fibres musculaires fusales.

Les fuseaux unifasciculaires des Mammifères ne nous occuperont guère parce qu'ils n'ont pas été étudiés depuis KÜHNKE (1863, 1866) et qu'ils ne semblent pas posséder des particularités structurales importantes.

Les fuseaux plurifasciculaires comprennent un nombre de fibres musculaires très variable : ces fibres sont groupées en un faisceau (*faisceau de Weismann*). Quel que soit leur nombre, il y a lieu de distinguer au faisceau trois régions.

La région médiane est enveloppée par la capsule lamelleuse ; elle est en rapport avec les terminaisons nerveuses sensibles ; nous l'appellerons *région capsulaire* ou *intravaginale*. Les régions extrêmes sont *extracapsulaires* ou *extravaginales*. Les terminaisons nerveuses motrices siègent soit en dehors de la capsule, soit en dedans d'elle, près de ses extrémités.

Presque toujours — sinon constamment — le renflement capsulaire est beaucoup plus rapproché de l'une des extrémités du faisceau de Weismann que de l'autre. Les deux régions extracapsulaires ne sont donc pas identiques. L'une est constituée, sur une longueur relativement grande, par des fibres musculaires nues, qui vont prendre leur insertion loin de la capsule, avec les fibres musculaires ordinaires voisines ; nous l'appellerons *région musculaire nue* du faisceau. L'autre région confine à l'insertion tendineuse.

Les fibres musculaires sorties de la capsule n'ont qu'un trajet généralement court à parcourir avant de se terminer. Dans beaucoup de cas même leur insertion tendineuse a lieu à l'intérieur de la capsule ;

(1) D'après CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1890), qui ont fait des recherches comparatives sur le fœtus, le nouveau-né et l'homme adulte, la longueur du fuseau augmente avec la taille de l'individu.

Faisceau de
Weismann.
Ses trois régions.

Région capsulaire.

Région
musculaire nue.

Région tendineuse

de sorte que cette extrémité du renflement capsulaire se continue avec un petit tendon. Cette dernière région mérite donc de recevoir, suivant les cas, les noms de *région juxtatendineuse* ou *tendineuse* du fuseau. Quant aux deux extrémités de la capsule ou de la région capsulaire du faisceau de Weismann, on peut les appeler simplement *extrémité musculaire* et *extrémité juxtatendineuse*. Il est bien entendu, d'ailleurs, que dans les cas, qui semblent rares, où la région capsulaire est située à distance sensiblement égale des deux insertions du faisceau, les distinctions précédentes perdent leur valeur (1).

La région extracapsulaire musculaire est encore mal connue. Cependant en suivant avec attention les coupes successives d'un fuseau coupé en série sur une longueur suffisante, on peut arriver à reconnaître les fibres musculaires fusales au delà de la capsule. Le petit faisceau qu'elles forment est parfois individualisé par une enveloppe de tissu conjonctif lâche; d'autres fois il fait partie intégrante d'un faisceau secondaire quelconque. Les fibres ont à peu près le même diamètre que leurs voisines, dont elles ne se distinguent, dans les muscles blancs, que par quelques particularités de structure propres aux fibres des muscles rouges. Elles paraissent partager les insertions des fibres musculaires ordinaires.

A mesure qu'on se rapproche de la capsule en remontant la série des coupes, la gaine de tissu conjonctif devient de plus en plus nette autour du petit faisceau des fibres fusales. Bientôt cette gaine de tissu conjonctif prend un aspect lamelleux; à partir de ce point, le faisceau de Weismann subit des modifications décrites en détail par SHERRINGTON (1894) chez le Chat et le Singe. En atteignant la région capsulaire, chacune des deux ou trois fibres musculaires se partage longitudinalement, généralement en deux ou trois fibres filles (2). Les

Division des fibres musculaires.

(1) SHERRINGTON (1894) proposa d'appeler régions et extrémités *proximale* et *distale* du fuseau les régions et extrémités que nous venons d'appeler *musculaire* et *tendineuse*. Nous avons trouvé que les dénominations de SHERRINGTON sont arbitraires, inexpressives et prêtent à confusion. Nous abandonnons aussi complètement les expressions d'*équateur* (ou région équatoriale) et de *pôles* du fuseau, qui ont été souvent employées. Le mot *fuseau* ne peut être conservé qu'à la condition de ne point le prendre au sens géométrique et de ne pas attribuer à l'objet qu'il désigne une régularité de formes qu'il n'a jamais.

(2) La première mention de la division longitudinale des fibres musculaires dans la région capsulaire du fuseau des Mammifères a été faite par KÖLLIKER (1880), qui lui donne la signification que nous proposons par lui (Grenouille, 1862) de multiplication véritable du nombre des fibres, puis par CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891), qui l'ont déduite de l'étude comparative des coupes sériées successives. KENSCHNER (1888-a) la mettait en doute. FORSTER (1894) a constaté que le nombre des fibres musculaires fusales est de deux à quatre fois plus grand vers le milieu de la région intracapsulaire qu'à ses deux extrémités; elle conclut de cela à la division des fibres et à leur fusionnement à nouveau à l'extrémité juxtatendineuse (ce qui n'est, probablement pas exact; la diminution du nombre des fibres s'explique tout autre-

fibres filles réunies ont à peu près la même surface de section que la fibre mère qui les a produites, mais tandis que la fibre mère a un contour polygonal, les fibres filles ont chacune un contour circulaire. Les fibres filles subissent ensuite d'importantes modifications structurales sur lesquelles nous reviendrons; c'est à ce niveau qu'elles entrent en relation avec les terminaisons nerveuses sensibles.

Continuant de suivre les fibres musculaires fusales dans la même direction, à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité juxta-tendineuse de la capsule, on les voit reprendre peu à peu les caractères structuraux de la région opposée et finalement se continuer avec des fibres tendineuses. L'insertion tendineuse des fibres musculaires se fait à un niveau variable par rapport à la capsule, tantôt en dedans, tantôt en dehors de celle-ci. Les fibres musculaires d'un même faisceau se terminent individuellement à des niveaux différents (KENSCHNER, 1888-a; KÖLLIKER, 1889; CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; FORSTER, 1894; etc.).

En tout cas l'insertion tendineuse du faisceau de Weismann, la plus rapprochée de la capsule, se fait ordinairement par un petit tendon distinct (GOLGI, 1880; CATTANEO, 1887, etc.) sur lequel se prolonge la capsule lamelleuse dans les cas d'insertion tendineuse intracapsulaire.

Le nombre des fibres musculaires fusales non seulement varie beaucoup d'un fuseau à l'autre (1), mais encore n'est pas constant dans le même fuseau, tant par suite de la division longitudinale des fibres mères en fibres filles que par suite de la terminaison des fibres à des niveaux différents.

Nombre des fibres musculaires.

ment par la terminaison précoce d'une partie d'entre elles). La division des fibres fusales a été admise par BATTEN (1857, Homme; 1858, Chien); RUFFINI (1896-1898, Chat); HUNN et de WITT (1898). Au contraire CIPOLLONE (1898), sans mettre en doute les observations de SHERRINGTON, n'a pas pu les confirmer d'après ses propres associations. BAUM (1890), étudiant des coupes sériées, nie formellement la bifurcation (et inversement le fusionnement à l'autre extrémité) des fibres musculaires fusales; ces fibres jamais avec des fibres ordinaires (contrairement à KENSCHNER, 1888-a). Les variations très réelles de leur nombre dans le trajet d'un même faisceau (KENSCHNER, 1888-a) sont expliquées par leur terminaison à diverses hauteurs. Comme on le voit, ces questions et exigent de nouvelles recherches. Il y a vraisemblablement des différences dans la manière dont les fibres musculaires fusales se comportent suivant les espèces animales considérées. Quant au fait de la subdivision des fibres musculaires en gène, signalé plusieurs fois hors le cas des fuseaux.

(1) Chez l'Homme, FRANKEL (1878) a vu, par fuseau, de 2 à 2 fibres; GOLGI (1880), de 2 à 8 (Homme, 1880), de 3 à 15; KENSCHNER (1888-a) rarement plus de 10; BAUM (1890), de 3 à 20. Chez le Chat et le Singe, SHERRINGTON (1894) a vu de 3 à 12 fibres par fuseau simple, et plus dans des fuseaux composés ou jumaux. BAUM (1890) a trouvé de 5 à 12 fibres chez le Chat, 4 à 5 chez la Souris et le Herisson.

Fibres accessoires.

Aux fibres musculaires qui traversent la capsule lamelleuse d'une extrémité à l'autre se joignent parfois des *fibres musculaires accessoires* ou *aberrantes*, qui pénètrent obliquement à travers la capsule à un niveau quelconque, soit isolément (*fig. 17. c*), soit par petits groupes (CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; FORSTER, 1894). Lorsque ces

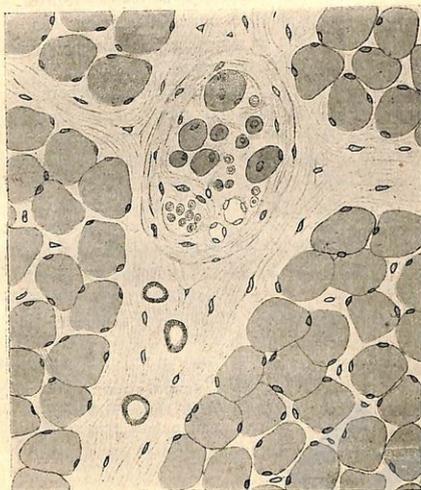


Fig. 15. — Fragment de coupe transversale d'un muscle d'homme adulte, montrant un fuseau neuromusculaire.

Ce fuseau est situé dans un espace conjonctif interfasciculaire, entre quatre faisceaux secondaires. Il comprend (en ce point) huit fibres musculaires de diamètres inégaux. On voit un tronçule nerveux engagé dans la capsule, des fibres nerveuses isolées et deux vaisseaux capillaires. L'étrécissement de l'espace périfasciculaire montre que la coupe a porté vers une des extrémités de la région capsulaire.
D'après GOLGI (1880).

fibres supplémentaires forment un faisceau, on est en présence d'un fuseau composé, à trois chefs divergents, variété de fuseaux jumeaux. BAUM (1889) a aussi signalé des fibres musculaires ordinaires qui sont englobées dans la capsule sur une certaine longueur, mais qui n'entrent pas dans la constitution du faisceau de Weismann.

Une des particularités les plus remarquables des fibres musculaires fusales, déjà signalée par KÜHNE (1863-*a* et *b*), c'est leur faible diamètre, qui dans un muscle d'adulte, les fait reconnaître du premier coup (*fig. 15*). Ce caractère n'existe, pour SHERRINGTON (1894), que dans la région capsulaire, après la division longitudinale des fibres mères. Celles-ci, en dehors de la capsule, auraient le même diamètre que les fibres communes. CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891) signalent aussi la difficulté de reconnaître les fibres fusales en dehors de la capsule. Dans la capsule, les fibres musculaires sont loin d'avoir le même diamètre; quelques-unes sont presque aussi grosses que les fibres ordinaires (peut-être parce qu'elles ne sont pas encore divisées?); d'autres sont très grêles (2 à 3 μ). Voici, d'après CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891), l'épaisseur comparée des fibres musculaires fusales et ordinaires aux différents âges, chez l'Homme :

Age	Épaisseur moyenne des fibres musculaires (en millimètres)	
	Fibres ordinaires	Fibres fusales
Fœtus (24 centim.)	0,00675	0,009
Nouveau-né (50 centim.)	0,01125	0,009
Enfant de neuf ans, maigre	0,013 à 0,018	0,01237
Adulte	0,0315	0,0135 (1)

Il ressort de ce tableau que les fibres fusales, plus grosses que les fibres ordinaires vers le sixième mois de la vie intra-utérine, sont légèrement plus petites que ces dernières à la naissance, et plus de moitié moins grosses à l'âge adulte.

Dans leur trajet intra capsulaire, les fibres musculaires fusales subissent de légères variations de diamètre. Au niveau des points où les terminaisons sensibles s'appliquent étroitement à leur surface (zones improprement appelées équatoriales par beaucoup d'auteurs) elles subissent des modifications remarquables de structure, et se renflent légèrement (KÜHNE, 1863-*a*; WEISS et DUTIL, 1896, etc.). D'après BAUM (1899), le renflement est moins marqué chez les Mammifères que chez les Vertébrés plus inférieurs; il est cependant très prononcé chez la Taupe (2).

La direction du faisceau de Weismann, dans la capsule, est sensiblement rectiligne. Toutefois, sur les coupes transversales, il est

(1) BAUM (1899) indique aussi 12 à 15 μ comme épaisseur moyenne des fibres fusales, chez l'Homme.

(2) SHERRINGTON (1894) dit que les fibres musculaires fusales montrent un léger rétrécissement au niveau des terminaisons sensibles. L'avis contraire prévaut.

Diamètre
des fibres
musculaires
fusales.

Renflement
sensitif
des fibres
musculaires.

fréquent de constater qu'il n'occupe pas le milieu de l'espace libre intracapsulaire. Cela tient à des irrégularités de la capsule. HUBER et DE WITT (1898) ont observé des fibres musculaires tordues l'une par rapport à l'autre.

Les fibres musculaires fusales ont des caractères structuraux particuliers qui les distinguent des fibres ordinaires (1). Elles présentent le maximum de différenciation au niveau des terminaisons sensibles. Même en dehors de ces régions, leur protoplasma est plus abondant, leurs colonnettes contractiles sont plus distinctes et leurs stries transversales sont plus écartées (2) que dans les fibres ordinaires des muscles blancs. Outre les noyaux marginaux, elles contiennent aussi des noyaux axiaux plus ou moins nombreux. Ces caractères ont été reconnus, depuis KÜHNE (1863), par tous les auteurs, et ont fait rapprocher ces fibres, non sans raison, des fibres musculaires en voie de développement (faisceaux de fibres incomplètement développées, GOLGI, 1880). KERSCHNER (1888-a) a montré le premier que ces fibres musculaires sont à rapprocher de celles des *muscles rouges*. Comme ces dernières, elles brunissent quand on les traite par un mélange d'acide formique et d'acide osmique (réaction de GRÜTZNER et KNOLL), ce qui tient à l'abondance du protoplasma intercontractile. SHERRINGTON (1894) et d'autres auteurs ont confirmé ce fait.

Les modifications structurales que subissent les fibres musculaires fusales dans la zone des terminaisons sensibles (fig. 16) consistent : a) dans une diminution de la substance contractile allant jusqu'à sa disparition complète, avec augmentation corrélatrice du protoplasma, et b) dans l'augmentation considérable du nombre des noyaux intérieurs. Ces modifications ne sont pas brusques, mais se produisent peu à peu en gagnant le centre de la zone sensitive. La longueur de cette zone varie de 100 à 300 μ (3).

KÜHNE (1863-a et b), examinant à l'état frais des fibres musculaires de fuseaux unifasciculaires de Souris et de Rat, a eu le mérite de découvrir et de décrire, avec une exactitude presque parfaite, ces modifications structurales. Il vit que la disparition de la substance

(1) On admet généralement que les fibres musculaires fusales ont un sarcolemme, bien que SHERRINGTON (1894) n'ait pas réussi à le voir sur toutes ces fibres.

(2) BATTEN (1897) a compté, chez l'Homme, que dix éléments de la striation transversale d'une fibre fusale correspondent à treize éléments d'une fibre ordinaire.

(3) Dans les fuseaux à renflements successifs, les modifications structurales des fibres musculaires se reproduisent-elles, pour chaque fibre musculaire, au niveau de chacun des renflements? ou bien chaque fibre musculaire ne possède-t-elle qu'une seule région sensitive, et ces régions sont-elles placées à des niveaux différents, ce qui expliquerait les renflements successifs? BAUM (1899) se prononce en faveur de cette dernière manière de voir.

Structure des fibres musculaires fusales

Modifications structurales de la zone sensitive.

Disparition de la substance contractile.

contractile n'est pas toujours complète. Dans certaines fibres, les colonnettes de Leydig sont interrompues sur toute la largeur, mais à des niveaux différents pour chacune d'elles.

Dans d'autres fibres, il persiste une mince écorce fibrillaire striée sous le sarcolemme (1).

Si on examine cette région de la fibre musculaire en coupes transversales, on lui trouve une grande analogie avec des fibres musculaires embryonnaires (myoblastes) ou des fibres de Purkinje du myocarde (SHERRINGTON). Si la fixation a été imparfaite, le centre de la fibre musculaire est vacuolisé et celle-ci paraît creuse lorsque les noyaux n'ont pas été colorés.

Dans le protoplasma délicat, presque hyalin, qui occupe la place de la substance contractile disparue, il y a de nombreux noyaux. À l'état frais (KÜHNE), ces noyaux sont sphériques, clairs et vésiculeux (fig. 16). Le traitement par la méthode de l'or (CIPOLLONE, 1897; WEISS et DUTIL, 1896; ou celle de SHILLER (BATTEN, 1898), la fixation par le liquide de Müller (BAUM, 1899), etc., déforment ces noyaux, qui, gonflés et devenus contigus les uns des autres, prennent un aspect polyédrique (en mosaïque, ou en calculs biliaires tassés dans la vésicule, dit BAUM). Ainsi tassés, ces noyaux constituent une masse compacte, isolable par dissociation (CIPOLLONE), renflée au centre et effilée à ses deux extrémités, qui se prolongent plus ou moins loin dans l'axe de la fibre musculaire. Tous ces

Accumulation de noyaux intérieurs.



Fig. 16. — Fibre musculaire d'un fuseau (unifasciculaire ?) du psoas d'un Rat. Examen à l'état frais, dans du sérum.

N, grosse fibre nerveuse bifurquée (sensitive); a, a, points où se terminent les gaines de myéline; b, c, noyaux dans la région de la terminaison sensitive; les noyaux, vésiculeux et particulièrement transparents (sur la préparation), sont logés dans une masse de protoplasma ne contenant pas de substance contractile; d, noyaux axiaux; e, e, traînées de protoplasma dans l'axe de la fibre musculaire; f, noyaux marginaux.
Gr. = 430 d. (environ).
D'après KÜHNE (1863-e).

(1) Ces détails ont été confirmés avec des variantes insignifiantes par CATTANEO (1887), FONSTER (1896), cet auteur n'a pu se convaincre de la disparition totale de la striation, SHERRINGTON (1894), WEISS et DUTIL (1896), BATTEN (1897), BAUM (1899), etc.

aspects et d'autres encore (1) sont produits par l'action nocive des réactifs.

Vers les extrémités de la région ainsi modifiée, les noyaux intérieurs s'égrènent peu à peu; mais il persiste fréquemment une traînée axiale de protoplasma, contenant de distance en distance un noyau (Kühne). Des noyaux axiaux peuvent se rencontrer à une grande distance de la zone des terminaisons sensibles.

On sait, depuis KERSCHNER (1888, 1893), RUFFINI (1892) et SHERRINGTON (1894), que la région ainsi profondément modifiée des fibres musculaires fusales correspond au lieu d'application des terminaisons nerveuses sensibles (principalement des rubans annulospiraux). Mais la signification physiologique de ces modifications structurales si remarquables nous échappe encore complètement.

§ IV. — La capsule lamelleuse (2) et l'espace périfasciculaire.

Disposition
générale de la
capsule.

La capsule du fuseau, chez les Mammifères, a la même disposition générale que chez les Vertébrés que nous avons précédemment passés en revue. C'est une gaine tubuliforme qui enveloppe complètement le faisceau de Weismann. Séparée de lui, dans la plus grande partie de la région intracapsulaire, par un espace libre (*espace périfasciculaire*), elle se rapproche des fibres musculaires aux extrémités de cette région; elle se termine en s'appliquant à leur surface et en se continuant peu à peu avec du tissu conjonctif ordinaire. Le faisceau de fibres musculaires fusales traverse donc à peu près axialement l'espace capsulaire plein de liquide et clos de toutes parts; il est relié à la paroi capsulaire par les nerfs, les vaisseaux et des trabécules conjonctifs.

Sa structure

La structure de la capsule doit s'étudier sur des coupes, principalement transversales, du fuseau. On constate alors qu'elle est formée par deux zones concentriques (CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891): une zone externe, formée de tissu conjonctif, sorte d'adventice, qui

(1) BATTEN (1898) prit ces noyaux gonflés et juxtaposés (méthode de Sihler, Chien) pour des *cellules* incluses dans la fibre fusale.

HUBER et DE WITT (1895) sont d'avis que la plupart des noyaux accumulés dans la région des terminaisons sensibles appartiennent non pas aux fibres musculaires, mais au tissu conjonctif. Il y a bien des noyaux dans le tissu conjonctif, mais l'opinion de ces auteurs est erronée.

(2) La capsule lamelleuse des fuseaux des Mammifères a été décrite pour la première fois par KÜHNE (1863, 1866). Elle a été considérée à tort par EISENLOHN (1876), FRENKEL (1875), MILLBACHER (1889), etc., comme du tissu fibreux pathologique étouffant le faisceau de fibres musculaires (*umsclohrte Bündel*). GOLGI et ROTU (1880) en donnèrent les premières bonnes descriptions.

relié le fuseau aux organes voisins en se continuant avec le tissu conjonctif lâche périfusal, et une zone interne, lamelleuse, ou capsule proprement dite. Celle-ci, importante et caractéristique, est formée de lamelles emboîtées les unes dans les autres en nombre variable, qui présentent tantôt l'aspect de l'enveloppe feuilletée d'un corpuscule de

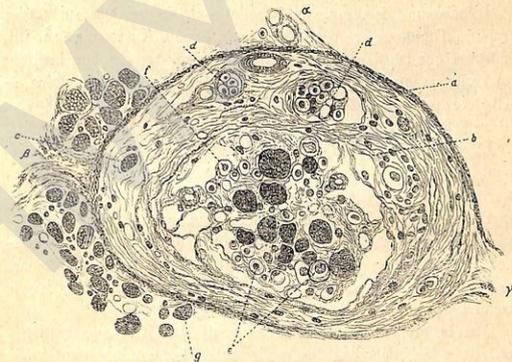


Fig. 17. — Coupe transversale d'un fuseau neuromusculaire du muscle couturier chez un enfant de neuf ans.

a, gaine externe, se continuant en α , β , γ , avec le tissu conjonctif interstitiel; b, gaine interne, formée de tractus et de lamelles, qui s'étendent jusqu'à l'intérieur de l'espace fusale; c, fibre musculaire aberrante, dans la gaine interne; d, fascicules nerveux dans la gaine interne; e, coupes transversales de fibres nerveuses isolées dans l'espace capsulaire; f, cellules à gros noyau fortement colorable (?); g, fibres musculaires extrafusales.
D'après CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891).

Pacini, tantôt celui d'une gaine lamelleuse de nerf (PILLIET, 1890) (1). La texture des lamelles est en général moins serrée à la périphérie qu'au centre. Les lamelles sont reliées par des anastomoses obliques. Leur tissu propre est formé d'une substance amorphe dans laquelle

(1) La comparaison entre la capsule des fuseaux et l'enveloppe des corpuscules de Pacini ou la gaine lamelleuse des nerfs a été faite depuis longtemps (RASVIER, 1875; IL-PILLET. — GOLGI, 1880, Mammifères). PILLIET (1890-2) a particulièrement insisté sur la distinction entre des fuseaux neuromusculaires proprement dits et des corps neuromusculaires à gaine paciniforme. Les premiers auraient une capsule plus mince, à lamelles serrées; les seconds auraient une capsule épaisse ressemblant beaucoup, par la laxité des lamelles, à la zone périphérique des corpuscules de Pacini; en outre, leur forme serait ovoïde. LASCAVIA (1897) a signalé, dans certains cas pathologiques, une laxité particulière dans la texture de la capsule. Beaucoup des observations de PILLIET étaient aussi faites sur des sujets pathologiques. Nous ignorons encore la signification exacte de ces variations.

sont noyées des fibrilles connectives extrêmement fines dont la direction n'a pas été étudiée.

Les lamelles sont séparées les unes des autres par des cellules endothéliiformes, dont les contours n'ont encore jamais (à notre connaissance) été mis en évidence par les sels d'argent mais dont les noyaux, très plats, sont facilement visibles.

L'épaisseur et le nombre des lamelles sont très variables, suivant les espèces d'animaux et suivant la taille du fuseau. KENSCHNER (1888-a) a trouvé que l'épaisseur de la capsule et le nombre des lamelles vont en croissant du Lapin jusqu'à l'Homme, en passant par le Chien, le Chat, le Porc, le Bœuf et le Chimpanzé. D'après SHERRINGTON (1894) et RUFFINI (1898), on trouve dans les fuseaux du Chat de 6 à 8 lamelles.

Le nombre des lamelles et l'épaisseur de la capsule vont en décroissant du milieu de la région capsulaire vers ses extrémités.

Nous avons déjà dit qu'à ses extrémités, la capsule amincie s'applique au faisceau de Weismann et se fusionne avec le tissu conjonctif périnmysial qui l'entoure. Dans tout son trajet intracapsulaire, le faisceau, également enveloppé et pénétré par du tissu conjonctif lâche, est relié à la capsule par des tractus fibreux fort irréguliers revêtus de cellules plates, endothéliiformes.

Dans les fuseaux à renflements successifs, tantôt la capsule disparaît dans les intervalles des renflements (BAUM, 1899), tantôt elle s'amincit seulement.

Dans les fuseaux composés, la capsule se comporte de différentes façons. Souvent les fuseaux voisins ont leurs faisceaux de Weismann et leurs espaces périfasciculaires complètement indépendants; les deux capsules sont seulement soudées sur toute la longueur de la zone de contact. D'autres fois, la cloison séparative est plus ou moins incomplète, de sorte que les espaces périfasciculaires communiquent, les faisceaux de Weismann restant indépendants. Enfin on peut voir des fuseaux dont les faisceaux de Weismann se rejoignent à travers la cloison, pour former un faisceau unique à trois chefs.

Avec les nerfs qui abordent le fuseau, la capsule se comporte de la façon suivante. La gaine de Henle de ces nerfs se fusionne avec la capsule (KÜHNLE, 1863). Les nerfs parcourent dans l'épaisseur de celle-ci un trajet généralement très oblique. Aussi les relations respectives des faisceaux nerveux et de la capsule varient-elles suivant le niveau de la coupe transversale qu'on considère. Il en est de même des artérioles qui pénètrent dans les fuseaux les plus volumineux, ainsi que des veinules et des capillaires.

Variations
d'épaisseur.

Rapports de la
capsule, avec les
fibres fusales.

Rapports
avec les nerfs et
les vaisseaux.

L'espace périfasciculaire (1) (GOLGI, 1880), fusiforme, est limité de toutes parts par la capsule, et clos à ses deux extrémités par l'accolement intime de cette dernière au faisceau de fibres musculaires fusales. Il est traversé d'une extrémité à l'autre par ce faisceau, qui est rectiligne, mais dont la paroi capsulaire se rapproche plus ou moins

Espace
périfasciculaire.

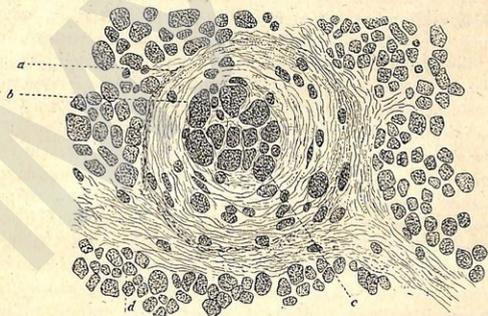


Fig. 18. — Coupe transversale d'un fuseau neuromusculaire du muscle couturier, chez un fœtus humain de 24 centimètres.

a, gaine externe; b, gaine interne; c, fibres musculaires fusales; d, fibres musculaires extrafusales.

D'après CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891).

suivant les régions. Après s'être accolée au faisceau, la capsule lamelleuse se poursuit sur une certaine longueur avant de se continuer peu à peu avec le tissu conjonctif ordinaire. Il en résulte que les coupes transversales du fuseau montrent ou ne montrent pas d'espace périfasciculaire, suivant la région par laquelle elles ont passé (GOLGI, 1880; KENSCHNER, 1888-a, etc.).

L'espace périfasciculaire est cloisonné abondamment par les nerfs et les vaisseaux qui se rendent au faisceau de Weismann (ou qui en partent), ainsi que par des tractus connectifs. Dans les fuseaux composés, nous avons vu que les espaces périfasciculaires sont tantôt distincts, tantôt communicants. Le calibre en est très variable d'un

(1) L'espace périfasciculaire a été décrit pour la première fois, avec précision et exactitude, par GOLGI (1880), et figuré par lui en coupe longitudinale et transversale, d'après des préparations de fuseaux de l'Homme.

fuseau à l'autre. Même à distance des extrémités de la capsule, l'espace intra-capsulaire présente fréquemment des alternatives de rétrécissement et de dilatation (GOLGI, 1880.)

Cet espace est occupé par un liquide de composition inconnue. Les réactifs fixateurs y déterminent la formation d'un précipité grenu, de nature albuminoïde. Parfois on y rencontre de nombreux leucocytes (GOLGI). CIPOLLONE (1897) pense que ce liquide est très consistant, mais n'en donne pas, à notre avis, de raison valable.

GOLGI supposait, en raison de la présence des leucocytes, que l'espace périfasciculaire est en relation avec les vaisseaux lymphatiques (déduction qui n'est plus légitime aujourd'hui). SHERRINGTON (1894) en injectant avec du bleu de Prusse les vaisseaux lymphatiques d'un membre réussit à remplir de couleur la cavité d'un fuseau. Nous ne croyons pas qu'on puisse conclure, de cette observation unique, que l'espace en question est une dépendance des vaisseaux lymphatiques. FORSTER (1894) et LANGHANS (1897) pensent, au contraire, qu'il est *hermétiquement clos*; pour ces auteurs, le liquide contenu dans cette cavité close à paroi inextensible transmet instantanément et intégralement aux fibres nerveuses des terminaisons sensibles les variations de pression. Ce rôle important est hypothétique; mais l'hypothèse cadre bien avec la constance de la capsule et de l'espace périfasciculaire dans tous les fuseaux, y compris les plus simples de tous, ceux des Reptiles.

§ V. — Les vaisseaux sanguins et le tissu conjonctif lâche des fuseaux.

Les fuseaux plurifasciculaires des Mammifères sont pénétrés par des vaisseaux sanguins (1).

Les plus petits fuseaux reçoivent des capillaires, les plus gros sont abordés par une ou deux artérioles. Fréquemment une artère chemine en dehors du fuseau, parallèlement à sa direction, et lui abandonne de distance en distance un certain nombre de branches.

Ces vaisseaux décrivent dans la capsule un trajet fréquemment hélicoïdal (CATTANEO), puis traversent l'espace périfasciculaire et

(1) Les premières mentions de ces vaisseaux sont dues à GOLGI et à ROTH (1880); ils ont été ensuite sommairement décrits par CATTANEO (1887), CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891), et mentionnés par la plupart des auteurs suivants. BACH (1899) les a étudiés sur des coupes sériées d'un muscle de lapin injecté.

L'espace
périfasciculaire
est-il clos?

Vaisseaux
sanguins.

forment, dans le faisceau de Weismann, un réseau riche de capillaires, à mailles longitudinales.

Les fibres musculaires fusales sont séparées les unes des autres par un tissu conjonctif lâche délicat, pauvre en faisceaux collagènes mais riche en cellules fixes, qui devient plus dense dans certains cas pathologiques (LANGHANS, 1897). Ce tissu conjonctif forme autour du faisceau une mince enveloppe revêtue par l'endothélium de la cavité périfasciculaire. SHERRINGTON lui a donné le nom assez impropre de *gaine périaxiale*. Dans certains fuseaux composés à espace périfasciculaire unique, chaque faisceau est limité par son enveloppe connectivo-endothéliale propre (SHERRINGTON).

On sait que RENAULT (1880) (1) a décrit dans les troncs nerveux, particulièrement chez les Solipèdes, un dispositif particulier de cellules conjonctives modifiées (cellules godronnées), qui prennent place sous forme d'amas plus ou moins volumineux entre les faisceaux nerveux et leur gaine lamelleuse; il a donné à ces amas le nom de *nodules fibro-hyalins de soutènement intravaginal*.

LANGHANS (1897) a signalé des éléments analogues dans les fuseaux de l'homme. De brèves mentions de KERSCHNER (1888-a) et de CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891) se rapportent vraisemblablement au même objet.

§ VI. — Les nerfs du fuseau et leurs terminaisons sensibles.

On sait déjà que deux ordres de fibres nerveuses à myéline, physiologiquement différentes, entrent en relation avec les fuseaux neuromusculaires: les uns sont sensibles, les autres motrices. Les premières se terminent exclusivement dans la région capsulaire, les secondes portent leur terminaison soit aux extrémités de la région capsulaire soit en dehors de la capsule.

Les fibres motrices abordent parfois le fuseau séparément (cas des terminaisons motrices extracapsulaires); mais le plus souvent elles sont mélangées aux fibres sensibles. Les fibres motrices sont toujours plus fines que les fibres sensibles.

SHERRINGTON (1894) a donné une excellente description des nerfs à myéline des fuseaux d'après ses observations chez le Singe et le

(1) J. RENAULT, Sur les cellules godronnées et le système de soutènement intravaginal des nerfs des Solipèdes, *C. R. de l'Acad. des sciences*, 22 mars 1880; voir: *Traité d'Histologie pratique*, t. I, p. 316; t. II, p. 804.

Tissu conjonctif
lâche.

Cellules
vésiculeuses.

Chat (1). Nous la reproduisons, en faisant toutefois remarquer que cet auteur ne s'est guère occupé du mode de terminaison des fibres nerveuses, et qu'il n'admet pas l'existence de fibres fusales motrices (opinion démontrée fautive aujourd'hui).

Les fibres nerveuses fusales à myéline ont un diamètre de 7 à 18 μ (2). Le plus souvent chaque fuseau (Chat, Singe) reçoit 3 ou 4 fibres à myéline indépendantes. Les fuseaux complexes en reçoivent de 5 à 7. Ordinairement ces fibres nerveuses ne sont pas réunies en un seul faisceau; elles parviennent au fuseau par des voies séparées, et ceci de deux façons: par *fibres isolées* et par *fascicules nerveux*. Les fibres isolées, ou solitaires, décrivent parfois de longs trajets avant d'aborder le fuseau; elles sont entourées d'une gaine de Henle très large. Presque toutes les fibres à myéline isolées qu'on rencontre dans les muscles, fréquemment d'une épaisseur inaccoutumée (Kühne), et qui possèdent cette gaine de Henle caractéristique, se rendent aux fuseaux. Elles servent même de guides pour trouver ces derniers (Kühne, 1863, 1866). Les fascicules nerveux destinés aux fuseaux sont composés d'un nombre variable de fibres myéliniques. Ils courent fréquemment parallèlement à la direction du fuseau, accolés à sa capsule, et lui abandonnent de distance en distance des groupes de fibres. Tantôt ces fascicules s'épuisent exclusivement dans le fuseau, tantôt ils vont plus loin, innervent par exemple des organes de Golgi. Les fascicules nerveux (ou du moins le principal d'entre eux) pénètrent souvent près de l'extrémité musculaire de la capsule.

La gaine de Henle des fibres et des fascicules nerveux se fusionne avec la capsule lamelleuse, au point de pénétration du nerf (fig. 19). Dans la capsule, les nerfs suivent généralement un trajet oblique. Ils traversent ensuite l'espace périfasciculaire, en cheminant dans un des mésos conjonctifs qui le cloisonnent et ils atteignent ainsi le faisceau de Weismann. Chemin faisant, dans la capsule et l'espace vaginal, les fibres nerveuses ont commencé à subir des bifurcations

(1) La description de SHERRINGTON (1894), pour le trajet myélinique des fibres nerveuses du fuseau, complète celles de KÜHNE (1863), GOLGI (1883), OLSANOFF (1890), CHRISTOMANOS et STROSSER (1891), et FOSTER (1894). Elle a été confirmée sans nouveaux détails notables, par RUFFINI (1898), GIROLLONE (1897, 1898), HUBER et DE WITT (1898), BATTEN (1897, 1898), etc.

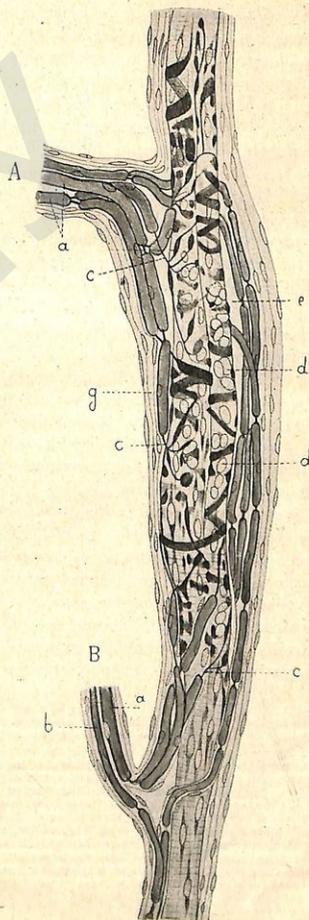
On a mis en évidence ces nerfs myéliniques soit par l'acide osmique (SHERRINGTON), soit par la méthode de Weigert pour la myéline (FOSTER, BATTEN, etc.), soit par la méthode de l'or.

(2) RUFFINI (1898) a montré que, chez le Chat, les terminaisons sensibles sont fournies: les unes par les plus grosses fibres myéliniques (terminaisons annulaires), les autres par des fibres moyennes (terminaisons en fleur, ou ramifiées polymorphes); et que les terminaisons en plaques (motrices) proviennent des fibres les plus fines.

Description des
fibres nerveuses
myéliniques.

Fig. 19. — Partie centrale d'un fuseau neuromusculaire du Lapin adulte (muscle masseter). Terminaisons nerveuses sensibles.

A, B, deux petits faisceaux nerveux abordant le fuseau (ils provenaient d'un même troncle nerveux); a, grosses fibres myéliniques, fournissant les terminaisons sensibles; b, fibres myéliniques fines, fournissant des plaques motrices (hors de la région dessinée); c, cylindres venant de perdre leur gaine de myéline; d, noyaux fondamentaux, au niveau de la terminaison sensitive; e, espace libre intracapsulaire; g, capsule. D'après CIPOLOONE (1897).



successives presque toujours à angle très aigu, au niveau des étranglements annulaires. En atteignant le faisceau de fibres musculaires, les fibres myéliniques divergent les unes des autres dans toutes les directions. Elles décrivent des trajets parfois très longs, plongeant entre les fibres musculaires, dessinant autour d'elles des tours de spire, etc. (*fig. 19*). Leurs subdivisions deviennent de plus en plus fréquentes, leurs segments interannulaires de plus en plus courts (de 600 μ hors du fuseau, à 300, 180, 130, etc., dans le fuseau). Puis leur gaine de myéline s'amincit, et le cylindrax augmente d'épaisseur (de 9 à 14 μ , par exemple). Finalement, la myéline disparaît et le cylindrax donne sa terminaison.

Il s'opère donc, à l'intérieur des fuseaux, un entrelacement extrêmement riche de fibres nerveuses à myéline occupant une grande partie de la longueur de la région capsulaire (1). Dans les fuseaux complexes volumineux et longs, le nombre des fibres myéliniques intrafusales est énorme.

Terminaisons
amyéliniques des
fibres sensitives.

Les terminaisons des fibres nerveuses sensitives ont fait l'objet d'une étude approfondie de la part de RUFFINI (1896-1898), qui a choisi le Chat comme objet d'étude. Nous reproduirons tout d'abord des principaux traits de sa description, remarquablement claire (2).

Description
de Ruffini (Chat).

Tous les fuseaux du Chat ne sont pas équivalents au point de vue des terminaisons nerveuses. Les plus complets (*fig. 20*) en reçoivent de trois sortes : une ou plusieurs terminaisons primaires, ou *annulo-spirales* ; une ou plusieurs terminaisons secondaires, ou en forme de fleur ; enfin, des terminaisons en forme de plaques. RUFFINI considérait encore récemment (1899) comme sensitives toutes ces terminaisons, y compris les plaques. Mais nous croyons que les plaques sont certainement motrices ; et nous ne nous occuperons ici que des deux premières variétés qui sont, à notre avis, les seules sensitives. Les terminaisons primaires et en plaques ne font défaut dans aucun

(1) OSANOFF (1890) estime à 10 ou 12 par coupe transversale et à 50 ou 60 par longueur de 1 millimètre le nombre de ces fibres. (L'espèce animale et les dimensions des fuseaux ne sont pas indiquées dans sa note.)

(2) Nous avons fait remarquer, à propos des Vertébrés inférieurs, que le traitement des fragments de muscle par les méthodes à l'acide formique et au chlorure d'or produit des altérations sur les fibres nerveuses et sur les fibres musculaires. Chez les Mammifères, ce sont surtout les ramifications cylindraxiles nues qui sont sensibles à ces lésions artificielles. Dans les figures données par CIPOLOONE (1897) et dans celles, particulièrement claires et belles, de RUFFINI (1898), on voit fréquemment des renflements cylindraxiles complètement isolés. La dissociation mécanique a certainement sa part dans ces lésions. La méthode de STULLER est encore plus infidèle et la méthode au bleu de méthylène elle-même n'est pas au-dessus de tout soupçon d'altérations. Bref, on ne peut pas affirmer, à notre avis, que les meilleures préparations faites par ces méthodes nous représentent les arborisations terminales absolument telles qu'elles sont en réalité.

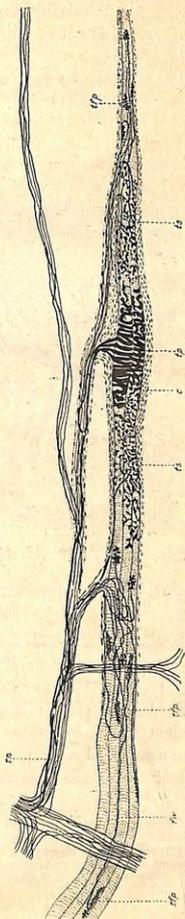


Fig. 20. — Vue d'ensemble de la partie centrale d'un fuseau neuromusculaire du Chat, avec les terminaisons nerveuses.

fa, faisceau nerveux extérieur au fuseau ; *fb*, faisceau des fibres musculaires fusales (f. de Weismann) ; *c*, capsule ; *tp*, terminaisons primaires, ou annulospirales ; *ts*, terminaisons secondaires, en forme de fleur ; *tpp*, terminaisons en forme de plaques (motrices).

D'après RUFFINI (1898).

fuseau. Les terminaisons en fleur n'existent que dans les plus gros, et c'est à cause de leur inconstance que RUFFINI les qualifie de « secondaires ».

Les terminaisons annulospirales sont fournies par les plus grosses fibres à myéline (1). Les branches ultimes de celles-ci, parvenues

Terminaison annulospirale, ses modalités.



Fig. 21. — Terminaisons nerveuses sensibles, en rubans annulospiraux, dans un fuseau neuromusculaire du Chat.

c, capsule lamelleuse; a, anneaux de Ruffini; sp, spirales; fm, fibres musculaires; ns, fibres sensibles, à myéline; b, extrémité polymorphe d'un ruban annulospiral. D'après RUFFINI (1898).

après des bifurcations successives au contact des fibres musculaires, perdent leur myéline et leur cylindraxe subit un étranglement brusque considérable (2). Immédiatement au delà, le cylindraxe s'applique sur une fibre musculaire, s'aplatit et s'élargit sous forme

(1) RUFFINI et PICCONI (1901) ont proposé d'appeler fibres de Kühne ces grosses fibres à myéline, dont la grosseur avait frappé KÜHNE (1863-4).

(2) RUFFINI a trouvé que cet étranglement préterminal du cylindraxe est un fait constant dans toutes les terminaisons nerveuses (Sullo strozzamento preterminale nelle diverse forme di terminazioni nervose periferiche, *Monit. zool. italiano*, VII, 1896).

de ruban; puis il se comporte suivant l'une ou l'autre des modalités suivantes (fig. 21) :

a) Le plus souvent le ruban s'enroule autour d'une fibre musculaire, à la manière d'une lige volubile. Les tours, très serrés vers le milieu de la terminaison nerveuse, se desserrent graduellement vers les extrémités (fig. 21, sp). Le ruban finit par une extrémité élargie, souvent bifurquée.

Souvent la fibre nerveuse fournit deux terminaisons spirales qui s'enroulent autour de la fibre musculaire, une de chaque côté.

b) Moins fréquemment la fibre amyélinique rubanée court le long de la fibre musculaire. De distance en distance elle émet, par l'un de ses bords, une branche également aplatie, qui fait le tour complet de la fibre musculaire et rejoint l'autre bord. La fibre musculaire est ainsi embrassée par une série d'anneaux, réunis par le ruban longitudinal (fig. 21, a).

Entre ces deux types (spirales et anneaux), il y a des formes mixtes; les deux types se rencontrent parfois réunis sur la même fibre musculaire.

c) La terminaison nerveuse n'a pas toujours un aspect aussi régulier et élégant que ceux qui viennent d'être décrits. Parfois le dispositif annulospiral n'existe que par places; ailleurs on voit surtout des figures en S ou en C, en larmes, etc., se raccorder au ruban longitudinal, lui-même de calibre fort irrégulier. On est alors en présence de terminaisons annulospirales atypiques (fig. 22).

À ses extrémités, le ruban amyélinique détortillé donne naissance à un nombre variable de courtes fibres, recourbées en sens divers, terminées par des extrémités renflées diversement conformées.

Les terminaisons qualifiées par RUFFINI (1896-1898) de secondaires ou en fleurons, et que nous préférons appeler ramifiées polymorphes (fig. 23) sont fournies, d'après RUFFINI, par des fibres myéliniques moins grosses que les précédentes, provenant soit d'un même tronc nerveux, soit d'un tronc nerveux distinct, et pénétrant dans la capsule à une certaine distance des grosses fibres primaires. En tout cas, — et RUFFINI insiste beaucoup sur ce point, — les deux terminaisons, primaire et secondaire, sont distinctes, tant par leurs fibres d'origine que par leur conformation. Après s'être divisées à l'intérieur du fuseau, ces fibres subissent l'étranglement préterminal, puis se résolvent en une arborisation cylindraxile nue. Cette arborisation est constituée par des élargissements polymorphes (ronds, triangulaires, en massues, en folioles, etc.) réunis par de minces filaments. Elle rappelle l'arborisation des corpuscules de Golgi-Mazzoni (RUFFINI); ou

Terminaisons secondaires, ou en fleurons (Ruffini), ou ramifiées polymorphes.

mieux encore, si nous en jugeons par les figures mêmes de l'histologiste italien, elle ressemble aux terminaisons buissonneuses libres décrites par divers auteurs (notamment par DOGIEL) dans diverses membranes connectives.

Cette terminaison nerveuse est placée à la suite de la primaire, dont un œil insuffisamment exercé pourrait la considérer comme la simple continuation (fig. 20).

Classification des fuseaux d'après RUFFINI.

RUFFINI (1898) a donné une classification des fuseaux du Chat fondée sur les modalités diverses des terminaisons secondaires. Celles-ci seules peuvent manquer.

Dans les fuseaux à terminaison nerveuse complexe, qui sont les plus gros, on trouve une quantité considérable de terminaisons nerveuses. Chaque fibre musculaire reçoit une terminaison annulospirale; et toutes ces terminaisons sont placées au même niveau dans le renflement capsulaire. Dans les fuseaux à renflements successifs, chaque renflement possède ses terminaisons propres, très distantes de celles de l'autre renflement. Il existe toujours deux terminaisons secondaires, placées tantôt une de chaque côté du groupe des terminaisons annulospirales, tantôt toutes deux du même côté.



Fig. 22. — Terminaisons nerveuses sensibles, en rubans annulospiraux atypiques, dans un fuseau neuromusculaire du Chat.

b, terminaisons en houquets polymorphes; c, capsule; ns, fibres myéliniques sensibles; sp, ébauches de spirales. D'après RUFFINI (1898).

En tout cas, les terminaisons annulospirales et ramifiées polymorphes forment un groupe compact (auquel on pourrait donner le nom de *groupe sensitif*).

Dans les fuseaux à terminaisons nerveuses intermédiaires, plus petits que les précédents, le groupe sensitif est plus simple. Il ne comprend qu'une seule terminaison ramifiée polymorphe, placée à l'une des extrémités des terminaisons annulospirales.

Dans les fuseaux à terminaisons nerveuses simples, le groupe sensitif est réduit aux terminaisons annulospirales, qui sont le plus souvent atypiques.

Dans les muscles du Chat, les fuseaux à terminaison nerveuse complexe sont les plus nombreux. Viennent ensuite les fuseaux à terminaison simple.

La description claire et précise de RUFFINI a été généralement acceptée comme exacte par les auteurs qui lui ont succédé et qui ont fait porter leurs recherches sur le Chat et les espèces à dispositif nerveux fusil similaire. Quelques détails sont cependant controversés.

KERSCHNER (1893) prétend que la plupart des anneaux de Ruffini n'ont pas d'existence réelle. Ils ne seraient qu'une figuration due au rapprochement des tours de spire du cylindre à ruban. CIPOLLONE (1898) ne les a pas rencontrés. HUBER et DE WITT (1898) sont de l'avis de KERSCHNER. DOGIEL (1901) ne parle que d'anneaux incomplets. Il importe de remarquer que la description de RUFFINI ne vaut strictement que pour le Chat, ainsi qu'il le spécifie lui-même; et que beaucoup d'auteurs ne désignent pas avec assez de précision l'animal sur lequel ils ont observé tel ou tel détail. Il existe certainement, en effet, des variations considérables dans le dispositif nerveux terminal, suivant les espèces.

Cette dernière remarque explique peut-être aussi les divergences quant à l'autonomie des terminaisons secondaires, ou arborisations polymorphes. RUFFINI, contrairement à ce qu'il croyait en 1892, décrit en 1896-1898 ces terminaisons comme indépendantes. Cette indépendance, de nouveau affirmée par lui en 1899, ne ressort d'aucune des descriptions ultérieures, et notamment pas de celle de DOGIEL (1901).

La terminaison spirale, unique en son genre dans le domaine pourtant si varié des terminaisons nerveuses périphériques, n'existe pas chez tous les animaux avec la même régularité qu'elle affecte chez le Chat. On la retrouve chez la Souris (KERSCHNER 1893; THANHOFFER, 1892), chez le CHIEN, etc. Elle est beaucoup moins caractéristique chez le Rat, le Cobaye, le Lapin (fig. 19). Elle n'existe presque

Réalité du dispositif annulaire.

Autonomie des terminaisons en arborisations polymorphes.

Variations suivant les espèces.

pas chez l'Homme (KESCHNER, RUFFINI, 1892). Nous avons vu qu'elle est parfois bien représentée chez les Sauriens, tandis qu'elle fait défaut complètement chez les Ophidiens jusqu'ici étudiés. KESCHNER (1893) fait remarquer qu'il y a corrélation entre l'aplatissement rubané du cylindrax et l'enroulement spiral. Celui-ci ferait aussi défaut (ou serait atypique) sur les fibres musculaires les plus minces du Chat ou de la Souris.

Les spirales ne sont pas nécessairement limitées à une seule et même fibre musculaire. Elles envoient des ramifications latérales qui s'accrochent aux fibres musculaires voisines et se terminent par des extrémités diversement conformées (KESCHNER, 1893). D'après DOGIEL (1901), la fibre spirale se termine tantôt par un élargissement arrondi ou piriforme sur une seule et même fibre musculaire; tantôt elle le fait par plusieurs branches courtes et épaisses, qui peuvent aborder une fibre musculaire voisine et décrire autour de celle-ci une nouvelle spirale. Les dispositifs terminaux de fibres musculaires voisines peuvent en outre s'anastomoser par des branches transversales.

BATTEN (1898) décrit et figure des spirales doubles formant un entrelac à deux chefs entrecroisés, sur la même fibre musculaire.

Les terminaisons sensibles sont-elles épi- ou hypolemmales?

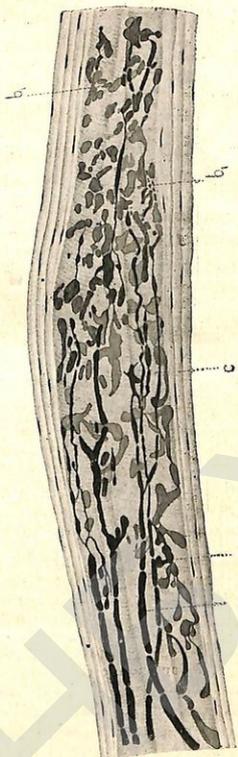


Fig. 23. — Terminaisons nerveuses sensibles en bouquets polymorphes dans un fuseau neuromusculaire du Chat.

b, terminaisons en bouquets polymorphes (en *b*, elle est fragmentée artificiellement); *c*, capsule; *ns*, fibres myéliniques sensibles.
D'après RUFFINI (1898).

Les seuls auteurs qui se soient prononcés catégoriquement sur ce point sont CIPOLLONE (1897, 1898) et HUBER et DE WITT (1898). CIPOLLONE affirme que les terminaisons sont hypolemmales; mais il n'en donne aucune démonstration. Les deux auteurs américains au contraire ont étudié cette question importante d'une manière approfondie.

Après avoir coloré les terminaisons nerveuses par le bleu de méthylène et fixé la couleur et les tissus par le procédé de BETHE, ils ont pratiqué de fines coupes transversales des fragments de muscle contenant les fuseaux. Ils ont constaté que les terminaisons nerveuses sensibles sont toujours situées à une certaine distance de la surface des fibres musculaires, dans le tissu conjonctif qui les entoure. On admet généralement aujourd'hui l'opinion de KÜNKE et de RANVIER, d'après laquelle les plaques motrices sont au contraire hypolemmales; on conçoit que la situation épillemale des terminaisons sensibles, si elle était définitivement démontrée, aurait une assez grande importance histophysiologique.

Les terminaisons nerveuses sensibles des fuseaux des Mammifères ont été vues pour la première fois par KESCHNER (1888-*b*) qui les décrit ainsi: les branches de division intrafusales des fibres nerveuses sensibles, encore pourvues de leur gaine de myéline, s'enroulent autour du faisceau musculaire et de chacune de ses fibres, formant des circonvolutions particulièrement nombreuses chez l'Homme; finalement, elles se continuent avec des fibres amyéliniques qui, se divisant plusieurs fois, s'enroulent en spirales extrêmement serrées autour de chaque fibre musculaire.

KOELIKER (1889) observa aussi la terminaison spirale, et en donna une figure, d'ailleurs mauvaise (fig. 316).

En 1892, KESCHNER fit présenter à la réunion de l'*anatomische Gesellschaft*, par von EXNER, des préparations par la méthode de l'or, où se voyaient les terminaisons sensibles, dont il ne donne pas de nouvelle description.

THASOFFER (1893) mentionne brièvement les terminaisons spirales et les arborisations polymorphes. Il les représente (1892-*b*, pl VII, fig. 1 et 3), d'une manière très reconnaissable, d'après des préparations de fuseaux de Souris faites par la méthode de l'or.

La première description détaillée et la première bonne figure ont été données par RUFFINI (1892), d'après des préparations à l'or relatives aux fuseaux du Chat (et accessoirement de l'Homme).

KESCHNER (1893) donna ensuite une confirmation (à quelques détails près) de la description de Ruffini, qu'il trouva conforme à ses préparations; il ajouta quelques renseignements relatifs à d'autres animaux.

WEISS et DUTIL (1896) donnent une description très écourtée des terminaisons nerveuses sensibles, d'après des études sur le Cobaye, le Lapin et le Chat (ils ne distinguent pas ces espèces dans leur description); ils mentionnent brièvement l'enroulement en spirale des fibres amyéliniques autour des fibres musculaires; les terminaisons ultimes se font par des arborisations polymorphes.

Situation épi- ou hypolemmale des terminaisons.

Historique des terminaisons nerveuses sensibles.

CIPOLLOSE (1897, 1898), POLOUMONDWINOFF (1898, bleu de méthylène), BATTEN (1898, méthode de Sihler), HUBER et DE WITT (1897, bleu de méthylène), CREVATIS (1901), RUFFINI et PICCONI (1901), et surtout DOGIEL (1901, bleu de méthylène), ont apporté des contributions de valeur fort inégale, n'ajoutant pas de faits nouveaux importants à la description de RUFFINI (1896-1898).

§ VII. — Les terminaisons nerveuses motrices du fuseau.

Les terminaisons motrices sont situées généralement à l'extrémité de la région capsulaire, ou même en dehors de la capsule. Elles sont fournies par les plus fines de toutes les fibres myéliniques du fuseau. Ces fibres pénètrent dans le fuseau soit en suivant le même chemin que les fibres sensibles, soit d'une manière indépendante (*fig. 20*). Dans le premier cas, elles effectuent un trajet plus ou moins long à l'intérieur de la capsule. Dans le second, elles se détachent généralement d'un faisceau de fibres nerveuses motrices communes, au moment où celui-ci croise le fuseau (voir CIPOLLOSE, 1898, *fig. 2*, p. 469).

Ces fibres perdent généralement leur myéline au niveau même de leur terminaison. Cependant DOGIEL (1901) signale des fibres fines, qui deviennent amyéliniques en entrant, ou peu après leur entrée dans le fuseau; ces fibres sont très probablement motrices. Elles sont peu ou même pas du tout (RUFFINI, 1898) ramifiées.

Les terminaisons de ces fibres ressemblent plus ou moins fidèlement à des plaques motrices ordinaires; elles peuvent en différer par leur taille, la forme et l'agencement de leurs ramuscules terminaux. RUFFINI (1898) croyait que les terminaisons en plaque sont dépourvues de semelle de Kühne. Mais DOGIEL (1901) a trouvé que le bleu de méthylène, après action prolongée, colore une plaque granuleuse semée de noyaux, servant de substratum à l'arborescence nerveuse. Il y a plusieurs plaques pour une même fibre musculaire (CIPOLLOSE, 1897; DOGIEL, 1901).

Les terminaisons motrices se rencontrent tantôt dans une seule des régions extracapsulaires, la région musculaire, tantôt dans celle-ci et dans la région juxtacapsulaire.

Historique.

C'est KERSCHNER (1888-9) qui a découvert les terminaisons motrices des fuseaux des Mammifères, et qui leur a attribué le premier leur véritable signification. Il en fit (1892) un argument puissant contre la signification motrice des nerfs qui se terminent dans la partie centrale de l'organe, et, par conséquent, contre la théorie de KOELLIKER.

OSANOFF (1890), dans une note passée malheureusement inaperçue, dit que « la section des racines antérieures (chiens) amène l'atrophie d'un très petit nombre de fibres nerveuses contenues dans le faisceau neuromusculaire ».

RUFFINI (1892) décrit et figure les terminaisons en plaques sans se prononcer nettement sur leur signification. En 1893, il admet momentanément que les terminaisons en plaques sont motrices; mais il renie ultérieurement (1898) cette opinion.

SHERRINGTON (1894) n'a pas pu constater directement l'existence de plaques motrices sur les fuseaux; mais il nie leur existence parce que la section des racines antérieures rachidiennes ne fait, dit-il, dégénérer aucune fibre nerveuse dans le fuseau et que la résection du nerf sciatique ne produit pas la dégénérescence des fibres musculaires fusales; d'où l'auteur conclut à tort que ces fibres musculaires ne sont pas en relation avec le système nerveux moteur.

Weiss et DUTH (1896) ont vu, sur les fibres musculaires fusales, des plaques motrices semblables à celles des fibres ordinaires.

RUFFINI (1896-1898), en raison des différences morphologiques qui existent entre les plaques motrices communes et les terminaisons en plaques des fuseaux, ne peut se résoudre à considérer celles-ci comme motrices; il incline à croire qu'elles sont sensibles. Cette opinion a été partagée par GIACOMINI (1898, Sauropsides) et par CREVATIS (1901, Mammifères). Nous connaissons les arguments du premier de ces deux auteurs. Quant au second, il pense que les terminaisons placoides sont inconstantes (ce que RUFFINI nie absolument); il a constaté leur ressemblance avec certaines autres formes de terminaisons (dans les muscles oculaires) qu'il considère comme sensibles; enfin il croit avoir observé des relations nerveuses entre une arborescence sensitive et une terminaison en plaque.

Tous les autres auteurs, et notamment CIPOLLOSE, HUBER et DE WITT, DOGIEL, se sont prononcés en faveur de la signification motrice des terminaisons en plaques.

CIPOLLOSE (1898) a eu le mérite de démontrer la justesse de cette interprétation. Il fait remarquer tout d'abord que la morphologie des terminaisons litigieuses n'a qu'une valeur bien minime pour décider de leur signification physiologique. Il apporte ensuite cet exemple décisif: une fibre nerveuse myélinique bifurquée fournit par une de ses branches une plaque motrice indiscutable à une fibre musculaire ordinaire et par l'autre une terminaison en plaque à une fibre musculaire fusale (Lézard).

Enfin il réfute longuement, minutieusement et à notre avis victorieusement l'opinion de SHERRINGTON (1894). Si le physiologiste anglais n'a pu constater ni les terminaisons en plaques, ni la dégénérescence de fibres nerveuses motrices intrafusales après la section des racines antérieures, c'est à cause de l'imperfection de sa technique. Chez les Mammifères, en effet, la dégénérescence des fibres motrices après section des racines antérieures se constate le plus facilement cinq à sept jours après l'opération; sept à huit semaines après (délai adopté par SHERRINGTON), les fibres dégénérées sont devenues invisibles. Or, ayant pratiqué sur le Lapin l'expérience de STENSON (compression temporaire de l'aorte, d'où résulte, ainsi qu'ENLICH et BRUGER l'ont montré, la nécrose de la substance grise de la moelle, avec paralysie motrice), CIPOLLOSE réussit à constater, de cinq à dix jours plus tard, la dégénérescence des fibres myéliniques fines et des terminaisons placoides du fuseau. Quant à l'absence de dégénération des fibres musculaires fusales longtemps après la section du sciatique, elle ne signifie nullement que le fuseau ne possède pas de nerfs moteurs. Elle

Signification discutée des terminaisons placoides.

Démonstration de leur signification motrice.

Trajet des fibres motrices.

Leur mode de terminaison.

montre simplement que l'action trophique de ces nerfs, si marquée pour les fibres musculaires ordinaires, fait défaut pour les fibres fusales.

La réponse de RUFFINI (1899) à cette argumentation, réponse maintenant l'interprétation des terminaisons placoides comme terminaisons sensibles, a le tort de ne pas tenir suffisamment compte des faits apportés par CIPOLLOSE. L'intégrité des fibres musculaires fusales dans le cas où les fibres nerveuses motrices ont été interrompues, ou détruites, soit expérimentalement, soit pathologiquement, prouve bien que la trophicité de ces fibres musculaires obéit à des lois différentes de celles qui régissent les fibres musculaires communes. Mais RUFFINI en déduit à tort des conclusions en faveur de la non-existence des nerfs moteurs des fibres fusales.

Il serait étrange que des fibres musculaires parfaitement typiques comme sont celles du fuseau soient dépourvues de nerfs moteurs. Mais cet argument *a priori* devient inutile devant les faits indiscutables découverts par CIPOLLOSE (1898) et confirmés d'une manière éclatante par PERONCITO (1901, 1902) chez les Sauriens, faits qui démontrent que l'innervation motrice est apportée aux fuseaux par des collatérales des fibres motrices communes.

Fibres
amyéliniques
vasomotrices.

Outre les fibres nerveuses myéliniques, dont les unes sont sensibles et les autres motrices, HUBER et DE WITT (1898), puis DOGIEL (1901) ont vu pénétrer dans les fuseaux des Mammifères des fibres amyéliniques, de nature sympathique et se terminant dans la paroi des vaisseaux sanguins. Ces fibres sont bien distinctes de celles que PERONCITO (1902) a décrites dans les plaques motrices et les fuseaux des Sauriens.

§ VIII. — Développement des fuseaux neuromusculaires.

Les fuseaux sont distincts à la fin du quatrième mois de la vie intra-utérine, chez l'Homme (KERSCHNER, 1888-a; FÉLIX, 1888, 1889; CHRISTOMANOS et STRÖSSNER, 1891; FORSTER, 1902). C'est le développement de leur capsule lamelleuse qui a permis à ces auteurs de les reconnaître au milieu des fibres musculaires communes dans les coupes transversales des muscles.

Des renseignements comparatifs sur l'aspect que présentent les fuseaux dans ces conditions se trouvent dans les deux derniers mémoires que nous venons de citer.

Chez les fœtus de quatre mois (FORSTER, un cas) ou de quatre mois et demi (24 centimètres, CHRISTOMANOS et STRÖSSNER), la capsule lamelleuse est étroitement appliquée sur le faisceau de fibres musculaires, de sorte que l'espace vaginal n'existe pas (fig. 18). Les couches interne et

Fuseaux du fœtus
à 4 mois 1/2.

externe de la capsule sont déjà différenciées. Les fibres musculaires ont en moyenne le même diamètre dans le faisceau de Weismann et dans le reste du muscle; mais on rencontre dans le fuseau quelques fibres plus grosses que les fibres ordinaires. Les diamètres extrêmes des fibres des deux catégories sont de 3 à 11 μ ; leur diamètre moyen, de 5 à 8 μ (FORSTER). Certaines fibres fusales se colorent intensément (CHRISTOMANOS et STRÖSSNER), ce que FORSTER explique par l'existence de files compactes de noyaux centraux, se trouvant généralement au même niveau pour toutes les fibres du faisceau. Ces files de noyaux, vues déjà par FÉLIX dans des préparations par dissociation, correspondent à la région des terminaisons sensibles. Enfin les fibres fusales ont, en coupe transversale, un aspect plus compact que les fibres ordinaires, ce qui tient au développement plus précoce des colonnettes contractiles de la périphérie au centre (FORSTER): beaucoup de fibres extrafusales ne possédant encore, à cette époque, qu'une mince couche corticale de substance contractile.

Développement
précoce, puis
arrêt de dévelop-
pement des fibres
musculaires.

L'espace vaginal devient visible chez le fœtus de cinq mois, et s'élargit progressivement, en même temps que la capsule s'épaissit. A partir de six mois, les fibres musculaires ordinaires prennent un diamètre de plus en plus considérable par rapport aux fibres fusales, qui cessent dès lors de s'accroître. La compacité relative de la substance contractile des fibres fusales s'affaiblit chez le fœtus de six mois, et fait place ensuite à l'aspect inverse.

Bref, les fibres musculaires fusales paraissent avoir un développement plus précoce que les fibres ordinaires; mais leur développement, en tant qu'éléments contractiles, reste ensuite stationnaire indéfiniment pendant que les fibres ordinaires poursuivent le leur jusqu'à son complet achèvement.

Les quelques données que nous possédons sur le développement des terminaisons nerveuses des fuseaux sont dues à WEISS et DUTIL (1895, 1896). Ces auteurs, étudiant par la méthode de l'or des muscles d'embryons de Cobaye (dont l'âge n'est pas indiqué), ont constaté que des fibres myéliniques peu nombreuses et volumineuses, se rendant soit aux fuseaux musculaires, soit aux organes de Golgi, apparaissent bien développées à un moment où les fibres motrices ne le sont que très imparfaitement.

Développement
précoce des nerfs
sensibles.

RUFFINI (1898) a vu que, chez le jeune Chat de sept à douze jours, les terminaisons annulaires en arborisations polymorphes et placoides sont déjà développées, mais qu'elles n'ont pas encore atteint tous les caractères qu'elles auront chez l'adulte. Les fibres amyéli-

niques des terminaisons annulospirales n'ont pas encore à cette époque la forme de rubans.

Quelques renseignements sur les nerfs des fuseaux chez l'enfant nouveau-né ont été donnés par RUFFINI et PICCONI (1901). A cet âge, les fuseaux humains ressembleraient beaucoup à ceux du Chat adulte, et montreraient les mêmes sortes de terminaisons nerveuses.

§ IX. — Modifications expérimentales des fuseaux.

On a réalisé à propos des fuseaux des Mammifères les expériences suivantes : 1° section des racines motrices des nerfs spinaux ou des nerfs moteurs seuls ; 2° section des nerfs mixtes, moteurs et sensitifs ; 3° section des nerfs sensitifs seuls périphériquement par rapport aux ganglions, ou destruction des ganglions ; 4° destruction des cellules motrices spinales. Les effets de ces lésions ont été étudiés sur les fibres nerveuses et sur les fibres musculaires fusales. Enfin, on a expérimenté l'action de l'hypertrophie musculaire expérimentale sur les fibres musculaires fusales.

La section des racines antérieures de la moelle a été appliquée pour la première fois à l'étude des fuseaux, non pas par SHERRINGTON ainsi que beaucoup d'auteurs le disent à tort, mais par OSANOFF (1890), chez le Chien. Cet auteur constata que l'opération « amène l'atrophie d'un très petit nombre de fibres nerveuses dans le faisceau neuro-musculaire ». Ces fibres atrophiées ne peuvent être que motrices, les autres étant sensitives. Quant aux fibres musculaires fusales, elles s'atrophient (l'auteur ne nous dit pas combien de temps après l'opération elles ont été examinées).

SHERRINGTON (1894), chez le Singe et le Chat, sectionna simultanément les racines antérieures et les racines postérieures entre la moelle et les ganglions spinaux, pour obtenir la dégénérescence de toutes les fibres ayant leurs cellules d'origine dans la moelle (fibres motrices), les fibres d'origine ganglionnaire (sensitives) restant intactes. Les examens des nerfs musculaires furent faits de treize à cent quatre-vingt-dix jours après l'opération. Il démontra ainsi péremptoirement, après OSANOFF, l'existence dans les fuseaux de fibres nerveuses sensitives, et mit hors de doute la signification d'organes sensitifs attribuée aux fuseaux par KERSCHNER (1888). Malheureusement SHERRINGTON ne vit pas les fibres motrices fusales déjà dégénérées, et fut porté à

1°
Section des
racines motrices
ou des nerfs
moteurs.

conclure à leur inexistence. Ainsi que le fit observer CIPOLLONE (1898), la dégénérescence des fibres motrices coupées est précoce ; elle est aisément constatable cinq à sept jours après l'opération ; plus tard, la myéline et les cylindraxés ayant disparu, il ne reste plus des fibres nerveuses que des traces facilement méconnaissables.

Avant d'avoir connaissance du mémoire de SHERRINGTON, CIPOLLONE eut l'idée de sectionner des nerfs crâniens purement moteurs. Il ne s'adressa pas aux nerfs oculomoteurs, ni à l'hypoglosse, ni au facial parce que les muscles innervés par ces nerfs ne contiennent pas de fuseaux (en réalité, les muscles des yeux et de la langue en contiennent quelques-uns). Restait la branche masticatrice du trijumeau : CIPOLLONE sectionna la totalité du trijumeau d'un côté, entre le ganglion de Gasser et la protubérance, chez trois lapins. Un seul de ces animaux survécut à l'opération et fut sacrifié au bout de quatre jours. Les muscles masséter et ptérygoïdiens furent examinés. Dans tous les fuseaux les fibres motrices myéliniques étaient dégénérées et les terminaisons placoides avaient disparu ; mais, contrairement aux prévisions, les fibres sensitives étaient également altérées. L'auteur explique ce dernier résultat par la lésion d'une partie du ganglion de Gasser. Chez le Lapin, en effet, beaucoup des cellules de ce ganglion sont disséminées dans les racines du nerf. Cette intéressante expérience serait donc à refaire, en choisissant un autre animal.

Cette expérience a été réalisée pour la première fois par SHERRINGTON (1894). Il réséqua le nerf sciatique, chez le Chat, à la partie supérieure de la cuisse et sacrifia l'animal cinq mois après. Les fibres musculaires ordinaires des muscles furent trouvées complètement dégénérées. Toutes les fibres nerveuses des fuseaux avaient disparu ; l'espace vaginal contenait des gouttelettes de graisse libres ou incluses dans des cellules. *Les fibres musculaires fusales étaient complètement saines.* L'auteur conclut de cette expérience que, au point de vue de leur nutrition, les fibres musculaires fusales sont indépendantes du système nerveux. En 1897, SHERRINGTON ajoute que, deux ans après la section, les fibres musculaires fusales sont encore intactes.

HORSLEY (1897, Chat, Chien) et BATTEN (1897, Chat) sont arrivés au même résultat.

BATTEN (1898) a fait des expériences analogues, chez le Chien, dans le but de reproduire expérimentalement certaines lésions observées par lui dans des cas de tabès. Il sectionna les racines du plexus brachial, et étudia les nerfs des fuseaux par les méthodes de SHULEN, de MARCHI et de PAL, de vingt-quatre heures à quatorze jours après l'opé-

2°
Section des nerfs
mixtes.

Intégrité des fibres
musculaires
fusales.

ration. Il constata que les dégénérescences nerveuses consécutives à la section s'opèrent simultanément dans toute la longueur du tronc nerveux ; il ne put reproduire les lésions tabétiques du fuseau ; il vit que les lésions de la terminaison spirale débutent vingt-quatre heures après la section et sont nettes au bout de quarante-huit heures. Quant aux modifications de la gaine myélinique des nerfs, elles ne sont pas visibles avant le cinquième ou même le septième jour.

La section des nerfs sensitifs seuls, qui serait possible pour le trijumeau, n'a pas été réalisée à propos du fuseau neuromusculaire.

La destruction des ganglions spinaux ne paraît guère possible sans lésions des fibres motrices. OSANOFF (1890) dit cependant que « la destruction des ganglions vertébraux ne laisse intactes que quelques rares fibres nerveuses dans le faisceau neuromusculaire ».

La section des racines antérieures, accompagnée de la destruction des ganglions, fait disparaître toutes les fibres nerveuses des fuseaux (SHERRINGTON, 1894).

Cette expérience a été réalisée par CIPOLLONE (1898), au moyen de la compression temporaire de l'aorte abdominale, chez le Lapin (méthode de STENSON), qui détermine, comme l'ont montré EURLICH et BRIEGER, la nécrose ischémique de la substance grise de la moelle lombaire, suivie de paraplégie flasque ; les ganglions spinaux restent intacts. Cinq et dix jours après cette opération, CIPOLLONE a trouvé complètement intactes les grosses fibres myéliniques du fuseau et leurs terminaisons (dispositif nerveux sensitif), tandis que les fibres myéliniques fines et les terminaisons placoides sont dégénérées.

MORPURGO (1897) a recherché si les fibres du faisceau de Weismann sont influencées de la même façon que les fibres musculaires communes lorsqu'on soumet le muscle à l'hypertrophie d'activité.

Pour cela il soumit des Rats et des Chiens à la course forcée dans des appareils tournants. Après leur avoir fait parcourir, à la suite d'un entraînement quotidien progressif, un nombre considérable de kilomètres, il sacrifia ces animaux.

La comparaison des préparations de muscles ainsi hypertrophiés par l'exercice avec des préparations de muscles témoins montra que, tandis que les fibres musculaires ordinaires ont subi une augmentation considérable de diamètre, les fibres musculaires fusales n'ont subi aucune modification.

Un certain nombre de faits résultent de ces recherches expérimentales :

1° Les fuseaux neuromusculaires reçoivent leur innervation motrice

3°
Section des nerfs sensitifs seuls, ou destruction des ganglions.

4°
Destruction des cellules motrices spinales.

5°
Hypertrophie musculaire expérimentale.

Résultats généraux.

de fibres radiculaires antérieures ayant leurs cellules d'origine dans la moelle ;

2° Leurs nerfs sensitifs ont leurs cellules d'origine dans les ganglions spinaux ;

3° Leurs fibres musculaires ne subissent pas d'altérations dystrophiques après la destruction complète de leurs nerfs afférents et efférents, — contrairement à ce qui se passe pour les fibres musculaires ordinaires, qui dégèrent après la destruction de leurs nerfs moteurs ;

4° Leurs fibres musculaires ne prennent aucune part à l'hypertrophie d'activité du muscle ;

5° Les fuseaux neuromusculaires sont des organes spéciaux, sensitivo-contractiles.

§ X. — Anatomie pathologique des fuseaux neuromusculaires.

Les très nombreuses observations anatomopathologiques faites sur les fuseaux (1) doivent être classées méthodiquement dans les catégories suivantes, d'après la nature de la maladie :

1° Dystrophies idiopathiques des muscles ;

2° Dystrophies musculaires névritiques ;

3° Dystrophies myélopathiques des muscles ;

4° Tabès ;

5° Maladies générales et locales diverses accompagnées de lésions musculaires.

Myopathie atrophique progressive. — SANTESSON (1890), dans un cas d'atrophie musculaire progressive (forme myopathique de Leyden), a trouvé, dans les muscles malades, beaucoup de fuseaux musculaires. Il considère à tort ces organes comme des centres de néoformation de fibres musculaires, signifiant une tentative de réparation des muscles malades.

FORSTER (1894) a étudié les fuseaux dans un cas de paralysie pseudo-bulbaire, sans lésions neuraxiales constatées. Ces organes ont été trouvés (fibres musculaires et nerfs à myéline) parfaitement intacts.

SPILLER (1897) et BATTEN (1897), chacun dans un cas d'atrophie musculaire progressive sans lésions médullaires, ont aussi trouvé les

(1) Des observations anatomopathologiques nous ont probablement échappé, surtout parmi les plus récentes (postérieurement à 1898).

1°
Dystrophies musculaires idiopathiques.

fuseaux (fibres musculaires) intacts. FR. PICK (1900), dans un cas très bien observé, est arrivé au même résultat.

Myopathie pseudo-hypertrophique progressive. — WESTPHAL (1887) a décrit, dans la myopathie pseudo-hypertrophique, des formations qui ne sont autres que des fuseaux. Dans un cas, GRÜNSBAUM (1897) a trouvé de très minimes lésions des fuseaux (diminution de diamètre des fibres musculaires, dépôt de substance hyaline autour de ces fibres).

Névrites alcooliques. — Les fuseaux neuromusculaires ont paru respectés (quant à leurs fibres musculaires) dans des cas de névrites alcooliques observés par SIEMERLING (1889), PILLIET (1890) et BATTEN (1897). GUDDEN (1896) y avait trouvé de minimes lésions, insuffisamment caractérisées. EICHHORST (1888) avait décrit sous le nom de *neuritis fascians* des fuseaux parfaitement conservés, dans des cas de névrites alcooliques; il prenait les fuseaux pour une forme de sclérose périfasciculaire.

LASLETT et WARRINGTON (1898) ont trouvé les fuseaux normaux dans un cas de *paralyse saturnine*.

Enfin BATTEN (1897), dans un cas de *paralyse traumatique du plexus brachial* datant d'un an, a trouvé des lésions évidentes des fuseaux; ceux-ci étaient diminués de volume, les fibres musculaires avaient perdu leur striation, etc.; les nerfs étaient, bien entendu, invisibles.

Myélites diffuses(1). — L'observation anatomopathologique la plus importante qui ait été jusqu'à présent rapportée, eu égard à l'histoire et à la signification des fuseaux neuromusculaires, est une observation de myélite diffuse de FORSTER (1894). Il s'agissait d'un cas de myélite aiguë, de cause puerpérale, accompagnée de paralysie absolue de la motilité et de la sensibilité dans la moitié inférieure du corps. La mort survint un an après le début. A l'autopsie, on trouva la moelle épinière détruite au-dessous de la sixième paire nerveuse dorsale. Les racines spinales antérieures étaient entièrement dégénérées; les ganglions spinaux demeuraient au contraire intacts, ainsi que les racines postérieures, qui avaient poussé dans la moelle des fibres régénérées. Le tissu musculaire avait à peu près complètement disparu dans les membres inférieurs: nulle part on ne trouva une fibre musculaire striée reconnaissable. Dans les nerfs intra-musculaires, une grande

(1) BABINSKI (1884) observa les fuseaux dans un cas de myélite diffuse avec lésions musculaires, et les prit alors pour un processus pathologique.

2°
Dystrophies
musculaires
névritiques.

3°
Dystrophies
musculaires
myélopathiques.

Observation de
FORSTER.

partie des fibres nerveuses avait disparu, mais un grand nombre d'autres étaient restées inaltérées. Ces dernières ne pouvaient être que des fibres centripètes, ayant leurs cellules d'origine dans les ganglions spinaux. *Les fuseaux neuromusculaires étaient intacts*; leurs fibres musculaires parurent normales, et le nombre de leurs fibres nerveuses ne se montra pas diminué sensiblement.

Cette observation, rapportée en détail, tant au point de vue clinique qu'au point de vue anatomique, a la valeur d'une expérience. FORSTER, sous l'inspiration de LANGHANS, sut en tirer les déductions importantes qu'elle comportait, au point de vue de l'existence des nerfs sensitifs musculaires, de la signification physiologique alors très discutée des fuseaux (organes sensibles des muscles), enfin de l'indépendance trophique des fibres musculaires fusales et de la moelle épinière. Le mémoire de SHERRINGTON, paru la même année, et celui de FORSTER, cependant beaucoup moins connu, ont, à notre avis, la même valeur démonstrative et presque la même importance historique (1).

Dans l'*atrophie musculaire progressive myélopathique*, les fuseaux neuromusculaires ont été trouvés intacts par BLOCCO et MARINESCO (1890), BATTEN (1897, trois cas) et SIEMERLING (1898).

C'est dans les muscles de sujets atteints de *paralyse spinale infantile* qu'EISENLOHR (1876) vit pour la première fois les fuseaux chez l'Homme; il les interpréta comme un processus de sclérose périfasciculaire. PILLIET (1890) a trouvé les fuseaux conservés dans deux cas. BATTEN (1897) a examiné les muscles dans six cas où la maladie remontait à une époque très éloignée. Dans trois de ces six cas, les muscles étaient complètement transformés en tissu adipeux et l'auteur ne put y voir de fuseaux (les fragments examinés étaient très petits). Dans les trois autres cas, bien que le tissu musculaire fût aussi très altéré et presque méconnaissable, les fuseaux parurent normaux.

Dans un cas de *sclérose latérale amyotrophique*, PILLIET (1890) trouva les fuseaux intacts. ONANOFF (1890) vit que, dans cette maladie et dans un cas de *syringomyélie* avec amyotrophie, les fuseaux persistent, avec des fibres nerveuses intacts, après la dégénérescence des fibres musculaires ordinaires. Toutefois, leurs fibres musculaires finissent

(1) FORSTER (1894) déduisit de son observation de myélite diffuse que le centre trophique des fibres nerveuses fusales est en dehors de la moelle, dans les ganglions spinaux ou à la périphérie. Nous avons vu que le centre trophique des fibres motrices est bien dans la moelle (CIPOLLONE, 1898), et que le centre trophique des fibres sensitives est dans les ganglions spinaux (SHERRINGTON, 1894). Quant aux fibres musculaires fusales, elles ne sont pas sous la dépendance trophique des nerfs.

par s'atrophier, ainsi qu'il arrive, dit-il, après la section expérimentale des racines antérieures.

Dans le cas de *sclérose en plaques et d'hémiplégie* avec amyotrophie, PILLIET (1890) trouva les fuseaux conservés.

Dans le *tabès*, en raison même du symptôme ataxie locomotrice, il est particulièrement intéressant de savoir ce que deviennent les fuseaux neuromusculaires. Cette recherche a été faite seulement par BATTEN (1897) et par LANGHANS (1897).

BATTEN a trouvé dans deux cas les fuseaux normaux (y compris les nerfs à myéline, colorés par la méthode de PAL). Dans un troisième, il croit avoir vu (par la méthode de MARCINI) des lésions au niveau des terminaisons nerveuses sensibles amyéliniques, les fibres myéliniques étant d'ailleurs saines. Nous devons déclarer que nous restons absolument sceptiques quant à ces lésions, parce que la méthode employée par l'auteur est incapable de mettre en évidence convenablement les terminaisons en question.

LANGHANS (1897) a étudié les muscles propres du pied dans un cas de tabès. Les fuseaux y étaient normaux, sauf peut-être en ce qui concerne leurs nerfs. L'auteur admet comme vraisemblable que quelques nerfs à myéline ont disparu dans certains fuseaux. Il conclut ainsi en se fondant sur la diminution du nombre des fibres nerveuses par rapport à celui des fibres musculaires, dans les coupes transversales. Il fait d'ailleurs remarquer qu'on ne peut arriver ainsi qu'à une probabilité. Il y avait en outre, dans l'espace vaginal, beaucoup de capillaires sanguins à paroi épaisse.

Dans les cachexies de causes diverses les fuseaux ne paraissent pas être intéressés. Mais l'amaigrissement, l'amyotrophie, les mettent en évidence au sein du muscle. FRENKEL (1878) et MILLBACHER (1881), ayant trouvé de nombreux fuseaux dans les muscles de sujets qui avaient succombé à la phthisie pulmonaire ou à d'autres maladies cachectisantes, crurent que ces formations étaient pathologiques.

Dans l'*intoxication phosphorée*, SEMERLING (1889) trouva de la graisse dans les fibres musculaires fusales.

Dans la *maladie de Basedow*, ASKANAZY (1898) trouva quelques lésions (qui nous semblent douteuses) dans les fibres musculaires fusales.

LANGHANS (1897) trouva, chez les *crétins*, trois modifications dans les fuseaux neuromusculaires : l'exfoliation de la capsule lamelleuse à l'intérieur de l'espace vaginal, d'où résulte un rétrécissement de cet espace et une texture plus lâche de la capsule (texture paciniforme, PILLIET); — l'excrétion de mucine dans l'espace vaginal, ce qui doit

4°
Etat des fuseaux
dans le tabès.

5°
Dystrophies
musculaires de
causes diverses.

augmenter la consistance du liquide; — l'épaississement et la densification du tissu conjonctif lâche intra- et périfasciculaire.

L'auteur ajoute cette réserve expresse que les lésions qu'il décrit ne sont probablement pas spéciales au crétinisme.

Les nombreux documents anatomopathologiques que nous venons de rapporter peuvent se résumer ainsi qu'il suit :

1° A ne juger que d'après l'état de leur capsule lamelleuse et de leurs fibres musculaires, les fuseaux jouissent d'une certaine immunité dans des maladies très diverses qui s'accompagnent d'amyotrophie. La disparition partielle ou totale des fibres musculaires ordinaires met les fuseaux en évidence.

2° Les lésions et la destruction du neurone moteur périphérique, quelle qu'en soit la cause, n'ont pas de retentissement atrophique sur les fibres musculaires des fuseaux. Celles-ci persistent pendant très longtemps intactes, alors que les fibres musculaires ordinaires voisines ont complètement disparu.

3° Dans certains cas (crétins, LANGHANS) on a trouvé des lésions indiscutables des fuseaux. Il est à présumer qu'une observation plus attentive ferait rencontrer des altérations analogues dans beaucoup de cas où une étude superficielle a fait juger ces organes sains.

4° Nous ne savons à peu près rien des modifications pathologiques possibles des nerfs à myéline, et absolument rien des lésions des terminaisons sensitives. Ces terminaisons étant l'organe le plus délicat des fuseaux, c'est à leur niveau qu'il y a lieu de chercher les lésions — notamment dans le tabès — en employant les méthodes de l'histologie normale.

5° Les observations anatomopathologiques correctement faites et interprétées — et notamment celle, si remarquable, de FONSTER — sont tout à fait favorables à l'hypothèse d'après laquelle les fuseaux sont des organes sensitifs des muscles.

Résultats
généraux.

CINQUIÈME SECTION

PHYSIOLOGIE DU FUSEAU NEUROMUSCULAIRE. (1)

La physiologie du fuseau comprend l'examen des questions suivantes : 1° signification physiologique générale des fuseaux neuro-

(1) Ce sujet a été bien traité par BAUM (1899).

musculaires; 2° mécanisme histophysiologique du fonctionnement du fuseau; 3° nature des sensations perçues par les fuseaux. La troisième question sera traitée seulement après que nous aurons fait l'étude des autres dispositifs nerveux kinesthésiques.

§ I. — Signification physiologique générale des fuseaux neuromusculaires.

Il n'est guère d'historicistes qui, s'étant occupés des fuseaux neuromusculaires, n'aient émis une opinion sur la signification de ces organes. Ces opinions nous sont dès maintenant en partie connues: il est cependant nécessaire de les présenter d'une manière synthétique. Quelques auteurs, en présence de l'insuffisance des faits connus, se sont sagement abstenus de prendre parti pour l'une ou l'autre des théories émises avant eux. Tels sont RANVIER (1878), GOLGI (1880), ROTH (1880), MAYS (1884), CATTANEO (1887), DOGIEL (1890), CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891). Les théories émises successivement sont au nombre de trois:

1° Théorie considérant les fuseaux comme des *centres de multiplication des fibres musculaires* (WEISMANN-KOELLIKER);

2° Théorie considérant les fuseaux comme des *faisceaux de fibres musculaires en voie de régression* (FRENKEL-MILLBACHER);

3° Théorie considérant les fuseaux comme des *organes sensitifs des muscles* (KERSCHNER-RAMON Y CAJAL).

Les deux premières théories n'ont plus qu'un intérêt historique: aussi serons-nous brefs en les exposant.

A. — Théorie des fuseaux, considérés comme centres de multiplication des fibres musculaires.

WEISMANN (1861) s'attacha à démontrer que des fibres musculaires prennent naissance par fissuration longitudinale de grosses fibres préexistantes. Sa thèse s'appuie en partie sur l'existence de paquets de fibres musculaires grêles, reliés entre elles, que KOELLIKER identifia avec les *Muskelknospen* qu'il venait de découvrir (1862). KOELLIKER fit sienna la conception de WEISMANN en la développant. Cette théorie fut soutenue par KÜHNLE (1863, 1864), qui l'entoura de prudentes réserves, par BREMER (1883), TRINGHESE (1885, 1891), FÉLIX

(1888, 1889), FRANQUÉ (1890), SANTESSON (1890), THANHOFFER (1892), etc.

En dehors des erreurs d'observation, qu'il n'y a pas lieu de rappeler, cette théorie s'appuyait principalement sur les caractères embryonnaires des fibres musculaires fusales, leur réunion en faisceaux, l'accumulation de noyaux en une certaine région de leur longueur, la diminution (apparente) du nombre des fuseaux à mesure que l'âge augmente, etc.: faits tous exacts. Des objections sérieuses avaient été faites par RANVIER (1878) et par MAYS (1884) à cette théorie, qui a été définitivement réfutée par KERSCHNER (1888-a, 1892, 1893) et par CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891). Il nous semble inutile de reproduire ici les arguments de ces auteurs. Sans parler des découvertes capitales, tant histologiques que physiologiques, notamment dans le domaine des terminaisons nerveuses, rappelons que la théorie en question n'a jamais pu expliquer d'une manière satisfaisante le caractère unifasciculaire des fuseaux des Reptiles, l'existence d'une gaine lamelleuse et d'un espace vaginial, ni montrer de transitions entre les fibres musculaires fusales présumées embryonnaires et les fibres musculaires adultes ou ordinaires.

KOELLIKER, qui avait conservé son opinion première en 1889, y a formellement renoncé en 1899.

B. — Théorie des fuseaux considérés comme points de myosclérose.

Cette théorie a son origine dans l'étude (faite par des anatomopathologistes — qui sont d'ailleurs restés seuls de leur avis) de coupes transversales de fuseaux, coupes fournissant des images qu'on n'identifia pas avec celles fournies par la dissociation. Elle résulta aussi de ce qu'on partit de muscles pathologiques, amaigris ou atrophiés, dans lesquels le nombre des fuseaux est *relativement* augmenté. Ajoutons qu'il y a une analogie grossière entre la capsule lamelleuse et les zones de sclérose périglomérulaires de la néphrite chronique interstitielle.

FRENKEL (1878), surtout MILLBACHER (1881) et EICHHORST (1888), tombèrent dans cette erreur. BABINSKI, qui l'avait aussi commise (1884), considéra ultérieurement les fuseaux comme des formations physiologiques (1888, 1889).

Cette théorie dut tomber, dès que FÉLIX (1888, 1889) et KERSCHNER (1888-a) eurent montré l'identité des prétendus points de sclérose périfasciculaire avec les fuseaux entièrement normaux pris dans des muscles sains.

ROTH (1880) et GOLGI (1880), qui partirent aussi de l'étude des coupes transversales des fuseaux de l'Homme, les considérèrent d'ailleurs et de suite comme des formations parfaitement physiologiques.

C. — Les fuseaux, organes sensitifs des muscles.

C'est à KERSCHNER (1888-a) que revient le mérite de s'être le premier prononcé en faveur de cette opinion, après avoir réfuté les deux précédentes par des arguments définitifs. A peu près en même temps, et indépendamment de lui, RAMON Y CAJAL (1888) arrivait à la même conception physiologique des fuseaux.

Auparavant, KÜHNE (1864), peu satisfait de la théorie de Kölliker, s'était demandé si les fuseaux ne jouaient pas un rôle dans la contraction synergique de tout le muscle ; et RENAUT (1878) avait émis l'idée que les fuseaux unifasciculaires des Batraciens et des Reptiles sont des « signaux » agissant dans le sens indiqué par KÜHNE. MAYS (1884) envisage, malheureusement sans s'y arrêter, l'hypothèse d'après laquelle les fuseaux seraient des organes sensibles. Sans avoir connaissance des travaux de KERSCHNER, PILLIET (1890) et ONANOFF (1890) adoptèrent la même opinion, à laquelle CHRISTOMANOS et STRÖSSNER (1891) se rallièrent aussi par exclusion. Depuis cette époque, surtout après les recherches de SHERRINGTON (1894), tous les auteurs, et notamment RUFFINI, qui

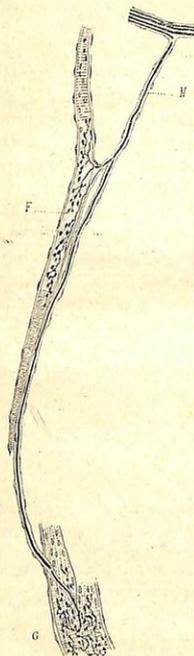


Fig. 24. — Innervation d'un fuseau neuromusculaire et d'un organe de Golgi, par les branches de bifurcation de la même fibre nerveuse. (Chat nouveau-né, méthode à l'or de RANVIER).

N, fibre nerveuse myélinique, qui abandonne une branche au fuseau F, et va se terminer ensuite dans un organe de Golgi.

Gr. = environ 50 d.
D'après WEISS et DUTIL (1896).

se sont occupés des fuseaux, les ont considérés comme des organes sensitifs des muscles.

Cette opinion, définitivement établie aujourd'hui, s'appuie sur des preuves de trois ordres : — morphologiques, expérimentales et anatomopathologiques. — que nous avons exposées, en leur lieu, dans les plus grands détails. Il est donc inutile d'y revenir ici (1).

§ II. — Mécanisme histophysiologique du fonctionnement du fuseau (2).

Reprenons, pour l'exposé de cette question, la conception du fuseau demi-schématique telle qu'elle a été donnée au début de ce chapitre : une fibre musculaire, recevant au moins une terminaison motrice, et se trouvant en rapport au moins avec une terminaison sensible ; celle-ci étant enfermée dans une capsule pleine de liquide (fig. 3, p. 18).

De quelle nature est l'excitation perçue par la terminaison sensitive ? La disposition si remarquable de la terminaison annulo-spirale, qui rappelle les solénoïdes électriques, pourrait faire croire à un esprit superficiel et porté aux généralisations, que le courant nerveux moteur détermine un courant nerveux induit dans la terminaison sensitive. Rejetons immédiatement, avec BAUM, cette hypothèse. Elle ne trouve aucun appui dans nos connaissances actuelles en physiologie nerveuse ; d'autre part elle a contre elle ces deux faits : les terminaisons motrice et sensitive n'ont en aucune façon les rapports réciproques d'un inducteur et d'un induit électriques, et la disposition spirale de la terminaison sensitive est absolument contingente.

L'excitation est produite par la contraction du muscle. Est-elle produite exclusivement par la contraction du faisceau de Weismann, ou bien les fibres musculaires ambiantes agissent-elles aussi indirectement, par compression, sur les fibres musculaires fusales ? En d'autres termes, les terminaisons nerveuses sensibles sont-elles

Nature de l'excitant du fuseau.

(1) Rappelons que le fait, jusqu'ici unique, observé par WEISS et DUTIL (1896), — à savoir qu'une même fibre nerveuse myélinique peut innervier à la fois un fuseau et un organe de Golgi, par ses branches de bifurcation (fig. 24), — constitue une preuve péremptoire, parmi beaucoup d'autres, de la signification sensitive des fuseaux.

(2) Cette question a été abordée par les auteurs suivants : FORSTER (1894), SHERRINGTON (1894), LANGHANS (1897), GIROLONE (1898), RUFFINI (1898) et BAUM (1899). RUFFINI étudie principalement la nature des sensations perçues par les divers organes sensitifs des muscles, question que nous traiterons ultérieurement.

sensibles aux excitations extrinsèques ou seulement aux excitations intrinsèques?

SHERRINGTON admit qu'une excitation mécanique, sous forme d'une pression des fibres musculaires ambiantes sur la capsule, met en jeu habituellement les nerfs sensitifs du fuseau. L'excitation serait donc extrinsèque. A l'appui de cette manière de voir, il cite l'expérience suivante : On dissèque et on sépare un muscle de ses insertions tendineuses, tout en respectant ses relations nerveuses, sur un animal vivant. Si ensuite on exerce une pression ou une traction sur ce muscle, on détermine une incitation nerveuse centripète qui se traduit par la contraction des antagonistes. SHERRINGTON croyait avoir éliminé, avec le tendon, tous les organes musculo-tendineux de Golgi et conservé seulement les fuseaux : ceux-ci auraient donc été excités par une pression extrinsèque. En réalité, dans cette expérience, tous les organes de Golgi et tous les corpuscules paciniformes des muscles n'ont pas été éliminés ; car il en existe dans les septa fibreux qui cloisonnent le muscle.

FORSTER (1894) et LANGHANS (1897) ont aussi admis la possibilité d'une excitation extrinsèque, tout en donnant la part la plus importante au faisceau de Weismann.

Avec CIPOLLONE et BAUM, nous pensons au contraire que *l'excitant normal, physiologique du fuseau est la contraction des fibres musculaires fusales*. Le rôle de la capsule lamelleuse est de protéger les terminaisons sensibles précisément contre les excitations extrinsèques, telles que celles qui résulteraient de la contraction des fibres musculaires voisines. Autrement dit, le dispositif capsulaire est organisé de façon à maintenir la pureté des excitations dues à la contraction des fibres fusales. Quant au liquide qui remplit la cavité vaginale, il sert d'abord de milieu de soutènement aux terminaisons nerveuses sensibles, compliquées et délicates, et vraisemblablement aussi (LANGHANS), puisqu'il paraît contenu dans une cavité close difficilement extensible, à transmettre intégralement, également partout et instantanément, les variations de pression.

La contraction des fibres musculaires fusales s'accompagne évidemment d'une augmentation de diamètre. On comprend aisément que cette augmentation de diamètre excite les terminaisons spirales enroulées autour des fibres, les tiraillant d'autant plus que la contraction est plus forte. Un tel mécanisme avait déjà été indiqué par SACHS (1874) à propos des terminaisons épimysiales qu'il avait découvertes chez la Grenouille.

L'excitant normal est la contraction des fibres musculaires fusales.

Excitation mécanique.

Nous devons toutefois déclarer que cette explication purement mécanique ne nous donne pas toute satisfaction parce qu'elle n'apporte aucun éclaircissement physiologique sur plusieurs détails structuraux. Tout d'abord, elle attache une importance qui nous paraît exagérée au dispositif annulo-spiral des terminaisons nerveuses sensitives : cette forme de terminaison, quelque remarquable qu'elle soit, est très contingente ; il y a des animaux (la Grenouille par exemple) chez lesquels elle fait complètement défaut. On doit convenir que l'augmentation de diamètre des fibres musculaires doit agir beaucoup moins efficacement sur des terminaisons en arborisations polymorphes. Cette objection n'a qu'une valeur minime. Celle-ci est plus importante : Quelle explication la théorie purement mécanique donne-t-elle de la disparition de la substance contractile et de l'accumulation des noyaux dans la région des fibres musculaires qui est en rapport avec les terminaisons sensitives ? Aucune. Les modifications structurales des fibres musculaires, à ce niveau, ne sont pas constamment aussi marquées, mais elles existent presque toujours à un certain degré. Leur signification physiologique, qui n'a jamais été envisagée jusqu'ici, nous échappe.

Quoi qu'il en soit, il est hors de doute que l'agent d'excitation normal de beaucoup le plus important (1) des terminaisons sensibles du fuseau, c'est la contraction des fibres musculaires fusales. On doit admettre que l'intensité de l'excitation — et par suite, de la sensation — est proportionnelle à l'intensité de la contraction des fibres.

Ces fibres musculaires ne jouent évidemment aucun rôle dans l'effet mécanique global produit par la contraction du muscle ; elles sont exclusivement adaptées à leur rôle d'excitant des terminaisons sensibles ; cela explique leur gracilité et le peu de développement de leur substance contractile.

La découverte de CIPOLLONE (1898) et de PERRONCITO (1901) — montrant (chez les Reptiles) que les fibres nerveuses motrices des fuseaux sont des collatérales des fibres qui apportent l'incitation nerveuse aux fibres musculaires ordinaires — nous ouvre de nouveaux et intéressants aperçus physiologiques sur le rôle des fuseaux. Le même ordre nerveux qui commande la contraction du muscle ou d'un groupe de fibres musculaires, en vue de l'accomplissement d'un mouvement

Signification énigmatique des particularités structurales des fibres musculaires fusales.

(1) Il est bien probable que les fortes excitations extérieures, telles que le pincement ou une forte pression exercée sur le muscle, excitent les terminaisons sensibles des fuseaux à travers la capsule lamelleuse en produisant des sensations douloureuses.

Automatisme
de la mise en jeu
du fuseau.

déterminé, met en jeu les fuseaux *automatiquement*. Le courant nerveux moteur se partage au niveau du point de raccordement de chaque colatérale fusale, en un *courant principal*, qui se rend aux fibres musculaires communes, et un *courant dérivé*, de faible intensité, qui reste proportionnel au premier dans toutes les variations produites par la volonté. Le fuseau neuromusculaire nous apparaît donc comme un *appareil enregistreur automatique de la contraction musculaire*, un dynamomètre (RAMON Y CAJAL, 1899), ou plus exactement un *systoles-thésiomètre*.

Systoles-
thésiomètre.

CHAPITRE III

DISPOSITIFS TERMINAUX DIVERS DES NERFS SENSITIFS MUSCULAIRES

§ I^{er}. — Terminaisons des nerfs musculaires sensitifs de REICHERT et KOELLIKER.

On sait (voy. chap. I^{er}) que REICHERT (1851) (1) et KOELLIKER (1862) ont décrit dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille les premiers nerfs musculaires centripètes connus; qu'une partie de ces fibres nerveuses sont indépendantes des fuseaux neuromusculaires, mais que leur nature sensitive résulte indubitablement des expériences de SACHS (1874). Comment se terminent ces fibres nerveuses sensibles indépendantes des fuseaux ?

Pour KOELLIKER (1862 (2), 1889) elles le font par des extrémités amyéliniques, fines et libres, dans le tissu conjonctif, en majeure partie à la surface externe du muscle.

TSCHIRIEW (1879) (3) opine dans le même sens et plus affirmativement : puisqu'il prétend que les nerfs sensitifs musculaires se terminent exclusivement dans les aponévroses.

ODENUS (1872) (4) et SACHS (1874), au contraire, admettent que ces nerfs se terminent en partie dans le périnysium externe et dans le

Observations
disparates
d'auteurs divers.

(1) REICHERT (1851) ne vit pas les terminaisons des fibres nerveuses sensibles. Il traitait les muscles par une solution de potasse à 10 p. 100.

(2) KOELLIKER (1862) traitait les muscles par les acides dilués : acide acétique (de 8 à 16 gouttes pour 100 c.c. d'eau), acide chlorhydrique et acide azotique à 1 p. 100, suc gastrique artificiel. L'acide acétique donne les meilleurs résultats.

(3) TSCHIRIEW (1879) utilisa principalement la méthode de RANVIER au jus de citron et au chlorure d'or.

(4) ODENUS (1872) employa la méthode suivante : les muscles sont soumis pendant vingt-quatre heures à l'action de l'acide acétique dilué (12 à 16 gouttes pour 100 c.c. d'eau), puis pendant vingt-quatre heures à l'action de l'acide chromique (1 gramme p. 60 à 75 c.c. d'eau), enfin étudiés dans la glycérine.

tissu conjonctif qui sépare les fibres musculaires, en partie sur les fibres musculaires elles-mêmes. ODENIUS étend ses conclusions aux muscles minces abdominaux de la Souris; et SACUS généralise les siennes à des animaux divers, représentant les cinq classes des Vertébrés. Les observations peu précises d'ARNDT (1873) se rapprochent des précédentes (1). La description de SACUS (2) mérite d'être rapportée avec quelques détails. Pour cet auteur, les fines fibres amyéliniques nucléées (fibres de Remak), par lesquelles se terminent les fibres nerveuses sensibles décrites par REICHERT et KOELLIKER, cheminent le long des fibres musculaires, puis décrivent autour d'elles des tours de spire, à la manière des vrilles de la vigne, ou des rameaux du lierre. Ce curieux mode de terminaison, — précurseur des terminaisons spirales des fuseaux, — serait d'ailleurs fort difficile à observer, d'après SACUS lui-même; et le dessin qu'il en donne est peu démonstratif. L'auteur émet, au sujet du mécanisme de l'excitation de telles terminaisons, des considérations intéressantes, qui sont encore applicables aux terminaisons sensibles des fuseaux.

Les terminaisons nerveuses décrites et considérées comme sensibles par BUCHALOFF (1889), dans les muscles des membres de la Grenouille traités par le bleu de méthylène, n'ont rien de commun avec les descriptions antérieures. Il s'agit de fibres nerveuses myéliniques, qui se terminent par une arborisation amyélinique sur le sarcolemme des fibres musculaires au sein de groupes de cellules rondes ou ovales. Ces cellules se colorent par le bleu; leur taille est variable; les plus grosses possèdent un noyau nucléolé; les plus petites seraient fréquemment « sans noyau » (3).

Toutes les investigations antérieures relatives aux terminaisons des fibres nerveuses de REICHERT, KOELLIKER, etc., ont été reprises par LANDAUER (1892), avec de nouvelles méthodes (4) et principalement dans des muscles de Grenouille privés de leurs nerfs moteurs par une

(1) ARNDT (1873) considère comme sensibles toutes les terminaisons nerveuses épilémiales, et comme motrices, les terminaisons hypolémiales. — Il employa le chlorure de sodium en solution à 1 p. 100, les acides dilués et le chlorure d'or.

(2) SACUS (1874) traitait les muscles par l'acide acétique à 1 p. 100 pendant vingt-quatre heures, ensuite il les lavait à l'eau distillée, et les traitait pendant vingt-quatre heures par l'acide picrique très dilué (1 goutte de solution picrique saturée pour 7 à 8 grammes d'eau); enfin il montrait les préparations dans la glycérine. Le chlorure de palladium, le chlorure d'or et l'acide osmique ne lui donnerent pas de bons résultats pour l'étude des terminaisons nerveuses.

(3) Cette dernière phrase, empruntée à l'analyse de ce travail, donnée par LUKASOFF dans le *Jahresbericht* de Hermann et Schwalbe (1889), autorise des doutes légitimes sur la valeur du travail de BUCHALOFF.

(4) LANDAUER employa, outre la méthode de SACUS, le bleu de méthylène (la coloration directe de Dogiel, de préférence à l'injection vasculaire), et surtout le chlorure d'or (procédé de Löwit, avec les modifications de Bremer et de Thanhofer).

section préalable (six semaines auparavant) des racines antérieures de la moelle. Cet auteur confirme bien les données de ses prédécesseurs relativement au trajet des fibres myéliniques non motrices dans les muscles. Mais il croit que la plupart de ces fibres nerveuses sont non point sensibles, mais vaso-motrices. Cette opinion est d'ailleurs rendue peu vraisemblable, sinon tout à fait inadmissible, par ce qu'ajoute LANDAUER au sujet de l'origine de ces mêmes fibres. Il les décrit et les figure (d'après des observations faites sur des grenouilles à racines antérieures non sectionnées) comme provenant, par bifurcation, des fibres motrices communes! Or on sait aujourd'hui que les nerfs vasomoteurs appartiennent, par leurs cellules d'origine, au système sympathique, et qu'ils ne dérivent nullement de fibres nerveuses motrices cérébro-spinales.

Quant aux terminaisons nerveuses sensibles, LANDAUER n'a pu vérifier aucune des données de ses prédécesseurs (KOELLIKER, ODENIUS, SACUS, TSCHEW). Les fibres fines, restées saines dans les muscles après la section des racines antérieures, abordent les fibres musculaires, perdent leur myéline et se divisent en deux branches amyéliniques divergentes. Celles-ci s'appliquent à la surface de la fibre musculaire et se terminent en pointe après un court trajet rectiligne. Dans les muscles oculaires du Lapin, LANDAUER dit avoir trouvé des terminaisons analogues; mais (les nerfs moteurs n'ayant pas été exclus) il ne peut affirmer leur nature centripète.

THANHOFFER (1892) annonce brièvement des résultats confirmatifs de ceux de LANDAUER.

Sans paraître avoir connaissance des travaux antérieurs, ROUGET (1896) a étudié, par la méthode du bleu de méthylène, les terminaisons sensibles dans les muscles de la Grenouille. La description qu'il en donne est obscure et insuffisante. La principale caractéristique de ces terminaisons, par rapport aux arborisations motrices, serait d'être, selon lui, épilémiales.

Les observations que nous venons de rapporter sont disparates; aussi la question appelle de nouvelles recherches.

§ II. — Les terminaisons en grappes, ou ombelliformes, des Amphibiens et des Reptiles.

Les terminaisons en grappes (TSCHEW, 1879), ou mieux ombelliformes (BREMER, 1882) se rencontrent en abondance chez les

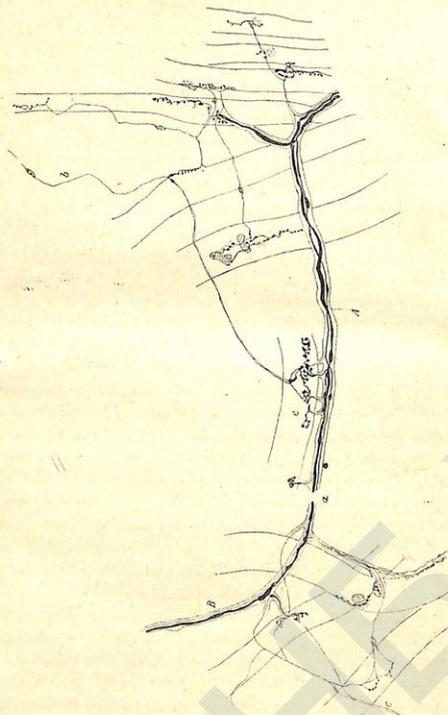


Fig. 25. — Terminaisons nerveuses en grappes et plexus nerveux fibrillaire interstitiel dans le muscle lingual de la Grenouille.

Le petit nerf A contient, dans la même gaine de Heine, une grosse et une petite fibres myéliniques. En B, la petite fibre a perdu sa gaine de myéline. En c, on a interrompu le dessin pour gagner de la place. De ces fibres nerveuses partent des fibrilles amyéliniques qui donnent des terminaisons ombelliformes aux fibres musculaires. De ces terminaisons partent de nouvelles fibrilles qui gagnent d'autres terminaisons, en formant, avec des fibrilles semblables, des entrecroisements et des anastomoses plexiformes. En b et c, des fibrilles amyéliniques du système des nerfs A B rejoignent des systèmes voisins.

Méthode au chlorure d'or (Lewit-Bremer).
D'après BREMER (1883).

Amphibiens et les Reptiles (fig. 25). Elles sont fournies par des fibres amyéliniques (provenant elles-mêmes de fibres myéliniques fines) ou par des fibres myéliniques fines directement. Elles consistent essen-



Fig. 26. — Terminaisons nerveuses épimysiales, en grappes, sensibles (?), dans un muscle droit de l'œil du Lapin.

Coloration des nerfs par le bleu de méthylène; fixation par le procédé de Bethe; coupe longitudinale; coloration par le carmin aluné. — Une fibre myélinique chemine entre deux fibres musculaires, et leur abandonne deux collatérales amyéliniques, qui se terminent par les petites grappes a et b.

Gr. = 450 d.
D'après HUBER (1898).

tiellement en un épanouissement de fines fibrilles ramifiées et terminées chacune par un renflement en bouton, à la surface d'une fibre musculaire. La semelle protoplasmique semée de noyaux, qui sert de substratum aux plaques motrices, reste ici très rudimentaire. Les fibres musculaires qui reçoivent ces terminaisons se différencient fréquemment des autres, soit par leur faible diamètre, soit par leurs caractères structuraux (striation large, protoplasma abondant). Les ombelles terminales présentent la plus grande diversité de forme et de taille.

TSCHIRNEW (1879), qui découvrit les terminaisons en grappes, ne les considéra pas comme sensibles, mais crut, d'ailleurs à tort, qu'il s'agit ici de terminaisons nerveuses en voie de développement.

BREMER (1882), qui donna de ces terminaisons nerveuses une excellente description, émit l'hypothèse d'après laquelle elles seraient sensibles. L'année suivante (1883), il montra que, constamment, les fibres musculaires des fuseaux (1) reçoivent, à distance de leur renflement, une terminaison ombelliforme (Reptiles). Considérant comme motrice la terminaison nerveuse qui se fait au niveau du renflement du fuseau, il pense que la terminaison ombelliforme est, de son côté, sensitive. Les recherches ultérieures ont prouvé que l'opinion inverse était au contraire la bonne.

LANDAUER (1892) trouva que, chez la Grenouille, les terminaisons en grappes dégénèrent avec les terminaisons motrices communes

(1) Les fuseaux sont, pour BREMER, des fibres musculaires communes en voie de développement.



Fig. 27. — Terminaisons nerveuses en grappes, sensibles (?), épimysiales, dans un muscle droit de l'œil du Lapin.

Mêmes explications que pour la fig. 26. — La fibre myélinique abandonne ici une série de collatérales à la fibre musculaire. *a*, branche terminale.
D'après HUBER (1898).

(buissons de Kühne) après la section des racines antérieures. Elles ne sont donc point sensibles. THANHOFFER (1892) est du même avis.

GIACOMINI (1898-*a*) étudie à son tour les terminaisons en grappes des Reptiles, qu'il trouve sur les fibres musculaires des fuseaux et sur les fibres musculaires ordinaires. Il se rallie à l'opinion de BREMER, et les rapporte à un dispositif sensitif.

C'est PERROUXRO (1902), qui nous paraît avoir démontré définitivement que les terminaisons en grappes ou ombelliformes des Reptiles sont, non point sensibles, mais motrices. Sans insister sur la situation épilemmale ou hypolemmale de l'arborescence nerveuse terminale, qu'il est extrêmement difficile d'apprécier, PERROUXRO fait valoir en faveur de la signification motrice des terminaisons en question les arguments suivants :

a) Jamais on ne voit une même fibre musculaire recevoir à la fois une terminaison en plaque et une terminaison en grappe (ТЩИРИЕВ). Comme chaque fibre musculaire reçoit nécessairement au moins une terminaison motrice, il faut bien admettre que les terminaisons en grappes sont motrices.

b) Il existe des formes de transition entre les plaques motrices typiques et les ombelles, également typiques.

c) On voit fréquemment partir d'une plaque motrice une, quelquefois plusieurs fibrilles amyéliniques (ultraterminales de RUFFINI, 1900), qui se terminent par une ou plusieurs grappes sur des fibres musculaires voisines. On voit aussi partir de fibres nerveuses myéliniques, indiscutablement motrices, des collatérales myéliniques, ou amyéliniques qui aboutissent à des term-

naisons en grappes plus ou moins typiques, sur des fibres musculaires de fuseau ou des fibres musculaires ordinaires.

Ce dernier argument paraît décisif et nous oblige à faire des terminaisons nerveuses ombelliformes des Reptiles une variété des terminaisons motrices, de signification encore énigmatique.

§ III. — Les terminaisons en pinceaux chez les Sélaciens.

L'étude des muscles de divers Sélaciens (Torpille, Raies, etc.), faite au moyen du bleu de méthylène, a fait découvrir à POLOUMOROWNOFF (1898) des terminaisons particulières. Les nerfs auxquels

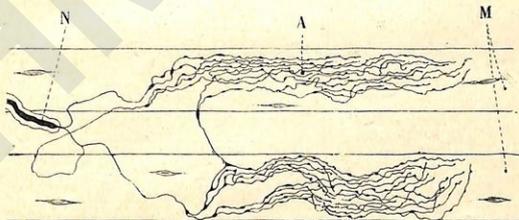


Fig. 28. — Terminaisons nerveuses en pinceaux dans les muscles de la Torpille; coloration par le bleu de méthylène.

N, fibre nerveuse à myéline; M, fibres musculaires; A, terminaisons en pinceaux.
D'après POLOUMOROWNOFF (1898).

appartiennent ces terminaisons se présentent toujours sous forme de larges fibres à myéline à ramifications successives. A une faible distance de l'appareil terminal, chaque fibre se ramifie une dernière fois en deux ou trois branches, qui perdent bientôt leur myéline. Le cylindraxe nu se subdivise en plusieurs filaments, et chacun de ceux-ci fournit un pinceau de fibrilles terminales variqueuses et grêles, qui s'applique sur le sarcolemme d'une fibre musculaire (fig. 28). Les terminaisons sont disposées ordinairement par petits groupes sur des fibres musculaires voisines les unes des autres. La gaine de Henle de la fibre nerveuse couvre les terminaisons et se confond avec le sarcolemme. Les terminaisons de deux fibres musculaires voisines

sont fréquemment anastomosées. Au niveau du pinceau terminal, la fibre musculaire montre de nombreux noyaux. Tel est l'aspect de ces terminaisons, que POLOUMORDWYNOFF considère comme sensibles, dans les muscles des nageoires de la Torpille.

Chez les Raies et chez les Terres chaque filament amyélinique résultant de la dernière bifurcation du cylindraxe fournit deux pinceaux qui se dirigent en sens opposés sur la même fibre musculaire.

Cette description a été confirmée récemment par CAVALIÉ (1902-a).

§ IV. — Les terminaisons en paniers et en réticelles des Poissons et des Amphibiens.

L'existence de terminaisons nerveuses placées à l'extrémité des fibres musculaires, et coiffant celles-ci à la manière d'un bonnet ou d'un panier, a été signalée par RETZIUS (1892) chez la Myxine. GIACOMINI (1898- b à f) a observé le même fait, dans les muscles métamériques du tronc, chez les Poissons (Sélaciens et Téléostéens), les Amphibiens urodèles et les larves d'Amphibiens anoures. Il a donné à ces terminaisons le nom de *terminaisons en paniers*, et les a considérées comme sensibles. Tout récemment, CECCHERELLI (1904) a retrouvé ces terminaisons dans les muscles dorsaux des Amphibiens anoures adultes.

Dans les muscles des membres des Amphibiens urodèles, GIACOMINI (1898-c) a aussi décrit des *terminaisons en réticelles* qui ont beaucoup de rapport avec les précédentes.

On sait que les muscles du tronc des Poissons forment deux masses latérales symétriques, étendues tout le long du corps. Ces masses sont divisées en segments métamériques successifs (ou myomères), qui sont séparés les uns des autres par des septa de tissu fibreux, appelés *myocommes*, sur les faces crâniale et caudale desquels les fibres musculaires prennent leur insertion. La même disposition persiste pour les muscles du tronc chez les Amphibiens urodèles, et se retrouve, à l'état de vestiges, chez les Amphibiens anoures adultes. Chez les Poissons et les Urodèles, GIACOMINI (1898-b, d, f) a montré que les septa fibreux des myocommes sont parcourus par un riche plexus de fibres nerveuses à myéline. Ces fibres se divisent et se subdivisent puis elles donnent des terminaisons amyéliniques qui enchâssent les extrémités des fibres musculaires des myomères. Ces terminaisons consistent en fibrilles amyéliniques très fines, variéuses, entrecroi-

Paniers
de GIACOMINI.

sées (ou même anastomosées), qui enveloppent la fibre musculaire, et se prolongent parfois isolément jusqu'à une certaine distance de son extrémité (fig. 29). Il n'y a pas de semelle granuleuse au niveau de cette arborisation, dont la position est probablement épilémmale. Chaque fibre musculaire, pourvue à chacune de ses extrémités d'une de ces terminaisons en paniers, reçoit aussi, vers son milieu, une terminaison indiscutablement motrice.



Fig. 29. — Terminaisons en paniers sur des fibres musculaires des muscles dorsaux de *Bombinator igneus*. Méth. à l'or de Lévât-Ruffini.

D'après CECCHERELLI (1904).

GIACOMINI (1898-e) retrouva les mêmes dispositifs chez les larves, non seulement des Urodèles, mais encore des Anoures. En revanche, il les chercha vainement chez les Anoures adultes.

Dans les muscles des membres des Urodèles, le même auteur (1898-c) vit des terminaisons en paniers tout à fait analogues à celles des myomères. Il constata que la même fibre nerveuse à myéline donne quelquefois, d'une part, des terminaisons en plaques sur les tendons, d'autre part, des terminaisons en paniers. En outre, beaucoup de fibres musculaires sont entourées soit individuellement, soit par petits groupes, tant dans le voisinage qu'à distance des insertions

Réticelles de
GIACOMINI.

tendineuses, par des plexus ou *réticelles* de fibres amyéliniques entrecroisées diversement. Ces réticelles constituent le dispositif terminal

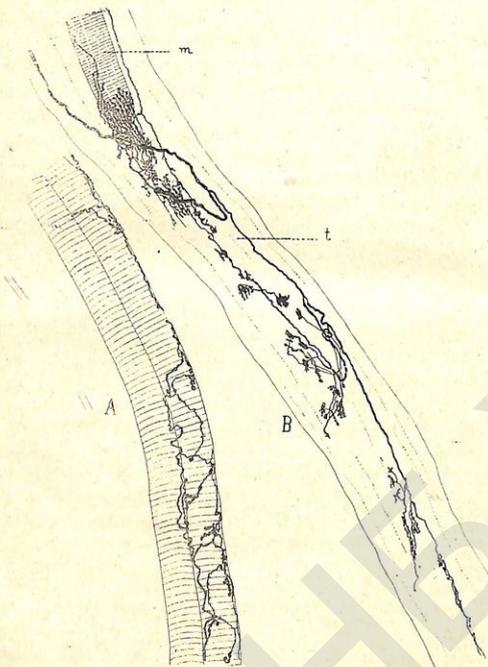


Fig. 30. — Terminaisons nerveuses sensibles dans les muscles moteurs du globe oculaire du Dromadaire; méthode à l'or.

D'après CREVATIN (1902).

En A, la terminaison nerveuse rappelle les réticelles de GIACOMINI; en B, une même fibre myélinique donne une terminaison en panier à la fibre musculaire M, et des terminaisons variées au tendon t.

de fibres myéliniques; les filaments grêles et variqueux portent des ramuscules latéraux courts qui se terminent par des extrémités libres

renflées. Ces dispositifs terminaux ne sont circonscrits par aucune gaine; mais — à ce détail près — ils rappellent les arborisations qui enveloppent certains fuseaux dans la série des Vertébrés. On peut donc les considérer comme les premières ébauches des fuseaux dans la série des Vertébrés.

GIACOMINI rapproche toutes ces variétés de terminaisons observées chez les Poissons et les Amphibiens, et les considère comme des dispositifs terminaux sensitifs moins élevés en organisation que les fuseaux. En faveur de cette signification physiologique, il fait valoir l'absence (chez les Poissons) de fuseaux musculaires et de plaques tendineuses, l'existence d'autres terminaisons motrices indiscutables sur les mêmes fibres musculaires, et surtout la communauté de distribution d'une même fibre nerveuse d'une part au tendon, d'autre part aux fibres musculaires (dans les muscles des membres des Urodèles).

L'opinion de GIACOMINI a été admise par RUFFINI (1899). Tout récemment un élève de ce dernier, CECCHERELLI (1904) a décrit et figuré des terminaisons du même genre (fig. 29) que les paniers de GIACOMINI — mais non plexiformes — dans les muscles dorsaux de trois Amphibiens anoures adultes (*Bombinator igneus*, *Rana viridis*, *Bufo viridis*). Il les considère également comme sensitives.

Toutefois PERRONCITO (1902) a rencontré dans les muscles de certains Reptiles des terminaisons nerveuses semblables à des plaques motrices, mais occupant la même situation que les paniers de GIACOMINI, à l'extrémité des fibres musculaires. Il critique quelques-uns des arguments produits par GIACOMINI à l'appui de la signification sensitive des paniers. Cependant, tout en affirmant que les terminaisons vues par lui-même chez les Reptiles sont motrices, il réserve son opinion en ce qui concerne les Poissons et les Amphibiens (1).

§ V. — Les terminaisons atypiques dans les muscles oculaires des Mammifères.

Les nerfs sensitifs des muscles de l'œil, chez les Mammifères, sont contenus non point dans la branche ophtalmique du trijumeau, mais dans les troncs nerveux des III^e, IV^e et VI^e paires, considérés pourtant communément comme exclusivement moteurs. C'est du moins la conclusion qui ressort des expériences de SHERRINGTON (1897,

(1) Technique des auteurs cités. RETZIUS se servit du bleu de méthylène; GIACOMINI, PERRONCITO et CECCHERELLI, de la méthode de Fischer-Lewit au chlorure d'or, diversement modifiée.

1898). Ces fibres nerveuses sensibles proviennent en grande partie des organes musculotendineux de Golgi, généralement abondants

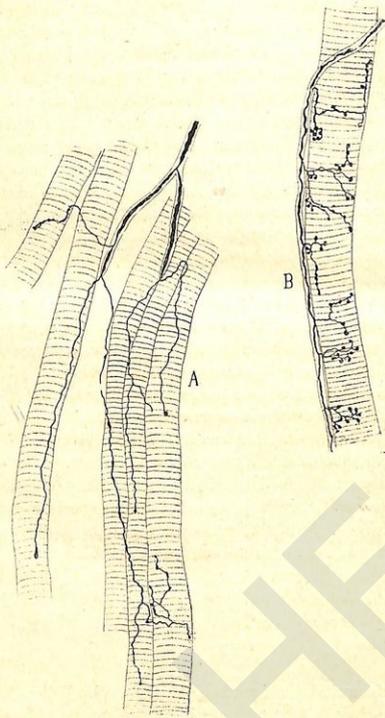


Fig. 31. — Terminaisons nerveuses sensibles (?) dans les muscles moteurs du globe oculaire.

D'après CREVATIN (1901).

dans ces muscles, et de quelques fuseaux neuromusculaires, dont l'existence, longtemps niée, a été démontrée par CREVATIN chez plusieurs

espèces de Mammifères. Les fibres musculaires reçoivent encore, outre des plaques motrices typiques, d'autres terminaisons épimysiales particulières, découvertes par RETZIUS (1892) chez le Lapin et considérées par lui comme motrices. SHERRINGTON (1897) les retrouva mais ne se prononça pas nettement sur leur signification. Elles furent ensuite décrites en détail, chez le Lapin, par HUBER (1899); chez le Lapin, le Bœuf, l'Âne et l'Homme, par CREVATIN (1900). Ces deux derniers auteurs les considèrent comme sensibles.

Tandis que les plaques motrices ordinaires se distribuent presque exclusivement dans le tiers moyen de chaque muscle oculaire, les terminaisons spéciales dont il s'agit se rencontrent de préférence vers l'extrémité antérieure des muscles, au voisinage de la zone d'insertion tendineuse. Elles sont fournies par des fibres à myéline qui cheminent isolément ou par petits faisceaux, entourées d'une gaine de Henle, parallèlement aux fibres musculaires. Après un trajet parfois très long à partir de leur tronc d'origine, ces fibres, à segments interannulaires courts, arrivent près de l'extrémité antérieure des muscles. Là elles émettent, chemin faisant, des branches latérales qui se détachent au niveau des étranglements annulaires : branches courtes, d'emblée amyéliniques, ou perdant très rapidement leur myéline (fig. 26; 27, 31). Ces branches se jettent sur une ou plusieurs fibres musculaires voisines. Le dispositif terminal est assez variable : tantôt il consiste en un simple renflement, comparable au bouton terminal des terminaisons motrices du myocarde ou des muscles lisses (fig. 31, A), tantôt il consiste en une grappe formée d'un nombre variable de grains (fig. 26, 27, 31 B). A ce niveau la fibre musculaire ne montre ni semelle granuleuse, ni amas de noyaux. HUBER (1899) a pu voir, sur des coupes transversales des muscles (après coloration des terminaisons nerveuses par le bleu de méthylène et fixation du bleu par le molybdate d'ammoniaque) que ces terminaisons sont épilemmales (fig. 32).

HUBER (1899) et CREVATIN (1900) considèrent ces terminaisons nerveuses comme sensibles, en raison : a) de l'existence sur les mêmes fibres musculaires de plaques motrices typiques; b) de la position épilemmale des dispositifs terminaux; c) de leur situation au voisinage des tendons; d) de l'absence, chez le Lapin, d'autres dispositifs terminaux (fuseaux musculaires, organes de Golgi; cette raison n'est pas valable pour d'autres animaux). Aucun de ces arguments n'est à l'abri d'objections comme l'a fait voir PERROSCITO (1902).

CREVATIN (1902) a récemment trouvé dans les muscles oculaires du

Dromadaire des terminaisons nerveuses dont quelques-unes sont un peu différentes des précédentes, quoiqu'elles appartiennent au même genre (*fig. 30*).

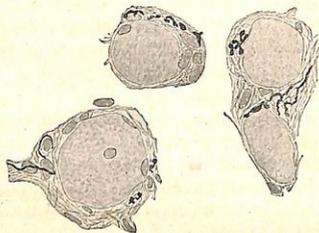


Fig. 32. — Coupe transversale de quatre fibres musculaires d'un muscle droit de l'œil du Lapin.

Même méthode que pour les deux figures 26 et 27. Les terminaisons, fortement colorées par le bleu de méthylène, sont situées en dehors du sarcolemme. D'après HUBER (1898).

Les unes sont de véritables grappes, d'autre des réticelles (comparables aux terminaisons décrites par GIACOMINI (1898-c) dans les muscles des membres des Urodèles) avec des ramifications terminées par des boutons ou de petites grappes (*fig. 30, A*). Dans un cas, il a vu une fibre myélinique volumineuse donner des ramifications multiples, dont les unes se terminaient par de petites plaques sur le tendon, tandis qu'une autre fournissait une terminaison en panier à l'extrémité d'une fibre musculaire. De cette dernière terminaison partaient des fibrilles remontant sur la fibre musculaire (*fig. 30, B*).

Cette dernière observation de CREVATIN est favorable à l'opinion qui considère comme sensitifs tous les dispositifs terminaux atypiques, variés dans leurs détails mais foncièrement analogues, qu'on a décrits dans les muscles oculaires (1).

§ VI. — Les terminaisons interstitielles en buissons.

Nous ne possédons sur cette catégorie de terminaisons que très peu de renseignements. KEISCHNER (1888-b et 1893) les mentionne

(1) Technique des auteurs cités: RETZIUS et HUBER ont employé la méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène; CREVATIN, la méthode de Fischer-Lewit au chlorure d'or, modifiée.

brèvement. Leur première description détaillée est due à DOGIEL (1901) qui les a mises en évidence dans les muscles transverse et droits de l'abdomen, chez divers Mammifères (Cobaye, Lapin, Chien, Singe, Homme), par le bleu de méthylène. Dans un travail ultérieur, DOGIEL (1903) décrit des terminaisons semblables dans les muscles intercostaux.

Ces terminaisons (*fig. 33*) sont fournies par de grosses fibres à myéline, qui, près de la région où elles doivent se terminer, présentent une succession de segments interannulaires courts, et se divisent en un bouquet de branches myéliniques également courtes. Chacune de ces branches fournit une terminaison en buisson: de sorte qu'une seule et même fibre à myéline tient sous sa dépendance un grand nombre d'arborisations terminales. La terminaison proprement dite consiste en une arborisation plus ou moins riche de filaments amyéliniques ramifiés, qui portent des élargissements foliacés disposés en tous sens et sur plusieurs plans. L'ensemble de la terminaison rappelle par suite une branche de petit-houx. Ces terminaisons sont absolument nues, et paraissent avoir comme substratum une masse de protoplasma semée de noyaux. Elles sont placées entre les fibres musculaires. Dans les muscles abdominaux, DOGIEL (1901) les a rencontrées de préférence près des insertions tendineuses. Beaucoup de ces terminaisons sont même logées dans les intervalles des faisceaux tendineux, à distance du muscle; d'autres sont placées sur la ligne d'insertion des fibres musculaires.

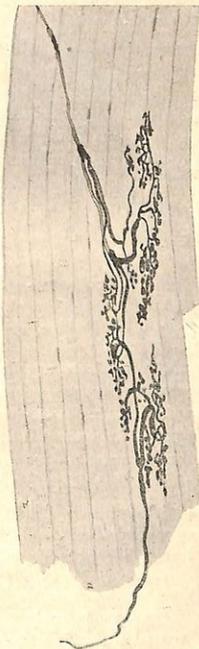


Fig. 33. — Arborisation terminale interstitielle sensitive dans un muscle intercostal du Chien.

Cette arborisation est fournie par deux fibres à myéline. Coloration par le bleu de méthylène. D'après DOGIEL (1903).

Ces terminaisons
ne sont pas
spéciales
aux muscles.

DOGIEL fait remarquer que de telles arborisations terminales sont sensiblement identiques à celles qu'il décrit dans la plèvre et dans le péritoine. D'autre part, elles paraissent ne pas différer beaucoup de certaines terminaisons en plaques décrites depuis longtemps dans les tendons, notamment par CIACCIO (1890) et sur lesquelles nous reviendrons ultérieurement. Nous verrons en outre, dans le paragraphe suivant, que les corpuscules paciniiformes n'affectent, dans les muscles, aucun caractère particulier. De tout cela nous devons conclure que les terminaisons nerveuses interstitielles, qu'elles soient nues comme les arborisations en buissons de DOGIEL, ou qu'elles soient encapsulées, ne sont absolument pas caractéristiques du tissu musculaire, et que ce tissu n'est qu'une de leurs nombreuses localisations.

§ VII. — Les corpuscules paciniiformes des muscles.

Les corpuscules de Pacini sont assez abondants dans les muscles des Oiseaux et des Mammifères. On les rencontre le plus fréquemment dans le voisinage des insertions tendineuses, souvent aussi à la surface des muscles (soit au-dessus, soit au-dessous des aponévroses). Plus rarement enfin, ils prennent place dans l'épaisseur du tissu musculaire. La forme et la taille de ces corpuscules sont très variables. Ils sont en rapports étroits avec les corpuscules musculotendineux de Golgi, à propos desquels nous aurons à en parler de nouveau. On n'a jamais remarqué qu'ils entrent en relation de voisinage avec les fuseaux neuromusculaires autrement qu'accidentellement. Nous ne possédons aucune notion sur leur abondance relative dans les divers muscles. En somme, ils ne donnent lieu à aucune description particulière à propos des dispositifs sensitifs musculaires proprement dits. Aussi, renvoyons-nous leur étude plus détaillée au moment où nous traiterons des terminaisons nerveuses des tendons.

Historique.

Voici, du reste, l'énumération des renseignements que nous avons pu trouver relativement aux corpuscules de Pacini du tissu musculaire. Ils paraissent avoir été vus pour la première fois par HERBST (1849) et retrouvés par W. KRAUSE (1861) dans le fléchisseur profond des doigts du Mouton (1). RAUBER (1865) les a observés notamment dans des muscles de l'éminence thénar. GOLGI (1878) les mentionne dans divers muscles. RAUBER (1888) leur consacre un petit mémoire. Chez les Mammifères, ils sont particulièrement abondants dans les muscles des membres; chez les Oiseaux, on les observe facilement et en grand nombre à la surface des

(1) Ces deux auteurs sont cités par W. KRAUSE (1870).

pectoraux. KERSCHNER (1888-4) les signale pour la première fois dans la profondeur du tissu musculaire; PILLET (1890) les étudie dans les muscles de l'Homme, et trouve qu'ils siègent notamment au voisinage des artères et des nerfs musculaires. HORSLEY (1897) les signale dans les gastrocnémiens du Chat. REFFERT (1897, 1898-r), les considère comme un des trois dispositifs sensitifs des muscles (fuseaux, organes de Golgi, corpuscules paciniiformes) chez les Mammifères. PICCINI (1901) décrit leur mode de groupement: Chez l'Homme, ils forment des grappes simples ou composées, comprenant de 4 à 36 corpuscules, situées sur le décours d'un tronçon nerveux. Chez l'Écureuil, il a vu jusqu'à 50 de ces corpuscules, très voisins les uns des autres. ТИМОФЭВ (1902) les a rencontrés dans le diaphragme du Lapin et du Cobaye.

VIII. — Relations hypothétiques existant entre les terminaisons motrices et les terminaisons sensibles, dans les muscles. Fibrilles ultra-terminales de Ruffini.

L'existence de communications entre les terminaisons motrices et sensibles dans les muscles a été admise théoriquement par CH. BELL (1826) longtemps avant qu'on eût découvert ces terminaisons. Le physiologiste anglais supposait que l'influx nerveux, parti du cerveau sous forme d'incitation motrice, y retourne sous forme de sensations musculaires après avoir décrit un véritable circuit (*nerveous circle*). Un tel circuit existe, en effet, à condition d'admettre qu'il est fermé, dans les muscles, non point par une anastomose que personne n'a encore vue — chez les Vertébrés — entre les terminaisons motrices et sensibles, mais bien par les fibres musculaires elles-mêmes. Toute fibre musculaire, pourvue d'une terminaison motrice et d'une terminaison sensitive épimysiale (une fibre musculaire de fuseau, par exemple, ferme apparemment le circuit nerveux. Mais à part cela, rien ne nous autorise jusqu'à présent à admettre que le mouvement nerveux passe de la terminaison motrice à la terminaison sensible: au contraire, l'excitation de la terminaison sensible paraît être due à l'action, purement mécanique, de la fibre musculaire mise en mouvement.

Il y a quelques années cependant, la question de la continuité directe des nerfs moteurs et des nerfs sensibles à leurs extrémités a été résolue par l'affirmative, du moins en ce qui concerne certains animaux inférieurs, grâce aux découvertes d'APATHY (1897). Chacun connaît la théorie générale de la constitution du système nerveux, fondée par APATHY à la suite de ses belles observations chez les Annelides. Un de ses points essentiels est la conception d'une continuité absolue des éléments conducteurs (neurofibrilles), dans toute leur

Cercle nerveux de
CH. BELL.

Découvertes
d'APATHY.

Continuité des neurofibrilles.

étendue. D'où il suit qu'il n'y aurait nulle part, ni dans les centres nerveux, ni à la périphérie, de terminaisons nerveuses véritablement libres. Dans les muscles (par exemple chez *Pontobdella*, Hirudinée) les neurofibrilles conductrices de l'influx nerveux moteur pénètrent dans les fibres musculaires lisses. Elles s'y ramifient, puis en sortent et se continuent, par des fibrilles d'une excessive finesse, avec un *réseau nerveux interstitiel*, lui-même en communication avec des neurofibrilles centripètes.

Et d'après APATHY, si les méthodes de coloration des cellules nerveuses et de leurs prolongements, telles que celles au chlorure d'or, au chromate d'argent (GOLGI), au bleu de méthylène (EHRICH), nous montrent des neurones indépendants, c'est parce qu'elles colorent non pas les neurofibrilles, mais seulement leur gaine protoplasmique.

Fibrilles ultraterminales de RUFFINI.

L'examen des préparations d'APATHY rappela à RUFFINI (1900) une particularité qu'il avait observée dans les muscles de l'éminence thénar de l'Homme traités par le chlorure d'or. Cette particularité consiste en ce que, d'une plaque motrice part fréquemment une fibrille extrêmement fine, variqueuse, qui abandonne la fibre musculaire, traverse parfois une deuxième plaque motrice plus petite, et finalement se dérobe aux yeux de l'observateur dans le tissu conjonctif, après un trajet plus ou moins long, sans qu'on puisse se rendre compte de son mode ultérieur de terminaison. RUFFINI appela ces fibrilles *ultraterminales*, et conclut que les plaques motrices ne représentent pas la véritable terminaison des nerfs moteurs. APATHY (1900) émit l'hypothèse que ces fibrilles représenteraient la communication, encore inconnue chez les Vertébrés, entre les terminaisons motrices apparentes et le réseau nerveux élémentaire interstitiel.

En raison de l'importance primordiale du problème auquel elle se rattachait, la découverte de RUFFINI suscita de nombreuses recherches, d'où sortirent des faits nouveaux. Ceux-ci sont, du moins jusqu'à présent, complètement négatifs, au sujet de l'hypothèse proposée par APATHY.

Faits anciens de BREMER.

L'étude de la riche littérature des terminaisons nerveuses musculaires montra (PERONCITO, 1902) que les faits décrits par RUFFINI avaient été vus antérieurement. C'est à BREMER (1882), dont les travaux renferment beaucoup de faits bien observés quoique souvent mal interprétés, qu'il faut faire remonter la première description des fibrilles ultraterminales (1). Cet auteur s'exprime ainsi (1882, p. 173-

(1) ARNDT (cité par BREMER, 1880) aurait signalé en 1874 l'existence de fibrilles émanant de plaques motrices. Des fibrilles ultraterminales typiques, c'est-à-dire des filaments amyéliniques naissant d'une plaque motrice, ont été encore figurées par KÜRNE (1887) et par LANDAUER (1892, fig. 14).

176): « Des terminaisons fournies par les fibres myéliniques minces et les fibres amyéliniques, se détache parfois une nouvelle fibre nerveuse épilémale qui va former de petits appareils terminaux sur la même fibre musculaire ou sur une voisine, ou constitue simplement une anastomose avec la terminaison d'une autre fibre nerveuse de la même espèce. Lorsque plusieurs terminaisons se trouvent sur une fibre musculaire, et que de semblables connexions sont établies par plusieurs fibres nerveuses avec les appareils terminaux multiples d'une autre fibre musculaire, il peut en résulter une formation réiforme entre fibres nerveuses et terminaisons... Fréquemment, de la ramification terminale d'un buisson ou d'une ombelle part une fibre amyélinique qui va former un petit appareil ombelliforme sur la même fibre musculaire ou sur une voisine (fig. 18). » Dans son mémoire de 1883, BREMER, devant la découverte de PERONCITO (1901), montre que la terminaison en plaque des fuseaux est souvent fournie par une fibrille amyélinique issue d'une plaque motrice.

Ce fait aurait dû l'empêcher de considérer comme sensitive la plaque du fuseau. Mais ayant vu que des fibres amyéliniques peuvent, simultanément avec des fibres myéliniques, participer à la formation d'une plaque motrice, il crut que la fibre qui se détache de la plaque motrice n'est que le prolongement d'une fibre amyélinique traversant la plaque.

La véritable signification des fibrilles ultraterminales de Ruffini a été établie par PERONCITO (1901). Cet auteur les observa dans les muscles des Lézards et put se rendre compte de leur origine et de leurs terminaisons. Le plus souvent, ces fibrilles partent du cylindre axé d'une fibre motrice, immédiatement avant la plaque (fig. 9, p. 29); d'autres fois, elles naissent de la plaque elle-même (cas de RUFFINI) (fig. 10, p. 30, et fig. 34); enfin elles peuvent se détacher de la fibre motrice au niveau d'un étranglement annulaire plus ou moins éloigné de la plaque (fig. 7, p. 27). Elles se terminent presque toujours par une plaquette ou un bouton, sur une fibre musculaire de fuseau; plus rarement sur une fibre musculaire ordinaire (fig. 34). Malgré ces variations d'origine et de terminaisons, il paraît évident que toutes ces fibrilles sont équivalentes, et PERONCITO les considère comme des *collatérales motrices*.

Les fibrilles ultraterminales sont des collatérales motrices.

Dans un second travail, PERONCITO (1902) donne de nouveaux exemples variés, confirmant l'interprétation donnée par lui aux fibrilles ultraterminales de RUFFINI. Il considère comme une loi générale que, chez les Lacertiens, les plaques motrices des fuseaux sont fournies par des collatérales des fibres motrices communes.

CREVATIN (1901) chez les Mammifères, FUSARI (1901) chez l'Ammocète et SOMMARIVA (1902) chez la Grenouille ont observé des faits qui concordent avec ceux de PERONCITO, et tendent à faire considérer

comme très prématurée, sinon tout à fait inexacte, l'interprétation donnée par APATHY aux fibrilles ultraterminales de RUFFINI.

Les observations de ROSSI (1901, 1902), qui tendent à confirmer l'existence (chez le Lézard) d'un réseau interstitiel communiquant avec les plaques motrices par des fibrilles ultraterminales, paraissent à bon droit suspectes à PERRONCITO, parce que les dessins de l'auteur (1902) témoignent d'une technique insuffisante.



Fig. 34. — Fibrille ultraterminale (de RUFFINI) dans un muscle du Lézard; coloration par le chlorure d'or (méthode de LÖWIT-RUFFINI).
D'après PERRONCITO (1901).

Réseau nerveux
interstitiel de la
langue.

CECCHERELLI (1902, 1903) a vu qu'il existe, dans les muscles de la langue de la Grenouille, aussi bien entre les fibres musculaires que sous la muqueuse, un réseau formé de fibres amyéliniques excessivement fines portant quelques noyaux. Ce réseau, à larges mailles, est en communication anastomotique, par des fibrilles de même aspect : 1° avec des fibres à myéline donnant des terminaisons motrices, fibres d'où partent des collatérales amyéliniques ; 2° avec les terminaisons motrices elles-mêmes, d'où partent des fibrilles ultraterminales. Après s'être détachée de la terminaison motrice, la fibrille ultraterminale fournit souvent des plaquettes rudimentaires à la même fibre musculaire et à un nombre variable de fibres voisines. Finalement ces

fibrilles entrent dans la constitution du réseau amyélinique interstitiel.

Cette description reproduit dans ses grandes lignes — inconsciemment, nous en sommes convaincus — celle que BREMER (1882) donna, avec plus d'ampleur et de détails, à propos des terminaisons nerveuses dans la langue de la Grenouille et des Lézards ; et les figures de CECCHERELLI (1903) rappellent l'excellente figure de BREMER que nous avons reproduite (fig. 25). Nous nous permettrons de faire remarquer que le muscle lingual se trouve dans des conditions d'innervation très particulières, qui rappellent celles du muscle strié œsophagien, du myocarde et des muscles lisses : il contient une grande quantité de cellules nerveuses ganglionnaires (BREMER, 1882), qui sont vraisemblablement des centres d'innervation motrice pour les fibres musculaires. Peut-être même, les divers prolongements centripètes et centrifuges de ces cellules unissent-ils des fibres musculaires plus ou moins éloignées, de manière à assurer par voie réflexe le rythme des mouvements partiels successifs dont la langue, comme l'œsophage, est le siège. Il serait donc imprudent de généraliser aux muscles striés en général des conclusions suggérées par l'observation des dispositifs, d'ailleurs très intéressants, que les muscles de ces organes renferment. Tout ceci revient à dire que, s'il faut comparer à un dispositif connu le rets nerveux interstitiel de la langue, c'est au plexus fondamental de l'œsophage et non au réseau nerveux interstitiel des Hirudinés.

BIBLIOGRAPHIE ⁽¹⁾

§ I^{er}

Bibliographie relative aux chapitres I et III.

Nerfs sensitifs des muscles, en général; — Terminaisons nerveuses diverses, épimysiales et interstitielles; — Connexions entre les terminaisons motrices et sensitives.

* 1850. KOELLIKER (A.). *Mikroskopische Anatomie*, II.

Première indication anatomique que les muscles (ex. omohyoïdien de l'Homme) contiennent certaines fibres nerveuses vraisemblablement sensitives.

1851. REICHERT (K.-E.). Ueber das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Vertheilung und Endigung in einem Hautmuskel des Frosches (*Rana temporaria*). (*J. Müller's Arch. Anat., Physiol. und wiss. Med.*, 1851, p. 29-73, pl. I.

Voir p. 63-65 : « Ueber einige Nervenfasern von einem anderen Verhalten als die beschriebenen », et p. 71 : « Schlussbemerkungen ».
Première description des fibres nerveuses sensibles dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille.

1862-a. KOELLIKER (A.). Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven. I^{er} Abth. Ueber die Endigungen der Nerven in den Muskeln des Frosches. *Zeitschr. wiss. Zool.*, vol. XII, p. 149-164, pl. XIII-XVI.

Le § 2 (von der anderweitigen Nervenendigungen in den Muskeln des Frosches) contient une étude détaillée de l'origine, du trajet et du mode de terminaison (interstitielle) de certaines fibres nerveuses du muscle peaucier thoracique de la Grenouille (technique : acides dilués). Se fondant sur des raisons purement morphologiques, l'A. considère, avec REICHERT, ces fibres comme sensitives.

(1) Nous avons choisi l'ordre chronologique, de manière à faire de cette bibliographie non seulement un répertoire, mais encore un exposé historique de la question traitée dans cette revue. Dans le même but, nous avons fait suivre fréquemment l'indication bibliographique d'un court résumé de la publication citée. Les publications précédées du signe (*) ne nous sont connues que par des analyses ou des bibliographies antérieures à la nôtre.

- 1862-b. KOELLIKER (A.). On the termination of nerves in muscles, as observed in the Frog : and on the disposition of the nerves in the Frog's heart. (Croonian lecture). *Proceed. roy. Soc. London*, vol. XII, p. 63-84, 5 fig.

Reproduction des faits et des idées émis dans le précédent mémoire.

- * 1865. RAUBER (A.). *Vater'sche Körperchen der Bänder und Periostnerven und ihre Beziehung zum sog. Muskelsinn*. Dissert.. Neustadt a. d. Haardt.
- * 1867. RAUBER (A.). *Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der Vater'schen Körperchen*. München.
- * 1872. ODENIUS (M.-W.). Undersökningar ofver de sensibla muskelnerverna. *Nord. medic. Arkiv*, vol. IV, n° 18, 1 pl.
Cité d'après une analyse du HOFMANN u. SCHAWALBE'S. *Jahresbericht*, vol. I, Liter. 1872, p. 154.

L'A. étudie les nerfs sensitifs dans le peucier thoracique de la Grenouille, et le muscle abdominal interne de la Souris. Mêmes résultats généraux que KOELLIKER (1869). Les fibres amyéliniques terminales s'anastomosent en plexus ou finissent par des extrémités libres à la surface des fibres musculaires.

1873. ARNDT (R.). Untersuchungen über die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz. *Arch. mikr. Anat.*, vol. IX, p. 481-590.

L'A. dit incidemment qu'il a trouvé dans les muscles d'invertébrés et de Vertébrés de fines fibrilles pâles, enveloppant les fibres musculaires et finissant de diverses façons : il les considère, d'ailleurs sans preuves comme sensitives.

1874. SACHS (C.). Physiologische und anatomische Untersuchungen über die sensiblen Nerven der Muskeln. (*Reichert u. Du Bois-Reymond's Arch. Anat., Physiol. und wiss. Med.*, 1874, p. 175-195, 491-509, 645-678, pl. XII-XIV, XVII, XVIII).

Mémoire très remarquable et méritant, à plusieurs égards, d'être remis au jour. Il contient :

I. — Le sens musculaire. Historique et critique. Excellent exposé de l'état de la question à cette époque. L'A. se prononce en faveur de l'autonomie du sens musculaire, et ses recherches ont pour but de donner un fondement anatomique à cette conception.

II. — Expériences démontrant la sensibilité musculaire. Production de réflexes à point de départ incontestablement musculaire, chez la Grenouille.

III. — De la dégénération des nerfs après leur section. Généralités.

IV. — Emploi de la méthode de Waller, pour démontrer l'existence et déterminer le trajet des nerfs sensibles des muscles, chez la Grenouille. — Six à huit semaines après la section des racines antérieures, il ne persiste, dans le muscle couturier, que deux grosses fibres à myéline dont la dis-

tribution est tout autre que celle des fibres motrices : ce sont donc des fibres sensitives.

V. — Expériences microphysiologiques sur le muscle couturier.

VI. — Démonstration des nerfs musculaires sensibles par excitation directe (sous le microscope) de leurs fibres intramusculaires.

VII. — Trajet et mode de terminaison des fibres nerveuses sensibles dans les muscles striés. Technique : acide acétique à 1 p. 100, puis acide picrique. Pour le trajet des fibres amyéliniques, concordance avec KOELLIKER (1862). Les terminaisons se font soit dans le perimysium même des fibres musculaires L'A. décrit un enroulement en spirale des fibrilles amyéliniques terminales autour des fibres musculaires, et donne de ce fait un dessin malheureusement peu démonstratif.

L'A. a vu des nerfs sensitifs chez les représentants des cinq classes des Vertébrés (description insuffisante).

VIII. — Considérations finales et résumé. L'A. étudie le mode d'excitation des terminaisons nerveuses sensibles.

[A SACHS revient l'honneur d'avoir donné, par d'excellentes recherches histophysiologiques, une démonstration péremptoire de l'existence des nerfs sensitifs des muscles. Ses conclusions relatives au sens musculaire restent justes, y compris même le mécanisme de l'excitation des terminaisons, bien qu'il ait méconnu les vrais organes réceptifs des sensations musculaires sensorielles, et que sa description des terminaisons des nerfs sensitifs musculaires soit probablement erronée.]

1876. KRAUSE (W.). *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*, vol. I (Hannover, 1876).

P. 502, 507, données sur les corpuscules de Pacini des muscles.

- 1879-a. TSCHIRIEW (S.). Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés. *Arch. de physiol.*, vol. XI, p. 89-116, pl. XI, XII.

Dans la première partie de ce mémoire, l'A. étudie les nerfs centripètes des muscles striés et leurs terminaisons. Historique sommaire des opinions relatives à la sensibilité musculaire et des faits acquis concernant les nerfs sensibles des muscles. Relativement à la distribution des fibres nerveuses, l'A. confirme les résultats de KOELLIKER. Relativement aux terminaisons des fibres, il n'a pu constater (ni par la technique de SACHS, ni par la méthode de Ranvier au chlorure d'or et jus de citron) qu'elles s'effleurent, comme le dit SACHS, à la surface des fibres musculaires. Les nerfs sensibles des muscles se terminent dans les aponeuroses qui les enveloppent.

Dans la deuxième partie du mémoire, l'A. étudie les terminaisons motrices. Découverte des terminaisons en grappes des Reptiles ; l'A. les considère comme des plaques motrices en voie de développement.

- 1879-b. TSCHIRIEW (S.). Étude sur la physiologie des nerfs des muscles striés. *Arch. de physiol.*, vol. XI, p. 295-329.

La première partie de ce mémoire est consacrée à la physiologie des nerfs sensibles des muscles. Pas de données anatomiques nouvelles, mais considérations physiologiques importantes.

1882. RAUBER (A.). Ueber die Endigung sensibler Nerven in Muskel und Sehne. *Beitrag zur Biologie, als Festgabe für Bischoff* (Stuttgart), p. 43-51, 1 pl.

Corpuscules de Vater-Pacini à la surface des muscles (sur et sous l'aponeurose) chez les Oiseaux et les Mammifères.

1882. BREMER (L.). Ueber die Endigungen der markhaltigen und marklosen Nerven in quergestreiften Muskeln. *Arch. mikr. Anat.*, vol. XXI, p. 165-201, pl. VII, VIII.

Dans ce travail, contenant un grand nombre de faits nouveaux (participation des fibres amyéliniques aux terminaisons des nerfs sur les fibres musculaires, — collatérales amyéliniques des fibres myéliniques motrices et constitution en certains cas de réticulum nerveux interstitiel, — faits concernant les terminaisons ombelliformes [en grappes, de Tschirnek], — présence de cellules nerveuses dans les muscles de la langue, etc., — le tout observé chez Batraciens et Reptiles), il n'y a que des allusions aux terminaisons sensibles (p. 167, 194). L'A. se demande, sans résoudre la question, si les terminaisons ombelliformes sont sensibles.

1883. BREMER (L.). Voir § 2.

L'A. considère comme sensibles les terminaisons en grappes des fuseaux des Reptiles.

1884. MAYS (K.). Histophysiologische Untersuchungen über die Verbreitung der Nerven in den Muskeln. *Zeitschr. Biol.*, vol. XX (deuxième série, vol. II), p. 449-530, pl. II-VI.

Étude du mode de distribution des nerfs dans les muscles (mais non de leurs terminaisons), principalement chez la Grenouille, et accessoirement chez la Couleuvre à collier, la Tortue, et le muscle rétracteur du globe oculaire du Chat et du Lapin. Technique : action successive, sur des muscles minces : 1° d'un acide dilué (acétique, arsénieux) ; 2° d'un mélange du même acide, de chlorure d'or et d'acide osmique. — A retenir : distribution des fibres nerveuses sensibles, étudiée surtout dans le peaucier thoracique de la Grenouille, topographie des fuseaux, leurs rapports avec le système nerveux musculaire, description et trajet des fibres nerveuses qui leur sont destinées, etc., objections à la théorie de Kölliker, sur la signification des fuseaux. Les relations qui existent entre les fibres nerveuses des fuseaux et les fibres nerveuses sensibles incitent l'A. à penser que les fuseaux sont peut-être en relation avec la sensibilité musculaire.

- 1888-a. KERSCHNER (L.). Voir § 2.

L'A. émet pour la première fois, en l'appuyant sur des arguments d'ordre morphologique, l'hypothèse d'après laquelle les fuseaux musculaires sont des organes terminaux sensibles.

[A partir de cette époque, la plupart des publications relatives aux fuseaux musculaires se rapportent aussi, par cela même, aux terminaisons nerveuses sensibles des muscles.]

- 1888-b. KERSCHNER (L.). Beitrag zur Kenntniss der sensiblen Endorgane. *Anat. Anzeiger*, vol. III (n° 10, 15 avril 1888), p. 288-296.

[Très remarquable travail, où pour la première fois une vue d'ensemble est donnée sur les dispositifs nerveux sensitifs des divers organes de l'appareil locomoteur.]

Corpuscules paciniformes (corpuscules de RATHKE, de l'A.), leur distribution, leurs variations de dimensions, forme et structure. — Corpuscules de ROLLETT (Amphibiens) et de GOLGI (Oiseaux et Mammifères) des tendons. — Corpuscules articulaires de NICOLADONI et de KRAUS, etc. Fuseaux

neuromusculaires (voy. § 2). — Épaississements fusiformes des gaines des nerfs tendineux (GOLGI). — L'A. nie les terminaisons nerveuses libres interstitielles des muscles.

1889. BUCHALOFF (N.) [en russe]. L'appareil nerveux du sens musculaire chez la Grenouille. *Trav. de la Soc. des natur. de Kasan*, vol. XX. Anal. in HERMANN-SCHWALBE'S, *Jahresbericht*, vol. XVIII, anat. Abth., p. 118.

Voy. p. 99 de cette revue.

1889. KÖLLIKER (A.). *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, 6^e édit., Leipzig, Engelmann, vol. I, p. 387 (§ 113).

Exposé des données acquises sur les nerfs sensibles des muscles.

- 1890-c. PILLIET (A.). Voy. § 2.

Corpuscules paciniens des muscles.

1892. RETZIUS (G.). Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. *Biolog. Untersuch.*, N. F., vol. III, p. 41-51, 7 pl.

L'A. décrit des formes anormales de terminaisons nerveuses, qualifiées par lui de motrices, et qui sont, comme on le soutient plus tard, peut-être sensibles (terminaisons dans les myomeres de la Myxine, dans les muscles oculaires du Lapin). Mais il n'est pas question de nerfs sensitifs dans ce mémoire.

1892. SHERRINGTON (C.-S.). Notes on the arrangement of some motor fibers in the lombo-sacral plexus. *Journ. of physiol.*, vol. XIII, *Brit. med. Journ.*, 12 march 1892.

A propos du phénomène du genou, l'A. montre que les fibres nerveuses sensibles nécessaires à ce reflexe sont contenues dans le nerf du muscle vaste interne.

1892. LANDAUER (A.). Ueber sensible und vasomotorische Nerven der Muskeln. *Math.-naturwiss. Ber. aus Ungarn*, vol. X, p. 136-158, pl. VI (paru en 1893).

Bon historique. Confirmation des fibres non motrices décrites dans les muscles par REICHERT, KÖLLIKER, etc., mais l'A. les considère comme vasomotrices. L'A. nie les terminaisons spirales de SACHS. L'A. s'est servi du chlorure d'or et du bleu de méthylène, chez des grenouilles ayant subi la section des racines spinales motrices, pour faire dégénérer les fibres motrices des nerfs musculaires; il constata l'existence de nerfs sensibles à terminaison épimysiale (voy. ci-dessus p. 99). Les terminaisons en grappes sont motrices et non sensibles. Observation d'une fibrille ultraterminale.

- 1892-a. THANHOFFER (L. VON). Voy. § 2.

- 1892-b. THANHOFFER (L. VON). Voy. § 2.

L'A. adopte les idées de LANDAUER sur les nerfs sensibles des muscles. Il est vaguement question de terminaisons sensibles dans les fuseaux.

1893. KERSCHNER (L.). Voy. § 2.

Quelques données sur les terminaisons nerveuses sensitives périmysiales.

1893-a. SHERRINGTON (C.-S.). Note on the knee-jerk and the correlation of action of antagonistic muscles, *Proc. roy. Soc. London*, vol. LII, p. 556-564.

1893-b. SHERRINGTON (C.-S.). Experimental notes on the knee-jerk, *Brit. med. Assoc.*, Newcastle, Aug. 1893. — *Brit. med. Journ.*, 1893, p. 685.

Recherches expérimentales sur le rôle des nerfs sensitifs musculaires dans le phénomène du genou. Préliminaires du mémoire important de 1894.

1894-a. SHERRINGTON (C.-S.). The anatomical constitution of the nerves of muscles (*Proceed. physiol. Society*), *Journal of physiol.*, vol. XVII, p. XIX-XX.

Note préliminaire.

1894-b. SHERRINGTON (C.-S.). On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles, with remarks on recurrent fibers in the ventral spinal nerve-root, *Journ. of Physiol.*, vol. XVII, p. 211-258, 3 pl.

Ce mémoire fondamental est principalement consacré à la démonstration de l'existence de nerfs sensitifs dans les muscles, ainsi qu'à l'étude de ces nerfs et des fuseaux musculaires, chez les Mammifères. En voici le sommaire : I. Introduction. — II. Méthodes de démonstration des nerfs sensitifs musculaires (la démonstration cruciale résulte de la section des racines médullaires motrices, suivie de la dégénérescence d'une partie seulement des fibres des nerfs musculaires). — III. Étude histologique des fibres nerveuses sensitives des muscles (nombre, dimensions, proportion des fibres grosses et fines, arrangement dans les troncs nerveux, distribution dans le tissu musculaire, fuseaux neuromusculaires (voy. § 2). — IV. Fibres amyéliniques des nerfs musculaires (fibres sympathiques). — V. Nerfs musculaires d'un fœtus dépourvu de moelle épinière. — VI, VII (sans intérêt direct). — VIII. Résumé et conclusions.

1896. ROUGET (Ch.). Terminaisons des nerfs sensitifs musculaires sur les faisceaux striés, *C. R. Acad. sc. Paris*, vol. CXXIII, p. 127-128.

Grenouille. Bleu de méthylène. Il n'est pas question des fuseaux. La description de l'A. semble se rapporter aux fibres nerveuses vues antérieurement par Reichert, Kölliker, Sachs, Tschiriew, etc.

1897. RUFFINI (A.). Voy. § 2.

Renseignements sur les corpuscules de Pacini des muscles.

1897. SHERRINGTON (C.-S.). Further note on the sensory nerves of the muscles, *Proceed. roy. Soc. London*, vol. LXI, p. 247-249.

Quoique les muscles moteurs du globe oculaire ne renferment pas de fuseaux, ils possèdent néanmoins des fibres nerveuses sensitives, ainsi que le démontre l'auteur; ces fibres nerveuses seraient contenues dans les nerfs musculaires et non dans la branche ophtalmique du trjumeau. Ces nerfs musculaires sensitives se terminent probablement dans la région de transition musculotendineuse, où on constate des formes particulières de terminaisons nerveuses.

1897. HORSLEY (V.). Voy. § 2.

Corpuscules de Pacini des muscles.

1898. SHERRINGTON (C.-S.). Further note on the sensory nerves of the eye-muscles, *Proceed. roy. Soc. London*, vol. LXIV, p. 120, 121.

Expériences confirmant (nerfs des III* et IV* paires) ou établissant (nerf de la VI* paire) l'existence de fibres nerveuses sensitives, provenant des muscles et tendons, et contenues dans les nerfs moteurs (et non pas dans la branche ophtalmique de la V* paire).

1898-a. POLOUMORDWINOFF (D.). Recherches sur les terminaisons nerveuses sensitives dans les muscles striés volontaires, *Trav. des Labor. d'Arcachon*, 1898, p. 73-79, 3 fig.

Méthode : bleu de méthylène. — Chez les Sélaciens, terminaisons en pinceaux, considérées comme sensitives, sur les fibres musculaires.

*1898 (-1899). POLOUMORDWINOFF (D.-W.) [en russe]. Contribution à la morphologie des appareils nerveux dans les muscles volontaires (*Soc. de neuropathol. et psych. à l'Univ. de Kasan*, 13 déc. 1898); *Wratch*, n° 5, p. 148 (1899); *Neurologicheskii Vestnik*, vol. VII (1899), anal. in *Schwalbe's Jahresbericht*, 1899, 1^{er} Th., p. 212.

1899-b. POLOUMORDWINOFF (D.). Recherches sur les terminaisons nerveuses sensitives dans les muscles striés volontaires, *C. R. Acad. sc. Paris*, vol. CXXVIII, p. 845, 846.

Résumé de la communication de 1898.

1898-b. GIACOMINI (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e nella estremità delle fibre muscolari dei miomeri negli Amphibi urodeli (*Accad. fisio-cr. Siena*, 30 mars), *Monit. zool. ital.*, vol. IX, p. 92-95.

Muscles du tronc de *Triton* et *Salamandra*; chlorure d'or. Pas de fuseaux; terminaisons nerveuses dans le tissu fibreux des myocommes, terminaisons « en paniers » coiffant l'extrémité des fibres musculaires des myomeres. L'A. considère ces terminaisons comme sensitives.

1898-c. GIACOMINI (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei tendini e nella estremità delle fibre muscolari degli arti

degli Anfibi urodéli (*Accad. fisiocrit. Siena*, 27 avril). *Monit. zool. ital.*, vol. IX, p. 105-110.

Muscles des membres de *Triton* et *Salamandra*; chlorure d'or. Pas de fuseaux. Terminaisons nerveuses dans les tendons. Terminaisons « en paniers » et « en réticelles » sur les fibres musculaires; l'A. les considère comme sensitives.

1898-d. GIACOMINI (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e sulla estremità delle fibre muscolari dei miomeri nei Teleostei, *Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. X (29 juin).

Terminaisons en paniers. Pas de fuseaux.

1898-e. GIACOMINI (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e nella estremità delle fibre muscolari dei miomeri nelle larve degli Anfibi, *Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. X (4 juillet).

Les terminaisons en paniers existent chez tous les Amphibiens à l'état larvaire. Elles persistent à l'état adulte seulement chez les Urodèles.

1898-f. GIACOMINI (E.). Sulla maniera onde i nervi si terminano nei miocommi e sulle estremità delle fibre muscolari dei miomeri nei Selaci, *Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. X (14 nov.).

Pas de fuseaux. Terminaisons en paniers. Généralités sur les terminaisons nerveuses sensitives musculaires et tendineuses, dans la série des Vertébrés.

1898-c. RUFFINI (A.). Sopra due modi d'innervazione degli organi di Golgi, etc. Considerazioni fisiologiche sul senso specifico muscolare, *Ric. labor. anat. norm. dell' Univ. Roma*, etc., vol. VI, fasc. 4, p. 231-253, pl. X.

Le dernier paragraphe de ce mémoire contient des réflexions sur le rôle des divers organes sensibles terminaux des muscles.

1899 HUBER (G.-C.). Note on sensory nerve-endings in the extrinsic eye-muscles of the Rabbit. « Atypical motor-endings » of Retzius. *Anat. Anzeiger*, vol. XV, p. 335-342, 3 fig.

L'A. décrit à nouveau et considère comme sensitives les formes spéciales de terminaisons nerveuses décrites par Retzius dans les muscles de l'œil.

1900. CREVATIN (Fr.). Su di alcune particolari forme di terminazioni nervose nei muscoli che muovono l'occhio (*Rendic. Accad. Sc. Istit. Bologna*, 16 décembre), *Bollett. Sc. med.*, ann. 72, sér. 8, vol. I, p. 103, 104, 1 pl.

L'A. considère, avec HUBER, comme sensitives, les terminaisons particulières décrites par Retzius dans les muscles de l'œil.

1900. RUFFINI (A.). Sulle fibre nervose ultraterminale nelle piastre motrice dell'Uomo, et APATHY (S.). Considerazioni sulle osservazioni del Dott. Ruffini. *Riv. di patol. nerv. e ment.*, vol. V, p. 433-444.

Fibrilles nerveuses amyéliniques se détachant des plaques motrices (l'Homme), et se terminant d'une manière encore inconnue hors de la fibre musculaire (fibrilles ultraterminales de RUFFINI). APATHY émet l'hypothèse qu'elles représenteraient la continuation des neurofibrilles, de la plaque motrice jusque dans un réseau interstitiel, encore hypothétique.

1901. PICCONI (G.). Sul rapporto dei corpuscoli di Pacini modificati cogli organi muscolo-tendinei di Golgi e su di uno speciale modo di aggruppamento dei medesimi nel perimio dell' Uomo e dello Scoiattolo (*Atti Accad. fisiocrit. Siena*, sér. 4, vol. XIII, p. 229-230), *Monot. zool. ital.*, XII, n° 11, p. 325-327.

Dans la deuxième partie de cette note, l'A. étudie la disposition et le mode de groupement des corpuscules paciniformes dans le périnymium de l'Homme (fœtus humain de huit mois et demi) et de l'Écureuil. Méthode de Löwit-Fischer, à Tor.

1901. DOGIEL (A.-S.). Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln, und dem Centrum tendineum des Diaphragma beim Menschen und bei Säugethieren. *Arch. mikr. Anat.*, vol. LIX, p. 1-31, pl. I-II.

Important mémoire, surtout pour les fuseaux (voy. § 2). Appareils nerveux terminaux interstitiels dans le diaphragme.

1901. CREVATIN (F.). Sulle fibre nervose ultraterminali (*Rendic. Accad. delle Sc. Istit. di Bologna*), *Bollett. Sc. med.*, ann. 71, sér. 8, vol. I, p. 270, 271.

L'A. considère les fibrilles ultraterminales de Ruffini comme des collatérales motrices.

1901. FUSARI (R.). Présentation de préparations microscopiques démontrant les terminaisons nerveuses dans les muscles striés, dans l'épiderme et dans l'épithélium de la cavité buccale de l'Ammocœtes branchiaux, *C. R. Assoc. anatomistes*, troisième session, Lyon, p. 238, 239.

« Fibrilles ultraterminales » dans les muscles de l'Ammocœte; ce sont des collatérales motrices.

1901. PERRONCITO (A.). Sulla terminazione dei nervi nelle fibre muscolari striate, *Bollett. Soc. med.-chir. Pavia*, 1 feb. 1901, 14 p., 5 fig. Résumé dans: *Rendic. Istit. lomb. di*

Sc. e Lett., sér. 2, vol. XXXIV, p. 164-170, et aussi dans : *C. R. Assoc. anatomistes*, troisième session, Lyon, p. 90-92. Traduction *in ext.* dans : *Arch. ital. Biol.*, vol. XXXVI, p. 245-254.

FA. démontre, par l'étude des terminaisons nerveuses dans les muscles des lézards (méthode à l'or, Lœwit-Fischer-Ruffini) que les « fibrilles ultraterminales » sont des collatérales des fibres motrices ordinaires ayant un point d'origine variable (plaque, fibre), et se terminant généralement sur les fuseaux neuromusculaires.

1901. RUFFINI (A.). Le fibrille ultraterminale nelle terminazioni nervose di senso e la teoria del neurone, *Riv. patol. nerv. e ment.*, vol. VI, p. 70-82.

* 1901. SOMMARIVA. Contributo allo studio delle terminazioni nervose nei muscoli striati, *Monit. zool. ital.*, vol. XII, n° 12.

Fibrilles ultraterminales partant des buissons de Kühne, chez la Grenouille, et se terminant sur des fibres musculaires communes.

1901. ROSSI (E.). Filamenti nervosi (fibrille ultraterminale) nelle piastre motrici della *Lacerta agilis* (*X^e Congr. Soc. freniatr. ital.*, Ancona, 1901), *Riv. sperim. di freniatr.*, vol. XXIX, p. 77, 78 (1903).

Note préliminaire du travail suivant.

1902. ROSSI (E.). Sur les filaments nerveux (fibrilles nerveuses ultraterminales) dans les plaques motrices de *Lacerta agilis*, *Le Néorax*, vol. III, p. 341-346, 1 pl.

1902. CREVATIN (F.). Su di alcune forme di terminazioni nervose nei muscoli dell'occhio del Dromedario, *Rendic. Accad. sc. Istit. Bologna*, N. S., vol. VI, p. 57-61, 1 pl.

Terminaisons en grappes. — Fibrilles ultraterminales. — Terminaisons en capuchons à l'extrémité de fibres musculaires.

1902. PERRONCITO (A.). Studi ulteriori sulle terminazioni dei nervi nei muscoli a fibre striate, *Bollett. Soc. med.-chir. Pavia*, 4 Luglio 1902, 33 p., 2 pl. — Résumé dans : *Rendic. Istit. Lomb. Sc. e Lett.*, sér. 2, vol. XXXV, p. 677-685. — Traduction *in ext.* dans : *Arch. ital. Biol.*, vol. XXXVIII, p. 393-412, 2 pl.

Important travail. — Nouvelles observations de « fibrilles ultraterminales » : revue historique et critique sur ces fibrilles. — Terminaisons à l'extrémité des fibres musculaires (paniers de GIACOMINI) : chez le Léopard, l'A. considère ces terminaisons comme motrices. — Terminaisons en grappes ; FA. les considère comme motrices.

1902 a. CAVALIÉ (M.). Sur les terminaisons nerveuses motrices et sensitives dans les muscles striés chez la Torpille (*Torpedo marmorata*), *C. R. Soc. Biol.* (Réunion biol. Bordeaux), vol. LIV, p. 1279, 1280.

Simple confirmation d'un résultat antérieur de POLOUMORDWONOFF (1898)

1902. TIMOFEEV (D. A.). Ueber die Nervenendigungen im Bauchfelle und in dem Diaphragma der Säugethiere, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LIX, p. 629-646, 1 pl.

Terminaisons nerveuses sensitives interstitielles, libres et encapsulées, dans le diaphragme.

1902-1903. CECCHERELLI (G.). Sulle piastre motrice e sulle fibrille ultraterminale nei muscoli della lingua di *Rana esculenta*, *Monit. zool. ital.*, XIII, n° 9, p. 246, 247, résumé préliminaire ; *in ext.* dans *Arch. ital. Anat. Embriol.*, vol. II, p. 80-86.

Réseau nerveux amylinique interstitiel, dans les muscles de la langue de la Grenouille. Ce réseau est en communication avec les terminaisons motrices par des « fibrilles ultraterminales ».

1903. PERRONCITO (A.). Sulle terminazioni nervose nei muscoli a fibre striate (*Congr. Soc. ital. patol.*, Firenze, oct. 1903), *Gazz. med. ital.*, LIV, n° 52.

Critique du travail précédent de Ceccherelli, à propos des fibrilles ultraterminales et du réseau interstitiel. — Accessoirement, il est aussi question des fuseaux, organes sensitivo-moteurs, et des fibrilles amyliniques fines décrites par FA. en 1902.

1903. DOGIEL (A.-S.). Nervenendigungen in der Pleura des Menschen und der Säugethiere, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LXII, p. 244-250, 1 pl.

Terminaisons nerveuses sensitives dans les muscles intercostaux : fuseaux, terminaisons arboriformes interstitielles.

1904. CECCHERELLI (G.). Sulle « terminazioni nervose a panier » del GIACOMINI, nei muscoli dorsali degli Amphibi anuri adulti, *Anat. Anzeiger*, vol. XXIV, p. 428-435, 6 fig.

S. 2

Bibliographie relative au chapitre II.

Fuseaux neuromusculaires.

1861. WEISMANN (A.). Ueber das Wachsen der quergestreiften Muskeln, nach Beobachtungen am Frosch, *Zeitschr. ration. Med.*, sér. 3, vol. X, p. 263-284, pl. VI, VII.

Découverte, dans les muscles de la Grenouille adulte traités par la potasse à 33 p. 100, de fibres musculaires grêles, presque toujours groupées en fuseaux et ayant la même longueur que le muscle. Fréquemment ces fibres sont reliées entre elles vers le milieu de leur longueur, et enveloppées en ce point par une substance granuleuse. [Il s'agit des fibres musculaires des fuseaux; la substance granuleuse est le reste de la gaine et des terminaisons nerveuses.] Rapprochant ces fuseaux de fibres grêles de certaines fibres musculaires pourvues de séries de noyaux, et de fissurations marginales visibles sur ces dernières fibres [fissurations qui sont artificielles et dues à l'action de la potasse], WEISMANN établit une filiation entre tous ces faits, et admet que les fuseaux de fibres grêles résultent de la multiplication, par fissuration longitudinale, des grosses fibres musculaires portant des séries de noyaux.

- 1862-a. KOELLIKER (A.). Voir § 1.

Le paragraphe 3 (von den Nervenknospen im Hautmuskel des Frosches) se rapporte aux « bourgeons nerveux » [fuseaux neuromusculaires], dont l'A. a malheureusement méconnu les relations avec les fibres nerveuses sensibles. Découverte de la grosse fibre nerveuse, pourvue d'une large gaine de myéline, qui aborde chaque « bourgeon ». L'A. admet l'opinion de WEISMANN et la complète en admettant que la grosse fibre nerveuse bourgeonne entre les fibres musculaires reconstituées, pour leur fournir des terminaisons nerveuses motrices.

- 1862-b. KOELLIKER (A.). Voir § 1.

1862. BEALE (L.-S.). Further observations on the distribution of nerves to the elementary fibres of striped muscles, *Philosoph. transact. roy. Soc. London*, CLII, p. 889-910.

L'A. admet, avec Koelliker, que les fuseaux sont des centres de multiplication des fibres musculaires; il pense que les fibres nouvelles résultent non point de la fissuration de fibres musculaires préexistantes, mais de la croissance de « sarcoplastes ». Il a vu les nerfs se terminer dans le renflement des *nerve-tufts* (fuseaux), par des extrémités amyéliniques, chez la Grenouille.

- 1863-a. KÜHNE (W.). Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln, (*Virchow's Arch. pathol. Anat.*, vol. XXVII, p. 508-533, pl. XI.

« Muskelspindeln » dans les muscles du Rat. Renflement fusiforme de la fibre musculaire grêle [il s'agit de fuseaux simples]; disparition partielle ou totale de la striation et abondance des noyaux dans le renfle-

ment; épaisseur inaccoutumée de la fibre nerveuse. L'A. croit à un état de croissance incomplet d'une fibre musculaire (p. 509, 521). [Première description et représentation exactes, quoique données accessoirement, des fuseaux.]

- 1863-b. KÜHNE (W.). Die Muskelspindeln. Ein Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Muskeln und Nervenfasern, (*Virchow's Arch. pathol. Anat.*, vol. XXVIII, p. 528-537, pl. XV.

Fuseaux de la Souris. L'A. trouve environ 1 fuseau p. 100 fibres musculaires. Développement de la description donnée dans le mémoire précédent. Première description de la gaine du fuseau, qui continue celle du nerf.

Fuseaux de la Grenouille. L'A. les a trouvés en toutes saisons (contrairement à KOELLIKER). Gaine, entourant le faisceau de fibres musculaires. L'A. admet que les fuseaux musculaires sont en relation avec le développement des fibres musculaires et des nerfs.

1864. KÜHSE (W.). Ueber die Endigung der Nerven in den Nerven-hügeln der Muskeln, (*Virchow's Arch. path. Anat.*, vol. XXX, p. 187-220, pl. IX.

P. 205. Description faite accessoirement des fuseaux musculaires de la Couleuvre à collier. Chaque muscle peaucier abdominal contient un fuseau. L'A. fait des réserves sur l'opinion antérieurement acceptée par lui au sujet de la signification des fuseaux.

[Les descriptions et dessins de Kühse, 1863-1864, faits pour la plupart d'après des préparations de muscles frais dissociés dans le sérum, sont remarquables et en grande partie exacts.]

1865. BEALE (L.-S.). On the ultimate nerve-fibers distributed to muscle and some other tissues, with observations upon the structure and probable mode of action of a nervous mechanism. (Croonian lecture), *Proceed. roy. Soc. London*, vol. XIV, p. 229-268.

Même opinion qu'en 1862 au sujet des « nerve-tufts ». — Fait important : ces formations (qui ne sont autres que les fuseaux neuromusculaires) sont abordées chez la Grenouille par deux nerfs distincts : l'un, comprenant de grosses fibres myéliniques, pénètre dans le renflement, et musculaires; — l'autre, formé de fibres myéliniques courtes, aborde en dehors du renflement (parfois de part et d'autre) et se détache parfois d'un nerf moteur ordinaire. [Cette description, fort exacte, est restée ignorée.]

1867. KOELLIKER (A.). *Handbuch der Gewebelehre des Menschen* (5^e édit., trad. franç. par M. SÉE, 1868, Paris, Masson, éditeur).

Aucune donnée nouvelle sur les nerfs sensitifs des muscles, ni sur les fuseaux. L'A. donne à ceux-ci le nom de *Muskelsknospen*.

- *1877. EISENLOHR. Mittheilungen über anatomische Befunde bei spinaler Kinderlähmung, *Tageblatt d. 59^e Versamm. deutscher Naturforscher u. Aerzte zu Hamburg*.

L'A. a rencontré dans les muscles d'individus atteints de paralysie spinale infantile des fuseaux de fibres musculaires isolés par une gaine conjonctive, qui correspondent comme on le sut plus tard aux fuseaux neuromusculaires vus [pour la première fois] en coupe transversale [cité par FRÄNKEL, 1878].

1878. FRÄNKEL (E.). Ueber Veränderungen quergestreifter Muskeln, bei Phtisikern, (*Virchow's Arch. path. Anat.*, vol. LXXIII, p. 380-398, pl. VIII.

Sous le nom d'« umschürte Bündel », l'A. décrit des coupes transversales de fuseaux neuromusculaires. Ces formations existant non seulement chez les phtisiques, mais encore chez les sujets sains (en abondance beaucoup moindre), ce que l'A. considère comme pathologique, c'est seulement leur fréquence et leur grand développement; il les considère comme des fuseaux musculaires ensermés par le tissu fibreux, et en voie d'atrophie.

- *1878. KRASKE (P.). *Experimentelle Studien über die Regeneration der quergestreiften Muskeln*, Habilitationsschrift, Halle, 30 p., 2 pl.

L'A. considère ce que l'on sut plus tard être les fuseaux neuromusculaires comme des fuseaux musculaires en voie d'atrophie physiologique.

1878. RANVIER (L.). *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. II, Paris, Masson (voir p. 313-318, pl. VII, fig. 7).

L'A. s'occupe des fuseaux des Reptiles (Couleuvre, Lézard) et donne une description exacte de la fibre musculaire, de la gaine lamelleuse et des fibres nerveuses myéliniques. Il pense que les fuseaux de Kühne ne sont pas des fibres musculaires en voie de développement, ni d'atrophie, mais des formations d'une nature particulière.

1878. RENAULT (J.). Article « Système nerveux » du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, publié sous la direction de A. DECHAMBRE, voir p. 434-436.

Fuseaux unifasciculaires de la Grenouille, dépassant la ligne d'insertion musculo-tendineuse. Terminaisons nerveuses des fuseaux du Lézard. Théorie du « Signal ».

- *1880. ROTH (W.) [en russe]. Sur les troncs neuromusculaires, *C. R. de la Soc. physico-méd. de Moscou*, avril 1880.

L'A. décrit des coupes transversales de fuseaux neuromusculaires. Il les a trouvés dans des muscles atrophiques et des muscles sains, chez l'Homme, et chez divers Mammifères. Il les considère comme des formations physiologiques ayant un certain rapport avec les nerfs. Travail important, mais passé inaperçu. [Cité d'après ROTH, 1885.]

- *1880-a. GOLGI (C.). Contribuzioni all' istologia dei muscoli volontari, *Annali univers. di Medic.*, vol. CCCLI, et *Rendic. d. R. Istit. Lomb.*, vol. XIII, fasc. 1, p. 25-31.

- *1880-b. GOLGI (C.). Annotazioni intorno all' istologia normale e patologica dei muscoli volontari, *Arch. p. le sc. med.*, vol. V, n° 11, 2 pl.

Ces mémoires ont été réimprimés en 1903, dans :

- GOLGI (C.). *Opera omnia*, vol. I (Milano, Ulr. Hoepli, éd.), Contribuzione all' istologia normale e patologica dei muscoli volontari, p. 199-234, pl. VIII, IX.

Sous le nom de « fascetti di fibre imperfettamente sviluppate e circondate da particolare guaina », l'A. décrit fort exactement les fuseaux neuromusculaires, tant d'après des coupes transversales que d'après des dissolutions : fibres musculaires avec leurs caractères spéciaux, gaine lamelleuse comparable à celle des corpuscules de Pacini, espace périfasciculaire contenant des leucocytes, vaisseaux sanguins et nerfs myéliniques. L'A. dit que ces formations sont normales; il pense que l'espace périfasciculaire est en rapport avec les vaisseaux lymphatiques; il s'abstient d'hypothèses physiologiques.

[Travail important, remarquable et resté longtemps méconnu.]

1881. MILLBACHER (H. von). Beitrag zur Pathologie des quergestreiften Muskels, *Inaug. Dissert.*, Leipzig, et *Deut. Arch. klin. Med.*, vol. XXX, p. 304-331, pl. IV (1882).

Étudiant les altérations des muscles consécutives à diverses maladies aiguës ou chroniques, l'A. est amené à considérer les « umschürte Bündel » de FRÄNKEL [correspondant à des fuseaux neuromusculaires vus en coupe transversale] comme des étapes de la sclérose périfasciculaire. [Les trois modalités que l'A. décrit, et qu'il considère comme des phases successives d'un processus pathologique, correspondent en réalité à des coupes transversales passant en diverses régions de fuseaux normaux ou plus ou moins altérés.]

1883. BREMER (L.). Ueber die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfasern, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XXII, p. 318-356, pl. XII, XIII.

L'A. étudie les fuseaux musculaires chez les Brachiens, les Reptiles et les Mammifères. Il les considère comme un stade de développement des fibres musculaires : des fibres musculaires adultes se détachent, par fissuration marginale, des fibres musculaires grêles, d'abord dépourvues de terminaisons nerveuses. Le fuseau musculaire n'est qu'une étape de cette évolution correspondant au développement des terminaisons nerveuses dans les jeunes fibres.

L'A. a décrit et représenté assez exactement, tels qu'on les voit après l'action de l'acide formique et du chlorure d'or [c'est-à-dire fréquemment altérés], les fuseaux du Lézard. Mais il arrange chronologiquement, d'une manière tout artificielle, des aspects, différents si c'est vrai, mais non successifs.

Il y a cependant dans ce mémoire des faits importants, en partie exacts. Ainsi l'A. a vu que tout fuseau reçoit deux terminaisons nerveuses; l'une, siégeant sur la partie renflée du fuseau, et fournie par une grosse fibre myélinique; l'autre, siégeant plus près d'une extrémité, ressemblant aux terminaisons ombelliformes, et fournie par une fibre myélinique grêle ou amyélinique. L'A. considère la première comme motrice, et la deuxième comme sensitive. [C'est l'inverse qui est vrai.]

L'A. a aussi décrit et figuré des fibrilles se détachant de plaques motrices, et fournissant des terminaisons ombelliformes à des fuseaux voisins [fibrilles ultraterminales de RUPPRECHT (1900) ou collatérales motrices de FERROSGRO (1901)].

1884. BABINSKI (J.). Sur un cas de myélite chronique diffuse, etc., *Revue de méd.*, vol. IV, p. 239-252.

Constatation, dans certains muscles, de figures [correspondant aux fuseaux] interprétées par l'A. comme des faisceaux de fibres musculaires, avec leurs nerfs et vaisseaux, entourés par un anneau de sclérose.

1884. MAYS (K.). Voir § 1.

*1885. TRINCHESE (S.). Morfologia delle terminazioni nervose motrici periferiche dei vertebrati, *Atti d. R. Accad. d. Lincei*.

1886. TRINCHESE (S.). Come le fibre muscolari in via di sviluppo si uniscono alle fibre nervose, *Atti d. R. Accad. dei Lincei*.
Comment les fibres musculaires en voie de développement s'unissent aux fibres nerveuses, *Arch. ital. Biol.*, vol. VII, p. 376-378.

Fuseaux des Reptiles (*Platydictylus mauritanicus*): chlorure d'or. L'A. considère les fuseaux comme des fibres musculaires en voie de développement; il en donne une description obscure et fantaisiste.

1886. BABINSKI (J.). Sur la présence, dans les muscles striés de l'Homme, d'un système spécial constitué par des groupes de petites fibres musculaires entourées d'une gaine lamelleuse, *C. R. Soc. Biol.*, p. 629-631.

Pas de faits nouveaux. L'A. modifie l'opinion antérieurement exprimée par lui (1885) sur la signification des fuseaux, et les considère comme résultant de l'atrophie physiologique de faisceaux musculaires.

1887. WESTPHAL (C.). Zwei Schwestern mit pseudo-Hypertrophie der Muskeln, *Charité Annalen*, vol. XII, p. 447-458.

L'A. décrit, sans en connaître la signification, des fuseaux neuromusculaires dans un cas de myopathie pseudohypertrophique. Le reste du tissu musculaire était remplacé par du tissu adipeux (p. 458).

1887. ROTH (W.). Ueber neuromuskuläre Stemmchen in den willkürlichen Muskeln, *Centralbl. med. Wissensch.*, vol. XXV, p. 129-131.

L'A. reproduit sa communication de 1886, qui avait passé complètement inaperçue.

1887. CATTANEO (A.). Sugli organi nervosi terminali muscolo-tendinei in condizioni normali e sul loro modo di comportarsi in seguito al taglio delle radici nervose dei nervi spinali, *Mem. Accad. Sc. Torino*, série 2, vol. XXXVIII. (1888). Organes nerveux musculo-tendineux, leurs conditions normales et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et des nerfs spiniaux, *Arch. ital. Biol.*, vol. X, p. 337-357, 2 pl.

Mémoire consacré principalement aux organes musculotendineux de Golgi. Accessoirement l'A. (p. 346) donne quelques détails sur les fuseaux musculaires, et fait ressortir leurs rapports avec les organes musculotendineux.

1888. EICHENORST (H.). Neuritis fascians (ein Beitrag zur Lehre von der Alkoholneuritis), (*Virchow's Arch. path. Anat.*, vol. CXII, p. 237-259).

L'A. décrit sous le nom de neuritis fascians une forme de névrite, caractérisée par la sclérose fasciculante des petits nerfs musculaires et des faisceaux de fibres musculaires auxquels ils se distribuent. Il s'agit de fuseaux neuromusculaires, vus en coupe transversale.]

1888. FÉLIX (W.). Teilungerscheinungen an quergestreiften Muskeln menschlicher Embryonen, *Verhandl. Anat. Gesellsch.*, 2^e Versamml., Würzburg, Demonstr., *Anat. Anzeiger*, vol. III, p. 719, 720.

[Note préliminaire, voir FÉLIX 1889.]

1888-a. KERSCHNER (L.). Bemerkungen über ein besonderes Muskelsystem im willkürlichen Muskel, *Anat. Anzeiger*, vol. III (n^o 4-5, 1^{er} février 1888), p. 126-132.

Rapprochant ses propres constatations (étude des muscles des animaux et de l'Homme à divers âges, par la dissociation et les coupes en séries) des données éparses dans la littérature (et qu'il rassemble à peu près complètement pour la première fois), l'A. démontre que des formations décrites jusqu'alors sous des noms divers, dans les muscles normaux et pathologiques, correspondent à un seul et même objet, de structure complexe, existant normalement dans la plupart des muscles, et qui est le fuseau musculaire de KÜHNÉ. — L'A. donne une description sommaire, mais assez complète (terminaisons nerveuses exceptées) des fuseaux et passe rapidement en revue leurs variations dans les diverses classes de Vertébrés. — Il montre ensuite que les fuseaux ne sont ni des formations pathologiques, ni des centres de multiplication des fibres musculaires; il émet, en s'appuyant sur des arguments morphologiques, l'hypothèse que ce sont des organes terminaux sensibles recevant les sensations musculaires.

1888-b. KERSCHNER (L.). Voy. § 1.

Rapprochement physiologique des fuseaux musculaires et des autres dispositifs nerveux sensitifs des tendons, etc. — Première description exacte, quoique trop sommaire, des deux ordres de terminaisons nerveuses dans les fuseaux musculaires. Fibres sensitives: terminaison en spirale autour des fibres musculaires. Fibres motrices.

1888. RAMON Y CAJAL (S.). Terminaciones nerviosas en los husos musculares de la rana, *Rivista trim. Histol. norm. y patol.*, vol. I, fasc. 1 (mai 1880).

Étude au moyen de la méthode d'Ehrlich (bleu de méthylène) des terminaisons nerveuses, principalement dans le muscle peaucier thoracique de la Grenouille. — Description sommaire (1 fig.) des fuseaux et de leur double innervation, sensitive et motrice. Première description exacte de ces terminaisons, chez la Grenouille. L'A. exprime l'opinion que les fuseaux sont des organes sensitifs. [Cet important travail est indépendant de ceux de KERSCHNER, dont l'A. n'avait pas connaissance.]

1888-a. SIEMERLING (E.). Ein Fall von gummoëser Erkrankung der Hirnbasis mit Betheiligung des chiasma nervorum opticorum, *Arch. f. Psychyatrie*, vol. XIX, p. 400-437.

(P. 423). L'A. décrit un corps qu'il considère comme un fuseau musculaire, dans le muscle droit inférieur de l'œil ayant subi une atrophie considérable ?

1888-b. SIEMERLING (E.). Kurze Bemerkung zu der von EICHHORST sogenannten Neuritis fascians, *Arch. f. Psychiatrie*, vol. XIX, p. 824, 825.

Critique fondée de la « neuritis fascians » d'Eichhorst. L'A. considère les fuseaux comme une formation qui existe normalement dans les muscles. Il a remarqué que les lésions les plus diverses des muscles n'ont pas de retentissement appréciable sur les fuseaux.

1889. SIEMERLING (E.). Ein Fall von Alkoholneuritis mit hervorragender Betheiligung des Muskelapparates, nebst Bemerkungen über das Vorkommen neuromuskulärer Stammchen in der Muskulatur, *Charité Annalen*, vol. XIV, p. 443-453.

(P. 453). L'A. dit que dans un cas de névrite alcoolique les fuseaux ont joui d'une certaine immunité vis-à-vis des processus pathologiques.

Toutefois il n'en est pas toujours ainsi, et dans deux cas d'intoxication phosphorée, l'A. trouva les fibres musculaires remplies de globules de graisse.

1889. BABINSKI (J.). Faisceaux neuromusculaires (critique du travail de M. EICHHORST sur la « neuritis fascians », *Arch. méd. experim. et anat. path.*, vol. I, p. 416-420, pl. 11.

Ce mémoire ne contient rien de nouveau.

1889. FÉLIX (W.). Ueber Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen, *Zeitschr. wiss. Zool.*, vol. XLVIII, p. 224-359, pl. 15, 16.

L'A. considère, avec KOELLIKER, les fuseaux musculaires comme des centres de prolifération des fibres musculaires, et cherche à étayer cette opinion par l'étude des muscles d'embryons humains.

1889. KOELLIKER (A.). Voy. § 1.

(§ 114). Description des fuseaux (Muskelknospen de l'A.) de la Grenouille, des Mammifères, des Reptiles. L'A. confirme la découverte de la terminaison spirale des fibres amyéliniques autour des fibres musculaires vers le milieu de la longueur du fuseau (KENSCHEN). Il persiste dans son opinion première au sujet de la signification physiologique de ces organes.

1890. FRANQUÉ (O. VON). Beiträge zur Kenntniss der Muskelknospen, *Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg*, vol. XXIV, 30 p., 1 pl.

Étude des fuseaux de la Grenouille, de divers Reptiles et de l'Homme. Il n'est pas question des terminaisons nerveuses. Pas de faits nouveaux notables. L'A. défend l'opinion de Koelliker au sujet de la signification physiologique des fuseaux.

*1890. SANTESSON (C.-G.). Einige Worte über die Neubildung von Muskelfasern und die sogenannten « Muskelspindeln », *Verhandl. d. biol. Vereins Stockholm*, vol. III, p. 26-30 (d'après une analyse du *Jahresbericht von Hermann u. Schwalbe*, vol. XIX, p. 121).

Ayant trouvé les fuseaux très abondants dans un cas d'atrophie musculaire progressive, principalement dans les muscles les plus atrophiés, l'A. pense que les fuseaux représentent un processus de réparation dans les muscles malades.

1890. DOGIEL (A.-S.). Methylenblaureaction der motorischen Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XXXV, p. 305-320, pl. XVI.

Description de l'innervation [sensitive seulement] des fuseaux du muscle thoracique de la Grenouille.

1890-a. PILLIET (A.). Gaines concentriques autour de corps neuromusculaires, *Bull. Soc. Anat. (Paris)*, p. 275, 276.

1890-b. PILLIET (A.). Note sur des corps neuromusculaires à enveloppe semblable à celle des corpuscules de Pacini, *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 313, 314.

1890-c. PILLIET (A.). Sur les corps neuromusculaires à gaines paciniennes, *Journal anat. et physiol.*, vol. XXVI, p. 602, 616.

L'A. a rencontré ces corps à gaines paciniennes [fuseaux neuromusculaires] dans les muscles de sujets morts de nombreuses maladies diverses : les lésions ne paraissent pas retentir sur leur propre structure. Variations dans les dimensions de ces corps et dans la structure de leur gaine lamelleuse. L'A. les rapproche des corps paciniformes et conclut à leur signification d'organes sensibles.

1890. BLOCQ (P.) et MARINESCO (G.). Sur la morphologie des faisceaux neuromusculaires, *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 398, 400.

Les A. insistent sur l'intégrité de ces organes dans les maladies qui s'accompagnent de lésions musculaires, même très marquées. Description des coupes transversales. Variétés d'aspect de ces coupes.

1890. ONANOFF (I.). Sur la nature des faisceaux neuromusculaires, *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 432, 433.

Cette note d'une page est le résumé d'un travail qui n'a jamais paru. Elle a passé complètement inaperçue, quoique son importance soit de

premier ordre. Démonstration expérimentale de l'existence de nerfs moteurs et de nerfs sensitifs propres aux fuseaux; atrophie neuropathique lente des fibres musculaires des fuseaux; les fuseaux sont le point de départ de la plupart des fibres nerveuses sensitives des muscles.

1891. TRINGHESI (S.). Contribuzione à la connaissance des fuseaux musculaires (*Mem. d. R. Accad. d. sc. d. Ist. Bologna*), *Arch. ital. Biol.*, vol. XIV, p. 221-230.

L'A. a étudié les fuseaux chez des représentants des quatre classes supérieures des Vertébrés. Il les considère comme des stades du développement et de l'innervation de nouvelles fibres musculaires. Il donne de ce processus une description difficilement compréhensible.

1891. ERB (W.). Dystrophia muscularis progressiva, *deut. Zeitschr. Nervenheilk.*, vol. I.

L'A. dit incidemment que les « Muskelknospen » sont en relation avec la régénération du tissu musculaire.

1891. CHRISTOMANOS (A.) et STROESSNER (E.). Beitrag zur Kenntniss der Muskelspindeln, *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-naturwiss. Kl.*, vol. C. Abth. III, p. 417-435, 4 pl.

Dans cet important et excellent mémoire, la structure et le développement des fuseaux musculaires de l'Homme sont traités assez complètement avec des détails nouveaux; on ne relève aucune erreur notable; étude des fuseaux par la méthode des coupes en séries; la question des terminaisons nerveuses n'est pas abordée. Les A. critiquent fort justement les théories qui font des fuseaux soit un centre de multiplication, soit un lieu de disparition des fibres musculaires; ils inclinent vers l'opinion de KERSCHNER.

1892. MAYS (K.). Ueber die Entwicklung der motorischen Nervenendigung, *Zeitschr. Biol.*, vol. XXIX (N. F. vol. XI), p. 41-85.

(P. 49-59). Discussion des théories relatives à la signification physiologique des fuseaux. L'A. ne se rallie à aucune conclusion.

- 1892-a. THANHOFFER (L. VON). Ueber die Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern und über Re- und Degeneration derselben im lebenden Körper, *Anat. Anzeiger*, vol. VII, p. 635-638.

Communication préliminaire. Description confuse. L'A. admet qu'il y a dans les fuseaux musculaires des terminaisons sensitives, et d'autres motrices. Il pense que les fuseaux sont des centres de néoformation de fibres musculaires.

- 1892-b. THANHOFFER (L. VON). Neuere Beiträge zur Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern, *Math. naturwiss. Ber. aus Ungarn*, vol. XI (1894), p. 22-65, 9 pl.

L'A. décrit obscurément, mais figure exactement les terminaisons en rubans spiraux dans les fuseaux de la Souris (pl. VII, fig. 1 et 3).

1892. KERSCHNER (L.). Ueber Muskelspindeln, *Verhandl. anat. Gesellsch.*, 6^e Versamml., Wien, p. 85-89.

L'A. fait encore une fois ressortir les raisons qui doivent faire considérer les fuseaux musculaires comme des organes sensitifs, et insiste sur l'existence de véritables terminaisons en plaques motrices, situées à distance de la terminaison sensitive. Il réfute ensuite les arguments qu'ont fait valoir les partisans de la théorie de la multiplication des fibres musculaires dans les fuseaux. L'A. indique la technique qui lui a servi à mettre en évidence les terminaisons nerveuses, dans les fuseaux (principalement méthode de Lewit modifiée, à l'acide formique et au chlorure d'or). — Cette communication était suivie de démonstration de préparations.

1892. EBNER (V. VON). *Verhandl. anat. Gesellsch.*, 6^e Versamml., Wien, p. 85.

En présentant la communication précédente de KERSCHNER, EBNER insiste sur l'existence, dans les fuseaux, de deux sortes de terminaisons nerveuses, dont l'une est analogue aux plaques motrices, et l'autre comparable à celle des organes neuro-tendineux de Golgi. Il partage l'opinion de KERSCHNER sur la signification des fuseaux.

1892. RUFFINI (A.). Sulla terminazione nervosa nei fusi muscolari e sul loro significato fisiologico, *Atti. Accad. d. Lincei*, ann. 289, série 2, Rendic., Cl. d. Sc. fis., mat. e natur., vol. I, f. 1, p. 31-38. — Sur la terminaison nerveuse dans les fuseaux musculaires et sur leur signification physiologique, *Arch. ital. Biol.*, vol. XVIII, p. 106-114, 3 fig.

Travail consacré aux terminaisons nerveuses dans les fuseaux musculaires de l'Homme et surtout du Chat, étudiés par la méthode de Fischer (acide formique, chlorure d'or). Description détaillée, accompagnée d'une bonne figure de la « terminaison à rubans annulaires » des fuseaux du Chat. Terminaisons à fleurs. Terminaisons en plaques. Quelques renseignements sur les terminaisons nerveuses des fuseaux de l'Homme. L'A. admet, sous réserves, que les fuseaux sont des organes sensitifs.

1893. VOLKMAN (R.). Regeneration quergestreiften Muskelgewebes beim Menschen und Säugthier, (*Ziegler's*) *Beiträge path. Anat.*, vol. XII.

(P. 320). Les fuseaux n'ont rien à voir avec la régénération du tissu musculaire. L'A. pense qu'ils sont en relation avec la croissance normale du muscle.

1893. KERSCHNER (L.). Ueber die Fortschritte in der Erkenntniss der Muskelspindeln, *Anat. Anzeiger*, vol. VIII, n^o 14-15 (3 juin), p. 449-458.

L'A. passe en revue les travaux parus sur les fuseaux musculaires depuis ses premières publications. Il expose sommairement les points principaux de chaque travail et classe les opinions exprimées. Il réfute encore une fois la théorie des centres de prolifération, et justifie son opinion d'après laquelle les fuseaux musculaires sont des organes sensitifs. Il donne ensuite une description plus détaillée que dans ses travaux précédents des terminaisons nerveuses dans les fuseaux chez les Mammifères.

féres, les Reptiles et les Amphibiens; il montre, le premier, par une étude anatomocomparative rapide, la contingence des formes de terminaisons sensibles (notamment de la terminaison annulospirale de RUFFINI). L'A. en étudiant les fibres nerveuses des fuseaux dans certaines maladies de la moelle épinière, a constaté l'extrême lenteur de leur dégénérescence.

1893. RUFFINI (A.). Considerazioni critiche sui recenti studi dell'apparato nervoso nei fusi muscolari, *Anat. Anzeiger*, vol. IX, p. 80-88.

Article de polémique contre KERSCHNER.

1894. KERSCHNER (L.). Bemerkungen zu A. RUFFINI's Aufsatz: Considerazioni critiche sui recenti studi dell'apparato nervoso nei fusi muscolari, *Anat. Anzeiger*, vol. IX, p. 553-562.

Réponse à RUFFINI.

Aucun fait nouveau ne ressort de la polémique entre les deux A. L'un et l'autre ont droit à une place considérable dans l'histoire des fuseaux neuromusculaires. KERSCHNER a eu le mérite: de décrire pour la première fois la terminaison spirale; de distinguer avec précision les terminaisons motrices des terminaisons sensibles des fuseaux; de synthétiser les données disparates des auteurs précédents; de résumer les théories de la myosclérose et des centres de prolifération; d'indiquer la signification exacte de ces organes. Il est regrettable qu'il n'ait donné aucune figure, que ses descriptions soient restées sommaires et que le mémoire détaillé qu'il annonçait n'ait jamais paru. Pour sa part RUFFINI, sans parler pour le moment de ses travaux ultérieurs, a le mérite d'avoir donné la première description à la fois détaillée et exacte, et la première bonne figure de la terminaison annulospirale.

1894. FORSTER (LARA). Zur Kenntniss der Muskelspindeln, *Inaug. Dissert.*, Bern, 34 p. et (*Virchow's Arch. path. Anat.*, vol. CXXXVII, p. 121-154, 1 pl.

Étude des fuseaux de l'Homme, par la méthode des coupes. Dans la première partie, l'A. étudie les fuseaux à l'état normal: pas de faits nouveaux importants. Dans la deuxième partie, l'A. étudie les fuseaux dans trois cas pathologiques. L'une de ces observations est extrêmement importante: myélite transverse puerpérale, morte un an après le début, destruction complète de la moelle au-dessous de la sixième paire dorsale, disparition complète des fibres musculaires ordinaires dans les muscles correspondant à la lésion, conservation d'une partie des fibres des troncs nerveux musculaires, conservation des fibres musculaires et de la majeure partie des fibres nerveuses des fuseaux, dégénérescence des racines spinales antérieures, intégrité des ganglions spinaux et des racines postérieures. L'A. conclut de ces faits que les fuseaux musculaires n'ont rien de commun avec la croissance et la régénération des fibres musculaires, mais que ce sont des organes nerveux sensitifs.

- 1894-a. SHERRINGTON (C.-S.). Voy. § 1.

- 1894-b. SHERRINGTON (C.-S.). Voy. § 1.

Voici le sommaire de ce qui concerne les fuseaux. Historique; persistance des nerfs propres des fuseaux après section des racines antérieures; description histologique des fuseaux, beaucoup plus détaillée que celles données jusqu'alors (fibres musculaires, gaine, nerfs, etc.). Persistance des fibres musculaires longtemps après la section du sciatique. Topographie et répartition des fuseaux dans les muscles; toutes les fibres nerveuses centripètes des muscles ne proviennent pas des fuseaux.

1895. WEISS (G.) et DUTIL (A.). Sur le développement des terminaisons nerveuses (fuseaux neuromusculaires et plaques motrices) dans les muscles à fibres striées. *C. R. Acad. sc. (Paris)*, vol. CXXI, p. 613-615.

Embryons de Cobaye, chlorure d'or. Les fibres nerveuses aboutissant aux fuseaux neuromusculaires et aux organes de Golgi se développent avant les fibres nerveuses destinées aux plaques motrices.

Les fuseaux ne prennent aucune part au développement des fibres musculaires communes et de leurs plaques motrices. Ils constituent vraisemblablement des organes sensitifs à rapprocher des organes neurotendineux de Golgi.

- 1896-a. WEISS (G.) et DUTIL (A.). Recherches sur le fuseau neuromusculaire, *C. R. Soc. de Biol. (Paris)*, 14 mars 1896, p. 290-291.

Constatation d'une fibre nerveuse donnant, au niveau d'un étranglement annulaire, deux branches: l'une se rendant à un fuseau neuromusculaire, l'autre se rendant à un organe neurotendineux de Golgi. Donc le fuseau est un organe sensitif. C'est aussi un organe contractile, car ses fibres musculaires portent des plaques motrices.

- 1896-b. WEISS (G.) et DUTIL (A.). Recherches sur le fuseau neuromusculaire, *Arch. de Physiol.*, vol. XXVIII, p. 368-379, 2 pl.

Outre le développement des faits signalés dans les deux précédentes communications et qui présentent seuls un caractère de nouveauté, on trouve encore dans ce mémoire: étude histologique des fuseaux (fibres musculaires, striation, noyaux, — terminaisons nerveuses, — situation, nombre des fuseaux), leur signification physiologique, analogie avec les organes de Golgi. Quelques bonnes figures.

- *1896-a. SHILER (CHR.). The sensory end-organs of voluntary muscle, *Cleveland med. Gaz.*, vol. II, p. 595.

- 1896-b. SHILER (CHR.). Ueber Muskelspindeln und intramuskuläre Nervenendigungen bei Schlangen und Fröschen, *Arch. mikr. Anat.*, vol. XLVI.

Étude faite au moyen d'une méthode imaginée par l'auteur et publiée dans un travail antérieur: macération du tissu musculaire dans un liquide dissolvant la substance colligène du tissu conjonctif, ensuite coloration des nerfs par l'hématoxyline.

Ce travail, dans lequel aucune mention n'est faite des travaux antérieurs, ne renferme aucun fait nouveau notable, et n'a qu'une valeur minime. L'A. a entrevu chez les Serpents deux variétés de fuseaux: il décrit aux fuseaux des Serpents et de la Grenouille des terminaisons nerveuses motrices; il pense que les fuseaux sont des organes sensitifs.

1896. GUDDEN (H.). Klinische und anatomische Beiträge zur Kenntnis der multiplen Alkoholneuritis nebst Bemerkungen über die Regenerations Vorgänge im peripheren Nervensystem, *Arch. f. Psychiatric*, vol. XXVIII, p. 643-741.

(P. 697). Dans un cas de névrite, l'auteur aurait trouvé quelques lésions [qui nous paraissent fort douteuses] des fibres musculaires du fuseau.

1896. RUFFINI (A.). Sulla fine anatomia dei fusi neuromuscolari del gatto e sul loro significato fisiologico, *Monit. zool. ital.*, vol. VII, p. 49-52. [Ce travail a été aussi communiqué à l'*Accad. med. fisica* de Florence, le 24 février 1896.]

Voir RUFFINI, 1898.

1897. RUFFINI (A.) Observations on sensory nerve-ending in voluntary muscles, *Brain (a Journ. of Neurol.)*, vol. XX, p. 368-374.

Voir RUFFINI, 1898.

1897. HUBER (G.-C.) et DE WITT (LYD.). Ending of sensory and motor nerves in the « muscle-spindles » of voluntary muscles, with demonstration of preparations (*Amer. physiol. Soc.*) *Science*, N. S., vol. V, p. 908, 909.

Communication préliminaire; voir 1898.

1897. RAMON Y CAJAL (S.). Terminaciones nerviosas en los husos musculares de la rana (1 fig.), *Riv. trim. microgr.*, vol. II, fasc. 3-4, p. 181-185.

La communication faite par l'A. en 1888 ayant passé complètement inaperçue, il en reproduit d'abord intégralement le texte. — L'A. ajoute ensuite quelques remarques relatives aux terminaisons nerveuses motrices des fuseaux, au non-fusionnement des fibres musculaires dans la région équatoriale, à la situation de l'arborisation sensitive.

1897. LANGHANS (TH.). Anatomische Beiträge zur Kenntniss der Cretinen, (*Virchow's Arch. path. Anat.*), vol. CXLIX, p. 155-187.

Voy. p. 178-186: Die Muskelspindeln. — L'A. rappelle quelques données des auteurs antérieurs sur les fuseaux, et notamment l'observation capitale de Fournier (1894). Il a constaté dans les fuseaux de l'Homme des cellules vésiculeuses analogues à celles des troncs nerveux. Il insiste sur l'importance physiologique de la clôture hermetique de l'espace fusale. — Étude des fuseaux dans le tabès: les fuseaux sont normaux, sauf peut-être les nerfs dont les lésions possibles sont difficiles à apprécier. — Étude des fuseaux chez les crétiens: l'A. a constaté l'extinction des lamelles internes de la gaine, l'excrétion de mucine dans l'espace fusale, de la densification du tissu conjonctif axial, lésions qui ne sont probablement pas spéciales aux crétiens.

1897. SPILLER (W.-G.). The neuromuscular Bundles (Muskelknospen, Muskelspindeln, Faisceaux neuromusculaires), *Journ. of nerv. and ment. Disease*, vol. XXIV, 626-630.

Travail inspiré par Déjerine. Intégrité des fuseaux dans un cas d'atrophie musculaire.

1897. BATTEN (F.-E.). The muscle-spindles under pathological conditions. *Brain (Journ. of Neurol.)*, vol. XX, p. 138-179, 8 pl.

Historique Étendu. — Étude des fuseaux de l'Homme à l'état normal et dans diverses maladies. Méthodes: coupes, fixations et colorations ordinaires, méthode de Marchi, de Pal; dissociations, méthode de Sihler. — La partie consacrée à l'histologie normale contient de nombreux faits, sans nouveautés saillantes. Fuseaux dans certaines maladies: dans six cas de paralysie infantile, fuseaux intacts; dans deux cas de tabès, fuseaux intacts, dans un troisième cas, lésions des fibres amyéliniques terminales (?); dans un cas de myopathie primitive (forme Leyden), trois cas d'atrophie musculaire myélopathique et plusieurs cas de névrites, fuseaux intacts; dans un cas de paralysie ancienne du plexus brachial, lésions dégénératives des fuseaux. Après section du sciatique, dégénération excessivement lente des fibres musculaires fusales. [Les figures (photogrammes) sont dépourvues de valeur démonstrative. Les méthodes employées par l'A. montrent bien l'absence de lésions grossières mais sont absolument insuffisantes pour déceler des lésions fines, notamment des terminaisons nerveuses.]

1897. GRÜNBAUM (A.-S.). Note on muscle-spindles in pseudo-hypertrophic paralysis, *Brain (Journ. of Neurol.)*, vol. XX, p. 365-367, 2 pl.

Dans un cas de myopathie pseudo-hypertrophique, les fuseaux sont trouvés à peu près intacts, ou avec des lésions minimales et douteuses.

1897. HORSLEY (V.). Short note on sense organs in muscle and on preservation of muscle-spindles in conditions of extreme muscular atrophy following section of the motor nerve, *Brain (Journ. of Neurol.)*, vol. XX, p. 375, 376, 2 pl.

Intégrité des fuseaux longtemps après la section du sciatique chez le Chat.

1897. MORPURGO (B.). Ueber Activitäts-Hypertrophie der willkürlichen Muskeln, (*Virchow's Arch. path. Anat.*), vol. CL, p. 522-554.

Les fibres musculaires des fuseaux ne participent pas à l'hypertrophie physiologique subie par le muscle.

1897. CIPOLLONE (L. T.). Ricerche sull' anatomia normale e patologica delle terminazioni nervose nei muscoli striati, *Suppl. Annali di medicina navale*, vol. III, 1 vol. in-4°, 282 p., 5 pl. (Torino, Rosenberg et Sellier).

Voir: X. Del fuso neuro-muscolare, p. 293-299 et pl. 5.
Mémoire important. — Technique: chlorure d'or, par méthode de Lewit-Fischer perfectionnée. — Animaux étudiés: Lézard, Grenouille, Pigeon, Cobaye, Lapin, Chien et Homme. — Les recherches de l'auteur ont porté principalement sur les terminaisons nerveuses (elles ont été exposées à leur place dans cette revue). — Longue réhabilitation de la théorie des centres de prolifération. L'A. adopte la théorie qui fait du fuseau un organe sensitif, et discute le rôle qu'il joue dans le sens musculaire. — Recherches expérimentales sans succès. [L'A. ne s'est pas méfié suffisamment des images artificielles fournies par la méthode de For.]

1898. ASKANAZY (M.). Pathologisch-anatomische Beiträge zur Kenntniss des morbus Basedowii insbesondere über die dabei auftretende Muskelerkrankung. *Deut. Arch. klin. Med.*, vol. LXI, p. 118-136, 2 pl.

(P. 158, 159). Dans trois cas de maladie de Basedow, l'A. trouva des lésions des fibres musculaires fusales, sans lésions des nerfs [les lésions indiquées (prolifération nucléaire, perte de la striation, etc.) sont très douteuses].

1898. SIEMERLING (E.). Zur Lehre der spinalen neuritischen Muskelatrophie, etc.. *Arch. Psych. und Nervenkr.*, vol. XXXI, p. 105-127, 3 pl.

(P. 116). Fuseaux intacts dans l'atrophie musculaire myélopathique.

1898. LASLETT (E.-E.) et WARRINGTON (W.-B.). The morbid anatomy of a case of lead paralysis. Condition of the nerves, muscles, muscle-spindles and spinal cord. *Brain (Journ. of Neurol.)*, vol. XXI, p. 224-231.

Etat normal des fuseaux dans la paralysie saturnine.

1898. BATTEN (F.-E.). Experimental observations on early degenerative changes in the sensory end-organs of muscles. *Brain (Journ. of Neurol.)*, vol. XXI, p. 388-404.

L'A., ayant observé des lésions des fuseaux dans le tabès, se propose d'essayer de les reproduire expérimentalement, et aussi de voir dans quel ordre se font les lésions dans l'étendue du neurone sensitif musculaire après la section nerveuse. — Méthodes variées: coupes, méthodes ordinaires, méthodes de Pal, de Marchi; associations, méthode de Sihler. — Dans une première partie, l'A. étudie les fuseaux du Chien normal; pas de faits nouveaux notables; opinion étrange sur les amas de noyaux de la région équatoriale (l'A. les prend pour des cellules). — Dans une deuxième partie, l'A. étudie l'état des fuseaux et des nerfs musculaires, un temps variable après section des nerfs du plexus brachial à l'émergence du canal neural. Les premières modifications des terminaisons nerveuses du fuseau (meth. de Sihler) sont visibles vingt-quatre heures après la section et arrivent rapidement à la disparition à peu près complète des fibres nerveuses. [Ce travail n'a qu'une importance minime.]

- 1898-1899. POLOUMORDVINOFF (D.). Voir § 1.

Quelques renseignements, sans aucune nouveauté, sur les terminaisons nerveuses dans les fuseaux chez la Grenouille, le Lepin et le Cobaye. Méthode employée: bleu de méthylène. — Non-dégénérescence des fibres nerveuses du fuseau chez la Grenouille, après section des racines spinales.

- (1895)-1898-a. RUFFINI (A.). *Sulla fina anatomia dei fusi Neuromuscolari del gatto e sul loro significato fisiologico*. Siena (S. Bernardino, éd.), 32 p. [Ce mémoire est daté de décembre 1895.]

- 1898-b. RUFFINI (A.). On the minute anatomy of the neuro-muscular spindles of the cat, and on their physiological significance. *Journ. of Physiol.*, vol. XXIII, p. 190-208, 2 pl. [Traduction légèrement abrégée du mémoire italien précédent.]

Les nombreux faits contenus dans ce mémoire ayant été détaillés dans cette revue, nous en donnerons seulement ici le sommaire. Historique (résumé): forme, topographie, nombre des fuseaux; capsule et ses relations avec les autres éléments; espace lymphatique; faisceau de Weismann; fibres nerveuses et leurs terminaisons (primaire, secondaire, en forme de plaque); diverses sortes de fuseaux (à terminaison nerveuse: complexe, intermédiaire, simple); considérations physiologiques.

[Ce mémoire, très important, est écrit avec une précision et une clarté remarquables. Le travail original de l'A. a surtout porté sur les terminaisons nerveuses, étudiées par la méthode à l'or de Fischer-Lewit perfectionnée par lui.]

- 1898-c. RUFFINI (A.). Voy. § 1.

(P. 244, 251). Considérations sur la part respective que prennent les corpuscules de Pacini, les organes musculotendineux de Golgi et les fuseaux neuromusculaires, à la perception des sensations d'origine musculaire [voir la deuxième partie de cette revue à paraître ultérieurement].

1898. RAMON Y CAJAL (S.). *Textura del sistema nervioso del Hombre y de los vertebrados* (Madrid, M. Moya éd.), vol. I, p. 402-409.

Exposé didactique bref.

1898. HUBER (G.-C.) et DE WITT (LYD.). A contribution on the motor nerve-endings and on the nerve-endings in the muscle-spindles. *Journ. of compar. Neurol.*, vol. VIII, 5 pl.

[Ce mémoire n'apporte à peu près rien de nouveau à la question des fuseaux (sauf la situation épillemale des terminaisons sensitives).] Les observations des A. ont porté sur des Reptiles, Amphibiens, Oiseaux et Mammifères, et ont été faites principalement avec le bleu de méthylène. Historique étendu. Mauvaises figures.

- 1898-a. GIACOMINI (E.). *Sui fusi neuro-muscolari dei Sauropsidi*. *Atti. Accad. Fisicrit. Siena*, Sér. 4, vol. IX.

Étude des fuseaux chez les Reptiles (Ophidiens, Sauriens, Chéloniens) et les Oiseaux, principalement au point de vue des terminaisons nerveuses, par la méthode à l'or de Fischer-Lewit. Ce travail important contient beaucoup de faits nouveaux. Distinction, pour la première fois, de deux formes de fuseaux chez les Ophidiens et les Sauriens. L'A. considère comme sensibles les terminaisons en plaques des fuseaux, et, d'une manière générale, toutes les terminaisons en grappes.

1898. CIPOLLONE (L.-T.). *Nuove ricerche sul fuso neuromuscolare*. *Ric. fatte nel Lab. di anat. Roma ed in altri Lab. biol. (Todaro)*, vol. VI, fasc. 2-3, p. 157-200, pl. VIII.

Mémoire important, complétant celui de 1897. Signification motrice des terminaisons dites en forme de plaques; l'auteur la démontre par des faits d'ordre morphologique (principalement la découverte des collatérales des fibres nerveuses motrices), et par une expérience (compression momentanée de l'aorte, chez le Lapin, destruction ischémique de la substance grise de la moelle, dégénérescence des nerfs moteurs et des terminaisons en forme de plaques des fuseaux, conservation des terminaisons sensitives du fuseau). Etude critique des travaux de RUFFINI (1899) et de SHREINSTEIN. Considérations physiologiques sur les fuseaux et les organes de Golgi; rôle de ces organes dans la perception des sensations musculaires et les reflexes. Considérations sur la physiologie pathologique du tabes. Critique de l'opinion de GIACOMINI sur la signification sensitive des terminaisons en grappes.

1899. RUFFINI (A.). Una rivendicazione di priorità a S. Ramon Cajal nel considerare come organi di senso i fusi neuromuscolari, con qualche considerazione sui recenti studi dell'argomento, *Anat. Anzeiger*, vol. XVI, p. 13-26.

L'A. passe en revue les travaux récents sur les fuseaux. Il discute surtout les opinions émises sur la signification des terminaisons en plaques. Il persiste à considérer ces terminaisons comme sensitives.

- *1899. KOELLIKER (A. von). *Erinnerungen auf meinem Leben* (Leipzig).

1899. BAUM (J.). Beiträge zur Kenntniss der Muskelspindeln (*Inaugur. Dissert., med. Fak. Würzburg*, 59 p., 2 pl.), *Anat. Hefte*, vol. XIII, p. 251-305 (1900).

Ce travail ne contient guère de faits nouveaux. C'est une revue générale, méritoire et assez complète (sauf en ce qui concerne la description des terminaisons nerveuses, qui est très écourtée). Les chapitres concernant l'anatomie pathologique et la physiologie des fuseaux sont particulièrement bien faits.

1900. SÜHLER (CHR.). Die Muskelspindeln. Kerne und Lage der motorischen Nervenendigungen, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LVI, p. 334-354, 1 pl.

En ce qui concerne les fuseaux (première partie), que l'A. étudie au moyen de sa méthode, chez les Reptiles et la Grenouille, ce travail est mauvais: documentation bibliographique presque nulle, technique mauvaise pour les terminaisons nerveuses (que l'A. n'a en réalité pas vues), descriptions incomplètes et souvent erronées, même par rapport aux travaux antérieurs.

- 1900-a. KOELLIKER (A. von). Zur Geschichte der Muskelspindeln, *Anat. Anzeiger*, vol. XVII, p. 270, 271.

Minime rectification bibliographique à propos de BAUM.

- 1900-b. KOELLIKER (A. von). I nervi dei muscoli, *Verhandl. anat. Gesells.* (14^e Versamml., Pavia), p. 206-210.

L'A. renonce à son ancienne conception du rôle des fuseaux dans le développement des fibres musculaires.

- 1900-a. PICK (FR.). Zur Kenntniss der progressiven Muskelatrophie, *Deut. Zeitschr. Nervenheilk.*, vol. XVII, p. 1-56, 3 pl.

Intégrité des fuseaux dans l'atrophie musculaire myopathique.

- 1900-b. PICK (FR.). Die Muskelspindeln und ihre Funktion. Zusammenfassendes Referat, *Centr. allgem. Path. u. path. Anat.*, vol. XI, p. 266-280.

1900. GREVATIN (FR.). Voy. § 1.

L'A. figure une terminaison spirale caractéristique des fuseaux, trouvée dans un muscle droit de l'œil d'un bœuf (fig. 7).

1901. GREVATIN (FR.). Ueber Muskelspindeln von Säugethieren, *Anat. Anzeiger*, vol. XIX, p. 173-176.

L'A. s'occupe principalement de la terminaison nerveuse en plaque, il la considère comme sensitive et croit qu'elle peut manquer. Première observation de fuseaux dans les muscles oculaires.

1901. RUFFINI (A.) et PICCONI (G.). Sulla fina anatomia dei fusi neuromuscolari nell'uomo neonato, *Atti Accad. Fisiocrit.*, Siena, sér. 4, vol. XIII, p. 227-229.

Description sommaire des terminaisons nerveuses dans les fuseaux de l'homme nouveau-né; grande ressemblance avec les dispositifs décrits chez le Chat.

1901. PERROXCITO (A.). Voy. § 1.

L'A. démontre que, chez les Lacertiens, les fuseaux reçoivent des fibres nerveuses motrices, qui aboutissent aux terminaisons en plaques; ces fibres sont ordinairement des collatérales de fibres nerveuses motrices communes, collatérales se détachant soit d'un étranglement annulaire, soit d'une plaque motrice même (fibres ultraterminales de RUFFINI).

1901. DOGIEL (A.-S.). Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendinum des Diaphragma beim Menschen und bei Säugethieren, *Arch. mikr. Anat.*, vol. LIX, p. 1-31, 2 pl.

Étude des terminaisons nerveuses dans les fuseaux de divers Mammifères, par la méthode du bleu de méthylène. Pas de faits nouveaux importants. L'A. considère les terminaisons en plaques comme motrices. Fuseaux dans le diaphragme.

1902. FORSTER (LAURA). Note on foetal muscle-spindles, *Journ. of Physiol.*, vol. XXVIII, p. 201-203.

L'A. indique les principaux caractères des fuseaux d'embryons humains de quatre, cinq et six mois.

1902. HUBER (G.-C.). Neuromuscular Spindles in the intercostal muscles of the Cat (*Proceed. Assoc. americ. Anat., Chicago*), *Amer. Journ. Anat.*, vol. I, p. 520, 521.

Nombre et distribution des fuseaux dans les muscles intercostaux du Chat.

1902. PERRONCITO (A.). Voy. § 1.

Découverte de fibres amyeliniques très fines dans les plaques motrices communes et dans les fuseaux (Lézard, chlorure d'or). Confirmation des premiers résultats de l'A. sur les collatérales motrices des fuseaux.

1902. CREVATIN (Fr.). Voy. § 1.

Fuseaux dans les muscles oculaires du Dromadaire.

- 1902-b. CAVALIÉ (M.). Sur les terminaisons nerveuses motrices dans les muscles striés, chez le Lapin. (*Réun. biol. de Bordeaux*), *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, p. 1280-1282.

Chez le Lapin, pas de fuseaux dans le muscle crémâster.

1903. DOGIEL (A.-S.). Voy. § 1.

L'A. signale des fuseaux dans les muscles intercostaux.

1903. PERRONCITO (A.). Voy. § 1.