



V7 172010
x 002012806

Biblioteka Gł. AWF w Krakowie



1800052106

38574





ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

DES

AIDE-MÉMOIRE

PUBLIÉE

SOUS LA DIRECTION DE M. LÉAUTÉ, MEMBRE DE L'INSTITUT



*Ce volume est une publication de l'Encyclopédie
scientifique des Aide Mémoire ; L. Isler, Secrétaire
général, 20. boulevard de Courcelles, Paris.*

N° 215 B

~~2. 291.~~

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE DES AIDE-MÉMOIRE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

DE M. LÉAUTÉ, MEMBRE DE L'INSTITUT.

ÉNERGÉTIQUE MUSCULAIRE

PAR

F. LAULANIÉ

Professeur de Physiologie à l'École vétérinaire de Toulouse

AVEC

Une Préface de

M. A. CHAUVEAU

Membre de l'Institut

~~Z BIBLIOTEKI
o. k. kursu naukowego gimnastycznego
W KRAKOWIE.~~

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS,
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain, 120

GAUTHIER-VILLARS ET FILS,
IMPRIMEURS-ÉDITEURS
Quai des Grands-Augustins, 55

(Tous droits réservés)



84

82

62: 796.012

PRÉFACE

Il était de mon devoir de présenter ce petit livre au public. Pour y exposer la théorie de l'Énergétique du système musculaire, l'auteur s'est inspiré, sans doute, de tous les travaux publiés sur la matière ; mais il a eu surtout l'intention de faire une exposition systématique des principes au développement desquels je consacre tant d'efforts depuis de longues années, dans le but d'établir sur des faits précis les lois des transformations énergétiques au sein des organismes vivants et de rattacher ces lois à celles de la Physique générale.

Tout d'abord, les mécaniciens, les physiciens, les physiologistes eux-mêmes n'avaient pas soupçonné les difficultés que présente la preuve de l'identité des mécanismes intimes qui président à la transformation de la force dans le monde animé et dans le monde inanimé. Il semblait que cette identification coulât de source. On s'est même étonné parfois des efforts tentés pour

arriver à des démonstrations spéciales aux moteurs vivants et au travail tiré de l'énergie potentielle qu'ils absorbent sous forme d'aliments. Ces tentatives étaient presque considérées comme superflues, étant donné qu'il ne peut y avoir deux sortes de lois pour les transformations énergétiques et qu'il faut nécessairement attribuer, *a priori*, les mêmes valeurs et la même équivalence aux formes mesurables de l'énergie dans le milieu intérieur des êtres vivants, aussi bien que dans le monde extérieur. Il est évident, par exemple, qu'on ne saurait s'imaginer l'équation thermodynamique fondamentale donnant, quand on l'établit d'après les faits biologiques, autre chose que : $\frac{\text{Travail}}{\text{Chaleur}} = 425$.

N'empêche que les purs théoriciens qui subissaient ainsi l'empire de l'*a priori* n'auraient pas été fâchés d'en trouver la confirmation dans les faits fournis par les études d'énergétique biologique. Ils ne purent toutefois recevoir satisfaction. Les plus importantes de ces études n'atteignirent point le but qu'elles s'étaient proposé. On en trouvera l'histoire résumée dans l'œuvre de M. Laulanié et l'on verra pourquoi elles devaient nécessairement échouer.

Ces échecs tinrent surtout à ce que les expérimentateurs mécaniciens, ou physiologistes indistinctement, en instituant leurs recherches, se laissèrent aller au courant d'une idée direc-

trice par trop simpliste. La machine animale productrice de travail mécanique fut considérée par eux comme une machine ordinaire, dans laquelle la chaleur fournie par le potentiel alimentaire se divise en deux parts : l'une, la plus petite, se transformant en travail mécanique ; l'autre, la plus grande, se dissipant d'une manière stérile. Ils ne voyaient aucune nécessité à s'occuper d'autre chose que de cette balance d'entrée et de sortie du potentiel alimentaire. Celui-ci était traité purement et simplement, en bloc, comme le combustible de la machine à vapeur ou le métal attaquable d'une pile actionnant une machine électro-magnétique. Il ne fut tenu aucun compte des actes physiologiques intermédiaires entre l'entrée et la sortie du potentiel. On ne se demanda pas si les phénomènes intimes et mystérieux de la nutrition du muscle, ceux, non moins intimes et non moins mystérieux, qui le constituent en état d'activité n'introduisent pas de graves et intéressantes particularités dans la destinée ou l'emploi de l'énergie mise en jeu par cet état d'activité.

C'est faute de s'être préoccupés de ces délicates questions que les expérimentateurs attachés à la détermination des lois de l'énergétique biologique ont vu sombrer leurs entreprises. Pour réussir, il fallait être éclairé sur quelques-uns des

problèmes complexes restés encore obscurs dans la physiologie de la contraction du muscle, la solution préalable de ces problèmes important au plus haut degré à celle des questions d'énergétique musculaire qui sont considérées comme appartenant plus immédiatement au domaine de la mécanique générale.

Deux sujets surtout sollicitaient impérieusement l'attention des physiologistes : la *source immédiate* et la *nature intime* du travail physiologique constitué par la contraction musculaire. Je me suis efforcé à combler les lacunes de nos connaissances sur ces deux points. Il n'est pas possible, en effet, d'aller bien loin dans l'étude des transformations d'énergie provoquées par le travail physiologique du muscle, si l'on ne sait, avec précision, d'où procède cette énergie et en quoi consiste ce travail.

En ce qui concerne le premier point, c'est-à-dire la *source immédiate de l'énergie employée à l'exécution du travail physiologique du muscle*, je suis arrivé, par l'expérimentation, à établir la proposition suivante :

L'énergie consacrée à la production du travail des muscles a sa source principale, sinon exclusive, dans la combustion du glycogène qui imprègne le tissu propre de ces organes.

On sait le grand retentissement qu'eut la découverte de la fonction glycogénique dans le

règne animal, par Cl. Bernard. Cette fonction se décompose nécessairement en deux actes, la destruction et la reconstitution incessantes de la matière glycosique existant en permanence dans le sang de l'homme et des animaux. Cl. Bernard avait démontré admirablement l'existence et les caractères de ce dernier acte, dont la glande hépatique est le siège et l'organe essentiel. Mais notre grand physiologiste n'avait pas su voir quelle est la véritable destinée du sucre ainsi créé dans le foie. Il croyait que cette substance disparaît dans le poumon. J'ai fait voir que la disparition s'accomplit ailleurs. Le sang s'appauvrit en glycose dans les capillaires de la circulation générale, tout particulièrement dans ceux des tissus musculaires.

Que devient la glycose ainsi disparue ? Il était tout naturel de penser qu'elle se fixe dans le muscle sous forme de glycogène, pour remplacer celui que le tissu musculaire dépense en travaillant. De fait, les provisions de glycogène accumulées dans ce tissu tendent à diminuer quand le travail musculaire devient actif. D'autre part, il fut établi que les modifications qu'imprime aux échanges respiratoires la suractivité de ce travail, chez le sujet en état d'abstinence, ne peuvent s'expliquer que par la suractivité d'une combustion d'hydrate de carbone. Il devenait donc bien difficile de ne pas considérer le glycogène in-

corpore dans le muscle comme la source directe où celui-ci puise l'énergie potentielle nécessaire à son fonctionnement. Et alors la suractivité des échanges respiratoires n'est plus seulement le signe d'une dépense énergétique suractivée ; on en peut tirer, à l'aide de déterminations exactes, le taux même de la dépense énergétique entraînée par le travail du muscle. Notion précieuse, parce qu'elle est nécessaire : toute la mécanique du muscle y est pour ainsi dire incluse !

L'étude de cette mécanique du muscle exige encore qu'on soit fixé sur la *nature du travail musculaire* : travail physiologique, s'entend, c'est-à-dire la mise en état de contraction du tissu du muscle. Un grand fait physique, d'une éclatante évidence, domine toutes les théories qu'on peut imaginer sur le mécanisme intime de la contraction musculaire : *Le muscle en contraction est doué d'une élasticité spéciale absolument parfaite. Le travail physiologique des muscles consiste donc dans la création subite et l'entretien de cette élasticité parfaite adaptée au but fonctionnel que le travail musculaire vise et doit atteindre.*

C'est à cette création d'élasticité qu'est consacrée la dépense d'énergie qu'entraîne l'activité du muscle employé à l'exécution d'un travail mécanique quelconque. Il y a sans doute intérêt, au point de vue de la question de rendement, à

comparer ce travail mécanique à la dépense originelle. Mais au point de vue des lois énergétiques elles-mêmes, ce qui doit être rapproché de cette dépense, c'est le travail physiologique qui en est l'émanation immédiate, c'est-à-dire la création de l'élasticité musculaire mise, ou non, au service d'une production de travail mécanique extérieur.

Cette élasticité est mesurable en kilogrammes, comme force. Les travaux intérieurs ou extérieurs qui en sont l'origine et la fin se mesurent, de leur côté, en calories et en kilogrammètres. Voilà donc des éléments précis d'appréciation pour le travail physiologique d'où résulte la dite élasticité musculaire. Tous dépendent de la dépense chimique créatrice de ce travail physiologique. Elle y passe tout entière, peut-on dire, avant d'être restituée au monde extérieur sous forme de chaleur sensible ou de travail mécanique. Or, cette dépense créatrice se traduit et peut se mesurer soit par la consommation de potentiel, appréciée d'après les échanges respiratoires, soit par la chaleur produite, soit à la fois par la chaleur produite et le travail mécanique accompli quand le travail physiologique du muscle s'est exercé sur une résistance extérieure qu'il a soulevée.

Il n'existe point d'autre cas, en biologie, où la valeur du travail physiologique puisse être ainsi rapportée exactement à des mesures connues.

Mais le cas unique du travail musculaire est absolument remarquable et très instructif. Le plus grand intérêt s'attache aux lois des variations de l'élasticité par laquelle se manifeste la production de ce travail, et des variations corrélatives de la dépense énergétique. On trouvera dans le livre ces lois diverses et les nombreux faits qui en dépendent. Je m'appliquerai seulement à faire ressortir ici deux points plus directement engagés dans l'explication de l'échec des tentatives antérieures de systématisation de l'énergétique biologique.

Le principal tort des auteurs de ces tentatives, c'est d'avoir attribué à l'énergie — mettons la *chaleur* — mobilisée par les muscles en action une valeur identique dans les deux cas de travail positif et de travail négatif tout à fait semblables. On en déduisait la nécessité d'un moindre échauffement quand le travail est positif. D'une part, en effet, avec ce travail, la chaleur musculaire disponible *est diminuée* de la quantité qu'il détourne et qui est équivalente à sa propre valeur. D'autre part, avec le travail négatif, cette chaleur disponible s'enrichit de la même quantité, représentative du travail mécanique détruit. Or, dans les expériences bien faites, jamais cette supériorité d'échauffement n'a pu être constatée avec le travail négatif. C'est qu'en effet, dans les deux cas comparés, l'égalité supposée des

disponibilités thermiques n'existe pas. On constate toujours une différence dans la dépense énergétique du muscle qui fait volontairement du travail positif ou du travail négatif. La dépense fondamentale *diminue* avec celui-ci et *augmente* avec celui-là de la valeur même du travail mécanique produit ou détruit. D'où finalement compensation thermique inévitable. On peut juger par cet exemple, auquel beaucoup d'autres pourraient être joints, à quelles erreurs s'exposaient les expérimentateurs qui entreprenaient des déterminations thermodynamiques dans le domaine de la biologie, sans être suffisamment renseignés sur la physiologie intime de la contraction musculaire.

Dans le cas particulier auquel je viens de faire allusion, les solutions que l'on cherchait étaient d'autant plus erronées qu'en fait, la compensation thermique est dépassée lorsque l'on compare le travail positif au travail négatif : celui-ci, en réalité, chauffe un peu moins que celui-là. Quand, en effet, un groupe de muscles fonctionnent pour faire du travail extérieur, positif ou négatif, il y a toujours accroissement corrélatif du travail des muscles affectés aux fonctions respiratoire et circulatoire. Or ce dernier travail, exclusivement intérieur, échappe à l'action compensatrice des travaux extérieurs. Comme l'accroissement qu'il subit est nécessairement

plus grand avec le travail positif qu'avec le travail négatif, il en résulte, dans le cas de ce dernier travail, une certaine infériorité d'échauffement, que l'égalité thermique des travaux musculaires essentiels ne réussit pas à masquer complètement.

On pourrait, du reste, exagérer beaucoup cette infériorité d'échauffement et transformer ainsi un résultat régulier en une grosse erreur, si l'on ne réalisait pas certaines précautions dans les expériences comparatives sur le travail positif et sur le travail négatif. Il convient de faire agir les muscles d'une manière absolument symétrique dans les deux cas. C'est une condition dont on ne soupçonnait guère l'importance. Or, cette importance est considérable. Puisque la chaleur produite par l'organisme animal dépend de la valeur du travail physiologique accompli par les tissus vivants, il faut se garder, en expérimentant pour faire des comparaisons, de toute condition capable d'introduire, dans les travaux comparés, des différences artificielles. Ainsi l'homme qui veut étudier sur lui-même le travail de l'ascension d'un escalier, en le comparant à celui de la descente, est tenu d'éviter, avec le plus grand soin, dans ce dernier cas, les chutes passives du poids du corps. Celui-ci, à la descente comme à la montée, doit être constamment soutenu par les muscles. Autrement

les résultats des expériences comparatives seraient gravement faussés. La chaleur produite, dans le cas de travail négatif, subirait un amoindrissement notable parce que le travail physiologique des muscles n'atteindrait pas toute la valeur qu'il doit avoir.

C'est en suivant rigoureusement ces diverses indications que j'ai pu instituer les vérifications expérimentales nécessaires aux conclusions tirées de mes laborieuses études sur les sources et la nature du travail physiologique du muscle. Je n'aurai pas à regretter la peine que j'y ai prise, si, comme je le pense, il en est résulté un progrès sensible pour l'établissement des lois fondamentales de l'énergétique biologique et pour la démonstration de la concordance rigoureuse de ces lois avec celles qui régissent la conservation et la transformation de la force dans le monde inanimé. La mécanique générale, installée ainsi dans le domaine de la biologie, peut maintenant s'y mouvoir à l'aise, malgré l'énorme complication du milieu animal. Précieux résultat ! Il est dû surtout au déblaiement que les recherches de physiologie pure ont pu opérer dans l'amoncellement d'obscurités qui cachaient la simplicité des faits primordiaux de la mécanique intime du système musculaire.

Ce progrès, acquis dans l'ordre de la science

pure, n'est pas le seul avantage des recherches auxquelles il est dû. On en peut attendre d'autres dans l'ordre des applications pratiques. Je ne vise pas seulement l'exploitation des données de l'énergétique des muscles dans l'intérêt de la meilleure utilisation du travail physiologique de ces organes. Peut-être ne trouvera-t-on de ce côté que de maigres additions aux enseignements que les travailleurs ont tirés de l'empirisme expérimental. Mais il en sera probablement autrement du choix des aliments dans lesquels le système musculaire puise l'énergie nécessaire à son fonctionnement. Les déterminations faites sur la nature du potentiel qui est la source immédiate du travail musculaire ouvrent une carrière nouvelle aux recherches de bromatologie. Il en est résulté déjà des acquisitions intéressantes. D'autres succéderont sûrement. Or, il serait impossible de suivre et d'apprécier sagement les faits nouveaux qui se préparent, sans une forte initiation aux vrais principes de l'énergétique musculaire.

Le présent livre sera, pour cette initiation, un excellent guide. J'ai été heureux de rencontrer en M. Laulanié un interprète aussi bien qualifié pour remplir ce rôle. Les questions délicates et difficiles qu'il avait à exposer lui sont depuis longtemps familières. Il en a étudié lui-même un certain nombre et j'ai eu la chance

de l'avoir parfois pour collaborateur. La compétence ne lui manque donc pas : rares sont les physiologistes chez qui elle existe au même degré. Ajoutons que M. Laulanié possède les autres qualités nécessaires pour faire un bon livre. Il a traité son sujet avec un réel talent, fait de clarté, de sobriété, d'originale élégance, et ce talent a été très heureusement servi par l'indépendance d'un libre esprit largement ouvert à toutes les idées générales, c'est-à-dire au souffle animateur des véritables œuvres scientifiques.

Paris, 20 juin 1898.

A. CHAUVEAU,

Membre de l'Institut.



CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES

Envisagés dans la production de leurs différents actes les êtres vivants sont de purs transformateurs. Ils n'ont pas en eux-mêmes la source de ce qu'ils produisent et ils empruntent au dehors l'énergie originelle qu'ils mettent en œuvre dans leurs manifestations.

Les végétaux, agents de synthèse et de réduction, rapprochent les éléments inertes qu'ils trouvent dans l'atmosphère et dans le sol et ils édifient de toutes pièces les principes immédiats qui remplissent leurs cellules ou en forment la trame (hydrates de carbone, graisses, albuminoïdes). Ils produisent ainsi de l'énergie chimique, mais, en même temps, ils consomment une part de l'énergie solaire qui se trouve désormais soustraite à sa première forme et emmagasinée dans l'œuvre chimique de la plante. Les végétaux sont ainsi des accumulateurs d'énergie.

Les animaux, agents de dissolution et d'oxydation, décomposent les principes immédiats approvisionnés dans la plante; ils en libèrent

l'énergie qui y était accumulée, pour en faire du mouvement et de la chaleur. Ils défont l'œuvre du végétal et procèdent à l'inverse de la plante sur l'énergie et la matière extérieures. Pour parler le langage de Tyndall, la vie de la plante équivaut à l'élévation d'un poids, celle de l'animal équivaut à la chute de ce même poids.

Pour les mêmes motifs, on peut dire que, dans la production de leurs actes et dans les procédés chimiques engagés dans cette production, les animaux restituent au dehors l'énergie solaire provisoirement fixée par la plante.

Ce n'est pas le lieu de s'arrêter devant la merveilleuse harmonie fondée sur l'opposition des fonctions chimiques dans les deux règnes, ni de montrer comment cette opposition est d'ailleurs incomplète et laisse subsister au fond des choses l'unité fondamentale de la vie. Il reste pourtant que l'animal est asservi au végétal parce qu'il est inhabile à exploiter l'énergie solaire et à opérer la synthèse de ses propres aliments. Quoi qu'il en soit, l'énergie extérieure traverse les deux mondes vivants mais elle ne laisse rien dans cette traversée et n'y prend rien.

La vie ne crée pas l'énergie pas plus qu'elle ne l'anéantit. Nous nous trouvons ainsi amenés à étendre aux êtres vivants la grande loi de la conservation de l'énergie et de l'équivalence des forces.

En même temps qu'ils produisent de l'énergie extérieure, chaleur, mouvement, végétation, etc., les êtres vivants détruisent une somme d'énergie chimique équivalente. Pour tout dire, en un mot, la somme des énergies potentielles contenues dans les aliments et dépensées par un animal est équivalente à la somme des énergies actuelles produites par cet animal. Ce principe peut s'exprimer dans l'équation suivante :

$$\left. \begin{array}{l} \text{Énergie alimentaire} \\ \text{ou potentielle} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{chaleur produite} \\ + \text{travail utile} \end{array} \right.$$

Travail physiologique. — Mais, dans cette équation, nous n'apercevons que les termes extrêmes de la transformation opérée par l'être vivant. Or, il est au moins un terme intermédiaire dont il faut également se préoccuper.

C'est l'effort profond et invisible des tissus, leur travail intérieur envisagé en dehors de ses manifestations sensibles et utiles. C'est, en un mot, l'énergie vivante elle-même et ce que M. Chauveau a appelé le « travail physiologique » (1). Pour donner des exemples concrets, c'est le travail intérieur du muscle qui se contracte, c'est l'état d'un nerf qui transmet une

(1) A. CHAUVEAU. — *Du travail physiologique et de son équivalence*. Revue scientifique, 1888.

excitation, c'est l'effort silencieux de l'épithélium qui sécrète ou de la plante qui pousse ses organes nouveaux. Dans tous les cas, ce travail reste distinct de ses manifestations visibles et utiles et il doit en être distingué. Il n'y a aucune analogie entre le travail intérieur de la contraction et le travail mécanique du muscle, entre l'effort invisible et purement vital de l'épithélium et le produit chimique qui résulte de cet effort, entre la vibration nerveuse et l'explosion sensitive ou motrice qu'elle détermine.

Nous aurons à considérer à part le travail physiologique et à lui faire sa place dans la série des transformations de l'énergie musculaire. Il constitue, en tous cas, un terme intermédiaire distinct des termes extrêmes. Il s'alimente d'une manière immédiate ou éloignée dans le potentiel chimique et se convertit en travail utile et en chaleur. Nous pouvons admettre provisoirement avec M. Chauveau ⁽¹⁾ que le travail intérieur des tissus agissant, fixe fugitivement toute l'énergie potentielle engagée dans le cycle complet et l'équation générale devient alors :

$$\begin{array}{l} \text{Énergie chimique} = \text{travail} \\ \text{physiologique} = \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \text{travail utile} \\ + \text{chaleur} \end{array} \right.$$

Nous nous proposons de discuter plus loin

(1) *Loc. cit.*

cette équation. Provisoirement elle va nous servir à établir le programme de notre travail.

D'ailleurs, nous restreignons notre tâche à l'étude des origines et des transformations de l'énergie dans le travail musculaire. D'une part, les phénomènes attachés à la contraction ont une grandeur exceptionnelle qui en permet aisément la détermination, et, d'autre part, les conclusions obtenues sur les muscles peuvent s'étendre à tous les autres tissus.

L'étude que nous entreprenons comprend trois parties correspondant aux termes de l'équation précitée :

- 1° Sources chimiques de l'énergie musculaire ;
 - 2° Du travail physiologique des muscles et de sa place dans le cycle des transformations de l'énergie opérées par la contraction ;
 - 3° Thermodynamique musculaire.
-

PREMIÈRE PARTIE

SOURCES CHIMIQUES DE L'ÉNERGIE MUSCULAIRE

Le problème est de déterminer la nature du potentiel chimique dépensé dans la production du travail musculaire.

Parmi les principes immédiats, albumine, hydrates de carbone, graisse, en est-il un qui soit plus spécialement consacré à alimenter la force musculaire ou peuvent-ils indifféremment jouer ce rôle. En un mot, quelle est la fonction des différents principes immédiats dans l'alimentation de l'énergie musculaire? Mais, avant d'aborder cette question, il est nécessaire de connaître le processus intime qui préside la destruction du potentiel alimentaire et en libère les énergies latentes au profit des tissus vivants.

Nous nous rattachons très résolument à la théorie de la combustion ; mais, comme dans ces derniers temps, on a tenté de donner une impor-

tance démesurée aux phénomènes anaérobies ⁽¹⁾ dans la résolution des aliments, il importe d'apporter des précisions sur ce point. Cette première partie est donc assez complexe. Elle embrasse quatre chapitres : 1° théorie de la combustion ; 2° exagération des combustions respiratoires dans le travail musculaire ; 3° nature du potentiel dépensé dans la contraction ; 4° enseignements fournis par les données acquises sur l'alimentation des moteurs animés, des substitutions alimentaires.

(¹) Consultez notamment : A. GAUTIER. — *Cours de Chimie*, III et *La chimie de la cellule vivante*, p. 92 (Encyclopédie Léauté).

CHAPITRE PREMIER

PROCESSUS DE LA DESTRUCTION DU POTENTIEL ALIMENTAIRE THÉORIE DE LA COMBUSTION

Tous les principes immédiats sont ramenés par les procédés de la vie animale à l'état d'eau et d'acide carbonique. Les principes albuminoïdes produisent, en outre, un certain nombre de termes azotés voisins de l'état minéral et dont le principal est l'urée. Nous pensons que tous ces produits dérivent à peu près exclusivement de la combustion. Les faits qui vont suivre suffiront sans doute à justifier cette manière de voir.

a) *Respiration des êtres inférieurs.* — Ici, les phénomènes ont une simplicité et une pureté particulières très propres à notre démonstration. Quand on assiste à la végétation d'un être inférieur comme l'*aspergillus niger* ⁽¹⁾, on constate

(1) Sur tous ces points, consulter : DUCLAUX. — *Chimie biologique*. Encyclopédie chimique, t. IX ; 1^{re} section, Paris, Dunod. 1883.

que, pour vivre et pousser son mycélium le champignon procède purement et simplement, à la combustion de l'aliment dissous dans son milieu de culture. Si cet aliment est du sucre, la plante brûle du sucre, si c'est de l'alcool, elle brûle de l'alcool. En tous cas, c'est toujours une combustion, et la mesure des échanges gazeux donne des quantités d'oxygène et de CO_2 précisément conformes à l'équation de la combustion de l'aliment brûlé, sucre ou alcool. Nous pourrions faire des constatations analogues sur le *mycoderma vini* qui brûle complètement l'alcool ou le *mycoderma aceti* qui le brûle imparfaitement jusqu'au terme acide acétique. Dans tous ces cas simples, la combustion parfaite ou imparfaite reste le procédé exclusif de la dépense du potentiel. Il est vrai que les êtres dont nous parlons sont aérobies, mais on ne saurait refuser ce caractère aux animaux supérieurs, et il n'y a pas de raison d'admettre *a priori* que ceux-ci procèdent autrement à l'égard de leurs aliments.

b) *Quotient respiratoire. Principe de l'égalité des quotients.* — On appelle quotient respiratoire ou quotient de Pflüger, le rapport en volume de l'acide carbonique produit et de l'oxygène consommé dans la respiration d'un animal. Ce rapport prend une valeur précise et nettement définie quand on le détermine en partant de l'équation de la combustion des prin-

cipes immédiats alimentaires. Il constitue alors le quotient respiratoire théorique des aliments, par opposition au quotient réel tel qu'on l'obtient dans la mesure des échanges gazeux de la respiration. Or, nous sommes conduits, par l'expérience, à admettre que le quotient respiratoire réel est égal au quotient théorique, c'est-à-dire que sa valeur est exactement définie par la nature des principes immédiats formant la base de l'alimentation. Sous l'empire de l'enseignement de Paul Bert, on a admis longtemps l'extrême instabilité du quotient respiratoire et on a considéré les variations de ce rapport comme échappant en quelque sorte à toute loi. On en inférait volontiers que le CO^2 n'est pas immédiatement lié à l'influence prochaine de l'oxygène, que sa dépendance à l'égard de ce gaz est médiate et lointaine et qu'ainsi on peut l'envisager comme le dernier terme d'un processus complexe pouvant laisser place à un grand nombre d'opérations anaérobies. C'est une erreur.

Le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est très étroitement défini par les conditions présentes de l'alimentation, et, dans le cas simple d'un animal en équilibre de nutrition, et au repos, il dépend exclusivement de la nature des aliments. Dans ce cas, il est égal au quotient théorique de la combustion de ces aliments, et dès lors il devient le témoin irrécusable de cette combustion.

Cette proposition devient de plus en plus précise, et grâce aux travaux de Speck (1), von Mering et Zuntz (2), Wolfers (3), Potthast (4), etc., elle a pris le caractère d'une vérité démontrée. Pour nous, nous sommes en mesure d'affirmer résolument les faits suivants : 1° chez un chien nourri à la soupe au lait contenant une quantité variable de sucre en dissolution, le quotient respiratoire devient égal à l'unité ou très voisin de l'unité. Il prend la valeur qu'il aurait si le sucre était directement brûlé et il garde cette valeur aussi longtemps que l'intestin livre du glycose à la circulation ; 2° quand un chien est nourri à la viande, le quotient respiratoire prend une valeur moyenne de 0,780 chiffre très voisin de celui que l'on tire de l'équation de l'albumine brûlée jusqu'à l'urée ; 3° quand un chien en bon état d'embonpoint est mis en inanition, dès que les réserves de son dernier repas sont épuisées, l'animal vit surtout aux dépens de sa graisse. A l'instant même, le quotient respiratoire prend une valeur très voisine de 0,700, qui mesure le quotient théorique de la graisse.

(1) SPECK. — *Untersuchungen über Sauerstoffverbrauch und Kohlenzäureathmung des Menschen*. Cassel, 1871.

(2) VON MERING ET ZUNTZ. — *Pflüger's Archiv*, t. XXXII.

(3) WOLFERS. — *Pflüger's Archiv*, t. XLVI et XLIX.

(4) POTTHAST. — *Pflüger's Archiv*, t. XXXII.

En procédant à des injections intra veineuses, von Mering et Zuntz sont arrivés à des résultats identiques. L'injection du principe immédiat (peptone, glycose) se fait *très lentement* sur l'animal soigneusement immobilisé. Pendant l'opération, on détermine la valeur des échanges gazeux tous les quarts d'heure. Voici ce qu'on observe dans ces conditions : 1° Le quotient respiratoire réel prend une valeur très voisine de celle du quotient respiratoire théorique de la substance éprouvée ; 2° après l'injection, le quotient respiratoire reprend sa valeur première. Les mêmes épreuves ont été faites avec un égal succès à l'aide de substances étrangères à l'alimentation, telles que l'acide formique (Zuntz), l'acide acétique (Mallèvre). Dans tous les cas, le quotient respiratoire prend la valeur qu'il devrait prendre dans l'hypothèse de la combustion immédiate. L'hypothèse est, par là même, vérifiée.

c) *Bilan de la respiration et de l'alimentation.* — En poursuivant le développement logique de ce qui précède, on aboutit aux deux propositions suivantes : l'oxygène consommé par un animal recevant une ration d'entretien est précisément égal à celui qui serait nécessaire à la combustion des principes immédiats désassimilés dans le même temps. De même, l'acide carbonique excrété dans ces conditions est précisément égal à celui qui résulterait de la combus-

tion de ces mêmes principes immédiats. Ces deux propositions sont corrélatives et il suffit de tenter la vérification de la première. Nous y sommes parvenus en dépouillant les documents établis sur la ration de l'homme et des animaux et sur la mesure de l'intensité des combustions respiratoires. Mais les limites où nous devons rester ne nous permettent pas de développer ici tous nos calculs. Nous nous bornerons à retenir un document extrêmement précieux parce qu'il a été recueilli en dehors de toute préoccupation de doctrine et pour un objet étranger à celui qui nous occupe. C'est le bilan de la nutrition établi sur lui-même par Vierordt. Ce document, devenu classique, figure dans les traités de physiologie⁽¹⁾ et cela nous dispense d'en faire une complète analyse. Il nous suffit de constater que le volume d'oxygène théoriquement exigé pour la combustion des principes immédiats réellement désassimilés par Vierordt dans une journée de vingt-quatre heures, s'élève à 518^l,240. Or, le volume d'oxygène réellement consommé par l'expérimentateur a été de 520 litres. L'écart entre les prévisions de la théorie et la réalité est si faible qu'il entre aisément dans la limite des erreurs expérimentales. Dès lors, on imaginerait malai-

(1) Voir notamment le *Traité de physiologie* de VIAULT et JOLYET. 1889.

sément une démonstration plus formelle de la théorie de la combustion. Il apparaît avec une évidence rare que l'oxygène consommé par les animaux rend à peu près exactement compte de la combustion des principes de leur ration d'entretien, réellement désassimilés. Il devient ainsi bien difficile de faire, au moins dans les conditions normales qui viennent d'être envisagées, une part saisissable aux phénomènes anaérobies.

d) *Bilan de la combustion et de la chaleur produite.* — Parmi les faits qui peuvent être invoqués en faveur de la théorie de la combustion, on peut placer au premier rang celui-ci :

La chaleur de combustion des principes immédiats réellement désassimilés par un animal rend exactement compte de la chaleur produite par cet animal dans le même temps. Cette proposition fondamentale résume les travaux récents de Rubner ⁽¹⁾. Elle est la consécration expérimentale des principes de thermochimie introduits par Berthelot dans l'étude de la chaleur animale. Nous touchons précisément à l'un des points les plus intéressants de l'histoire de la calorification. Mais nous ne pourrions nous y arrêter autrement sans sortir des limites et du dessein de ce livre.

(1) RUBNER. — *Zeitschrift für Biologie*, XXX, Bd NF, Bd XII, 1 Heft.

Rappelons seulement que le théorème de l'état initial et de l'état final énoncé par Berthelot a ici une importance toute particulière.

En raison de ce théorème, l'énergie libérée par la combustion d'un principe immédiat ne dépend en aucune façon des phases intermédiaires de cette combustion; elle ne dépend que de l'état initial et de l'état final de ce principe.

Par exemple, les hydrates de carbone et les graisses sont complètement brûlés dans l'organisme et se résolvent en eau et CO^2 . Ils livrent donc à l'animal une quantité de chaleur égale à celle qu'on obtiendrait par la combustion *in vitro* de ces principes immédiats (1).

Les albuminoïdes, au contraire, ne subissent qu'une oxydation imparfaite, s'arrêtant au terme urée qui est éliminé. Il en résulte que l'oxydation des albuminoïdes ne fournit à l'animal qu'une somme d'énergie, inférieure à la chaleur de combustion totale des albuminoïdes de toute la quantité de chaleur qu'on obtiendrait par la combustion de l'urée. D'une manière très générale, on peut dire avec Berthelot : « L'oxydation incomplète d'un principe immédiat par l'oxygène libre dégage une quantité de cha-

(1) BERTHELOT. — *Sur la Chaleur animale*, Journal de l'Anatomie et de la physiologie, 1865, et *Essai de Mécanique chimique fondé sur la Thermochimie*, t. I, Paris, Dunod, éd., 1879.

« leur égale à la différence entre la chaleur « de combustion totale de ce principe et celle « des produits actuels de sa transformation ». Les physiologistes ont coutume d'exprimer cette formule en disant : la chaleur produite par un animal est égale à la chaleur de combustion de ses ingesta diminuée de la chaleur de combustion de ses excréta.

Tel est précisément le fait que les recherches de Rubner ont rendu indiscutable. De par ce qui précède, on voit qu'il est possible de calculer *a priori* la chaleur contenue en puissance dans l'alimentation d'un animal. Il suffit, connaissant au préalable la valeur des chaleurs de combustion des divers principes immédiats, de déterminer par l'analyse des excréta la quantité de ces principes qui a été réellement désassimilée et d'établir les derniers termes de leur destruction. C'est ainsi que Rubner a procédé. Nous ne pouvons entrer, bien entendu, dans l'analyse de ses expériences. Disons seulement qu'elles ont porté sur des chiens soumis à un régime variable. Or, dans tous les cas, la chaleur produite par l'animal et recueillie au calorimètre s'est trouvée égale à la chaleur calculée à partir des ingesta et des excréta de l'animal. L'écart entre les deux termes est absolument négligeable parce qu'il est contenu dans la limite des erreurs inévitables en pareille matière. Les expériences de Rubner

ont été reprises plus tard par Kaufmann ⁽¹⁾ avec une technique nouvelle et un but plus étendu. Kaufmann s'est proposé de vérifier les équations de M. Chauveau sur les oxydations incomplètes attachées au processus de la glycogénie. Mais cette vérification embrasse également le cas de la combustion ordinaire et, de ce côté, les résultats de Kaufmann concordent avec ceux de Rubner.

Il est donc démontré que le potentiel alimentaire livre son énergie en brûlant ou que la combustion est le procédé dominateur et à peu près exclusif de la destruction du potentiel alimentaire ⁽²⁾.

Cette conclusion est particulièrement précieuse. Elle nous permet de mesurer à l'avance l'énergie extérieure mise à la disposition des animaux dans leur alimentation. Cette mesure est précisément dans la chaleur de combustion des principes immédiats et il convient, tout d'abord, de retenir cet ordre de documents.

e) *Mesure de l'énergie contenue dans le potentiel alimentaire. Chaleurs de combustion*

(1) *Archives de physiologie*, 1896, *passim*.

(2) Les phénomènes d'hydratation et de dédoublement qui transforment indubitablement les albuminoïdes, ne vont pas, tant s'en faut, jusqu'à la destruction de ces principes. Parmi les produits dérivés figurent notamment la graisse et le sucre qui fournissent beaucoup de chaleur par leur combustion. Les procédés anaérobies restent donc très superficiels.

des principes immédiats. — Il découle, de ce qui précède, que l'énergie contenue dans les principes immédiats de l'alimentation est représentée par la chaleur de combustion de ces mêmes principes. On appelle chaleur de combustion d'un corps, la chaleur fournie par la combustion de 1 gramme de ce corps. Divers expérimentateurs se sont attachés à déterminer par les méthodes calorimétriques la chaleur de combustion des principes organiques et, notamment, des principes immédiats. Les résultats les plus récents sont aussi les plus exacts et nous retiendrons plus particulièrement ceux de Stohmann (1), Rubner (2) et Berthelot (3). La concordance des chiffres obtenus par ces différents expérimentateurs garantit leur exactitude. Nous les exposons dans le tableau suivant en nous bornant aux principes immédiats alimentaires :

Matière albuminoïde sèche	5cal,754
Graisse de porc	9, 423
Amidon	4, 116
Glucose	3, 692
Urée	2, 523

Ces chiffres sont aujourd'hui universellement adoptés, mais les divergences se manifestent

(1) STOHMANN. — *Landwirtschaftliche Jahrbucher*, 1884.

(2) RUBNER. — *Zeitschrift für Biologie*, t. XXI, 1885.

(3) BERTHELOT. — *Annales de chimie et de physique*, 1887, t. X et 1888, t. XIII.

quand il s'agit de déterminer la chaleur fournie à l'organisme par les albuminoïdes. Théoriquement, elle se tire par différence des chiffres afférents aux matières albuminoïdes et à l'urée en tenant compte de ce fait que 1 gramme de matière albuminoïde fournit par son oxydation incomplète 0^{sr},355 d'urée sèche.

La chaleur disponible dans l'albumine serait donc égale à

$$5,754 - (0,355 \times 2,523) = 4,860$$

C'est ainsi que procède Stohmann qui s'arrête au chiffre de 4,860 comme mesure de la chaleur de combustion des albuminoïdes supposés brûlés jusqu'à l'urée. Mais Rubner considère que l'urée n'est pas le seul résidu combustible de la désassimilation des albuminoïdes et il procède par différence en déterminant, d'une part, la chaleur de combustion de la viande donnée à un chien et la chaleur de combustion de l'urine et des fèces (à l'état sec) excrétées par l'animal en fonction de sa ration. Il arrive ainsi, pour la valeur du pouvoir thermogène de l'albumine dans l'organisme, au chiffre de 4^{cal},047 seulement.

Nous résumons, dans le tableau de la p. 37, les documents numériques relatifs aux chaleurs de combustion des principes immédiats de l'alimentation.

f) *Pouvoir thermogène de l'oxygène.* —

Substances	Chaleur de combustion (pour 1 gr. de substance)		Oxygène consommé pour 1 gramme de substance		CO ₂ produit pour 1 gramme de substance		Quotient res- piratoire	Nombre de calories dégagées			
								Oxygène		Acide carbonique	
	En poids	En volume	En poids	En volume	Par gramme	Par litre		Par gramme	Par litre		
Albuminoïdes jusqu'à l'urée.	187,336	0 ^l ,934	187,437	0 ^l ,729	0,781	3cal,029	4cal,332	2cal,816	5,551		
Graisse de porc.	287,930	2 ^l ,059	287,817	1 ^l ,434	0,700	3cal,215	4cal,597	3cal,336	6,605		
Glycose.	187,067	0 ^l ,746	187,167	0 ^l ,746	1 000	3cal,460	4cal,917	2cal,517	4,980		
Amidon	187,185	0 ^l ,828	187,630	0 ^l ,828	1 000	3cal,479	4cal,974	2cal,529	5,007		
1	3	4	5	6	7	8	9	10	11		

Parmi les documents utiles contenus dans ce

tableau, il en est un qui présente un intérêt particulier. C'est le rapport de la chaleur produite par la combustion des principes immédiats à la quantité d'oxygène employé dans cette combustion. Ce rapport mesure ce que nous proposons d'appeler *le pouvoir thermogène de l'oxygène*. Ses valeurs déterminées pour chaque principe immédiat figurent à la colonne 8. Or, il est aisé de constater qu'elles ne diffèrent pas beaucoup l'une de l'autre. En un mot, la même quantité d'oxygène produit sensiblement la même quantité de chaleur, quelle que soit la nature des principes immédiats livrés à son action comburante.

Devant ce résultat, d'ailleurs tout à fait fortuit, on s'explique la proposition fameuse de Lavoisier sur la chaleur animale. On s'explique aussi la direction générale des résultats que nous avons obtenus dans nos recherches sur les variations corrélatives dans l'intensité des combustions respiratoires et de la thermogenèse (1). D'une manière générale, on peut dire que la chaleur produite par les animaux est proportionnelle à la quantité d'oxygène consommé. En tout cas, pour un régime alimentaire donné, la relation des deux termes est très exactement définie et l'oxygène employé dans la respiration devient

(1) *Comptes-rendus de l'Acad. des Sc.*, mars 1895.

le témoin et la mesure de l'énergie potentielle dépensée et transformée par les animaux.

g) *Calcul de l'énergie potentielle contenue dans les aliments.* — Étant donnée la composition d'une ration, il suffirait, pour mesurer la totalité de l'énergie qu'elle contient, de multiplier les quantités des divers principes immédiats qui la forment par les chaleurs de combustion correspondantes et de faire la somme des produits obtenus. Les Zootechniciens procèdent autrement. On remarquera que les substances albuminoïdes et l'amidon ont sensiblement la même valeur énergétique. Dans la pratique, on peut donc confondre, et on confond, ces deux ordres de substances en leur attribuant une chaleur de combustion égale à 4,1. Les graisses contiennent 2,4 fois plus d'énergie. Il suffit donc, pour les évaluer en amidon ou en albumine, de multiplier leur quantité par 2,4. La totalité de la ration se trouve ainsi ramenée à une seule catégorie de principes qu'on embrasse dans la désignation commune de principes nutritifs. On dira, par exemple, avec Wolff, que la ration nécessaire à l'entretien d'un cheval de 500 kilogrammes réclame 4^{kg},200 de principes nutritifs et contient $4,2 \times 4,1 = 17\,220$ calories (1).

(1) Nous démontrerons plus bas que la puissance thermogène des aliments ne donne pas la mesure de leur valeur nutritive.

CHAPITRE II

ACCROISSEMENT DES COMBUSTIONS RESPIRATOIRES PENDANT LE TRAVAIL MUSCULAIRE

On a démontré dans le chapitre précédent que le potentiel alimentaire libère son énergie dans un processus de combustion. Nous devons maintenant rechercher dans les faits eux-mêmes les manifestations de ce processus et sa grandeur.

L'exagération des combustions respiratoires qui accompagne l'activité musculaire est de notion commune; mais il est nécessaire de préciser cette notion par la relation des faits essentiels qui l'établissent.

Ces faits touchent aux changements apportés par le travail musculaire : 1° dans les échanges gazeux de la respiration pulmonaire ; 2° dans la respiration élémentaire des muscles.

a) *Accroissement des échanges gazeux pulmonaires.* — L'accroissement des échanges gazeux

pulmonaires pendant le travail n'avait pas échappé à Lavoisier qui l'a observé le premier chez l'homme dans des expériences décisives : un homme à jeun et au repos absorbait par heure 24 litres d'oxygène. Sous l'influence d'un exercice modéré, il en consomme 65 litres dans le même temps. Le même sujet, observé pendant la digestion et au repos, a une consommation horaire de 37^l,7. Sous l'influence du travail, cette consommation s'élève à 91 litres.

Influence du travail musculaire sur l'intensité des échanges respiratoires d'après Hirn (1).

Sujets d'expérience	Poids d'oxygène consommé par heure et par kilogramme		Accrois- sement des combustions dû au travail
	Pendant le repas	Pendant le travail	
Homme de 42 ans	0 ^{gr} ,44	1 ^{gr} .90	4,3
Homme de 42 ans	0 ^{gr} ,39	1 ^{gr} .68	4,3
Jeune homme de 18 ans. . .	0 ^{gr} ,75	1 ^{gr} ,98	2,5
Jeune homme de 18 ans . .	0 ^{gr} ,43	1 ^{gr} ,74	4,04

(1) HIRN. — *La thermodynamique et le travail chez les êtres vivants* ; Revue Scientif., 1^{er} semestre 1887.

Des résultats analogues ont été observés sur l'homme par un grand nombre d'expérimentateurs : Prout, Scharling, Vierordt, E. Schmidt, Valentin, Ludwig, Hirn, Hanriot et Richet, Pectenkofer et Voit, etc. Nous retiendrons particulièrement les chiffres de Hirn qui figurent dans le tableau de la p. 41.

On voit que, dans la plupart des expériences de cet auteur l'intensité des combustions a été quadruplée sous l'influence du travail musculaire. En dépouillant les faits apportés de ce côté par les différents expérimentateurs, on constate d'ailleurs une semblable proportion.

En somme, les échanges respiratoires deviennent, chez l'homme, trois et même cinq fois plus considérables sous l'influence de l'exercice musculaire. Les recherches dirigées sur les animaux ne sont pas moins concluantes. Nous passerons rapidement sur les expériences dans lesquelles l'activité musculaire a été artificiellement provoquée par des excitations électriques : Sczelkow a vu la production de l'acide carbonique triplée chez un chien dont le train postérieur était soumis, de cette façon, à des tétanos intermittents. Nous avons constaté, bien des fois, l'exagération des combustions respiratoires, sur des lapins ou des chiens, provoqués à une activité régulière quoique artificielle à l'aide d'excitations induites étendues à tout l'appareil muscu-

laire et de rythme uniforme. Dans ce cas, l'accroissement des combustions obéit à des lois très précises qu'il n'est pas inutile de signaler :

- 1° L'excès des combustions provoqué par les contractions électriques régulièrement rythmées atteint d'emblée, et dès le début, toute sa valeur.
- 2° Il conserve cette valeur pendant toute la durée des excitations.

Une de nos expériences a duré six heures, pendant lesquelles l'intensité des échanges s'est maintenue à une valeur sensiblement constante.

La méthode des excitations électriques est très capable de fournir des résultats curieux et utiles. Mais au point de vue que nous envisageons, il est préférable de rechercher l'influence du travail spontané. A ce titre, les expériences instituées sur le cheval, par Zuntz et Lehmann, apportent des renseignements inattendus et pleins d'intérêt. Elles ont été entreprises pour résoudre un problème d'énergétique.

Mais nous ne retiendrons, en ce moment, que les résultats numériques obtenus par les auteurs allemands et que nous empruntons à Mallèvre (1).

(1) MALLÈVRE. — *Rapport de mission agricole à l'étranger. Considérations spéciales relatives à la théorie de l'alimentation et particulièrement à la production du travail musculaire et du travail mécanique.* Bulletin du Ministère de l'agriculture, 1892, nos 2 et 3.

Conditions introduites et durée	Ventilation horaire	Composition centésimale de l'air expiré		Consommation de O ₂	Production horaire de CO ₂	Oxygène consommé par heure et par kilogramme	CO ₂ produit par heure et par kilogramme	Quotient respiratoire	Travail horaire (kilogrammètres)
		Déficit O	CO ₂						
Repos (24')	1 632	5,725	4,221	931,432	681,886	0,233	0,172	0,738	//
Mastication (20')	2 118	4,874	4,102	1031,531	861,880	0,258	0,217	0,84	//
Travail (20')	3 246	4,046	3,716	859,613	789,501	2,149	1,972	0,92	291 000
Période immédiatement consécutive (20')	3 696	3,183	3,210	1171,613	1181,639	0,294	0,296	1,01	//
Travail (20')	26 478	3,042	2,634	803,420	697,430	21,013	17,743	0,87	327 900
Période consécutive (20')	5 628	2,256	2,307	123,967	129,847	0,314	0,324	1,02	//
Pendant le repas (79')	2 112	4,792	4,078	101,207	80,126	0,233	0,215	0,85	//

Nous les avons résumés dans le tableau de la p. 44, après les avoir exprimés en volume et ramenés à l'unité de temps et de poids (l'heure et le kilogramme).

On voit que, chez le cheval, l'intensité des combustions respiratoires subit, en fonction du travail, un accroissement exceptionnel. Elle est environ dix fois plus considérable que pendant le repos.

b) *Accroissement des combustions intra-musculaires.* — L'accroissement du chimisme respiratoire des muscles, en activité, est rendu sensible par l'expérience de Matteucci : le trau postérieur d'une grenouille est suspendu par les nerfs lombaires aux électrodes d'un courant induit à l'intérieur d'un flacon contenant une faible quantité d'eau de chaux. Dès qu'on procède aux excitations et que les muscles se contractent, l'eau de chaux, restée limpide jusque là, se trouble rapidement en présence de l'excès de CO_2 produit dans la contraction. Mais ce n'est là qu'une expérience de cours, exclusive de toute précision.

La méthode introduite dans cette question par Cl. Bernard, permet d'atteindre une très grande exactitude. Elle consiste à faire, comparativement, l'analyse des gaz dans le sang artériel et le sang veineux d'un muscle alternativement laissé dans les conditions de l'activité et

du repos. On obtient ainsi, par différence, l'oxygène prélevé par le muscle sur le fluide nourricier qui le traverse, et l'acide carbonique dont le même fluide s'est chargé dans le même temps.

Cl. Bernard ⁽¹⁾ a expérimenté sur le muscle couturier du chien, observé successivement dans l'état de repos, d'inertie et de contraction. L'inertie est obtenue par la section des nerfs moteurs du muscle et la contraction par l'excitation électrique de ces mêmes nerfs. Les résultats obtenus par Cl. Bernard sont tout à fait inexacts, mais ils suffisent à établir le sens des phénomènes et à montrer que la respiration musculaire est plus intense au repos que dans l'inertie, et qu'elle s'exagère encore pendant la contraction.

La méthode a été employée par un certain nombre d'auteurs, Sczelkow, Schoffer, Frey, Gruber, etc., mais il ne nous semble pas qu'elle ait été ailleurs plus fructueuse que dans les recherches de Chauveau et Kaufmann, parce que ces recherches ont été entreprises à l'aide d'un outillage excellent et entourées de toutes les précautions qui pouvaient en assurer l'exactitude.

Et d'abord, il convenait de se placer dans les conditions de l'activité normale et régulière des

(1) CL. BERNARD. — *Leçons sur les propriétés des tissus vivants*, Paris, G. Baillière. 1886.

muscles. M. Chauveau (1) s'est adressé pour cela au masséteur et au releveur propre de la lèvre supérieure du cheval, c'est-à-dire à des muscles chez lesquels on peut aisément éveiller l'activité spontanée et provoquer le fonctionnement normal, en faisant manger l'animal.

Pour que les résultats des analyses fussent exactement comparables, les prises du sang veineux et du sang artériel étaient faites simultanément. On a ainsi la certitude que les différences de composition constatées entre le sang qui pénètre le muscle et celui qui l'abandonne, se rattachent exclusivement à la respiration intra-musculaire. Enfin, ces différences ne sont pas le seul élément de la détermination. L'excès de CO_2 dans le sang veineux par rapport au sang artériel ne mesure pas à lui tout seul l'intensité des échanges intra-musculaires. Il y faut joindre le débit des vaisseaux explorés. La vitesse de la

(1) Tous les documents accumulés par M. Chauveau sur les combustions intra-musculaires et leurs aliments ont été publiés dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Plus tard, l'Auteur les a réunis à la fin de son livre: *Le travail musculaire et l'énergie qu'il représente*, Paris, Asselin et Houzeau éd. 1891. Dans les Comptes rendus, ils remplissent six notes publiées aux dates suivantes : 22, 29 novembre 1886, 13 décembre 1886, 25 avril, 16 mai et 25 mai 1887. Toutes les recherches dont ils font mention ont été faites avec la collaboration de M. Kaufmann.

circulation s'exagère, en effet, beaucoup pendant le travail des muscles, et pour donner l'expression des échanges réels sous l'influence de cette condition, les résultats de l'analyse des gaz doivent être multipliés par l'accroissement de la vitesse du sang dans les muscles en activité.

Les expériences suivantes, faites sur le masséter, vont rendre tout cela très sensible. On s'est borné ici à faire la somme des gaz mis en œuvre dans le repos et dans le travail. Voici les moyennes de trois expériences :

Pendant le repos, $O + CO^2 = 20^{cm^3},40$ }
 Pendant le travail, $O + CO^2 = 23^{cm^3},18$ } pour 100^{cm^3} de sang.

O et CO^2 désignent, bien entendu, l'oxygène perdu par le sang artériel et l'acide carbonique gagné par le sang veineux. Il semble, d'après les chiffres précédents, que le travail n'apporte aucun changement dans la valeur des échanges gazeux. Mais précisément sous l'influence de la mastication, la circulation du masséter devient trois fois plus active que pendant le repos. L'intensité réelle des échanges devient donc $O + CO^2 = 23^{cm^3},18 \times 3 = 69,54$, soit une respiration musculaire 3,4 fois plus intense.

Les résultats obtenus sur le releveur de la lèvre supérieure ont une grandeur inattendue et témoignent d'une intensité singulière dans le

mouvement chimique, qui accompagne l'activité fonctionnelle du muscle. Ils sont en même temps plus complets et permettent de déterminer la valeur absolue des échanges gazeux. On a pris soin, en effet, de déterminer, avec exactitude, le débit de la circulation dans le muscle pendant le repos et pendant le travail. Cette détermination est ici possible, en raison de ce fait que le releveur de la lèvre supérieure n'est pourvu, en général, que d'une seule veine efférente. Il suffit donc, de mesurer la quantité de sang qui s'écoule, en un temps donné, par cette veine ouverte, pour avoir l'intensité de l'irrigation sanguine. En rapportant les résultats à l'unité de temps et de poids, on obtient le coefficient de l'irrigation sanguine du muscle releveur dans les deux états physiologiques où on l'étudie.

On détermine, d'une manière très simple, les coefficients respiratoires en O^2 et en CO^2 (quantités rapportées à l'heure et au kilogramme). Il suffit de multiplier les résultats de l'analyse des gaz par le coefficient d'irrigation.

Les expériences de M. Chauveau, sur le releveur, sont au nombre de quatre : nous les résumons et nous en fournissons les moyennes dans le tableau de la p. 50. Mais nous avons cru devoir, pour la détermination des coefficients, adopter comme unités l'heure et le kilogramme. M. Chau-

veau a choisi la minute et le gramme, et il obtient ainsi des chiffres fractionnaires extrêmement faibles, dont la lecture est on ne peut plus malaisée et laborieuse.

Ceux que nous obtenons sont 60 000 fois plus gros que ceux de M. Chauveau. Ils revêtent ainsi des apparences matérielles saisissantes qui frappent les yeux et l'esprit.

Intensité des échanges gazeux et de l'irrigation sanguine dans le releveur de la lèvre supérieure du cheval pendant le repos et le travail du muscle.

Coefficients	Repos	Travail	Accroissement
Coefficient de l'irrigation sanguine . . .	12 ¹ ,229	56 ¹ ,321	4,6
Coefficients respiratoires en oxygène	0 ¹ ,307	6 ¹ ,207	20,21
Coefficients respiratoires en CO ²	0 ¹ ,221	7 ¹ ,835	35,5
Quotient respiratoire .	0,719	1,26	//

Le rapprochement des chiffres enfermés dans ce tableau emporte des conclusions claires et immédiates : Le travail spontané du releveur de la lèvre supérieure entraîne dans le muscle un accroissement considérable dans l'activité

de la circulation et dans l'intensité des échanges gazeux.

En effet, la quantité de sang qui traverse 1 kilogramme de muscle pendant une heure s'élève de 12^l,229 à 56^l,321 sous l'influence du travail. Ainsi, l'irrigation sanguine devient près de cinq fois plus intense.

Sous la même influence, la consommation d'oxygène passe de 0^l,307 à 6^l,207 et devient, par conséquent, vingt fois plus considérable (20,21).

Enfin, la production de CO² qui, pour 1 kilogramme de muscle et pendant une heure, est de 0^l,221 au repos, s'élève pendant le travail à 7^l,835 et devient 35 fois plus considérable.

Il convient de constater que la consommation de l'oxygène et la production du CO² suivent ici une marche très inégale. Mais il ne faut pas juger de ces changements corrélatifs par la seule considération des valeurs absolues. Leur véritable expression réside dans les modifications subies par le quotient respiratoire $\left(\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}\right)$, qui, de 0,719 au repos, est passé soudainement à 1,26 pendant le travail.

L'activité n'aurait donc pas seulement pour effet de grandir la valeur du quotient de Pflüger, mais encore de renverser le sens de ce rapport. Plus petit que l'unité pendant le repos, il la dé-

passerait pendant le travail. Ce dernier fait est, pour le moment, très difficile à interpréter. Nous aurons à étudier, bientôt, les changements subis par le quotient respiratoire en fonction du travail musculaire et nous constaterons que ce rapport, envisagé dans les échanges gazeux pulmonaires, atteint fréquemment l'unité, mais ne l'excède pas, ou l'excède fort peu. Il est difficile, sinon impossible, d'admettre qu'il en soit autrement dans les échanges gazeux de la respiration élémentaire des muscles. Si, pendant l'exercice musculaire, le quotient respiratoire dépassait l'unité dans les proportions que nous venons de voir pour la respiration élémentaire du releveur de la lèvre supérieure, nous en trouverions forcément le reflet dans la respiration pulmonaire, qui est la somme de toutes les respirations partielles. Il n'en est rien, et il y a tout lieu d'être surpris des indications fournies par l'analyse des gaz du sang. Nous sommes là devant une obscurité, que nous ne sommes pas en état de résoudre. Mais si ce détail est obscur, les autres sont parfaitement clairs. Et, par exemple, l'exagération des combustions respiratoires attachée au travail musculaire est d'une évidence immédiate. Elle atteint même, dans le cas du releveur de la lèvre supérieure, une grandeur exceptionnelle, qui dépasse singulièrement celle que nous avons constatée dans le

cas du masséter. Les expériences de M. Chauveau révèlent donc entre les divers muscles de très grandes inégalités. Cela tient, évidemment, à ce qu'ils sont placés dans des conditions mécaniques très différentes, qui donnent à leurs efforts une efficacité variable, et réclament, par conséquent, une activité et une dépense variables. Mais toutes les inégalités de cet ordre, qui pourraient être surprises dans les actes moteurs des différents muscles se confondent et se résument dans les échanges respiratoires du poumon.

En somme, et pour conclure : le travail physiologique des muscles est accompagné d'une exagération considérable dans l'intensité des combustions respiratoires. Sous une autre forme, qui nous conduit à envisager un autre côté du problème, le potentiel dépensé dans la production du travail physiologique des muscles fournit, par sa combustion, et très rapidement, une grande quantité d'acide carbonique. Il est donc très aisément combustible.

CHAPITRE III

NATURE DU POTENTIEL. DÉPENSE DANS LA CONTRACTION. ALIMENT DES COMBUSTIONS INTRA-MUSCULAIRES.

Le problème est, en effet, de déterminer dans quelle catégorie de principes immédiats le muscle trouve l'aliment de ses combustions et de son énergie propre. L'ensemble des faits acquis à cet égard et qui vont être exposés font ressortir les constatations suivantes :

a) *Relativement aux substances albuminoïdes.* — L'intensité de l'excrétion azotée n'est pas influencée par le travail musculaire ; la production du travail ne réclame donc aucune dépense nouvelle et spéciale d'albumine.

b) *Relativement aux hydrates de carbone.* — Le glycose est l'aliment immédiat et exclusif des combustions intra-musculaires et de la force qu'elles engendrent.

c) *Relativement au rôle des graisses.* — Les réserves adipeuses de l'organisme fournissent la matière du renouvellement du potentiel glycose dépensé pendant le travail.

Rôle des albuminoïdes. — Sous l'empire des idées de Liebig, on a attribué et quelques auteurs s'obstinent encore à attribuer à ces substances une importance prépondérante sinon exclusive, dans la production de l'énergie physiologique. « Les muscles, disait Liebig, tirent leur énergie des matières azotées qui les composent ».

Le rôle des albuminoïdes se précisait ainsi d'une manière d'autant plus formelle que, dans l'esprit de Liebig, les hydrates de carbone étaient enfermés eux aussi dans une attribution exclusive, puisque l'illustre chimiste les considérait comme les aliments de la respiration et de la chaleur animale. D'un côté, les aliments de la force et de la substance musculaire (*aliments plastiques*). D'autre part, les aliments de la chaleur (*aliments respiratoires*). Il est aisé de faire justice de cette systématisation absolument contraire aux principes fondamentaux de l'énergétique biologique. Une conception qui rattache la chaleur et la force à des origines distinctes n'est plus soutenable aujourd'hui et nous n'insisterons pas.

a) *Invariabilité de l'excrétion azotée pen-*

dant le travail. — Mais il n'est pas moins nécessaire d'examiner si les albuminoïdes sont dépensés en fonction du travail musculaire. Or, l'expérience s'est prononcée de la manière la plus catégorique. L'excrétion azotée n'est pas influencée par le travail musculaire. L'activité des muscles n'entraîne pas une dépense particulière d'albumine.

La destination naturelle de l'albumine est de servir au renouvellement de la matière vivante. C'est là sa fonction essentielle et le travail des muscles n'a pour effet ni de la détourner de son courant normal ni même de précipiter ce courant dans les conditions de l'alimentation ordinaire.

Nous allons passer en revue les faits principaux relatifs à cette question et constater que, s'ils nous obligent à tempérer quelque peu la rigueur littérale de cette proposition, ils en établissent la justesse fondamentale. Ils se rangent dans deux groupes selon que l'alimentation est ou non suffisante.

1° *Alimentation suffisante.* — Voici d'abord les résultats de l'expérience fameuse entreprise par Fick et Wislicenus⁽¹⁾. Ces expérimentateurs ont fait ensemble l'ascension du Faulhorn

(1) *Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in. Zürich.* X, 1865.

(Alpes), dont l'altitude atteint 2 956 mètres. Ils ont dosé l'azote total : 1° dans les urines de la nuit qui a précédé l'ascension ; 2° dans les urines recueillies pendant l'ascension ; 3° dans l'urine des six heures du repos consécutif à l'ascension et 4° enfin, dans les urines de la nuit qui a suivi l'ascension.

Les deux ascensionnistes s'étaient préparés à l'expérience en se soumettant pendant deux jours à un régime purement hydrocarboné. Ils écartaient ainsi de l'enquête qu'ils voulaient faire tout l'azote provenant de leur régime antérieur.

Les résultats sont enfermés dans le tableau de la p. 58.

On y voit tout d'abord que l'albumine dépensée pendant l'ascension ne rend pas compte du travail produit. Elle n'en représente que le tiers à peu près pour Fick, et le quart pour Wislicenus, mais il convient d'envisager autrement les résultats et de mesurer comparativement la dépense d'albumine pendant deux périodes égales, dont une embrasserait le travail de l'ascension.

Ces périodes ont une durée de 12 heures. Elles répondent à la journée de l'ascension et aux nuits qui l'ont précédée et suivie. Pour ces dernières, nous prenons la moyenne, et nous simplifions cet exposé en réunissant les résultats fournis isolément par les deux ascensionnistes. Il vient :

Experimentateurs	Urine	Azote total	Albumine oxydés	Albumine oxydés pendant l'ascension	Énergie représentée par l'albumine de l'ascension	Travail produit	Différence
Fick (66 kilo-grammes)	1 ^{re} nuit . . .	6 ^{gr} , 92	46 ^{gr} , 10	38, 29	50 kgm, 612	159 kgm, 637	108 kgm, 995
	Ascension . . .	3, 31	22, 09				
	Repos (6 ^h) . . .	2, 43	16, 20				
	2 ^e nuit . . .	4, 19	32, 11				
Wislicenus (76 kilogram.)	1 ^{re} nuit . . .	6 ^{gr} , 68	44 ^{gr} , 56	37, 00	68 kgm, 937	181 kgm, 287	133 kgm, 351
	Ascension . . .	3, 13	20, 89				
	Repos (6 ^h) . . .	2, 42	16, 11				
	2 ^e nuit . . .	5, 35	36, 64				

Désignation	Travail de l'ascension	Repos nocturne
Albumine dépensée pendant 12 heures	75 ^{gr} ,29	79 ^{gr} ,70

On peut tenir ces chiffres pour égaux et cette égalité est tout à fait probante.

Les recherches de Pettenkofer et Voit sur l'homme plaident dans le même sens. Nous les résumons dans le tableau de la p. 60 (1). Elles ont cet intérêt de mettre en relief et en opposition l'invariabilité de l'excrétion azotée et l'exagération des combustions qui accompagnent le travail.

Voit a fait, d'autre part, sur le chien, des expériences qui ont donné les résultats suivants :

Urée excrétée dans 4 jours de repos . .	109 ^{gr} ,5
les 24 heures (jours de travail . .	110 ^{gr} ,5

L'animal recevait 1500 grammes de viande par jour, et il a été observé dans deux périodes successives de repos et de travail, qui avaient chacune une durée de trois jours.

Les recherches entreprises au laboratoire d'Hohenheim par Wolff et ses élèves ont une grande importance. Elles ont ce mérite parti-

(1) Emprunté à RICHEL. — *Physiologie des muscles et des nerfs*. Paris, Germer-Baillière, 1882.

Durée	Dépense	Jeune	
		Repos	Travail
En 24 h.	CO ² expiré	695 ^{gr} ,0	1187 ^{gr} ,0
	Urée excrétée . . .	26 ^{gr} ,3	25 ^{gr} ,0
	Oxygène consommé.	743 ^{gr} ,0	1072 ^{gr} ,0
Durée	Dépense	Alimentation moyenne	
		Repos	Travail
En 24 h.	CO ² expiré	930 ^{gr} ,0	1134 ^{gr}
	Urée excrétée . . .	37 ^{gr} ,2	37 ^{gr} ,2
	Oxygène consommé.	867 ^{gr} ,0	867 ^{gr} ,0
Durée	Dépense	Alimentation	
		Azotée	Non azotée
En 24 h.	CO ² expiré	1083 ^{gr}	839 ^{gr}
	Urée excrétée . . .	55 ^{gr} ,8	27 ^{gr} ,7
	Oxygène consommé.	850 ^{gr} ,0	808 ^{gr} ,0

culier d'avoir été faites sur le cheval, et de se traduire dans des chiffres que leur grandeur rend particulièrement démonstratifs.

Les faits enregistrés dans le tableau ci-dessous ont été recueillis par Wolff (1) sur un cheval du poids moyen de 520 kilogrammes, dans une expérience comportant cinq périodes de quinze jours chacune et durant lesquelles l'animal effectuait chaque jour un travail défini et mesuré en kilogrammètres. Pendant toute la durée de l'expérience, la ration a toujours eu la même teneur en albuminoïdes et le supplément nécessaire à la production du travail était fourni par des hydrates de carbone. Le poids de l'animal est demeuré stationnaire.

Périodes	Travail quotidien	Azote éliminée dans les 24 h.	Excédent du travail	Excédent d'azote
I	475 000 ^{kgm}	99 ^{gr}	//	//
II	950 000	109	475 000 ^{kgm}	108 ^{gr}
III	1 425 000	116	950 000	17

On voit clairement qu'il n'y a pas de relation entre la production du travail et la dépense de l'albumine. Ces deux faits suivent une progression tellement inégale qu'on ne peut pas les rapprocher. Le travail croît comme 1, 2, 3, la

(1) *Loc. cit.*

dépense de l'albumine comme 1, 1,10, 1,17 ; s'ils sont contemporains, les deux actes ne sont assurément pas corrélatifs et on peut légitimement négliger le léger excédent d'azote excrété dans la seconde et la troisième périodes. Nous n'avons pas l'intention de l'écarter systématiquement ou de le dissimuler, et nous y reviendrons plus tard ; mais il est si faible, qu'on peut bien dire qu'il ne change pas le sens des phénomènes. Dans ces expériences pas plus que dans celles qui précèdent, le travail n'entraîne une dépense spéciale d'albumine.

Dans ses récentes recherches, M. Chauveau a donné à ce fait des apparences très particulières et très persuasives. Il ne s'est pas borné à doser l'azote total dans l'urine des vingt-quatre heures, il a construit la courbe de l'excrétion azotée par des dosages effectués toutes les deux heures sur l'urine puisée par le cathétérisme dans la vessie de l'animal.

Or, la production du travail reste sans influence sur la direction de la courbe. Celle-ci affecte la même direction, les jours du travail et les jours du repos.

On en jugera par les résultats suivants que nous empruntons à l'une des expériences de M. Chauveau (1).

(1) *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 24 février et 2 mars (avec la collaboration de M. Contejean),

L'animal d'expérience est un chien pesant 11^{kg},500 nourri depuis deux jours avec 650^{gr}. de viande crue.

Le travail (de 300 kilogrammètres) est exécuté douze heures après le repas.

Dépense d'azote	1 ^{er} jour Repos	2 ^e jour Travail	
Azote de la viande ingérée	23 ^{gr} ,510	22 ^{gr} ,920	
Azote urinaire de la nuit (8 h. du soir à 6 h. du matin)	10 ^{gr} ,482	11 ^{gr} ,822	
De 6 h. à 8 h. du matin.	2, 086	1, 941	travail
De 8 h. à 10 h. //	2, 060	2, 064	
De 10 h. à 12 h. //	1, 896	1, 853	
De 12 h. à 2 h. du soir .	1, 483	1, 726	
De 2 h. à 4 h. //	1, 364	1, 490	
De 4 h. à 6 h. //	1, 190	1, 228	
De 6 h. à 8 h. //	1, 010	0, 870	
Total	21 ^{gr} ,571	22 ^{gr} ,934	

L'excrétion azotée a donc la même marche et la même mesure les jours de travail et les jours de repos. Cette similitude se retrouve chez l'animal à jeun ou nourri à la gélatine.

Les faits avancés sont donc assez nombreux pour affirmer et rendre indiscutable la conclusion que nous avons annoncée.

Le processus destructeur de l'albumine n'est

ni accéléré ni déformé par le travail, il demeure à peu près invariable, et laisse l'albumine à sa destination et à sa fonction exclusives. C'est à peine s'il traduit une accélération légère que le travail paraît imprimer au mouvement de rénovation de la matière vivante. Si, en regard de cette invariabilité dans la dépense de l'albumine, on place l'exagération parfois énorme des combustions attachées au travail, on est bien obligé de convenir que ces combustions ne s'alimentent pas dans l'albumine.

2° *Alimentation insuffisante ou travail excessif.* — Ces deux conditions se confondent en une seule ; elles ont pour effet d'entraîner une dépense d'albumine vivante qui se traduit par un excès dans l'excrétion azotée. Mais cette dépense anormale et exceptionnelle est hors de proportion avec l'excès du travail produit, et n'en explique qu'une minime partie.

On peut en juger par les expériences que Voit a poursuivies sur le chien dans une série complémentaire de celles que nous avons relatées plus haut. Ici l'animal était maintenu en inanition et soumis à des périodes alternatives de repos et de travail, qui duraient chacune trois jours. Le travail quotidien était considérable, mais nous n'en connaissons point la mesure.

Voici les résultats :

Urée excrétée par	{	jours de repos	=	12 ^{gr} ,45
l'animal à jeun	{	jours de travail	=	14 ^{gr} ,18

soit un excès de 1^{er},73 d'azote représentant 11^{er},418 d'albumine, soit 46^{cal},208 et par conséquent $46,208 \times 425 = 1,155$ kilogrammètres, chiffre assurément très inférieur au travail réellement produit. Mais la disproportion apparaît avec toute sa grandeur dans la série suivante, poursuivie chez le cheval à la station d'Hohenheim par Kellner.

L'animal est le même cheval que nous avons vu dans les expériences précédentes. On l'a soumis, sans augmenter sa ration, à des périodes successives de huit ou quinze jours chacune, comportant un travail quotidien toujours considérable. Voici les résultats :

Périodes	Travail quotidien	Azote urinaire des 24 heures	Poids net de l'animal	Observations
I	808 000 kgm.	198 ^{gr} ,6	496 ^{kg} ,800	Alimentation suffisante — Équilibre d'azote et de poids.
II	2 424 000	211,3 (minimum) 234,3 (maximum)	482 ^{kg} ,4 462 ^{kg} ,5	Excès d'azote dans les excréctions Perte de poids
III	808 000	199,6	457 ^{kg}	//

on voit que, dans la deuxième période, la production du travail a été triplée tandis que l'ex-

crétion azotée s'est élevée seulement de 198^{gr},6 à un maximum de 234^{gr},3 par jour, soit un excès de 35^{gr},7 en regard d'un excédent de travail qui n'atteint pas moins de 1 616 000 kilogrammètres. Il est intéressant d'évaluer cette disproportion.

L'azote excrété en excès représente $35,7 \times 6,25 = 223,3$ d'albumine sèche contenant et pouvant livrer une énergie potentielle égale à $223,3 \times 4,047 = 903^{\text{cal}}$,6, soit 384 030 kilogrammètres. Il reste donc un excédent de travail de 1 232 000 kilogrammètres, dont nous ne retrouvons l'équivalent chimique ni dans la ration de l'animal, ni dans l'albumine arrachée à ses tissus. Ainsi lorsque le travail est excessif, ou que la ration est insuffisante la production du travail paraît emprunter, aux albuminoïdes déjà assimilés et organisés une part de l'énergie mise en œuvre. Mais cette part est extrêmement faible et ne représente qu'une minime partie de l'excès de travail produit. Ce résultat n'est donc pas fait pour modifier notre conclusion première touchant la non-participation directe de l'albumine dans la production du travail physiologique des muscles. L'excès d'excrétion azotée constaté dans les belles expériences de O'Kellner prouve seulement que le travail excessif constitue une condition antiphysiologique de nature à précipiter

le mouvement de désorganisation et de dissolution qui entraîne la matière vivante. Mais l'énergie libérée dans ce processus exceptionnel et anormal n'est qu'une fraction à peu près négligeable de l'énergie réellement produite.

Aussi bien, il est infiniment probable que le travail musculaire ne tire aucun bénéfice de l'excès d'excrétion azotée qui l'accompagne lorsque l'alimentation est insuffisante. La désintégration de l'albumine vivante a, en effet, son siège principal dans le foie et l'énergie libérée dans la production hépatique de l'urée est perdue pour le tissu musculaire. En tout cas, la désassimilation exceptionnelle de l'albumine n'est pas faite pour couvrir l'excès du travail puisqu'elle n'atteint pas ce but. On peut donc inférer des expériences de O'Kellner que l'excès d'excrétion azotée attaché au travail excessif exprime seulement l'accélération que cette condition anormale et antiphysiologique vient imprimer au mouvement de rénovation de la matière.

Rôle des hydrates de carbone; glycose et glycogénie. — Nous avons annoncé que le glycose est l'aliment prochain et immédiat des combustions intra-musculaires dans le travail. Cette proposition est déjà rendue très vraisemblable par cette double circonstance que le potentiel employé dans le travail dégage, en brû-

lant, de très grandes quantités de CO_2 et que ce potentiel n'est point de nature albuminoïde. Elle repose, en outre, sur un certain nombre de faits précis que nous allons examiner :

1° Le quotient respiratoire s'élève toujours pendant le travail, incline vers l'unité et tend à prendre la valeur théorique du quotient de la combustion du sucre ;

2° Le glucose dépensé dans l'intimité des muscles pendant le travail rend compte des combustions intra-musculaires attachées à ce travail ;

3° Le glucose est à ce point indispensable à la production de la force musculaire que sa présence dans les muscles à l'état de glycogène est constamment assurée par deux fonctions : la glycogénie musculaire et la glycogénie hépatique.

a) *Changements du quotient respiratoire liés à la combustion du potentiel glycose pendant le travail.* — Presque tous les auteurs sont d'accord pour admettre que le quotient respiratoire augmente pendant le travail. Cet accroissement a été constaté nettement par Pettenkofer et Voit, Speck, Hanriot et Richet. Zuntz et Lehmann l'ont également observé dans leurs recherches d'énergétique sur le cheval. Seuls, Katzenstein (1) et Løvy (2) soutiennent que le

(1) G. KATZENSTEIN. — *Pfluger's Archiv.*, t. XLIV.

(2) A. LØVY. — *Pfluger's Archiv.*, t. XLIV.

quotient respiratoire reste invariable pendant le travail musculaire et témoigne ainsi par sa fixité de l'uniformité du mouvement nutritif. Que si l'on observe parfois son élévation pendant le travail ce changement est dû à la difficulté mécanique de la respiration qui peut survenir pendant les exercices violents et à l'insuffisance d'oxygène qui en est la conséquence. — Disons tout de suite que cette interprétation n'a aucun fondement. D'une part, l'accroissement du quotient respiratoire en fonction de l'activité des muscles est absolument constant. D'autre part, il ne dépend en aucune façon de la dyspnée et de l'insuffisance d'oxygène, car il ne subit aucune variation et il inclinerait plutôt à diminuer au cours de l'asphyxie en vase clos. C'est un fait que nous avons eu l'occasion fréquente de vérifier dans nos recherches sur l'asphyxie⁽¹⁾.

C'est donc une loi authentique et des mieux acquises en physiologie que le quotient respiratoire incline vers l'unité pendant l'exercice musculaire. Dans les recherches qu'il a entreprises sur cet objet soit au Muséum, avec la collaboration de ses élèves, soit avec nous-même dans notre laboratoire, M. Chauveau a constamment observé

(1) *Archives de physiologie*, 1894.

ce phénomène (1). Il n'est donc pas discutable et il convient de l'interpréter; mais auparavant nous résumerons quelques-unes de nos propres expériences (2) dans le tableau suivant :

Variation du quotient respiratoire en fonction du travail.

Nombre des expériences	Avant le travail	Pendant le travail	Après le travail	Observations
Lapin 7 expériences	0,880	0,970	0,799	Nourri à discrétion
Chien 5 expériences	0,776	0,849	0,733	Animal à jeun l'inanition a eu une durée variant de 24 heures à 7 jours
Chien 2 expériences	1,016	1,027	1,033	Animal abondamment nourri à la soupe au lait et saturé du potentiel

Dans ces expériences, l'activité musculaire était sollicitée chez nos animaux par des excitations induites régulièrement rythmées, à raison de trente par minute environ et atteignant à la fois tout l'appareil musculaire. Celles du

(2) A. CHAUCHEAU. — *Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, 26 mai 1896 et, avec notre collaboration, 1^{er} juin 1896.

(1) *Archives de physiologie*, juillet 1896.

Muséum ont été faites sur l'homme produisant un travail spontané ; elles ont donné des résultats du même ordre. Le sens des phénomènes est donc très précis, et l'accroissement du quotient respiratoire devient indiscutable. Avec M. Chauveau nous y voyons le signe qui vient dénoncer au dehors la combustion du potentiel glycose engagé dans la production de la force musculaire. Chez le chien saturé de potentiel par une alimentation abondante de soupe au lait, l'accroissement du quotient respiratoire est insignifiant ou nul par ce motif qu'il avait déjà sa valeur maxima avant le travail. Chez le lapin nourri à discrétion, le phénomène est très accusé. Chez le chien à jeun, pour avoir moins d'amplitude, il n'est pas moins saisissable, et comporte la même interprétation. Nous ne saurions entrer ici dans l'examen et la critique détaillés des faits, et, à cet égard, nous sommes obligé de renvoyer le lecteur aux mémoires originaux.

Dans le tableau précédent, on voit que, dans le repos qui suit immédiatement le travail, le quotient respiratoire subit une chute profonde et descend au-dessous de sa valeur normale. Disons tout de suite, parce que nous devons plus tard fournir des explications sur ce point, que le phénomène se rattache à l'intervention des procédés glycogénétiques où se renouvelle le potentiel dépensé pendant le travail.

Mais il devient déjà visible que les fluctuations du quotient respiratoire en fonction de l'exercice musculaire et du repos consécutif sont en relation étroite avec l'élaboration et l'emploi du potentiel. Ces changements du quotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ prennent à cet égard une signification particulièrement précise quand on les oppose à l'invariabilité de ce même rapport, lorsque l'animal est saturé de réserves de potentiel (chien abondamment nourri de soupe au lait).

b) *Bilan des combustions intra-musculaires et du glycose dépensé pendant le travail.* — Dans les expériences qu'il a instituées sur le releveur propre de laèvre supérieure, M. Chauveau ne s'est pas borné à mesurer la respiration des muscles en activité, il a déterminé aussi la dépense corrélatrice de glycose effectuée par le muscle. Il employait la méthode qui, dès 1856, lui avait permis de donner toute leur signification et toute leur clarté aux brillantes découvertes de Cl. Bernard, en montrant que le sucre élaboré et livré par le foie est dépensé à la périphérie par les tissus vivants. En effet, le sang veineux contient moins de glycose que le sang artériel. Le fait est absolument général. Il signifie que le sang s'appauvrit en glycose en traversant les tissus et leur fournit ainsi un aliment essentiel. Or, nous allons voir que la quantité de sucre

réellement dépensée par les muscles considérés tour à tour au repos et à l'activité est en raison de l'intensité des combustions intra-musculaires et qu'il suffit à rendre compte de ces combustions.

Pour le masséter, cette relation est immédiatement évidente dans les chiffres suivants :

$$\begin{array}{l} \text{Sucre enlevé par} \\ \text{le masséter à 1 000 centi-} \\ \text{mètres cubes de sang} \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \text{Pendant le repos} = 0^{\text{gr}}, 115 \\ \text{Pendant le travail} = 0, 408 \end{array} \right.$$

Accroissement de la dépense en fonction du travail = $\frac{408}{115} = 3,26$.

Rapprochés des changements corrélatifs de la respiration du masséter, ces chiffres font ressortir un accord presque absolu entre la dépense du glycole et la production du CO^2 par le muscle.

Les résultats obtenus sur le releveur de la lèvre supérieure plaident dans le même sens, mais ils n'ont pas à ce point de vue une évidence immédiate parce qu'ici la dépense du potentiel glycole se combine avec son élaboration dans le muscle et sa mise en réserve dans les périodes de repos.

Le phénomène a un tel intérêt qu'il faut l'étudier en détail. Pour cela, nous embrassons dans le tableau suivant, les résultats moyens obtenus par M. Chauveau dans quatre expériences :

Quantités		Repos	Travail	Accroissement
Quantités par kilogramme de muscle et par heure (coefficients)	Irrigation sanguine . . .	12 ^l ,229	56 ^l ,321	1 à 4,6
	Consommation d'oxygène . .	0 ^l ,307	6 ^l ,207	1 à 20,1
	Production de CO ²	0 ^l ,221	7 ^l ,835	1 à 35,45
	Sucre prélevé	2 ^{gr} ,042	8 ^{gr} ,439	1 à 4,13

C'est la reproduction des chiffres que nous avons donnés plus haut pour démontrer l'accroissement des combustions pendant le travail du muscle releveur. Mais ce nouveau tableau contient en outre la quantité du sucre que le sang abandonne à cet organe, et dans laquelle on inclinera à chercher la mesure de la dépense alimentaire entraînée par le travail. Or, à ne considérer que les résultats numériques, on est frappé de la disproportion énorme qui existe entre l'accroissement des combustions qui, mesuré au CO², s'élève à 35,45 et l'excès de la dépense de glycose qui est seulement de 4,13 ; mais il faut réfléchir que le sucre prélevé sur le sang et retenu par le muscle ne mesure pas la dépense réelle qui est faite de ce principe immédiat. Si nous n'avions pas d'autre indication, nous resterions incertain de la destinée du sucre,

dont nous ne savons qu'une chose, c'est qu'il passe du sang dans le muscle. Mais nous possédons heureusement un témoin de son utilisation réelle, c'est l'acide carbonique. Nous pouvons provisoirement considérer ce gaz comme un des produits de la combustion du glycose et l'évaluer en glycose. Il suffit de multiplier les chiffres de CO_2 par 1,35, l'équation de la combustion du sucre faisant ressortir en effet que 1 litre de CO_2 répond à 1^{gr},35 de glycose. Nous sommes donc en mesure de comparer le sucre prélevé par le muscle, au sucre réellement dépensé et brûlé pendant le repos et pendant le travail. Cette comparaison est faite dans le tableau suivant :

Quantités		Repos	Travail
Quantités par kilogramme de muscle et par heure	Sucre prélevé (P)	28 ^{gr} ,042	88 ^{gr} ,436
	Sucre brûlé (B)	08 ^{gr} ,300	108 ^{gr} ,65
	P B	6, 80	0, 792
	P — B	+ 18 ^{gr} ,742	— 28 ^{gr} ,214

Il en ressort que, pendant le travail, le muscle brûle plus de sucre qu'il n'en puise dans le sang et que, par compensation, dans les périodes de repos, il fixe beaucoup plus de sucre qu'il n'en

consomme en réalité. Il devient ainsi manifeste que, pendant le repos, le glucose se met en réserve dans les muscles, sous une forme nouvelle, pour alimenter l'excès des combustions attachées à la production du travail. Bien plus, on trouverait dans les chiffres une concordance assez approchée pour affirmer que les réserves accumulées pendant le repos suffisent à couvrir exactement le déficit de glucose introduit par les exigences alimentaires du travail. Dès lors, la disproportion que l'expérience semblait dénoncer tout d'abord entre la dépense du glucose et l'intensité des combustions intra-musculaires est une simple apparence que l'étude critique des faits suffit à dissiper. Nous pouvons donc conclure très légitimement et sans réticences que le glucose dépensé par les muscles pendant le travail rend exactement compte des combustions correspondantes. De là cette loi générale : *Le glucose est l'aliment prochain et immédiat des combustions attachées à la production de la force musculaire.*

Cet aliment est à ce point indispensable que, comme nous venons de le constater, une fonction spéciale intervient pour en assurer la présence constante dans l'intimité des muscles. Le moteur s'approvisionne et se charge de potentiel dans les périodes de repos pour y trouver un supplément d'énergie capable de satisfaire aux

besoins éventuels de son activité. Cette fonction est la glycogénie musculaire et il importe de s'y arrêter quelques instants.

c) *Glycogénie musculaire.* — Le glucose mis en réserve par les muscles se transforme en glycogène. La présence normale et constante de ce principe dans le tissu musculaire a été entrevue par Sanson en 1857 et nettement établie à la même époque par Cl. Bernard ⁽¹⁾, puis par Nasse ⁽²⁾.

Quant à sa fonction de réserve alimentaire elle est démontrée par un grand nombre de faits qui s'accordent à merveille avec les conclusions que nous avons tirées des expériences de M. Chauveau.

En effet, tous concourent à établir cette loi : La proportion du glycogène augmente dans les muscles pendant le repos et diminue pendant l'activité. Dès 1859, Cl. Bernard avait déjà fait des constatations très précises sur cet objet, mais voici des chiffres plus récents. Ceux de Weiss ⁽³⁾ ont été obtenus dans des expériences où on dose comparativement le glycogène dans les muscles gastro-cnémieux de la grenouille laissés au

(1) CL. BERNARD. — *Comptes-rendus de l'Ac. des Sc.*, t. XLVIII, 1859.

(2) NASSE. — *Arch. f. d. gesamm. Physiol.*, t. II, 1869 et t. XIV, 1877.

(3) WEISS. — *Wiener Akad. Bericht.*, t. LXIV, 1871.

repos et dans les muscles symétriques épuisés par une série de tétanisations électriques.

Poids du glycogène dans 1 000 grammes de muscle	}	Muscles inactifs .	1 ^{gr} , 730
		Muscles tétanisés.	1, 180

M. Chauveau (1) a obtenu des résultats analogues sur le masséter du cheval :

Poids du glycogène dans 1 000 grammes de masséter	}	Pendant le repos.	1 ^{gr} , 774
		Après le travail .	1, 396

Les expériences de Marcuse, Krauss, Moritz, Werther, Külz, plaident dans le même sens.

A ces données expérimentales, il faut joindre les curieuses observations de Grothe sur l'inégale répartition du glycogène dans l'appareil musculaire et sa prédominance dans les muscles peu actifs comme ceux de l'aile chez le poulet et des pattes chez les chauve-souris. Tous ces faits suffisent à montrer que le glycogène musculaire se dépense pendant le travail et se renouvelle pendant le repos, mais ce double mouvement de dépense et de réparation trouve une de ses manifestations les plus élégantes et les plus démonstratives dans les expériences suivantes de Chandelon (2).

Elles se partagent en deux groupes de faits réciproques : 1° Dans les muscles anémiés par

(1) *Loc. cit.*

(2) *Arch. für Physiologie*, t. XIII, 1876 (2 mémoires).

la ligature de leurs vaisseaux, le glycogène se dépense sans pouvoir se renouveler. Il se dépense pour alimenter le travail physiologique du tonus, mais il ne peut se renouveler puisque, par la ligature des vaisseaux, on a tari la source de glycose qui l'alimente. Ici la dépense est continue et le renouvellement est empêché. La conséquence est la disparition totale du glycogène.

2° Réciproquement : dans les muscles placés dans l'état d'inertie par la section de leurs nerfs moteurs mais dont la circulation est intacte, la dépense est nulle ou à peu près, tandis que le renouvellement ne trouve aucun obstacle ; aussi voit-on le glycogène s'accumuler. En résumé, le glycogène s'épuise dans les muscles actifs, mais privés d'aliments, tandis qu'il s'accumule dans les muscles inertes mais alimentés.

En réalisant simultanément l'anémie et la paralysie des muscles, on supprimerait à la fois la dépense et le renouvellement, et le taux du glycogène demeurerait invariable. Dans ces derniers temps, Morat et Dufourt (1) ont utilisé ce dernier fait et introduit dans la question de nouveaux résultats à l'aide d'expériences très méthodiques exécutées sur le chien :

L'aorte de l'animal est liée au-dessus de l'origine des branches terminales et les nerfs cru-

(1) *Archives de physiologie*, 1892.

raux sont isolés et sectionnés des deux côtés. Des deux groupes symétriques de muscles cruraux, l'un est laissé dans l'inertie et sert de témoin, le second est soumis à des excitations électriques jetées sur le nerf crural correspondant et maintenues jusqu'à l'épuisement de l'excitabilité musculaire.

Dans ces conditions, la provision de glycogène des muscles témoins demeure invariable. Elle n'a pas été entamée puisque les muscles sont paralysés et n'agissent pas, ni augmentée puisqu'elle a été séparée de sa source par la ligature de l'aorte. L'analyse comparée des deux groupes de muscles fait donc connaître la mesure exacte de la dépense. Or, cette dépense dans les muscles épuisés par la contraction emprunte 40 à 80 % du glycogène emmagasiné au moment de l'anémie.

Cette dépense excessive réclame évidemment un mouvement de réparation particulièrement intense et il est fort intéressant de l'observer dans les faits qui achèvent les expériences de Morat et Dufourt. Cette réparation a pour mesure et pour moyen la quantité de glycose prélevée sur le sang par les muscles épuisés de glycogène dans une expérience comme celle de tout à l'heure. Dès que l'épuisement est obtenu, on enlève la ligature de l'aorte et on dose comparativement le glycose dans le sang artériel et le sang veineux des muscles épuisés. Or, le gly-

ce que cède par le sang à ces muscles affamés atteint des proportions exceptionnelles, supérieures même à celles que l'on observe pendant le travail de la contraction. On assiste ainsi directement au renouvellement du glycogène qui s'opère dans les muscles épuisés, pendant les périodes de repos consécutif au travail forcé.

Tout cela suffit et nous pouvons conclure : Les muscles ont la faculté d'entretenir en eux une réserve toujours disponible de potentiel sous forme de glycogène. Il y a là une véritable fonction, la glycogénie musculaire, qui règle et assure l'alimentation du moteur d'une manière plus prochaine et plus immédiate.

Il est également visible, et les expériences précitées nous sont l'occasion d'insister sur ce point, que le potentiel de l'énergie physiologique imprègne la substance de l'organe et que c'est dans l'intimité même des éléments anatomiques que s'opèrent ses transformations.

Il est, d'ailleurs, difficile de décider et il serait médiocrement intéressant de savoir si le glycogène est brûlé directement ou s'il se transforme en glycose avant d'être utilisé.

Les expériences de Marcuse (¹), montrant la production de l'acide lactique en corrélation de la disparition du glycogène dans les muscles en

(¹) *Pfluger's Arch.*, t. XXXIX, 1886.

activité, ne sont nullement probantes à cet égard. Elles n'excluent pas l'intervention du terme glycosé. Aussi bien la question est sans gravité.

d) *Intervention de la glycogénie hépatique pendant le travail.* — Le mouvement qui entretient et renouvelle le glycogène dans les muscles réclame nécessairement un mouvement corrélatif et parallèle dans la fonction glycogénétique du foie, et il fallait s'attendre à trouver de ce côté des changements subordonnés au travail musculaire.

En fait, la production du sucre dans le foie s'exagère toujours pendant et après le travail. M. Chauveau ⁽¹⁾ a montré, à l'aide de ses expériences sur le muscle releveur, que le taux du glycosé augmente toujours dans le sang artériel à l'occasion d'un travail musculaire local, comme celui de la mastication. Que si on envisage à cet égard les effets d'un travail plus étendu comme celui de la locomotion qui réclame l'activité de tous les muscles, le sang artériel s'appauvrit, il est vrai, en glycosé en raison des livraisons qu'il est obligé de faire aux muscles, mais il s'enrichit en même temps des recettes qu'il prélève sur le foie et qui ne tardent pas à compenser ses pertes et à rétablir sa teneur en glycosé. Le fonctionnement des muscles sollicite donc, dans le foie, une

(1) *Loc. cit.*

suractivité de la fonction glycogénique destinée au renouvellement du potentiel dépensé.

La consommation périphérique, appelle toujours une production compensatrice, et les deux actes sont liés par une telle solidarité que les organes consommateurs sont invariablement préservés de la disette. Dès lors, comme le fait remarquer M. Chauveau, le foie est très rigoureusement et très exactement le collaborateur indirect des muscles et on comprendra toute l'importance de cette collaboration si on réfléchit que l'appareil musculaire d'un moteur animé comme le cheval, consomme au moins 3 ou 4 kilogrammes de glycogène dans les vingt-quatre heures. Il faut bien le remarquer, l'activité des muscles est permanente. Dans l'immobilité du repos, les muscles agissent sourdement, ils transforment donc de l'énergie et c'est par là qu'ils constituent une des sources les plus puissantes de la chaleur animale, qu'ils contribuent si largement à la régulation et à la fixité de la température centrale. On estime que les muscles fournissent les trois quarts de la chaleur totale. Ils consomment donc les trois quarts du glucose élaboré par le foie et c'est pour eux, pour leur assurer en permanence l'aliment de la force et de la chaleur, que le foie travaille incessamment. C'est précisément dans cette dépendance du foie, organe producteur, à l'égard des muscles, organes con-

sommateurs, que résident toutes les conditions de la vie normale dans l'inanition. Il y a plus de quarante ans que M. Chauveau ⁽¹⁾ a expérimentalement démontré que le refroidissement mortel ne survient chez les inanitiés qu'à l'instant précis où le foie cesse de livrer du glycose et d'alimenter la glycogénie musculaire. Pas de glycose, pas de travail intérieur dans les muscles, pas de production de chaleur, refroidissement et mort. Il est peu de faits aussi clairs et aussi propres à établir que le glycose est l'aliment indispensable de la vie des muscles.

On peut citer dans le même ordre de faits les expériences de Kulz ⁽²⁾. Sur un chien en inanition, on trouve encore du glycogène dans le foie au quinzième et même au vingtième jour. Or, si on fait travailler un chien inanitié et si on procède à l'analyse du foie immédiatement après le travail, on n'y trouve plus de glycogène ou on n'en trouve que des traces. Tel est le fait, on y voit avec évidence l'origine hépatique de l'aliment et de la force musculaires.

Rôle des graisses. a) *Graisses de l'organisme considérées comme réserves de potentiel.* — Parmi les faits exposés dans ce qui précède, il en est un qu'il convient de rappeler, parce qu'il va nous permettre de préciser une

⁽¹⁾ *Moniteur des hôpitaux*, 1856.

⁽²⁾ KULZ. — *Zeitsch. f. Biol.*, t. XXVII, 1890.

des attributions essentielles des graisses de l'organisme. Ce fait est relatif au bilan nutritif du cheval qui, dans les expériences de Kellner, avait reçu une alimentation inférieure au travail qu'on exigeait de lui. Nous avons vu (p. 66), que ce bilan fait ressortir un excédent de 1 200 000 kilogrammètres dont l'équivalent chimique ne se trouve ni dans l'alimentation de l'animal ni dans l'excès de l'albumine arrachée à ses tissus par le mouvement exceptionnel de désintégration attaché au travail excessif. Le potentiel destiné à couvrir ces 1 200 000 kilogrammètres a donc été nécessairement emprunté aux graisses de l'organisme.

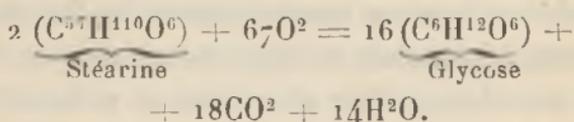
Assurément, l'aliment immédiat du travail reste toujours le glycose. C'est désormais une loi de physiologie générale qu'il faut tenir pour indiscutable qu'au moment où les muscles travaillent ils consomment du sucre (à l'état de glycogène) et ne consomment que du sucre. Il faut en inférer que, dans le cas d'alimentation insuffisante, les graisses de l'organisme livrent aux muscles chargés d'un excès de travail le potentiel glycose nécessaire à la production de ce travail supplémentaire. Nous sommes ainsi conduits à considérer les graisses de l'organisme comme un vaste réservoir d'énergie, un véritable accumulateur prêt à livrer le potentiel glycose réclamé par les exigences de l'activité musculaire.

Mais les graisses n'interviennent pas seulement dans le cas particulier du travail excessif ou de l'alimentation insuffisante ; elles interviennent au cours même du travail normal et dans les périodes de repos consécutif. Elles servent ainsi au renouvellement du potentiel glycose dépensé pendant le travail. Par quel mode chimique s'opère l'extraction du glycose contenu en puissance dans les graisses, c'est ce que nous allons voir dans le paragraphe suivant.

b) *Production du glycose par oxydation imparfaite des graisses. Renouvellement du potentiel.* — Rappelons d'abord que les graisses alimentaires ne sont jamais directement employées par les tissus vivants. Si, par exemple, on administre à un chien de notables quantités d'huile d'olive, on n'introduit aucun changement ni dans l'intensité des combustions, ni dans la valeur du quotient de Pflüger. Nous avons tenu à vérifier ce fait très instructif. M. Chauveau l'avait déjà établi sur l'homme (1). Il en découle que la graisse apportée par la digestion va se jeter dans les réserves adipeuses du tissu conjonctif. La graisse n'est donc employée qu'à l'état de réserves et sa fonction sous cette forme est de fournir le glycose réclamé par les exi-

(1) Avec la collaboration de MM. TISSOT et VARIGNY.
Comptes-rendus de l'Ac. des Sc., 26 mai 1896.

gences du travail physiologique. Elle émigre donc du tissu adipeux vers le foie et apporte à cet organe les matériaux de ses opérations glyco-génétiques. La question est précisément de savoir quel est le mode chimique qui préside à sa transformation. La théorie de l'oxydation imparfaite proposée par M. Chauveau ⁽¹⁾ est assurément conforme à la réalité des faits et nous n'hésitons pas à l'adopter. L'opération s'exprime par l'équation suivante :



On voit, et c'est là le point sur lequel nous voulons insister, que la glycogénie adipeuse réclame un excédent considérable d'oxygène. Elle fait ressortir, en effet, un quotient respiratoire extrêmement faible : $\frac{18CO^2}{67O^2} = 0,268$. L'intervention du processus de la glycogénie adipeuse doit donc se dénoncer par l'abaissement du quotient respiratoire. Cette présomption, que M. Chauveau avait inférée de ses vues générales sur les procédés de la nutrition, a été pleinement confirmée par l'expérience.

⁽¹⁾ *La vie et l'énergie chez l'animal*. Paris, Asselin et Houzeau, 1894.

c) *Abaissement corrélatif du quotient respiratoire.* — Dans les recherches relatées plus haut à propos de la combustion du glucose pendant le travail, le phénomène n'a jamais manqué de se produire et si on se reporte aux résultats exposés à la p. 70, on en saisira bien la mesure et la direction. L'abaissement du quotient respiratoire pendant le repos consécutif au travail s'y manifeste avec d'autant plus de clarté que la dépense préalable du potentiel glucose a été plus considérable ou que ses réserves étaient moins abondantes. Ainsi, chez le chien saturé de potentiel par une alimentation abondante et riche en hydrate de carbone (soupe au lait) le quotient respiratoire demeure invariable après le travail et reste égal ou légèrement supérieur à l'unité. Au contraire, chez le lapin, même nourri à discrétion, ce même quotient subit toujours une chute considérable immédiatement après le travail. La raison en est que la digestion est très prolongée chez les herbivores et que les réserves alimentaires du glucose élaboré par l'intestin ne pénètrent que lentement et d'une manière uniforme; de là, l'effort glycogénétique qui se manifeste après le travail pour renouveler le potentiel dépensé et qui se traduit par l'abaissement du quotient de Pflüger. Le même effort se trahit visiblement chez le chien à jeun et dont le potentiel ne saurait être puisé ailleurs

que dans le glycosé dérivant de la graisse. Aussi le quotient respiratoire, dans ce cas, devient très faible pendant le repos consécutif au travail. Nous l'avons vu tomber au-dessous de 0,700. Nous pouvons donc conclure légitimement que le glycosé dépensé pendant le travail dans la création de la force musculaire se renouvelle aux dépens des graisses par un processus d'oxydation imparfaite opéré dans le foie.

Ce n'est pas le seul exemple de glycogénie adipeuse qui intervienne dans la nutrition et se manifeste également par la chute du quotient respiratoire.

Le phénomène est d'une évidence immédiate dans les premières périodes de l'inanition. C'est également dans ce sens, comme l'a montré M. Chauveau (1), qu'il convient d'interpréter l'abaissement souvent énorme du quotient respiratoire pendant l'hibernation. Dans leurs mémorables recherches sur la respiration, Regnault et Reiset ont vu ce rapport descendre chez la marmotte à 0,399. La respiration des hibernants emprunte donc un excès considérable d'oxygène au point que, durant les périodes qui séparent deux mictions consécutives, le poids des animaux engourdis augmente sensiblement. Regnault et Reiset, à qui la glycogénie hépatique était in-

(1) *Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, Paris, 18 mai 1896.

connue, n'ont pas essayé de trouver l'emploi de l'excédent d'oxygène consommé par les hibernants. Pettenkofer et Voit ont fait l'hypothèse gratuite d'un emmagasinement d'oxygène dont on ne voit ni l'utilité ni le mécanisme. En réalité, et l'argumentation de M. Chauveau est tout à fait démonstrative, l'excédent d'oxygène consommé par les hibernants est employé à la production du glycogène par oxydation imparfaite des graisses. Les hibernants ne sont pas de simples inanitiés. L'inanition a, chez eux, ce caractère qu'elle n'emporte pas de dépense sensible et laisse toute leur prépondérance aux phénomènes de synthèse. Pendant toute la durée de leur torpeur, les animaux engourdis fonctionnent à la manière du végétal accumulateur et ils accumulent dans leur foie et dans leurs muscles de grandes provisions de glycogène destinées à suffire aux dépenses du réveil. Or, la totalité de leurs graisses est engagée dans ce processus. Elle émigre entièrement vers le foie pour s'y transformer en glycogène.

La glycogénie adipeuse apparaît donc comme un phénomène très général et il ne faut pas être surpris de la voir intervenir dans une circonstance où elle semble particulièrement opportune et utile, c'est-à-dire après le travail musculaire, dont l'effet inévitable est d'entamer, plus ou moins profondément, les réserves de potentiel.

Les considérations qui précèdent, montrent tout l'intérêt qui s'attache à l'étude des changements du quotient respiratoire dans les phénomènes de la nutrition. Ici cet intérêt s'accroît des changements inverses qu'il subit pendant et après le travail.

d) *Dépense et renouvellement du potentiel glycose.* — Le quotient respiratoire constitue ainsi l'expression extérieure et sensible de l'évolution du potentiel glycose, sa dépense certaine pendant le travail et son renouvellement non moins certain pendant le repos consécutif. Les deux opérations sont assurément contemporaines et dans le cours de la vie normale elles se compensent exactement et ne se trahissent pas dans les fluctuations du quotient de Pflüger, qui reste assujéti à la nature de l'alimentation. Sous l'influence du travail, au contraire, les deux actes de la dépense et de la reconstitution du potentiel prédominent, tour à tour, l'un sur l'autre et par la nature des réactions qu'ils introduisent, ils pèsent immédiatement sur le quotient respiratoire. La valeur de ce dernier, est donc fonction de deux opérations inégales et antagonistes.

Mais pour être inégales dans les deux périodes du travail et du repos consécutif, la dépense et le renouvellement du potentiel glycose ne cessent pas d'être contemporaines, et sous les changements du quotient attachés essentiellement à

l'une ou à l'autre de ces opérations, on aperçoit les effets de l'opération antagoniste. C'est ainsi que pendant la durée du travail, si celui-ci se prolonge longtemps, le quotient respiratoire, qui dès le début et d'emblée, a pris une très grande valeur pour se rapprocher de l'unité, subit une diminution continue et progressive pendant toute la durée de l'expérience. Nous ne citerons qu'un seul fait parmi ceux que nous pourrions produire : il s'agit d'un lapin, qui peu de temps auparavant et dans une première expérience, avait fourni un travail considérable : Aussi le quotient initial est-il très faible en raison des effets de la glycogénie adipeuse qui s'opère à ce moment dans le foie.

Quotient initial (avant le travail)	Valeurs prises par le quotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ pendant la durée du travail				
	Après 30'	Après 1 heure	Après 1h,30'	Après 2 heures	Après 2h,30'
0,725	0,925	0,883	0,881	0,860	0,850

On voit qu'en même temps que le glucose se dépense et produit beaucoup de CO_2 par sa combustion, il se reconstitue par oxydation, imparfaite des graisses, ce qui réclame de grandes quantités d'oxygène. Or, comme il est naturel, cette

dernière opération prend une importance qui va croissant avec l'intensité de la dépense de glycose effectuée pendant le travail.

D'ailleurs, son influence sur le quotient respiratoire ne cesse jamais de se faire sentir. Voilà pourquoi, dès le début même du travail, le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ n'atteint qu'exceptionnellement l'unité.

Chez le lapin, il est arrêté dans son mouvement ascensionnel par les effets antagonistes de l'oxydation incomplète des graisses. C'est pour le même motif que, chez le chien à jeun et sollicité à l'activité musculaire, il reste toujours très éloigné de l'unité tout en s'élevant au-dessus de sa valeur initiale. C'est que, dans ce cas particulier où l'animal est privé de toute réserve alimentaire, les opérations de la glycogénie adipeuse qui président au renouvellement du potentiel prennent une importance nouvelle.

CHAPITRE IV

ENSEIGNEMENTS FOURNIS PAR LES DONNÉES ACQUISES SUR L'ALIMENTATION DES MOTEURS ANIMÉS

Les conclusions exposées précédemment trouvent leur pleine confirmation dans les résultats de la pratique industrielle. Dans la ration des moteurs animés, les hydrates de carbone ont, en effet, une prédominance significative qui se trahit dans la valeur du rapport connu sous le nom de *relation nutritive*.

a) *Relation nutritive*. — C'est le rapport des matières azotées aux matières non azotées et on l'exprime par le symbole $\frac{MA}{MNA}$.

Or, la relation nutritive observée dans l'alimentation des chevaux employés dans les grandes industries voiturrières est extrêmement faible, elle a une valeur moyenne inférieure à un sixième ce qui veut dire que, dans la réalité concrète de la pratique, les principes ternaires fournissent

la presque totalité de l'énergie transformée par les moteurs animés.

Nous donnons, dans le tableau de la p. 96, la composition de quelques rations de travail. Les chiffres qui y sont contenus et que nous avons relevés aux meilleures sources témoignent de l'énorme prépondérance des principes ternaires dans l'alimentation des moteurs animés. En multipliant les exemples, nous verrions la relation nutritive descendre plus bas encore. Elle atteint un septième dans la ration proposée par Wolff pour les chevaux de luxe et de trait léger. Enfin, elle descend jusqu'à un huitième dans la ration des chevaux de la Compagnie des omnibus de Berlin (Lavalard).

b) *Rendement de la machine animale.* — Nous devons nous borner sur cette question pourtant très intéressante et très complexe aux indications qui complètent le tableau ci-après. Nous ne donnons d'ailleurs que les chiffres bruts sans introduire la moindre critique. On voit que le rendement de la machine animale est relativement considérable et dépasse de beaucoup celui des machines artificielles les plus perfectionnées. On peut l'estimer en moyenne à 20 0/0, si on fait abstraction des calculs de Wolff, calculs dont les bases sont erronées selon nous. D'ailleurs, en partant du pouvoir thermogène de l'oxygène et en prenant pour base les résultats de Zuntz et

COMPOSITION DE QUELQUES RATIONS DE TRAVAIL ET MESURE DE L'ÉNERGIE UTILE
QU'ELLES PERMETTENT DE PRODUIRE

Renseignements	Poids moyen	Albuminoïdes	Hydrates de carbone	Graisses	Relation nutritive	Total des principes nutritifs	Part consacrée au travail mécanique	Sa valeur en énergie (kilogrammètres)	Travail effectué (kilogrammètres)	Rendement du moteur
Compagnie des petites voitures de Paris Grandjean et Leclerc (1)	430 ^{kg}	0 ^{kg} ,883	5 ^{kg} ,935	0 ^{kg} ,242	$\frac{1}{6,99}$	7 ^{kg} ,401	$\frac{1}{3} = 2^{\text{kg}},442$	4 210 180	890 000	22 0/0
Compagnie des omnibus de Paris. Muntz (2)	550 ^{kg}	1 ^{kg} ,537	9 ^{kg} ,371	0 ^{kg} ,475	$\frac{1}{6,40}$	12 ^{kg} ,048	$\frac{3}{12} = 3^{\text{kg}}$	5 227 500	1 113 806	21,3 0/0
Chevaux de la ferme de Hohenheim Wolff (3)	500 ^{kg}	0 ^{kg} ,812	13 ^{kg} ,960	0 ^{kg} ,259	$\frac{1}{0,33}$ (5)	5 ^{kg} ,393	$\frac{3}{7} = 2^{\text{kg}}$	3 485 000	1 700 000	50 0/0 (6)
Homme A. Gautier (4)	70 ^{kg}	0 ^{kg} ,150	0 ^{kg} ,263	0 ^{kg} ,060	$\frac{1}{4,1}$	0 ^{kg} ,857	$\frac{2}{7} = 0^{\text{kg}},230$	400 775	70 600	17,5 0/0

(1) GRANDEAU et LECLERC. — *Études expérimentales sur l'alimentation du cheval de trait*. Paris, Berger-Levrault et C^o, 1882. — (2) E. LAVALARD. — *Le cheval*, t. 1. Paris, Firmin-Didot, 1888. (3) Dr EMILE WOLFF. — *Alimentation des animaux domestiques*. Traduction française, Paris, Masson, 1888. — (4) A. GAUTIER. — *Cours de chimie*, t. 3. *Chimie biologique*. Paris, Savy, 1892. (5) Ce chiffre est calculé en tenant compte de la cellulose (0^{kg},923) que Wolff ne fait pas intervenir dans l'évaluation des principes nutritifs de la ration. (6) Ce rendement considérable est dû : 1° à l'élimination de la cellulose considérée comme nulle par Wolff; 2° à ce que l'auteur ne met au compte du potentiel dépensé que les principes nutritifs réellement digérés; 3° enfin à ce que les travaux lents de la ferme sont d'une exécution plus aisée.

Lehmann (tableau de la p. 44), nous arrivons encore à un rendement de 22 à 23 %.

Quoiqu'il en soit, on voit que les principes immédiats tiennent précisément, dans l'alimentation des moteurs animés, une place exactement conforme aux attributions que leur assigne la physiologie. La pratique même des choses enseigne une fois encore que l'albumine est l'aliment de la substance et que les hydrates de carbone sont les aliments de la force. Les hydrates de carbone ne sauraient d'ailleurs remplir aucune autre fonction. Ils n'ont pas d'autre destinée possible que de se transformer en glycose et finalement d'être brûlés et de produire de l'énergie. La fonction de l'albumine, au contraire, est de réparer au moins les effets de la désintégration qui entraîne continuellement la matière des tissus, de s'organiser et de devenir vivante au moment de l'assimilation.

c) *Substitutions alimentaires dans le rationnement des moteurs animés.* — Les attributions précises que nous avons assignées aux principes immédiats dans l'alimentation de la force musculaire et l'étroite spécialisation du rôle qui leur incombe de ce côté ne semblent pas s'accorder avec ce fait notoire et vulgaire : la diversité du régime alimentaire chez les différentes espèces animales. Tous les animaux sont des moteurs quelle que soit la nature de leur

alimentation naturelle et on doit en inférer très justement que tous les principes immédiats peuvent alimenter l'activité musculaire. Le régime est indifférent, mais si cette indifférence n'exclut aucune théorie sur l'origine de la force, elle n'en justifie aucune. La vérité est que la considération du régime alimentaire n'a aucune valeur scientifique. Le problème de l'alimentation du muscle ne relève pas de l'histoire naturelle, mais bien de la physiologie générale et de l'analyse expérimentale. Le régime est un fait grossier, contingent et relatif à des circonstances purement anatomiques qui ne touchent en aucune manière aux procédés intimes de la nutrition et ce sont ces procédés qu'il faut considérer. Les lois de physiologie générale qui les dominent nous expliquent précisément la parfaite indifférence du régime alimentaire dans la genèse de la force musculaire. Tous les principes immédiats sont capables d'alimenter le travail des muscles parce qu'ils sont tous capables de livrer du glucose aux opérations transformatrices du foie. La glycogénie hépatique a précisément pour effet de neutraliser toutes les inégalités de l'alimentation intestinale et d'assurer l'uniformité et la permanence de l'alimentation musculaire.

Grâce à cet intermédiaire, tous les principes immédiats peuvent s'équivaloir et se substituer

les uns aux autres pour l'alimentation des moteurs animés et pour la constitution des rations supplémentaires de travail. La question qui se pose est précisément de savoir d'après quelles règles et sur quelles bases, il convient d'opérer les substitutions. Sous l'influence de Rubner on se rattache communément pour cet objet à la théorie des poids isodynamiques et la conception du physiologiste allemand jouit partout d'une grande faveur. Nous ne pensons pas que cette faveur soit justifiée et le moment est venu d'examiner ce point spécial.

d) *Théorie des poids isodynamiques.* — Avec et depuis Rubner, on appelle poids isodynamiques des principes immédiats les quantités de ces principes qui produisent par leur combustion la même quantité de chaleur. En parlant des chaleurs de combustion, on obtient les chiffres suivants :

Poids isodynamiques :

Graisse	100
Amidon.	229
Sucre de canne	235
Albumine	235
Glucose.	255

Selon la doctrine allemande, ces quantités seraient physiologiquement équivalentes et, de ce qu'elles contiennent et peuvent livrer par leurs combustions la même quantité de chaleur, on en conclut qu'elles peuvent fournir aux

muscles la même quantité d'énergie physiologique. Une pareille conclusion ne saurait être acceptée et nous la tenons pour fausse *a priori*. L'interprétation de Rubner ne serait admissible que si les divers principes immédiats étaient consommés sur place et sous leur forme initiale par les muscles qui produisent du travail. Mais nous avons précisément montré que les aliments ne parviennent aux muscles qu'à l'état de glycose, que ceux-ci sont inhabiles à consommer autre chose que du glycose (ou du glycogène) au moment de leur contraction et qu'en un mot le glycose est l'aliment nécessaire et exclusif de la force musculaire.

Dès lors, il faut faire abstraction de l'énergie libérée dans le foie par les opérations qui transforment les principes immédiats et en extraient le glycose. Cette énergie est définitivement dérivée et perdue pour les muscles. Ceux-ci ne sauraient, en effet, tirer aucun bénéfice de la chaleur engendrée dans des actes préliminaires qui s'accomplissent pour eux, il est vrai, mais loin d'eux et en dehors d'eux. Les chiffres de Rubner ne peuvent donc être que des poids isothermiques mais ce ne sont pas des poids isotropiques.

c) *Théorie des poids isoglycosiques.* — Si les vues soutenues dans ce livre sont exactes, le pouvoir nutritif des principes immédiats consi-

déré chez un animal de travail et en parfait équilibre de poids et de nutrition doit être proportionnel à leur rendement en glycose et c'est sur cette base que doivent être calculées les substitutions. L'équivalence trophique des principes immédiats trouvera son expression numérique dans les poids isoglycosiques. Il faut d'abord préciser tous ces éléments de calcul :

Rendement en glycose des principes immédiats :

100 grammes de graisse fournissent	
par oxydation	161 ^{gr} de glycose
100 grammes d'amidon fournissent	
par hydratation	110 ^{gr} //
100 grammes de sucre de canne fournissent	
par hydratation	105 ^{gr} //
100 grammes d'albumine fournissent	
par hydratation et oxydation	80 ^{gr} //
100 grammes de glycose fournissent	
par oxydation	100 ^{gr} //

A l'aide de ces chiffres, il est très facile d'établir les poids isoglycosiques, c'est-à-dire les quantités de principes immédiats fournissant la même quantité de glycose.

Les équivalents glycosiques des principes immédiats sont, en effet, en raison inverse de leur rendement en glycose et si on part de 100 grammes de graisse qui fournissent 161 grammes de glycose, les quantités des autres substances capables de fournir ce même poids

et équivalentes sous ce rapport à 100 grammes de graisse seront :

$$\text{Pour l'amidon : } \frac{161}{110} \times 100 = 146$$

$$\text{Pour le sucre de canne : } \frac{161}{10.1} \times 100 = 153$$

$$\text{Pour l'albumine : } \frac{161}{80} \times 100 = 201$$

$$\text{Pour le glycose : } \frac{161}{100} \times 100 = 161$$

Il y a intérêt à mettre en regard, dans le même tableau, les poids isodynamiques et les poids isoglycosiques.

Substances	Poids isodynamiques ou équivalents thermiques	Poids isoglycosiques ou équivalents glycosiques
Graisse	100	100
Amidon	229	146
Sucre de canne	235	153
Albumine	235	201
Glycose	255	161

Telles sont les données numériques qui doivent servir de point de départ à l'épreuve expérimentale des deux théories en présence ; on remarquera que les poids isoglycosiques sont plus avantageux que les poids isodynamiques. Nous voulons dire que les substitutions faites en partant des équivalents en glycose sont plus économiques et réclament moins de subs-

lance que les substitutions opérées en partant des équivalents thermiques.

f) *Épreuve expérimentale des deux théories.* — Cette épreuve repose sur un critérium impeccable : les valeurs du poids de l'animal en expérience. Si les substitutions sont bien faites le poids de l'animal doit rester invariable. Or, les expériences toutes récentes de M. Chauveau ⁽¹⁾, ainsi que les recherches entreprises par Contejeau sous sa direction ⁽²⁾, ont montré que cette invariabilité ne se réalise que si les substitutions sont faites en partant des poids isoglycosiques. Ces expériences instituées sur la graisse et le sucre de canne se partagent en trois groupes.

PREMIER GROUPE. — Substitution du sucre de canne à la graisse en partant des poids isodynamiques. — L'animal, un chien pesant de 16 à 17 kilogrammes, reçoit une ration d'entretien de 400 grammes de viande. Il effectue un travail quotidien consistant dans la marche au trot allongé à l'intérieur d'une roue actionnée par un moteur à eau. Cette course a une durée d'une heure et embrasse 12 à 13 kilomètres. Avec 51 grammes de saindoux ajoutés à la ration fondamentale et chargés de faire les frais du travail, le poids de l'animal reste stationnaire. Cette base étant établie, on donne alternativement à

(1) *C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CXXV, 20 déc. 1897.

(2) *Archives de Physiologie*, 1896.

l'animal et dans des périodes successives de six jours, soit 51 grammes de graisse, soit la quantité isothermique de saccharose, c'est-à-dire 121 grammes. Or, dans les périodes où le supplément de ration est formé avec le sucre, le poids de l'animal augmente; ce supplément excède donc les dépenses de potentiel effectuées dans les muscles et contribue à l'accroissement des réserves.

DEUXIÈME GROUPE. — Dans cette série, le sucre et la graisse sont administrés alternativement aux doses de 110 grammes pour la graisse et 200 grammes pour le saccharose. Ce dernier chiffre a une valeur intermédiaire entre les proportions isodynamiques et les proportions isoglycosiques. La ration fondamentale comporte 500 grammes de viande et l'animal parcourt 25 kilomètres par jour. Les résultats sont identiques à ceux de la série précédente. L'animal conserve un poids stationnaire quand il reçoit 110 grammes de graisse et il augmente de poids quand il reçoit 200 grammes de sucre.

TROISIÈME GROUPE. — Dans cette série, les substitutions sont faites exactement dans les proportions indiquées par les poids isoglycosiques. Pour les mêmes conditions de travail et d'alimentation azotée, l'animal reçoit alternativement un supplément de 110 grammes de graisse ou de 168 grammes de saccharose qui ont la

valeur glyco-génétique de 110 grammes de graisse. Or, dans les deux cas, le poids de l'animal reste stationnaire et oscille autour de la même moyenne.

Tout récemment, M. Chauveau, dans trois autres communications (1), a publié de nouveaux résultats, que le défaut d'espace nous empêche d'analyser en détail. Nous nous bornerons à dire que la théorie des poids isoglycosiques a été vérifiée, même dans le cas où la nutrition générale de l'animal est troublée par une condition intercurrente, telle que l'état de rut; qu'elle s'étend à toutes les catégories de principes immédiats; et qu'enfin elle reste vraie dans le cas où l'animal ne produit aucun travail mécanique.

Il ne faut pas être surpris de ce dernier résultat puisque, même dans le repos, les muscles ne cessent pas d'agir et de dépenser l'aliment nécessaire de leur activité.

En résumé, et sous une forme très large et très synthétique, les divers principes immédiats produisent les mêmes effets nutritifs quand on les substitue les uns aux autres dans la proportion indiquée par les poids isoglycosiques.

Leur puissance trophique a pour mesure, non pas la quantité de chaleur qu'ils produisent par leur combustion, mais la quantité de glycose

(1) *C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CXXVI, p. 795, 1072 et 1118.

qu'ils peuvent livrer aux opérations extractives du foie.

La théorie du glycose, considéré comme l'aliment de la force musculaire, est donc vérifiée par la réalisation des conséquences qui y étaient enfermées. Le glycose est l'aliment immédiat et exclusif du travail physiologique des muscles.

Telle est la loi qui se dégage des recherches persévérantes de M. Chauveau et c'est une grande loi de physiologie générale, dont le domaine embrasse assurément tous les modes de l'activité dans les deux règnes du monde vivant. Nous voulons dire que le glycose est l'aliment essentiel du travail physiologique.

DEUXIEME PARTIE

DU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DES MUSCLES ET DE SA PLACE DANS LE CYCLE DES TRANSFORMATIONS DE L'ÉNERGIE OPÉRÉES PAR LA CONTRACTION

CHAPITRE PREMIER

EXPOSÉ DES HYPOTHESES

Nous avons déjà discerné et défini le travail physiologique (p. 20). D'une manière générale, c'est l'énergie propre des tissus agissants. C'est le travail intérieur effectué par le protoplasma vivant et envisagé en dehors des manifestations sensibles et extérieures de ce travail.

Pour le bien distinguer dans la contraction musculaire, considérons le cas d'un muscle contracté et soutenant une charge à hauteur fixe. La contraction est stérile en ce sens qu'elle ne produit pas de travail mécanique. Elle l'est en-

core si le muscle imprime alternativement à la charge un mouvement d'ascension et un mouvement de descente, de même étendue verticale. Dans le premier cas, la contraction est dite *statique* (Béclard). Dans le second, elle est *dynamique*, mais elle est dirigée de manière à neutraliser ses propres effets et elle reste mécaniquement stérile.

Or, dans le muscle tendu par une contraction stérile réside une force nouvelle, précisément engendrée par le travail intérieur de l'organe et manifestation immédiate de ses propriétés. La propriété du muscle n'est pas de déplacer des résistances, elle est d'engendrer la force capable d'opérer ce déplacement. Le travail physiologique de la contraction consiste précisément dans le mouvement intérieur et invisible d'énergie qui engendre et entretient la force musculaire.

Il est bon d'insister sur ce point. La contraction supposée invariable aboutit à la création d'une force définie et immanente dans le muscle mais laissant tout le système immobile. C'est la contraction toute pure, stérilisée par la volonté de l'expérimentateur, et n'ayant aucun effet mécanique utile.

A n'envisager que ce côté purement statique, il y a une ressemblance parfaite entre un muscle soutenant une charge à hauteur fixe et un fil de

caoutchouc tendu par un poids égal à la force totale du muscle. Les deux agents sont également en équilibre, et contiennent la même force. Mais l'analogie s'arrête là. Le fil de caoutchouc demeure invariable et il n'est le siège d'aucun mouvement d'énergie. La force de tension qu'il tient en réserve se conserve indéfiniment, sans aucune dépense. Au contraire, la force engendrée dans le muscle, et présente à tous les moments dans son état de contraction statique, ne conserve sa valeur et ne demeure ce qu'elle est qu'au prix d'une transformation incessante d'énergie qui disparaît sous forme d'énergie chimique et reparait sous forme de chaleur. En un mot, la force musculaire ne s'entretient et ne dure que grâce au courant intérieur d'énergie qui l'alimente. C'est en ce sens que le muscle travaille tout en ne faisant rien, tandis que le fil de caoutchouc tendu comme le muscle ne travaille en aucune façon. Au sens général, le travail consiste en une transformation d'énergie et nous nous empressons de suivre M. Chauveau quand il adopte cette acception si large, si utile et si exacte. Il est tout à fait nécessaire de désigner les transformations de l'énergie, même quand elles sont stériles et le mot travail n'a pas un sens tellement précis et tellement exclusif qu'on ne puisse l'élargir, et lui attribuer le sens général que nous lui donnons ici.

Il est donc légitime de dire qu'un muscle en état de contraction stérile, est un muscle qui travaille par cela seul qu'il lutte activement contre un obstacle, et que ses efforts de résistance sont entretenus par un courant d'énergie. C'est là proprement le travail physiologique du muscle. Il consiste dans la création et l'entretien de la force musculaire.

Considéré comme mode de l'énergie, le travail physiologique des muscles est nécessairement un des termes intermédiaires du cycle des transformations qui s'opèrent dans la contraction. Quelle est sa place dans le cycle? telle est la question qu'il convient de résoudre. Pour simplifier, restons dans le cas de la contraction stérile.

Nous avons le choix entre deux hypothèses :

L'hypothèse de la thermodynamique, et l'hypothèse de M. Chauveau. Dans la première, le muscle est considéré comme un moteur thermique, puisant la source de son énergie propre non pas dans la combustion du potentiel, mais dans la chaleur sortie de cette combustion. La série des transformations doit s'exprimer dès lors par l'équation suivante :

$$\text{Énergie chimique} = \left\{ \begin{array}{l} \text{chaleur} = \text{travail phy-} \\ \text{siologique} = \text{cha-} \\ \text{leur} \\ + \text{chaleur immédia-} \\ \text{tement dissipée} \end{array} \right\} = \text{chaleur.}$$

L'hypothèse de M. Chauveau consiste à soutenir que, dans la création de la force engendrée par la contraction, le travail intérieur des muscles consomme d'emblée et fixe fugitivement toute l'énergie chimique dépensée dans la contraction. L'équation devient alors :

Énergie chimique = Travail physiologique = Chaleur

elle est infiniment plus simple que la première et contient des conséquences théoriques sur lesquelles nous aurons à nous arrêter. Pour le moment, il importe de constater que les deux expressions ne diffèrent que par le nombre et la place des termes intermédiaires, mais les extrémités du cycle sont les mêmes dans les deux hypothèses. Elles emportent toutes deux l'équivalence nécessaire des termes extrêmes. C'est-à-dire que la chaleur finale est dans tous les cas l'équivalent et la restitution intégrale du potentiel chimique dépensé dans la contraction.

C'est qu'en effet, les deux expressions répondent au cas particulier de la contraction toute pure, sans production de travail mécanique et, dans ce cas, les muscles agissant et produisant leur travail intérieur restituent au fur et à mesure la totalité de l'énergie qu'ils consomment sans l'utiliser, et la rejettent au dehors sous forme de chaleur. A n'envisager que la fin du cycle, on peut donc dire que le muscle qui se

contracte à vide convertit en chaleur toute l'énergie qu'il dépense.

Tel est le terrain commun aux deux hypothèses. Les différences portent, nous l'avons vu, sur le nombre et la place des termes intermédiaires mais elles sont très graves. Nous les examinerons plus utilement lorsqu'après avoir exposé les faits qui plaident en faveur de la théorie de M. Chauveau, nous rechercherons ses conséquences doctrinales.

Si les trois termes du cycle de l'énergétique musculaire sont équivalents, ils sont nécessairement proportionnels, et on doit pouvoir constater cette proportionnalité par l'expérience. Il fallait avant tout trouver une expression saisissable du travail physiologique. A cette condition seulement, il est possible de le comparer aux autres termes de l'équation, et de rechercher si ses variations obéissent aux mêmes lois. Or, l'expression du travail physiologique est dans la force même qu'il engendre et à laquelle il est nécessairement proportionnel ; il varie donc comme elle.

Il en est immédiatement fonction et pour rechercher la loi de ses variations il suffisait de procéder à l'analyse de la force musculaire. Les recherches et les résultats de M. Chauveau sur ce point ont un intérêt capital. Nous allons les exposer.

CHAPITRE II

EXPRESSION IMMÉDIATE DU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DES MUSCLES FORCE MUSCULAIRE ET ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION (1)

Le travail physiologique de la contraction se manifeste par la création d'une force nouvelle : la force musculaire. La force engendrée par la contraction se traduit objectivement par la résistance que le muscle oppose à l'allongement. Elle a tous les attributs de l'élasticité.

En effet, un muscle comme le biceps de l'homme soutenant à l'extrémité de l'avant bras une charge à hauteur fixe, s'allonge sous le poids d'une charge additionnelle. D'autre part,

(1) Notre analyse est le résumé des recherches de M. Chauveau sur l'élasticité de contraction et exposées dans son ouvrage déjà cité : *Le travail musculaire et l'énergie qu'il représente.*

dès qu'on supprime cette charge additionnelle le muscle reprend sa longueur initiale.

L'élasticité engendrée par la contraction est très différente de l'élasticité des muscles au repos ou des muscles morts. Elle est *parfaite*. C'est-à-dire que l'allongement subi par les muscles contractés sous l'influence d'une charge additionnelle est proportionnel à la charge. De plus, les muscles en contraction et allongés par une charge reprennent leur longueur initiale dès qu'on supprime la charge. Elle est *forte*. Il faut entendre par là que, pour allonger un muscle contracté, il faut employer un effort plus grand que lorsque le muscle est au repos. Il est donc rigoureusement exact de soutenir qu'un muscle qui se contracte est un muscle dont l'élasticité devient soudainement plus forte (Chauveau).

Mesure de la force musculaire. — Le muscle en contraction manifeste son élasticité nouvelle par *la résistance qu'il oppose à l'allongement*, et cette résistance est variable. Nous aborderons, dans un instant, la loi de ses variations, mais la remarque qui vient d'être faite nous permet de déterminer la mesure de l'élasticité engendrée par la contraction et immanente dans le muscle contracté librement. *Elle est rigoureusement égale à la charge nécessaire pour annuler le raccourcissement du muscle.* Tous ces faits sont des faits, ils sont donc exclusifs de toute

conjecture et supérieurs à toutes les théories. Quelque idée qu'on veuille se faire de la contractilité, il reste empiriquement exact que la contraction se manifeste par l'accroissement soudain de l'élasticité musculaire. D'ailleurs, dans les études qui vont suivre, nous faisons abstraction de tout ce qui a été dit sur l'élasticité des muscles. Nous serions engagés, autrement dans une étude critique et historique qui nous entraînerait trop loin.

Distribution et modes de l'élasticité de contraction. — Il est tout d'abord nécessaire de préciser les expressions revêtues par l'élasticité de contraction. Pour cela, considérons le cas général d'un muscle soutenant une charge à hauteur fixe.

La force élastique acquise par ce muscle en raison de sa contraction comprend deux parties : une partie est mise en tension par la charge et est égale à cette charge qu'elle équilibre. Elle se manifesterait par la rétraction brusque du muscle, si on venait à soustraire la charge. C'est l'*élasticité effective*. La seconde partie de l'élasticité de contraction reste pour le moment invisible et se confond en apparence avec la première dans l'équilibre du muscle. Mais elle constitue précisément la force actuellement disponible dans le muscle. Elle mesure la résistance que cet organe opposerait aux efforts in-

troducts pour l'allonger. De même que dans le cas de la contraction libre, elle est précisément égale à la charge additionnelle nécessaire pour annuler le raccourcissement du muscle.

Pour le moment elle n'a pas d'autre emploi que d'équilibrer les obstacles intérieurs qui limitent le raccourcissement actif des muscles. M. Chauveau la désigne sous le nom d'*élasticité virtuelle*. Mais si on réfléchit que les deux modes coexistants de l'élasticité de contraction qui viennent d'être séparés diffèrent précisément par cette circonstance que l'une est en tension, et trouve son emploi dans l'équilibration de la charge, tandis que la seconde reste inemployée, et constitue une réserve de force disponible, il serait peut-être préférable de désigner cette dernière par l'expression d'élasticité disponible.

En résumé, l'élasticité acquise par un muscle contracté et soutenant une charge à hauteur fixe comprend deux parties : 1° l'*élasticité effective* tendue par la charge et égale à la charge soutenue; 2° l'*élasticité libre* ou *disponible*, mesurant la résistance du muscle à l'allongement et égale à la charge additionnelle qui serait nécessaire pour annuler le raccourcissement du muscle. Nous avons ainsi :

$$f, \text{ élasticité totale} = \begin{cases} p, \text{ élasticité effective.} \\ + p', \text{ élasticité disponible.} \end{cases}$$

La force engendrée par la contraction étant ainsi bien définie, il devient possible de rechercher la loi des changements qu'elle subit en fonction de la charge et du raccourcissement. Mais il est encore utile de faire une remarque préalable. L'épreuve de l'élasticité dans un muscle en contraction porte exclusivement sur l'élasticité disponible. Des deux termes p et p' , p est une donnée arbitraire de l'expérience et p' est expérimentalement déterminé à l'aide de charges additionnelles. On voit ainsi que ce terme est le seul élément qui donne prise à l'expérience. Sous une autre forme, toute épreuve sur les changements de l'élasticité musculaire consiste à déterminer les changements subis par l'élasticité disponible.

CHAPITRE III

LOIS DES VARIATIONS DE L'ÉLASTICITÉ DE CONTRACTION

Cas de la contraction statique. — Les changements subis par l'élasticité de contraction doivent être recherchés successivement dans le cas de la contraction statique et dans le cas de la contraction dynamique.

Le dispositif adopté est le même dans les deux cas. M. Chauveau a emprunté dans ses traits essentiels, la technique déjà employée par Donders et Van Mansveldt, puis par Béclard. On utilise le biceps et le brachial antérieur, tous deux fléchisseurs de l'avant-bras. Celui-ci se meut sur un plan vertical autour de l'articulation du coude appuyé sur un point fixe. Les charges à soutenir sont attachées à une manette solidement reliée au poignet et à la main. Le raccourcissement des muscles ne peut pas être évalué directement, on en obtient l'expression très approchée par les déviations angulaires de l'avant-bras qui se meut le long d'un cercle

gradué dont le centre coïncide avec l'articulation du coude.

Un index porté par la manette permet de lire la valeur des angles formés par les rayons osseux. Ces angles sont comptés à partir de celui de 90° pris pour zéro, au-dessus et au-dessous de l'horizontale passant par le centre du cercle gradué, l'humérus étant maintenu dans une direction verticale. Nous ne dirons rien de cette technique, si ce n'est qu'elle est inévitable. La mesure de l'élasticité de contraction réclame, en effet, le consentement et la parfaite docilité du sujet d'expérience, en même temps qu'une patience à toute épreuve. On est donc obligé de prendre l'homme comme sujet d'expérience, et de tous les muscles de l'homme, il n'en est pas de plus accessibles que le groupe des fléchisseurs de l'avant-bras. Étudions les résultats obtenus par M. Chauveau.

Conformément à la remarque faite plus haut, l'épreuve de l'élasticité de contraction ne peut porter que sur l'élasticité disponible, mais dans tous les cas la valeur correspondante de l'élasticité totale se déduit aisément de la valeur de l'élasticité disponible en partant de l'égalité $f = p + p'$ et en donnant à p' sa valeur.

a) *Variations de l'élasticité disponible en fonction de la charge, le raccourcissement du muscle demeurant invariable.*

EXPERIENCE. — Le muscle biceps soutient à + 20° des charges croissantes de 500, 1 000, 1 500 et 2 000 grammes. Dans chacun de ces états successifs, on impose au muscle une même charge additionnelle de 2 000 grammes. Or, l'allongement subi par le muscle sous le poids de cette charge additionnelle est en raison inverse de la charge soutenue.

Ainsi quand le muscle soutient 500 grammes à + 20° la charge additionnelle fait tomber l'avant-bras à — 20°, et la déviation angulaire est de 40°, elle tombe successivement à 30°, 20° et 10° sous l'influence de la charge additionnelle quand la charge prend les valeurs de 1 000, 1 500 et 2 000 grammes. On voit ainsi que la résistance des muscles à l'allongement, c'est-à-dire leur élasticité disponible est proportionnelle à la charge qu'ils soutiennent. Sous une autre forme, pour annuler le raccourcissement d'un muscle contracté à hauteur fixe, il faut une charge additionnelle p' proportionnelle à la charge p qu'il soutient. Il y a donc un rapport constant entre ces deux termes, l'élasticité disponible et l'élasticité effective. On a ainsi :

$$\frac{p'}{p} = \text{const.} = K$$

D'où $p' = pK$.

b) *Variations de l'élasticité disponible en fonction du raccourcissement, la charge sou-*

tenue demeurant invariable. — Quand un muscle soutient une charge constante à des degrés croissants de raccourcissement, l'expérience montre que pour les différentes positions, la même charge additionnelle produit toujours le même allongement.

EXPERIENCE. — Les fléchisseurs de l'avant-bras soutiennent la même charge de 500 grammes sous des angles croissants et prenant successivement les valeurs de -20° ; -10° ; 0° ; $+10^\circ$; $+20^\circ$. Or, dans chacune de ces positions la même charge additionnelle produit toujours le même allongement et détermine une déviation angulaire constante de 10° environ. On voit ainsi que pour annuler le raccourcissement d'un muscle contracté, il faudrait une charge additionnelle d'autant plus grande que le muscle est plus raccourci. En un mot, la résistance des muscles à l'allongement, c'est-à-dire l'élasticité disponible des muscles contractés est proportionnelle au degré de leur raccourcissement. En désignant par l , le raccourcissement, il vient donc :

$$\frac{p'}{l} = \text{const.} = K.$$

D'où $p' = lK$.

c) *Variations de l'élasticité disponible en fonction de la charge et du raccourcissement.*

— En vertu des deux lois précédemment établies, la force des muscles contractés, leur élas-

ticité disponible est proportionnelle à la charge qu'ils soutiennent et au degré de leur raccourcissement. Il vient donc : $\frac{p'}{pl} = \text{const.} = K$.

D'où $p' = plK$.

d) *Variations de l'élasticité totale.* — Ces variations doivent être recherchées dans les trois cas qui viennent d'être considérés et, dans tous ces cas, il suffit d'appliquer l'équation $f = p + p'$ en donnant à p' sa valeur.

e) *Variations de l'élasticité totale en fonction de la charge, le raccourcissement demeurant invariable.* — La valeur prise par l'élasticité disponible en fonction de la charge est donnée par la formule $p' = pK$.

Nous avons donc : $f = p + pK' = p(1 + K)$. K étant une constante, $1 + K$, est également une constante et f est proportionnelle à p , on voit donc que l'élasticité totale obéit, dans ce cas, à la même loi que l'élasticité disponible et qu'elle est proportionnelle à la charge.

f) *Variations de l'élasticité totale en fonction du raccourcissement musculaire, la charge demeurant invariable.* — Pour être moins simple que le précédent, ce cas comporte une solution aussi claire. La valeur de p' en fonction du raccourcissement est donnée par la relation $p' = lK$.

Nous avons donc $f = p + Kl$, on voit que, dans ce cas, la charge p , ou l'élasticité effective

qui lui est égale, intervient toujours non plus comme un facteur mais comme un élément additionnel constant qui augmente de la même quantité toutes les valeurs régulièrement croissantes de l'élasticité disponible. Il ne faut pas dire que l'élasticité totale des muscles contractés est proportionnelle au raccourcissement de ces muscles, mais bien qu'elle croît proportionnellement à ce raccourcissement. C'est une relation analogue à celle qui unit le volume des gaz et la température. C'est l'accroissement du volume des gaz et non le volume lui-même qui est proportionnel à la température. De même ici c'est l'accroissement de l'élasticité totale et non l'élasticité totale elle-même qui est proportionnel au raccourcissement des muscles.

g) *Variations de l'élasticité totale en fonction de la charge et du raccourcissement.* — Partons toujours de l'égalité $f = p + p'$ en remplaçant p' par sa valeur. Nous avons vu que lorsque la charge et le raccourcissement varient simultanément on a : $p' = p lK$. Il vient donc :

$$f = p + p lK = p (1 + lK).$$

La loi de l'accroissement de f est ici très complexe. L'élasticité totale se compose en effet de deux termes qui ne croissent pas de la même manière. L'un, l'élasticité effective ou la charge, croît en progression arithmétique, tandis que

l'élasticité disponible croît en progression géométrique. Elle est donc faite de la superposition d'un accroissement rectiligne et d'un accroissement parabolique. Il nous suffirait pour exprimer la loi de traduire en langage ordinaire l'expression $f = p (1 + Kl)$. Nous dirions alors que l'élasticité totale est égale à la charge augmentée du produit de cette charge par le raccourcissement des muscles et par une constante spécifique, mais comme cette constante est indéterminée, il nous suffit de poser la loi générale des changements de l'élasticité totale et de la formuler dans une conclusion définitive :

Les variations de l'élasticité totale de contraction sont proportionnelles au produit de la charge soutenue par le raccourcissement du muscle contracté. Les deux facteurs, charge et raccourcissement, sont toujours présents dans la réalité pratique et combinent leurs effets sur l'élasticité disponible qui prend une valeur corrélatrice et déterminée par ces deux facteurs. L'expression qui précède est donc tout à fait générale et nous donnera désormais la valeur de l'élasticité de contraction.

Cas de la contraction dynamique. — La force élastique d'un muscle en mouvement reste toujours subordonnée aux facteurs qui en déterminent la mesure. Quand un muscle soulève ou abaisse une charge le long d'un espace

vertical, à tous les moments de l'ascension ou de la descente, la machine peut être considérée comme en équilibre et, à tous ces moments, la force élastique du muscle prend une valeur définie par la charge et par le degré du raccourcissement. La contraction dynamique n'est, à cet égard, qu'un cas particulier de la contraction statique et le mouvement qui entraîne le muscle n'a pas d'autre effet que d'imposer une variation incessante à l'un des facteurs de l'élasticité, au raccourcissement.

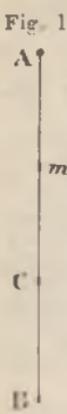
Si nous faisons égal à l , l'espace embrassé par la contraction, le raccourcissement passe par toutes les valeurs de 0 à l et sa valeur moyenne est $\frac{l}{2}$. En introduisant ce fait dans la valeur générale de l'élasticité, il vient :

$$f = p \left(1 + \frac{lk}{2} \right).$$

Nous avons supposé que le muscle exécute sa contraction dynamique en partant de sa longueur normale, mais il pourrait être déjà raccourci en contraction statique. Dans ce cas, son élasticité s'accroît toujours de la même quantité $\frac{plk}{2}$ si nous continuons à désigner par l , l'amplitude verticale de la contraction.

Pour fixer les idées, supposons que le muscle déjà raccourci et immobilisé au point C, élève sa charge de C en A et faisons $AC = l$. La force

élastique supplémentaire qu'il engendre passe par une série de valeurs régulièrement croissantes et dont la moyenne est égale à $\frac{plk}{2}$. Tout se passe donc comme si l'extrémité du muscle s'immobilisait en *m*, dans une contraction statique, à égale distance de A et de C. De là cette loi : l'élasticité d'un muscle produisant une contraction dynamique et soulevant ou abaissant une charge entre deux points situés sur la même verticale, est égale à la moyenne des valeurs de l'élasticité qu'il possède en ces points.



CHAPITRE IV

MESURE DU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DES MUSCLES. LOIS DE SES VARIATIONS

Le travail intérieur de la contraction a, contrairement aux autres modes de l'énergie vivante, ce caractère singulier de contenir une expression visible qui le trahit au dehors et en reflète les dessous invisibles.

Le travail physiologique des nerfs, des centres nerveux, des épithéliums n'entraîne pas, dans ces tissus, des changements d'état appréciables, et il échappe à toute mesure directe.

Le travail physiologique des muscles détermine au contraire, dans l'organe, une déformation qui ne peut être réduite, ou empêchée, que par des actions extérieures. Il se manifeste objectivement par la création d'une force nouvelle

évaluable en kilogrammes et dont l'analyse vient d'être faite.

C'est cette force qui va nous servir à poser la formule du travail physiologique des muscles.

Il est impossible d'avoir une idée du travail intérieur des muscles, de s'en faire une représentation. Nous n'avons à cet égard qu'une certitude, c'est qu'il est un mode de l'énergie et qu'il doit s'exprimer et s'évaluer en unités énergétiques, calories ou kilogrammètres. Il n'offre d'autre prise à l'imagination que la force engendrée dans la contraction et dont nous venons d'étudier les modes et les lois. Il serait évidemment incorrect de dire qu'il est équivalent à cette force, mais il lui est rigoureusement proportionnel et c'est là le premier élément de notre évaluation. Le second élément est dans la durée du travail de la contraction, car le mouvement d'énergie qui traverse le muscle et dont le travail intérieur n'est qu'une étape, a précisément la même durée que la contraction. En un mot, le travail physiologique, est fonction de la force qu'il engendre et du temps pendant lequel il entretient cette force. Il vient donc $T = Kft$, dans laquelle K est une constante indéterminée ⁽¹⁾. Mais précisé-

(1) La constante K dépend de l'état physiologique des muscles, de leurs aptitudes et de leur éducation fonctionnelle.

ment parce que K est une constante, il apparaît que le travail physiologique varie comme la force f que nous avons étudiée dans le chapitre précédent et dépend des mêmes influences. Les variations du travail physiologique obéissent donc aux mêmes lois que celles qui régissent les variations de l'élasticité de contraction.

De là cette conclusion : Les variations du travail physiologique de la contraction sont proportionnelles à la charge soutenue par le muscle et au degré du raccourcissement de la contraction.

Nous n'avons plus qu'à rechercher à l'aide des expériences instituées par M. Chauveau si les autres termes du cycle, la dépense chimique et la chaleur produite obéissent à la même loi.

CHAPITRE V

LOIS DES VARIATIONS DE LA DÉPENSE CHIMIQUE CONSACRÉE AU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DES MUSCLES

Les recherches entreprises de ce côté ont été conduites par M. Chauveau avec la collaboration de son élève M. Tissot ⁽¹⁾. Elles ont été instituées dans les conditions suivantes :

La dépense chimique est mesurée aux changements introduits par le travail dans l'intensité des combustions respiratoires. Les échanges gazeux sont déterminés à l'aide de l'appareil à dérivation Chauveau-Tissot pour la description duquel nous renvoyons au Mémoire original ⁽²⁾.

Chaque épreuve destinée à déterminer l'influence de la charge ou du raccourcissement

(1) *Comptes rendus de l'Ac. des Sc. de Paris* : 28 décembre 1896 et 4 janvier 1897.

(2) TISSOT. — *Archives de physiologie*, juillet 1896.

avait une durée de deux minutes. Dans chacune d'elles la mesure des échanges était faite pour l'état normal dans les six minutes qui précédaient l'expérience et dans les six minutes suivantes. Les combustions du travail étaient déterminées à l'aide d'une récolte de l'air expiré commençant à l'instant même où le biceps entrait en activité et poursuivies pendant six minutes.

Dans chaque cas, on obtenait par différence l'excès des combustions attribuables au travail physiologique du muscle. La dépense chimique attachée à ce travail a été déterminée dans les cas suivants :

a) *Soutien d'une charge constante avec raccourcissement musculaire variable.* — Nous donnons, sans autres détails, la moyenne de trois expériences dans laquelle une charge de 5 kilo-

Soutiens	Excès de CO ² dû au travail	Excès de O ² dû au travail
Soutien à — 20°	0,253	0,283
// à 0°	0,365	0,355
// à + 20°	0,449	0,407

grammes a été soutenue successivement à — 20° à 0° et à + 20° (La durée du soutien étant de 2 minutes).

En partant des premiers chiffres 253 et 283 pris pour unité, on a le tableau suivant :

Soutiens	Excès de CO ² du au travail	Excès de O ² du au travail
Soutien à - 20°	1	1
// à 0°	1,44	1,25
// à + 20°	1,77	1,44

Une autre série d'expériences a fourni pour les mêmes raccourcissements les résultats ci-dessous :

Soutiens	Excès de CO ² du au travail	Excès de O ² du au travail
Soutien à - 20°	1	1
// à 0°	1,31	1,30
// à + 20°	1,63	1,58

On aurait donc en moyenne :

Pour CO², 1, 1,375 et 1,70.

Pour l'oxyg., 1, 1,32 et 1,57.

A ne considérer que le CO², on voit donc que la dépense chimique devient sensiblement double lorsque le raccourcissement devient double, elle marcherait moins vite si on prend le témoignage de l'oxygène.

b) *Cas du muscle maintenu en état de raccourcissement uniforme et soutenant des charges variables.* — Ce cas a été étudié dans quatre expériences dans lesquelles l'avant-bras fléchi à 90° soutenait successivement des charges de 1^{kg},676, 3^{kg},333 et 5 kilogrammes.

La moyenne des résultats obtenus figure dans le tableau ci-dessous :

Soutiens	Excès de CO ² du au travail	Excès de O ² du au travail
Soutien de 1 ^{kg} ,666	120 ^{cm} 3	119 ^{cm} 3
" 3, 333	214	204
" 5 kilogrammes	329	319

En partant des premiers chiffres pris pour unité, on a :

Soutiens	Excès de CO ²	Excès de O ²
(1) Soutien de 1 ^{kg} ,666	1	1
(2) " 3, 333	1,8	1,7
(3) " 5 kilogrammes	2,7	2,7

Pour bien interpréter ces résultats, il faut faire comme précédemment abstraction du premier cas (1) qui comporte l'influence combinée de la charge et du raccourcissement, mais dans lequel il est impossible de faire la part de

ce dernier. Or si, à partir de cet état on introduit une nouvelle charge de 1^{kg},666, on a pour CO², un accroissement de 0,8. Si on y ajoute une charge double, l'accroissement devient 2,7 — 1 = 1,7. Pour l'oxygène, dans le premier cas, un accroissement de 0,7, et de 1,7 dans le second. La progression qui se manifeste dans la dépense chimique est donc tout près de se confondre avec celle que suit la charge soutenue. Il est donc légitime de conclure que la dépense chimique croît proportionnellement à la charge.

M. Chauveau a étudié dans deux autres séries d'expériences les effets simultanés de la charge et du raccourcissement et les résultats obtenus plaident toujours dans le même sens. Nous jugeons inutile de les reproduire parce qu'ils sont complètement contenus dans les démonstrations isolées qui précèdent et qu'on peut embrasser dans une conclusion unique : *La dépense chimique des muscles en contraction varie proportionnellement à la charge qu'ils soutiennent et au degré de leur raccourcissement.*

CHAPITRE VI

LOIS DES VARIATIONS DE LA CHALEUR PRODUITE DANS LA CONTRACTION

Technique. — La mesure de la chaleur totale engendrée dans la contraction d'un muscle fonctionnant isolément, rencontre de très grandes difficultés. M. Chauveau a tourné ces difficultés en adoptant la technique de Béclard et en mesurant la chaleur dégagée dans la contraction par l'échauffement du muscle contracté : le biceps. En prenant certaines précautions, en protégeant le thermomètre appliqué sur la peau à la face interne du biceps par un épais matelas de ouate, on peut prendre l'échauffement du muscle pour mesure de la chaleur engendrée parce que, dans certaines limites de durée très courte, le rayonnement est négligeable et l'échauffement est proportionnel à la chaleur produite. Les expériences ne doivent pas dépasser une ou deux minutes. De plus, il faut bien connaître les phases de l'échauffement qui

accompagne la contraction. Elles sont placées sous la dépendance des changements qui s'accomplissent dans le muscle à l'occasion de son activité. On en compte trois : 1° Une phase de refroidissement. C'est la variation négative des auteurs. Elle avait été déjà très soigneusement précisée dans les recherches de Brissaud et Regnard ⁽¹⁾ et les expériences récentes de Broca et Richet ⁽²⁾ ont apporté quelques détails nouveaux. La variation négative est due, sans aucun doute, à la déplétion mécanique des vaisseaux comprimés par la rigidité du muscle contracté. Sa durée est assez grande pour couvrir complètement toute celle de la contraction elle-même. Dès la fin de la contraction commence la phase d'échauffement proprement dite. L'élévation de la température se poursuit très longtemps au-delà de la contraction et il ne faut pas attendre moins de dix minutes pour la voir s'arrêter. Pour fixer les idées sur ce point, nous exposons dans le tableau des p. 137 et 138, une expérience de M. Chauveau. Tout en établissant que l'échauffement des muscles en contraction est proportionnel à la charge, elle met en relief la succession et la durée relative des phases précitées.

(1) *Compt. rend. de la Soc. de biologie*, 1880.

(2) *Compt. rend. de la Soc. de biologie*, 1896.

MARCHE DE L'ÉCHAUFFEMENT DU BICEPS
SOUTENANT DES CHARGES VARIABLES A LA MEME
HAUTEUR PENDANT DEUX MINUTES

Numéros d'ordre et charge	Moment de la lecture thermométrique	Indications thermo- métriques	Échauffe- ment	
I 1 kilogramme	Pendant la contraction	Début . . .	33°,80	} 0°,08
		Après 1'.	33, 79	
		" 2	33, 78	
		" 3.	33, 78	
		" 4.	33, 80	
	Après la contraction	" 5.	33, 82	
		" 6.	33, 85	
		" 7.	33, 85	
		" 8.	33, 86	
		" 9.	33, 86	
" 10.	33, 86			
II 3 kilogrammes	Pendant la contraction	Début . . .	33°,79	} 0°,19
		Après 1'.	33, 78	
		" 2.	33, 75	
		" 3.	33, 76	
		" 4.	33, 79	
	Après la contraction	" 5.	33, 84	
		" 6.	33, 88	
		" 7.	33, 91	
		" 8.	33, 92	
		" 9.	33, 93	
		" 10.	33, 93	
		" 11.	33, 94	
" 12.	33, 94			

MARCHE DE L'ÉCHAUFFEMENT DU BICEPS
 SOUTENANT DES CHARGES VARIABLES A LA MÊME
 HAUTEUR PENDANT DEUX MINUTES (suite)

Numéros d'ordre et charge	Moment de la lecture thermométrique	Indications thermo- métriques	Echauffe- ment
III 5 kilogrammes	Début	33 ^o , 84	} 0 ^o , 46
	Après 1'	33, 82	
	" 2	33, 79	
	" 3	33, 84	
	" 4	33, 90	
	" 5	33, 98	
	" 6	34, 06	
	" 7	34, 12	
	" 8	34, 17	
	" 9	34, 21	
	" 10	34, 23	
	" 11	34, 24+	
" 12	34, 25-		

On voit très clairement, dans ce tableau, que la variation négative couvre toute la durée de la contraction. C'est l'occasion de faire remarquer que l'échauffement définitif du muscle doit être compté à partir du degré marquant le refroidissement que l'organe a subi pendant la contraction pour ce motif que la chaleur engendrée ultérieurement est affectée en partie à couvrir ce refroidissement.

Dans le mode expérimental qui a présidé aux déterminations contenues dans le tableau précé-

dent, les expériences sont séparées par de longs intervalles pendant lesquels on attend le retour de la température normale. Mais ce retour est très long à s'opérer et il prolonge les observations de manière à lasser la patience de l'expérimentateur et de son sujet. L'emploi de la méthode deviendrait même inutilisable en raison des essais multiples qu'on est obligé d'introduire pour éprouver les effets d'une charge ou d'un raccourcissement variables. Mais on peut, sans s'exposer à l'erreur, passer sans interruption d'une épreuve à l'autre en ne tenant compte que des échauffements successifs et dont les effets s'accumulent sans se confondre. C'est ce procédé que M. Chauveau a le plus communément employé.

Passons maintenant à l'étude des résultats obtenus et formulons-les immédiatement :

Cas de la contraction statique.

a). *L'échauffement des muscles contractés et soutenant une charge à hauteur fixe est proportionnel à la charge.* — L'exemple précédent en est la preuve. Mais voici d'autres faits :

EXPÉRIENCE I. — Durée de la contraction = 2'.

Pour une charge de 1 kilogramme,	
l'échauffement atteint	0°,17
Pour une charge de 2 kilogrammes,	
l'échauffement atteint	0, 32
Pour une charge de 5 kilogrammes,	
l'échauffement atteint	0, 98

EXPÉRIENCE II. — Durée de la contraction = 4'.

Pour une charge de 1 kilogramme,	
l'échauffement atteint	0 ^o ,25
Pour une charge de 2 kilogrammes,	
l'échauffement atteint	0, 58
Pour une charge de 5 kilogrammes,	
l'échauffement atteint	1, 15

La progression de l'échauffement n'est pas rigoureusement parallèle à celle de la charge, mais l'écart des termes comparables est très faible, il entre dans la limite des erreurs inévitables et on peut sans hésitation tenir la loi pour exacte.

b) *L'échauffement des muscles en contraction statique et soutenant la même charge est proportionnel au raccourcissement des muscles.*

EXPÉRIENCE I. — Charge de 5 kilogrammes.
Durée de la contraction = 2'.

Avant-bras très peu fléchi, échauffement de	0 ^o ,21
Avant-bras très fléchi, échauffement de	1, 12

EXPÉRIENCE II. — Mêmes conditions de charge et de durée.

Pour une flexion de l'avant-bras de - 10°, l'échauffement = 1^o,00 ;
Pour une flexion de l'avant-bras de + 10°, l'échauffement = 1^o,29.

EXPÉRIENCE III. — Mêmes conditions de charge et de durée.

Pour une flexion de - 30°, l'échauffement	= 0 ^o ,78
" " + 20 " "	= 1, 34

Ces expériences ont été faites par le premier procédé. Dans les suivantes, les épreuves se sont suivies sans interruption.

EXPÉRIENCE IV. — Charge de deux kilogrammes. Contraction de deux minutes.

Pour une flexion à -40° , l'échauffement atteint	0 ^o ,28
Pour une flexion à -20° , l'échauffement atteint	0, 50
Pour une flexion à 0° , l'échauffement atteint	0, 67
Pour une flexion à $+20^{\circ}$, l'échauffement atteint	0, 78
Pour une flexion à $+40^{\circ}$, l'échauffement atteint	0, 88

EXPÉRIENCE V. — 15 kilogrammes soutenus pendant deux minutes.

Pour une flexion à -30° , l'échauffement atteint	0 ^o ,88
Pour une flexion à -10° , l'échauffement atteint	1, 18
Pour une flexion à $+10^{\circ}$, l'échauffement atteint	1, 50
Pour une flexion à $+30^{\circ}$, l'échauffement atteint	1, 64

L'impression certaine qui se dégage de ces expériences est que l'échauffement des muscles en contraction statique croît avec le raccourcissement, et, si on réfléchit à l'énorme difficulté de ces sortes de recherches, aux nombreuses causes d'erreurs qui interviennent, on n'a pas de sur-

prise à constater que la marche de l'échauffement n'est pas rigoureusement parallèle à celle du raccourcissement musculaire. Mais les faits sont assez nombreux et leur direction est assez précise pour faire admettre que si l'expérience pouvait avoir une pureté absolue et se dégager des conditions indéterminées qui la troublent, elle établirait que l'échauffement des muscles en contraction statique est proportionnel à leur raccourcissement.

Aussi bien, la loi se manifeste visiblement tant que la flexion de l'avant-bras n'atteint pas certaines limites. A cet égard, les expériences IV et V sont très probantes et, en deçà de l'angle de $+ 10^{\circ}$, la marche de l'échauffement est uniforme comme celle du raccourcissement. Aussi, jusqu'à plus ample informé nous tenons la loi pour exacte.

c) *L'échauffement des muscles en contraction statique croît proportionnellement au produit de la charge soutenue par le raccourcissement des muscles contractés.* — Cette proposition est la synthèse légitime des deux premières et on pourrait dire qu'il est superflu d'en poursuivre la vérification. Nous reproduirons pourtant l'expérience suivante, dans laquelle M. Chauveau a recherché les effets combinés de la charge et du raccourcissement croissant en même temps.

EXPÉRIENCE. — Durée de la contraction = 1'.

Charge de 2 kilogrammes soutenue à -40° . Échauffement = $0^{\circ},15$;

Charge de 4 kilogrammes soutenue à -16° . Échauffement = $0^{\circ},42$;

Charge de 6 kilogrammes soutenue à $+5^{\circ}$. Échauffement = $1^{\circ},13$.

L'échauffement s'accroît comme 1 ; 2,8 et 7,5. Il suit donc une progression géométrique comme le veut la théorie et nous n'essayerons pas de rechercher si le travail physiologique du muscle ou l'élasticité de contraction obéit à une progression identique. Ce que nous apercevons bien, c'est que les deux courbes de l'élasticité et de l'échauffement sont tout près du parallélisme et en des choses de ce caractère où la précision absolue est inaccessible, l'approximation apportée par l'expérience suffit largement quand elle touche de si près à la réalité.

Cas de la contraction dynamique. — Nous savons déjà que l'élasticité active des muscles obéit aux mêmes lois dans la contraction dynamique et dans la contraction statique. On pourrait en inférer légitimement que ces mêmes lois se retrouvent dans la marche de l'échauffement en fonction de la contraction dynamique. L'expérience va confirmer cette induction et prouver que l'échauffement des muscles en contraction dynamique s'accroît proportionnellement à la charge et au raccourcissement,

a) *Influence de la charge.*

EXPÉRIENCE I. — Contraction dynamique stérile, flexion et extension alternatives de -40° à $+20$, deux mouvements de une minute chacun.

Pour une charge de 1 kilogramme,	
l'échauffement atteint	0°, 52
Pour une charge de 3 kilogrammes,	
l'échauffement atteint	0, 147
Pour une charge de 5 kilogrammes,	
l'échauffement atteint	0, 238

b) *Influence du raccourcissement.*

EXPÉRIENCE II. — Charge soutenue, 3 kilogrammes, deux mouvements alternatifs de montée et de descente durant chacun trente secondes. Durée totale de la contraction, deux minutes.

Pour un déplacement compris entre	
-20 et 0° , l'échauffement atteint .	0°, 197
Pour un déplacement compris entre	
0 et $+20^{\circ}$, l'échauffement atteint .	0, 265

EXPÉRIENCE III. — Charge soutenue, deux kilogrammes, deux montées et deux descentes de trente secondes de durée chacune, en tout, deux minutes pour chacune des trois épreuves.

Déplacement de -40 à -16° .	Échauffement =	0°, 126
" -16 à $+5^{\circ}$.	" =	0, 204
" $+5$ à $+27^{\circ}$.	" =	0, 285

Cette dernière expérience est particulièrement

démonstrative et plaide largement dans le sens de la loi.

c) *Lois des variations de la chaleur produite dans la contraction dynamique en fonction du nombre des mouvements exécutés.* — D'après les faits acquis dans les paragraphes qui précèdent, on pourrait penser que l'intensité du travail intérieur de la contraction et du mouvement d'énergie qui y est attaché dépend exclusivement de la valeur de la force engendrée et du temps pendant lequel cette force est entretenue dans le muscle. Les expériences ci-dessous vont montrer l'insuffisance de ces prévisions et nous obliger à considérer un nouveau facteur : la vitesse de la contraction dynamique.

EXPÉRIENCE I. — Charge soutenue, 3 kilogrammes, durée de la contraction deux minutes.

- a) Soutien fixe à + 20 (2'). Échauffement = 0°,160;
 b) 1 soulèvement et 1 abaissement de — 40 à + 20°. Échauffement = 0°,105;
 c) 6 soulèvements et 6 abaissements de — 40 à + 20°. Échauffement = 0°,155.

EXPÉRIENCE II. — Charge soutenue, 3 kilogrammes, durée de la contraction = 2'.

- a) 4 soulèvements et 4 abaissements durant chacun 30", de — 20 à + 20°. Échauffement = 0°,125;
 b) 24 soulèvements et 24 abaissements durant chacun 2",5, de — 20 à + 20°. Échauffement = 0°,170;
 c) 120 soulèvements et 120 abaissements durant chacun $\frac{1}{2}$ seconde, de — 20 à + 20°. Échauffement = 0°,310.

Ainsi, la fréquence des mouvements exerce sur la valeur de l'échauffement musculaire une influence considérable. Dans l'expérience qui précède, cet échauffement a presque varié du simple au triple. Il devient évident que la vitesse du mouvement modifie l'intensité du travail intérieur des muscles alors que les seuls facteurs de ce travail envisagés jusqu'ici, la force présente dans le muscle et la durée de l'effort qui l'entretient, ne subissent aucun changement. Nous serions tout près de considérer cette influence de la vitesse comme un postulatum encore inexplicable, comme un fait empirique qui défie toute tentative d'explication mais nous devons rappeler l'hypothèse proposée par M. Chauveau. Elle consiste à admettre que le travail propre du muscle se complique de celui des nerfs intra-musculaires et des plaques terminales motrices, que la fréquence des excitations nerveuses et le travail corrélatif des plaques terminales augmentent avec la vitesse du mouvement musculaire qu'elles sollicitent.

D'autre part, il y aurait lieu, d'après M. Chauveau, de faire intervenir les efforts supplémentaires et éloignés qui s'accomplissent dans le cœur et dans les muscles respirateurs en fonction de la contraction et dont les effets se répercutent sur le muscle en activité par l'intermédiaire de la circulation.

Tout en admettant provisoirement ces tentatives d'explication, il ne faut pas oublier que ce sont de simples tentatives. Mais une chose demeure, c'est l'influence du nombre des mouvements dans la contraction dynamique sur l'intensité du travail physiologique des muscles et sur le degré de l'échauffement qui l'exprime. On en verra bientôt toute l'importance.

CHAPITRE VII

LOIS DE L'ÉCHAUFFEMENT MUSCULAIRE SUR LES MUSCLES ISOLÉS DE LA GRENOUILLE

Les recherches de M. Chauveau sur l'échauffement du biceps de l'homme en fonction du travail physiologique se distinguent par la nouveauté des conclusions qu'elles apportent et des principes qui les ont inspirées ; mais elles ne sont pas isolées. La science était déjà en possession d'un grand nombre de travaux entrepris sur le gastro-cnémien de la grenouille. Ici la méthode est nécessairement différente. Le muscle est détaché de son insertion inférieure et soumis à la tension de charges variables. Les contractions sont déterminées par des excitations induites portées sur le nerf sciatique préalablement sectionné. Dans ces conditions, on peut faire varier les deux termes du travail physiologique, la charge et le raccourcissement du muscle et rechercher la valeur correspondante de l'échauffe-

ment. Celle-ci est déterminée à l'aide d'un circuit thermo-électrique pourvu d'un excellent galvanomètre. Or, les résultats obtenus de ce côté ne plaident pas tout d'abord dans le sens des conclusions obtenues par M. Chauveau sur le biceps de l'homme.

Les limites où nous devons nous enfermer ne nous permettent pas d'exposer en détail ces résultats. Il appartient, pour la plupart, à Meyerstein et Thiry, Heidenhain, Nawalichin, Fick, Danilewsky, etc. ⁽¹⁾. La conclusion générale qu'on peut en tirer est que l'échauffement des muscles en contraction marche plus vite que la hauteur du soulèvement de la charge, et moins vite que la charge soulevée. Il faudrait en inférer que l'énergie consacrée au travail physiologique de la contraction n'est pas proportionnelle à ce travail. Mais nous ne saurions adopter cette conséquence. Remarquons, tout d'abord, avec M. Chauveau, que ce n'est pas la longueur perdue par le muscle dans sa contraction qui donne la mesure de son raccourcissement mais bien le rapport de cette longueur avec sa longueur primitive. Or, dans le dispositif adopté par les expérimentateurs allemands, le muscle

(1) Pour tout cet historique, consulter le travail critique de M. CHAUVEAU in *Archives de physiologie*, janvier 1891.

(gastro-cnémien de la grenouille) est libéré de son attache inférieure et la fatigue et la charge l'allongent de plus en plus au-delà de sa longueur primitive. Dès lors, pour une hauteur constante de soulèvement, le degré du raccourcissement subit une diminution croissante et la mesure du travail physiologique est affectée dans la même proportion. Ce sont là des données que les expérimentateurs allemands avaient négligées et dont l'exclusion faussait à leur insu la mesure du travail intérieur réellement produit par les muscles. Elles ont permis à M. Chauveau de restituer aux résultats leur véritable valeur. Mais nous ne pouvons insister et nous devons renvoyer le lecteur aux études critiques précitées de M. Chauveau.

On pourra se convaincre que tous les faits acquis dans les travaux antérieurs entrent sans violence dans la loi générale et concourent, eux aussi, à établir la proportionnalité du travail physiologique des muscles et de leur échauffement.

Aussi bien, il importe de faire encore une remarque. Les expériences instituées sur les muscles isolés de la grenouille ont une très grande complexité et il est bien difficile de faire leur part à toutes les conditions mal déterminées qui s'y glissent, telles que la fatigue, l'intensité ou le rythme des excitations, la tension primi-

tive du muscle, etc. Toutes ces conditions viennent peser sur les résultats et en obscurcissent l'interprétation. Au contraire, dans les recherches sur le biceps de l'homme, l'expérimentateur est à peu près maître de toutes ces conditions. Il connaît toutes les variables de ses expériences et les résultats qu'il obtient sont légitimement comparables. Ce sont ces résultats qu'il convient de retenir pour en dégager cette conclusion générale : l'échauffement des muscles considéré comme le témoin de l'énergie mise en œuvre dans la contraction s'accroît proportionnellement à la charge et au degré du raccourcissement.

Il résulte des faits qui viennent d'être exposés que les trois termes de l'énergétique musculaire envisagés dans la contraction stérile obéissent aux mêmes lois. La dépense chimique, le travail physiologique et l'excrétion de la chaleur varient proportionnellement à la charge soutenue par les muscles et au raccourcissement subi par ces organes. L'intensité du courant d'énergie qui anime et traverse le muscle dépend donc exclusivement de la force engendrée et entretenue dans l'état de contraction. Sous une forme sommaire et définitive, les trois termes de l'énergie mise en œuvre dans la contraction sont proportionnels à l'élasticité de contraction. Dès lors, l'équivalence de ces trois termes ne soulève au-

cune difficulté théorique et l'équation linéaire de M. Chauveau,

Énergie chimique = travail physiologique = chaleur

devient de plus en plus vraisemblable. Il n'y a plus de raison de lui préférer l'équation de la thermodynamique et ses conséquences doctrinales en même temps que sa simplicité nous sont des motifs largement suffisants de l'accepter. Nous avons laissé prévoir la gravité de ses conséquences. Il faut les examiner.

Dans l'hypothèse nouvelle, le travail physiologique n'est qu'une forme transitoire de l'énergie qui traverse le muscle et il trouve sa mesure intégrale et son équivalence dans la chaleur qui termine le cycle. La transformation se ferait donc sans dissipation. Toute l'énergie potentielle se convertirait en travail physiologique avant d'être rejetée à l'extérieur à l'état d'impotentiel thermique.

Cette conséquence est précisément une de celles qui soulève le plus de résistances et que l'on oppose volontiers à l'hypothèse qui la contient. La dissipation de l'énergie apparaît à tous les esprits comme un phénomène universel et nécessaire au même titre que sa conservation. C'est précisément là la question. La dissipation est inévitable dans l'ordre des faits mécaniques. Tout mouvement réclamant des intermédiaires

emporte nécessairement un anéantissement de force vive et, par conséquent, une production stérile de chaleur définitivement enlevée au cycle de la transformation et désormais inutilisable. Mais en est-il de même dans l'ordre des mouvements purements moléculaires ? Où peut-on voir un motif de dissipation dans l'état d'un muscle contracté et soutenant une charge à hauteur fixe ? Le muscle, dans ce cas, est un transformateur agissant à la manière d'une pile dont le circuit est fermé. Ici la production de l'énergie électrique consomme probablement toute l'énergie chimique de la pile et la restitue intégralement en chaleur, et nous nous trouvons précisément devant un cycle linéaire à trois termes équivalents :

Énergie chimique = énergie électrique = chaleur.

Le cycle proposé pour le muscle par M. Chauveau est absolument parallèle à celui de la pile et l'énergie physiologique y tient la place de l'énergie électrique. Ces deux modes du mouvement moléculaire sont tous deux des intermédiaires inévitables entre la force vive chimique et la chaleur rejetée.

Si on admet cette interprétation, la calorification prend une signification particulièrement intéressante. Dans la production de la force musculaire, la chaleur résultant de la contraction devient l'équivalent et la mesure de

l'énergie physiologique. Or, ce n'est là qu'un cas particulier, et la formule définitive peut et doit embrasser toute l'énergétique biologique. Le problème posé et résolu pour les muscles est le même qui se pose à propos de tous les tissus. Le travail intérieur des éléments anatomiques quel que soit son mode a toujours la même place dans la série, il a la même origine et la même fin que l'énergie musculaire, il fixe temporairement tout le potentiel chimique pour le restituer intégralement en une somme équivalente d'énergie calorifique.

La chaleur rayonnée par un animal résume donc la totalité de ses énergies physiologiques qui sont la vie même et demeurent toujours vibrantes même sous l'immobilité du repos le plus profond. Toute cette chaleur c'est toute l'énergie physiologique éteinte et dans la série complète rien ne s'est dépensé en vain.

D'autre part, dans l'équation linéaire de M. Chauveau, la chaleur n'intervient qu'à la fin du cycle et n'a jamais été utilisée à titre d'énergie initiale. Elle apparaît ainsi comme un excrementum et ce caractère nous conduit à envisager par un côté nouveau la théorie de la calorification.

La chaleur produite par les animaux n'est pas primitivement un but mais seulement un résultat. La production de la chaleur ne porte pas en elle-même toute sa finalité et sa raison d'être.

A ce titre elle n'est pas encore une fonction mais un simple fait.

La fonction n'apparaît qu'avec les actes qui viennent régler la dispersion de la chaleur excrétée par le travail physiologique. Mais la régulation de la température n'a été évidemment dans l'évolution animale qu'un moyen de progrès emprunté à un phénomène primordial et nécessaire. A partir de ce moment, la production de la chaleur devient un but, mais elle ne cesse pas d'être un résultat et de représenter l'excretum d'un travail physiologique équivalent. Toute production de chaleur implique l'intervention préliminaire des tissus.

En admettant même que les faits n'aient pas toute la pureté que voudrait l'hypothèse et s'il fallait faire une part à la dissipation de l'énergie, la plupart des vues qui viennent d'être exposées resteraient entières. L'équation conserve, en effet, une grande simplicité et peut s'exprimer dans la formule suivante

$$\text{Énergie chimique} = \left. \begin{array}{l} \text{Trav. phys.} \\ + \alpha \end{array} \right\} = \text{chaleur}$$

où α représenterait la part d'énergie échappant à la transformation utile et rejetée immédiatement à l'état de chaleur.

Si la chaleur rayonnée cesse de mesurer la totalité des énergies physiologiques, elle conserve

le caractère d'une véritable excrétion, et reste un incident que les efforts de l'adaptation au cours de l'évolution animale ont approprié à un résultat utile. La régulation de la température est un épisode de l'évolution greffé sur un fait de mécanique générale.

TROISIEME PARTIE

THERMODYNAMIQUE MUSCULAIRE

RAPPORTS DU TRAVAIL MECANIQUE ET DE LA CHALEUR PRODUITS PAR LA MACHINE ANIMALE

L'expression « thermodynamique musculaire » embrasse parfois en physiologie tous les faits relatifs à l'échauffement des muscles en activité. Cette acception est beaucoup trop large et dans ce chapitre nous entendons le mot thermodynamique dans le sens primitif et seul exact où le prennent les mécaniciens. Considérée comme puissance motrice et source de mouvement, la machine animale dépense du potentiel chimique et produit une somme équivalente de chaleur et de travail mécanique. Nous retrouvons ici l'équivalence nécessaire des termes extrêmes de la transformation d'énergie opérée par le moteur muscle, et nous n'avons à considérer que ces

termes pour les embrasser dans l'équation générale suivante.

$$P = C + T \text{ d'où } C = P - T.$$

P désigne l'énergie potentielle consommée; C, la chaleur rayonnée par le moteur et T, le travail mécanique produit. Cela veut dire que la production du travail mécanique dérive et consomme une quantité de chaleur qui lui est équivalente.

Il est vrai qu'il la restitue tout aussitôt et s'il était possible d'enfermer, dans un calorimètre, un animal traînant une voiture, on recueillerait une quantité de chaleur C rigoureusement équivalente à P. Ce serait la vérification des principes de la thermodynamique chez les moteurs animés. On tourne la difficulté en faisant travailler l'animal sur place et en l'obligeant, soit à produire du travail positif, soit à recevoir du travail négatif. La même méthode intervient quand on expérimente sur les muscles isolés.

Dans ce cas, la formule devient $P = C \pm T$ et elle est tout à fait générale car elle s'étend au cas du travail négatif.

La mesure de la chaleur rayonnée par les moteurs animés est donc fournie par la formule :

$$C = P \pm \frac{T}{425}$$

ou plus simplement $C = P \pm T$ en supposant P et T évalués en calories.

Cela veut dire que, *pour une dépense définie de potentiel chimique représentant une certaine quantité de chaleur*, la chaleur réellement émise par le moteur est majorée dans le cas du travail négatif et diminuée dans le cas du travail positif de toute la quantité de calories représentées par ce travail. En un mot, la production du travail chez les moteurs animés est dominée par les lois de la thermodynamique, c'est-à-dire par le principe même de l'équivalence des forces. Il est probablement impossible, et, en tout cas parfaitement indifférent, de savoir si le muscle est ou non un moteur thermique et le principe de Carnot ne comporte ici aucune espèce de vérification. Mais la qualité du moteur ne saurait le soustraire à l'empire d'une loi souveraine comme celle de l'équivalence des forces. Dès qu'un être vivant produit de la chaleur et du travail mécanique, la chaleur qu'il rayonne est une différence ou un total. Elle est la somme algébrique de la chaleur représentée par la dépense chimique du moteur et de la chaleur rendue ou consommée par le travail, selon que ce travail est négatif ou positif. C'est là une conséquence nécessaire du principe même de la conservation de l'énergie. Ce grand principe a franchi aujourd'hui la phase expérimentale, et il s'est si bien emparé des esprits, il s'impose à eux avec une telle évidence, qu'on perd volontiers de vue son origine empi-

rique pour lui donner en quelque sorte le caractère d'une vérité première et nécessaire. Sans oublier qu'il est sorti de l'expérience, il est certain qu'on prend l'habitude d'y voir un pur concept d'une évidence immédiate. En tout cas, il est indiscutable et on pourrait soutenir qu'il n'y a pas lieu d'en poursuivre la vérification chez les moteurs animés parce qu'on ne vérifie pas l'évidence. Mais il y a le plus grand intérêt à étudier les tentatives expérimentales qu'il a suscitées chez les moteurs vivants. Et d'abord, au moment où ces tentatives se sont produites, le principe de l'équivalence des forces n'avait pas toute la clarté impérieuse qu'il possède aujourd'hui, et, d'autre part, même quand elles sont mal conduites ou erronées, ces tentatives contiennent les plus utiles enseignements et apportent les plus fécondes suggestions.

Nous nous proposons d'en faire un exposé critique ; mais avant d'aborder notre étude, il est indispensable de poser quelques principes essentiels qui se dégagent des récentes études de M. Chauveau ⁽¹⁾. Ce sont des faits absolument nouveaux et des théorèmes en dehors desquels l'interprétation et la critique des résultats obtenus par les divers expérimentateurs resteraient enveloppées d'obscurité. Nous leur consacrons le chapitre suivant.

(1) *Comptes rendus de l'Ac. des sc. de Paris*, 8 juillet 1895 et 13 et 20 janvier 1896.

CHAPITRE PREMIER

PRINCIPES DE LA THERMODYNAMIQUE PHYSIOLOGIQUE

Dépense chimique dans le travail positif et dans le travail négatif correspondant. (Théorème de M. Chauveau).

Dans l'équation $P = \dot{C} \pm T$, P prend des valeurs très différentes selon que le travail est négatif ou positif. Tout le monde admet, sans doute, qu'il est plus facile de descendre un escalier que de le monter. Cela tient à ce que l'effort musculaire est très différent dans les deux cas. Dans le cas du travail positif, l'effort du muscle soutenant une charge est toujours supérieur à la charge. Dans le cas du travail négatif, il lui est inférieur et cette double inégalité est la condition même du mouvement. Il en résulte que la dépense chimique d'un muscle produisant du travail positif est supérieure à celle du même muscle dans l'exécution du travail négatif inverse.

C'est à quoi on n'a pas assez réfléchi et nous aurons à constater que bien des auteurs qui ont expérimenté ou spéculé sur ces objets, notamment Béclard, admettent implicitement l'égalité de la dépense dans les deux modes du travail. C'est une erreur fondamentale, un véritable préjugé que M. Chauveau va nous aider à écarter.

On peut, *a priori*, établir la mesure de l'excès de la dépense chimique attachée à la production du travail positif, vis-à-vis de celle que réclame le travail négatif inverse. M. Chauveau la déduit à l'aide de constructions géométriques très simples, il est vrai, mais moins persuasives peut être que le langage algébrique. En tout cas, ce dernier nous plaît davantage.

Le travail physiologique d'un muscle qui déplace une charge sur un trajet vertical embrasse deux éléments. Il comprend d'abord la création de la force élastique chargée de soutenir et d'équilibrer la charge à tous les points du trajet vertical. C'est le travail du soutien à la montée ou à la descente, car il a la même intensité dans les deux cas. Nous l'avons analysé plus haut et nous en avons précisé la valeur (p. 124 et 127). Nous constatons déjà un élément commun aux deux modes du travail, une cause égale de dépense chimique dans la production du travail positif et du travail négatif. C'est la dépense affectée au soutien de la charge. Désignons-la

par S. Mais cette dépense est majorée dans le cas du travail positif et diminuée dans le cas du travail négatif d'une quantité précisément équivalente au travail mécanique.

Dans le travail positif, la dépense totale P embrasse la dépense consacrée au soutien de la charge plus la dépense consommée par le travail mécanique et équivalente à ce travail. Dans le travail négatif inverse, la dépense totale P' embrasse la dépense consacrée au soutien S moins la dépense restituée par le travail négatif et équivalente à ce travail.

Nous pouvons donc écrire :

Dans le cas du travail positif

$$P = S + T$$

et, dans le cas du travail négatif,

$$P' = S - T$$

d'où

$$P - P' = 2T.$$

C'est-à-dire que : *la dépense chimique attachée à la production du travail positif excède la dépense du travail négatif correspondant d'une quantité égale au double de l'énergie représentée par le travail mécanique.*

C'est ainsi qu'on pourrait formuler le théorème de M. Chauveau sur les relations énergé-

tiques du travail positif et du travail négatif.

Ce théorème est d'une importance fondamentale, soit par lui-même, soit par ses corollaires et il nous sera de la plus grande utilité dans l'étude critique que nous poursuivons. Il est juste de constater qu'il est tout imprévu et qu'il n'était possible de le découvrir qu'après l'analyse si profonde et si pénétrante du travail physiologique à laquelle s'est livré M. Chauveau.

Le théorème précédent est théoriquement d'une rigoureuse exactitude. Est-il d'accord avec la réalité, ou n'y a-t-il pas dans les faits eux-mêmes des éléments inconnus qui viennent en masquer partiellement l'application? Il importait de le rechercher, et M. Chauveau a dû instituer, de ce côté, un certain nombre d'expériences dont nous dirons sommairement les bases avant d'en exposer les résultats.

La dépense énergétique est mesurée aux combustions respiratoires. Il a été surabondamment démontré, dans la première partie de ce livre, que le glucose est l'aliment prochain et exclusif du travail physiologique des muscles et des combustions qui l'entretiennent. La légitimité de la méthode est donc indiscutable.

Le travail mécanique est effectué par un homme. Le sujet est à jeun pendant le travail. Le travail positif consiste dans l'ascension d'un escalier. Le travail négatif dans la descente du

même escalier, mais il est indispensable que, dans les deux cas, les muscles agissent de la même manière. A cet effet, le sujet descend à reculons et s'attache à laisser ses muscles actifs pendant toute la durée de la descente. Le corps doit être constamment soutenu à la descente sans jamais être abandonné à la pesanteur.

Le sujet d'expérience porte sur lui l'appareil Chauveau-Tissot pour la récolte de l'air expiré.

Les échanges respiratoires de l'état de repos sont déterminés pendant une période de six minutes précédant immédiatement le travail.

Les échanges respiratoires du travail sont déterminés pendant une période égale de six minutes commençant à l'instant même du travail et se prolongeant au-delà de celui-ci.

Le travail physiologique des muscles s'alimentant dans la combustion du glycose, on ne tient compte dans l'évaluation de l'énergie dépensée que du CO_2 produit.

L'énergie correspondante à la quantité de CO_2 , s'obtient en partant de ce fait que, dans la combustion du glycose, un litre de CO_2 répond à $5^{\text{cal}},030$.

Dans l'excédent des échanges gazeux du travail positif sur ceux du travail négatif, il faut donc distinguer trois parts :

1° Une part attribuable à la combustion imparfaite de la graisse pour le renouvellement du

potentiel glycose. Cette part peut être très rigoureusement déterminée en partant de l'excès de l'oxygène consommé sur le CO^2 produit et de la valeur 0,27 du quotient respiratoire de la combustion imparfaite de la graisse.

2° Une part attribuable à la dépense supplémentaire du cœur et de l'appareil respiratoire dont le fonctionnement s'exagère nécessairement pendant le travail. En estimant cette part à $\frac{1}{6}$, on est, pensons-nous, très près de la vérité.

3° Enfin, une dernière part attribuable au travail physiologique des muscles exécutant le travail mécanique. Les expériences exécutées par M. Chauveau ont été au nombre de six dans lesquelles on a fait varier la valeur et la durée du travail. Nous en présentons sommairement les résultats dans le tableau suivant après les avoir totalisés.

Résultats des expériences de M. Chauveau sur la détermination comparative de la dépense chimique dans le travail positif et dans le travail négatif.

Travail produit ou détruit = 3,315 kilogrammètres.

Echanges excédents du travail positif :

$$\begin{array}{r} \text{Excédents de O}^2 \text{ sur CO}^2 = \\ \begin{array}{l} \text{O}^2 = 5^1,454 \\ \text{CO}^2 = 4^1,137 \\ \hline 1^1,337 \end{array} \end{array}$$

CO^2 dérivant de l'oxydation imparfaite de la graisse :

$$= 1^1,337 \times 0,27 = 0^1,355.$$

Reste de CO^2 dérivant de la combustion du glucose :

$$= 3^1,782.$$

Part de cette combustion attribuable au travail commun du cœur et de l'appareil respiratoire :

$$= \frac{31,782}{6} = 0^1,630.$$

Part restante pour l'excès des combustions du travail positif sur celles du travail négatif :

$$= 3^1,152.$$

Excès théorique de la dépense attachée au travail positif sur celui du travail négatif :

$$= 3\ 315 \times 2 = 6\ 630 \text{ kilogrammètres}$$

$$\text{en calories} = \frac{6\ 630}{425} = 15^{\text{cal}},600.$$

Excès réel de cette dépense en partant de CO_2 qui en est le résidu :

$$= 3^1,152 \times 5,03 = 15^{\text{cal}},854.$$

Il est difficile d'arriver à une pareille approximation dans les choses de la physiologie. En supposant même que nous ayons exagéré la part faite aux travaux connexes du cœur et de l'appareil respiratoire, l'écart ne deviendrait jamais bien considérable et nous pouvons admettre que le théorème de M. Chauveau ne rencontre pas, dans les réalités complexes de la vie, des conditions indéterminées capables d'en masquer l'application. Car c'est la seule crainte qu'on pût avoir et si cette éventualité s'était réalisée elle n'aurait menacé en aucune façon le théorème précité, parce qu'il découle du principe même de la conservation de l'énergie et qu'il n'est qu'un aspect particulier de ce principe. Mais précisé-

ment il arrive que ce principe trouve ici pour la première fois sa vérification chez les moteurs vivants.

Mais citons M. Chauveau lui-même et empruntons-lui les conclusions de son travail :
« Le travail mécanique exécuté par les muscles
« n'exige de la part de ces muscles et pour sa
« production propre, c'est-à-dire pour le soule-
« vement même des charges, qu'une dépense
« énergétique équivalente à la valeur de ce
« travail ».

« C'est la première fois qu'une démonstration
« de la loi de l'équivalence est donnée pour les
« travaux qui prennent leur source dans l'acti-
« vité des tissus de l'organisme animal... ».

Corollaire du théorème précédent. Principe de la neutralité thermique du travail mécanique. — Étudions maintenant les conséquences du théorème de M. Chauveau. Elles résident dans un corollaire d'une importance considérable et dont le premier effet sera de dissiper un préjugé très répandu et très tenace, touchant l'échauffement comparé des muscles produisant du travail positif et du travail négatif. Il est toute une école de physiologistes qui, restant à la surface de la thermodynamique, ou ne considérant qu'elle, admettent que les muscles s'échauffent moins en produisant du travail positif qu'en recevant du travail négatif.

Beaucoup même pensent que le travail positif peut aller jusqu'à refroidir réellement le moteur.

La vérité est que les muscles excrètent la même quantité de chaleur quand ils produisent du travail positif et quand ils reçoivent une quantité équivalente de travail négatif, et cette égalité thermogène des deux modes du travail tient précisément à l'inégalité de la dépense qu'ils entraînent.

Rappelons les valeurs de cette dépense dans les deux cas : $P = S + T$ dans le cas du travail positif et $P' = S - T$ dans le cas du travail négatif. Nous pouvons calculer la chaleur rayonnée dans les deux cas en partant de l'équation générale $C = P \pm T$ et en donnant à P sa valeur.

Il vient :

Pour le travail positif $C = (S + T) - T = S$.

Pour le travail négatif $C = (S - T) + T = S$.

Ainsi dans les deux cas, la chaleur libérée et excrétée par la machine est équivalente à l'énergie dépensée dans la seule équilibration de la charge. La contraction dynamique fournit la même quantité de chaleur à la montée et à la descente et cette chaleur est équivalente à l'énergie dépensée dans le soutien de la charge au cours de son mouvement ascendant ou descendant.

En résumé, les effets thermiques du travail positif ou négatif sont neutralisés par les effets

thermogènes inverses de la dépense chimique attachée à sa production.

On a bien vu, pensons-nous, dans les équations qui précèdent les raisons de la compensation qui vient égaliser les effets thermiques du travail positif et du travail négatif. Elle dépend des quantités d'énergie respectivement mises en œuvre dans les deux cas. Mais cette compensation est à ce point essentielle, qu'il est bon de la rendre sensible sous une autre forme.

Le travail positif coûte une quantité de chaleur équivalente à T . Inversement, le travail négatif correspondant rend exactement la même quantité de chaleur. De là une différence thermique équivalente à $2T$ au bénéfice du travail négatif. Mais cette différence est neutralisée par la dépense d'énergie attachée au travail positif et dont l'excès est précisément égal à $2T$.

On n'avait jamais pris garde à cette application très particulière et toute inattendue du principe de l'équivalence des forces. Cela tient à ce qu'on avait négligé le côté physiologique de la question et que, dans l'équation générale $C = P \pm T$, on suppose inconsciemment l'invariabilité de P dans les deux cas. Mais cette conception imparfaite des choses ne laisse prévoir que les effets de la conversion thermodynamique et on affirme volontiers que le travail positif coûtant de la chaleur refroidit réellement le moteur

muscle et que le travail négatif restituant de la chaleur échauffe le même moteur. Nous verrons bientôt les effets de cette méprise. Mais pour le moment nous devons retenir le principe de la neutralité thermique du travail mécanique et rechercher sa vérification dans les faits eux-mêmes :

Données expérimentales — Ces faits sont embrassés dans trois séries d'expériences très laborieuses instituées par M. Chauveau.

a) *Comparaison de l'échauffement du muscle biceps dans les cas du travail positif et du travail négatif correspondant.*

1^{re} SÉRIE D'EXPÉRIENCES. — Charge soutenue : 4 kilogrammes ; durée du mouvement d'ascension ou de descente : 1' ; espace parcouru : 60° (de — 40° à + 20°). Les expériences ont été au nombre de vingt et une. Voici les valeurs moyennes de l'échauffement :

Pendant le soulèvement (travail positif)	0°, 108
Pendant l'abaissement (travail négatif)	0, 095

2^e SÉRIE D'EXPÉRIENCES. — Elles ont été exécutées plusieurs années après les premières, mais dans les mêmes conditions, à l'exception de la charge qui était de 5 kilogrammes. Elles sont au nombre de 9. L'échauffement moyen a eu les valeurs suivantes :

Dans le cas du travail positif . . .	0°, 121
" " négatif . . .	0, 093

La même différence se trahit lorsqu'au lieu de comparer directement les effets thermiques du travail positif et du travail négatif, on étudie l'échauffement du muscle biceps dans les différents modes de la contraction dynamique et dans les contractions statiques servant de termes de comparaison. Les faits de ce groupe constituent une quatrième série qui va être exposée :

b) *Échauffement du biceps dans la contraction dynamique stérile et dans les contractions statiques aux points extrêmes de la course.*

EXPÉRIENCE. — Charge soutenue : 3 kilogrammes ; durée de la contraction : 2'.

a) Soutien fixe de la charge à -40° ; échauffement.	= $0^{\circ},075$
b) Soutien fixe de la charge à $+20^{\circ}$; échauffement.	= $0,200$
Moyenne	$0^{\circ},137$
c) Montée et descente entre -40° et $+20^{\circ}$, 4 mouvements, durant chacun $30''$	$0^{\circ},120$

Selon les prévisions de la théorie et conformément aux lois des variations de la force élastique dans la contraction dynamique (p. 124), l'échauffement des muscles dans la troisième épreuve devrait être égal à la moyenne, des échauffements obtenus dans les deux premières.

L'écart qui se manifeste se rattache précisément aux phases négatives de la contraction dynamique, dont l'effet thermique est moindre que celui des phases positives.

Aussi suffit-il de supprimer ces phases négatives pour assister à l'application pure et simple de la loi. On peut en juger dans l'expérience suivante :

c) *Échauffement du biceps dans la contraction dynamique positive et dans les contractions statiques aux points extrêmes de la course.*

EXPÉRIENCE. — Charge soutenue : 5 kilogrammes, durée de la contraction : 1'.

a) Soutien fixe de la charge à -40° ;	
échauffement	$= 0^{\circ},126$
b) Soutien fixe de la charge à $+20^{\circ}$;	
échauffement	$= 0,238$
Moyenne	$= 0^{\circ},184$
c) Soulèvement de la charge de	
-40 à $+20^{\circ}$	$= 0,183$

Ici la neutralité thermique du travail mécanique se manifeste avec une pureté singulière et il apparaît bien que l'échauffement des muscles se mesure exclusivement sur l'énergie dépensée dans la création de la force qui soutient et équilibre la charge.

De tous ces derniers faits, on peut conclure que l'inégalité des effets thermiques entre le travail positif et le travail négatif procède exclusivement de ce dernier et il faut dire désormais que le travail négatif chauffe moins que le travail positif correspondant.

Ainsi nous sommes à la fois en possession d'un principe rigoureux : celui de la neutralité

thermique des deux modes inverses du travail mécanique, et d'un fait certain, l'infériorité thermique du travail négatif. Il n'y a pas contradiction et il ne saurait y en avoir. Cela prouve tout simplement qu'ici comme ailleurs la théorie n'embrasse pas toute la réalité complexe des choses et il faut admettre que l'application du principe est partiellement dissimulée par une condition nouvelle d'ailleurs très difficile à déterminer. Nous savons cependant que cette condition réside dans l'exécution du travail négatif.

La dernière expérience de M. Chauveau que nous avons reproduite est à cet égard tout à fait probante, car la neutralité thermique du travail positif s'y manifeste très clairement et les faits obéissent ici aux prévisions de la théorie. La question est donc de savoir la cause du déficit de chaleur invariablement constaté dans l'exécution du travail négatif. Nous inclinons à penser que lorsqu'un muscle soutient une charge à la descente, son activité n'est pas absolument continue ; qu'à l'insu de l'expérimentateur et contre sa volonté, ses muscles abdiquent passagèrement et à certains moments laissent tomber la charge. Nous ne tenons pas beaucoup à notre explication, mais nous n'en apercevons pas d'autre.

Il est vrai qu'il faut compter encore avec l'in-

fluence éloignée des travaux connexes du cœur et de la respiration, dont les effets thermogènes sont transmis par le sang jusque dans le muscle exploré. Dans ce cas, les différences thermiques révélées par l'expérience entre le travail positif et le travail négatif se constitueraient pendant la montée et la descente.

Il faut résumer et conclure :

1° L'excès de la dépense chimique engagée dans la production du travail positif sur la dépense attachée au travail négatif correspondant est équivalent au double de ce travail (théorème de M. Chauveau).

2° La chaleur libérée dans l'exécution du travail mécanique positif ou négatif est équivalente à l'énergie consacrée à l'équilibration pure et simple de la charge. De là cette conséquence :

La chaleur libérée par les muscles qui travaillent est la même dans le cas du travail positif et dans le cas du travail négatif correspondant. Sous une autre forme, les effets thermiques du travail mécanique positif ou négatif sont *exactement* neutralisés par les effets thermogènes inverses de la dépense chimique attachée à la production de ce travail.

Ces propositions répondent au double aspect d'un même principe que l'on peut désigner par une expression synthétique et sommaire : le principe de la neutralité thermique du travail.

3° Dans la réalité expérimentale, les muscles s'échauffent moins en recevant du travail négatif qu'en produisant du travail positif.

Cette différence, en opposition avec les indications de la théorie, se rattache soit à l'influence thermogène des travaux corrélatifs du cœur et de la respiration et dont les effets sont plus intenses dans le cas du travail positif, soit à la discontinuité possible de l'effort musculaire dans le cas du travail négatif.

CHAPITRE II

EXAMEN CRITIQUE DES RECHERCHES ENTREPRISES SUR LA THERMODYNAMIQUE MUSCULAIRE

Nous sommes maintenant en mesure d'aborder fructueusement la critique des recherches entreprises sur la thermodynamique musculaire jusqu'à l'intervention de M. Chauveau. Elles se ramènent à trois groupes de faits :

1° Les observations faites sur la température du corps pendant l'acte de l'ascension ;

2° Les observations faites sur l'échauffement des muscles produisant du travail positif ou du travail négatif ;

3° Les expériences dans lesquelles les trois termes de l'équation thermodynamique $C = P \pm T$ sont déterminés par des mesures directes :

Température du corps pendant l'acte de l'ascension. — Les observateurs se partagent ici en deux camps adverses. Les uns ont observé et affirment que la température centrale du corps s'abaisse pendant l'ascension. Les autres disent avoir constamment obtenu l'élévation de leur température propre.

Nous n'aurions qu'à invoquer les conclusions acquises dans le dernier chapitre, et à nous ranger à côté de ceux qui ont observé l'élévation de la température pendant l'ascension.

Mais ici les prévisions les plus légitimes de la théorie risquent d'être déjouées par les troubles éventuels qui peuvent survenir dans la régulation de la température. Il est très vrai que les effets thermiques du travail positif de l'ascension sont exactement compensés par l'excès nécessairement équivalent et inverse de la dépense chimique correspondante, mais il peut arriver que cette compensation soit masquée par une inégalité passagère entre la production et la déperdition de la chaleur. De là cette conséquence que les changements de la température centrale qui peuvent se produire pendant l'acte de l'ascension dépendent étroitement des troubles éventuels de la fonction régulatrice. Voilà pourquoi les variations thermiques de l'ascension n'ont aucune valeur au point de vue de la thermodynamique. Elles n'auraient ici qu'un intérêt de curiosité et ce n'est pas une raison suffisante pour les exposer.

On en pourra trouver l'histoire dans la thèse du Dr Tapie (1). Ils ont aussi donné lieu à un débat très prolongé sous forme de lettres publiées par Herzen, Gay, Forel et Richet. Ceux que la

(1) Dr TAPIE. — *Travail et chaleur musculaire*, Paris, Asselin et Houzeau, éditeurs, 1886.

question intéresse pourront lire ces documents dans la *Revue scientifique* de 1885.

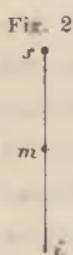
Quant à nous, le sujet nous paraît hors de la thermodynamique. Il ressortit à la question de la régulation de la température.

Échauffement comparé des muscles produisant du travail positif et du travail négatif.

a) *Travaux de Béclard* (1). — La méthode de Béclard consiste à comparer les effets thermiques de la contraction statique et de la contraction dynamique correspondante.

Pour établir cette comparaison, il suppose *a priori* que la contraction statique d'un muscle soutenant une charge en *m*, à égale distance des points *s* et *i*, est physiologiquement équivalente à la contraction dynamique du muscle, élevant ou descendant la charge le long de *si*. Cette supposition est exacte, mais Béclard n'a pas pris la peine d'en établir la justesse. Il a eu l'intuition d'un fait, dont l'exactitude ne devait être démontrée que beaucoup plus tard par M. Chauveau dans son analyse de l'élasticité de contraction (p. 124).

Cela posé, Béclard fait trois séries d'expériences pour déterminer comparativement : Dans la première série, les effets thermiques de la



(1) *Archives de médecine*, 1861.

contraction statique et de la contraction dynamique, avec production de travail positif ;

Dans la deuxième série, les effets thermiques de la contraction statique et de la contraction dynamique stérilisée par la production alternative de travail positif et de travail négatif ;

Dans la troisième série, les effets thermiques de la contraction dynamique avec production de travail positif et de la contraction dynamique avec production de travail négatif.

Naturellement, les résultats se sont prononcés dans le sens de la thermodynamique, qui préoccupait à ce point l'esprit de Béclard, que ce physiologiste a tout à fait laissé de côté les effets chimiques et thermogènes du travail physiologique de la contraction. Il admet, *a priori*, l'invariabilité du terme P (potentiel) dans l'équation $C = P \pm T$ et il ne laisse subsister dans ses expériences que les effets du travail extérieur : consommation ou restitution thermique. Or, nous avons vu dans le chapitre précédent, que ces effets sont très exactement neutralisés par les effets inverses du travail physiologique des muscles, et notre étude nous a conduit à poser le principe de la neutralité thermique du travail extérieur.

Il en résulte que la vérification des lois de la thermodynamique, dans des expériences comme celles de Béclard, consisterait précisément à

constater expérimentalement cette neutralité thermique. Mais cette constatation est rendue impossible par la loi, encore purement empirique, en vertu de laquelle le travail négatif échauffe moins que le travail positif et qui est sortie des nombreuses expériences de M. Chauveau. Il en résulte que la méthode de Béclard ne peut se prêter à la vérification du principe de l'équivalence des forces chez les moteurs animés. Ce n'est point un motif pour ne pas exposer les expériences de Béclard, d'autant qu'en dehors des erreurs de doctrine que nous venons de signaler elles contiennent en outre des erreurs de fait qui en grossissent peut-être l'intérêt. Notre exposé sera purement schématique :

1^{re} série

- | | | |
|---|---|--------------------------|
| <p>a) <i>Contraction statique.</i> —
Soutien d'une charge en <i>m</i>
pendant 5' avec alternances
égales de repos et de sou-
tien réduisant la durée to-
tale de la contraction à
2'30" (15 à 30 périodes).</p> | } | Échauffement = t^0 |
| <p>b) <i>Contraction dynamique</i>
(positive). — 150 à 200 sou-
lèvements de la charge de
<i>i</i> en <i>s</i>, la descente de la
charge étant opérée par
l'autre biceps; la durée to-
tale de la contraction posi-
tive = 2'30".</p> | } | Échauffement = $t^0 - x$ |

Ce résultat est doublement impossible. Il l'est pour les raisons de doctrine rappelées

plus haut, et qui permettraient tout au plus de prévoir l'égalité de l'échauffement dans les deux cas *a* et *b*. Il l'est encore pour cette raison de fait, que la fréquence des mouvements exerce une influence considérable sur l'intensité de l'échauffement des muscles (voir p. 145). Dans l'expérience de Béclard, elle a une telle importance, que fatalement elle introduisait une différence contraire, à celle qui a été constatée.

2^e série.

- | | |
|--|------------------------|
| a) Contraction statique. — Soutien du poids en <i>m</i> , pendant 5' sans interruption. | } Échauffement = t^0 |
| b) Contraction dynamique stérile. — 100 à 300 mouvements de va-et-vient entre <i>i</i> et <i>s</i> pendant 5'. | |

Ici encore, nous sommes obligés de constater que l'égalité de l'échauffement observée par Béclard dans les deux cas était nécessairement rendue impossible par la fréquence des mouvements engagés dans les contractions dynamiques. En pareil cas, l'échauffement est deux ou trois fois plus considérable que dans la contraction statique (voir p. 145).

3^e série.

- | | |
|--|------------------------|
| a) Contraction dynamique avec production de travail positif. | } Échauffement = t^0 |
| b) Contraction dynamique avec production de travail négatif. | |

Nous avons vu que ce résultat est précisément inverse de celui que donnent constamment les expériences bien conduites (p. 171).

Béclard trouve ce que veulent les lois de la thermodynamique, comme si elles intervenaient à l'exclusion des lois de la physiologie.

Il est manifeste qu'il obéissait trop docilement à une idée préconçue. Sur quatre-vingt-deux expériences, il en élimine soixante-et-onze et ne retient que celles dont les résultats concordent avec son idée. Ses erreurs ont un caractère purement intellectuel qui les explique et les rendent excusables. Béclard subissait, à ce moment, les séductions d'une vérité encore nouvelle et dans la certitude où il était que le principe de l'équivalence des forces devait s'étendre souverainement aux phénomènes de la vie, il résistait aux faits qui paraissaient heurter ses légitimes convictions. Il a eu au moins le mérite de l'initiative, car il ignorait à ce moment les travaux de Hirn, et par là il est digne de garder une place honorable dans l'histoire de la thermodynamique.

b) *Travaux de Fick* ⁽¹⁾. — Fick a expérimenté sur les muscles de la grenouille. Sa mé-

(1) *Myothermische Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorien zu Zurich und Warsburg*, etc. Wiesbaden, Bergmann, 1889.

thode consiste à comparer les effets thermiques de la contraction dynamique dans deux cas.

Dans le premier cas, le muscle sollicité par des excitations électriques dirigées sur le sciatique, soulève un poids à chaque contraction et produit du travail positif qui s'accumule et reste acquis sans se détruire. L'accumulation du travail est obtenue par un très ingénieux petit appareil désigné, par Fick, sous le nom de collecteur de travail. On en peut trouver la description dans tous les livres de physiologie.

Dans le second cas, le travail est restitué à chaque contraction par la chute du poids, et la contraction est stérile.

On remarquera que, dans les deux cas considérés, le muscle agit dans les mêmes conditions physiologiques et produit la même dépense chimique. Les effets thermiques des deux modes de la contraction deviennent ainsi comparables.

Or l'échauffement mesuré à l'aide d'un couple thermo-électrique s'est toujours montré plus élevé dans le second cas que dans le premier, et comme les conditions physiologiques des muscles sont les mêmes dans les deux cas, la différence constatée dans l'échauffement est due exclusivement aux effets thermiques du travail mécanique.

Dans le premier cas, la chaleur totale est diminuée de la quantité de chaleur consommée

par le travail positif. Dans le second cas, cette consommation a toujours lieu, mais elle est exactement compensée par une restitution équivalente, due à la chute rythmée du poids.

La méthode de Fick se prête donc à la constatation de la conversion thermodynamique chez les moteurs animés, précisément pour le motif que le travail mécanique positif ou négatif intervient toujours dans les mêmes conditions physiologiques. Les effets se manifestent ainsi librement, parce qu'ils se combinent avec un élément physiologique invariable. Ce n'était point le cas, nous l'avons vu, dans les expériences de Béclard.

Nous ne croyons pas devoir insister ici sur les mesures calorimétriques de Fick et de ses élèves, Karl Harteneck notamment. Elles ne sont pas nécessaires à notre démonstration.

c) *Travaux de Danilewski et de M. Blix.* — Danilewski ⁽¹⁾ a mis en évidence la conversion du travail en chaleur, chez les moteurs animés. Il a constaté, en effet, qu'un muscle, subitement distendu par la chute d'un poids, s'échauffe sensiblement, et que son échauffement rend compte de la chaleur fournie par le travail négatif. Le muscle, dans ce cas, se conduit comme un fil de caoutchouc.

⁽¹⁾ *Thermodynamische Untersuchungen Muskeln.*, Arch. de Pflüger, t. XXI.

Les travaux de M. Blix⁽¹⁾ plaident dans le même sens.

d) *Travaux de M. Chauveau.* — Dans cet ordre d'idées, il convient de citer les essais récents de M. Chauveau, sur les effets thermiques du travail *automatique* des muscles⁽²⁾. Quand un muscle soutient une charge à hauteur fixe, si on supprime une partie de la charge, le muscle se rétracte brusquement, soulevant le reste de la charge, et il produit un travail mécanique positif facile à mesurer. Or, la production de ce travail ne réclame aucune dépense chimique particulière, elle ne change pas l'intensité du travail physiologique, et la force élastique, pour se répartir autrement, n'est pas changée dans sa mesure. Dans de pareilles conditions, la consommation thermique du travail positif doit se manifester très clairement par un refroidissement musculaire. L'expérience réussit très bien quand on opère à l'aide de cordons en caoutchouc, et les résultats obtenus de ce côté par M. Chauveau, sont très clairs. Ceux qu'il a obtenus sur les muscles de la grenouille ont assurément moins de netteté. Mais ce n'est là qu'un essai qui n'est pour M. Chauveau que l'occasion d'un programme et d'une promesse.

⁽¹⁾ *Zeitschrift für Biologie*, Bd. 21, N F. III.

⁽²⁾ *Archives de physiologie*, 1897.

Vérification expérimentale de l'équation thermodynamique par la détermination directe de ses termes. — Dans ce troisième groupe de faits, on s'est proposé de mesurer directement l'énergie potentielle dépensée, P ; le travail mécanique produit ou reçu, T ; et la chaleur rayonnée par le moteur, C . Si le principe de l'équivalence des forces s'étend aux moteurs animés, on doit trouver $C = P \pm T$.

a) *Expériences de Hirn*⁽¹⁾. — Lorsque Hirn entreprit ses mémorables recherches sur les relations du travail et de la chaleur musculaires, il se proposait très résolument d'étendre aux moteurs animés, le principe de la conservation de l'énergie. Il poursuivait la vérification expérimentale de ce principe, et n'espérait rien moins que de retrouver la valeur numérique même de l'équivalent mécanique de la chaleur.

Voilà ce qu'il faut bien savoir, car il est très important de connaître l'état d'esprit dans

⁽¹⁾ Les premiers travaux de Hirn ont été communiqués à la Société physique de Colmar, le 13 janvier 1857, et ont été publiés dans les Comptes rendus de cette société dans le courant de la même année. On en trouvera un nouvel exposé, dans les publications suivantes :

Théorie mécanique de la chaleur, t. 1^{er}, 1875, Paris, Gauthier Villars.

La thermodynamique et le travail chez les êtres vivants. Revue scientifique, 1^{er} semestre 1887.

lequel se trouvait l'illustre physicien au moment de son entreprise. Avec le temps, Hirn a considéré le résultat de ses expériences d'un point de vue très différent de celui du début, et nous assisterons aux changements très naturels de sa pensée; mais en 1857, il posait le problème dans le sens et dans les termes de la thermodynamique. Il voulait vérifier l'équation précitée au moyen de déterminations obtenues sur une machine vivante.

Hirn a posé le problème à résoudre avec la plus grande netteté et il en a aperçu tous les côtés avec une justesse de vues et une sagacité merveilleses.

L'organisme vivant a tous les attributs d'un moteur. C'est l'évidence même et il n'y a pas à insister. En conséquence, la production du travail positif lui coûte de la chaleur et le travail négatif lui en cède. Il est probable que les muscles n'agissent pas comme des moteurs thermiques, et le principe de Carnot ne comporte ici aucune espèce de vérification. La conversion thermodynamique de l'énergie ne dépend en aucune manière de la nature du moteur, et dans ses articles publiés en 1887, Hirn développe ce point avec une précision et une force toutes particulières. C'est à ce propos qu'il rappelle les expériences confirmatives de Fabre et Silbermann sur les moteurs électriques.

Mais Hirn ne se borne pas au point de vue mécanique ; il aperçoit avec la même netteté le point de vue physiologique, d'où il semble que ses habitudes d'esprit auraient pu le tenir éloigné.

Il sait et il affirme que, dans l'exécution du travail positif, comme l'ascension d'une montagne, un homme prend plus de peine et s'échauffe davantage qu'en recevant un travail négatif égal, et en descendant la même montagne. C'est qu'en dehors des effets thermiques du travail *extérieur*, Hirn aperçoit toute la puissance thermogène du travail *intérieur* des muscles, du travail physiologique. Sans préciser de ce côté la vérité exacte à la façon de M. Chauveau, il n'a pas méconnu la direction des phénomènes. Il a vu tous les aspects et tous les termes du problème qu'il voulait aborder.

Ces termes sont ceux-là même de l'équation thermodynamique $P = C \pm T$ d'où $P - C = \pm T$. En conséquence, la détermination expérimentale de ces trois termes doit faire ressortir, dans le cas du travail positif, un déficit $P - C$, et dans le cas de travail négatif un excédent $C' - P'$ de chaleur équivalent au travail mécanique produit ou détruit.

Dans le premier cas, on a $P - C = T$.

Dans le deuxième $C' - P' = T$.

La méthode consistait donc à déterminer com-

parativement la valeur des trois termes P, C et T, sur un homme produisant ou recevant du travail. Mais la difficulté était précisément de fixer les bases de l'évaluation de P en calories. A cet égard, Hirn se rattache très résolument à la théorie de la combustion et, fidèle à Lavoisier, il pose que la quantité de chaleur produite dans l'organisme au repos est proportionnelle à l'oxygène consommé. Il inaugure une méthode de calorimétrie indirecte qui consiste à mesurer le débit d'une source par la température que cette source communique à l'enceinte qui la contient, et dans une série d'expériences préalables instituées sur l'homme dans des conditions variées, il constate que le rapport de la chaleur produite au poids de l'oxygène consommé est constant et égal à 5,22. C'est-à-dire que pour un gramme d'oxygène consommé, l'homme produit 5,22 calories. Ce chiffre mesure le *pouvoir thermogène de l'oxygène*, ce que Hirn a appelé le *coefficient calorifique de l'oxygène*. Au moment de ses recherches, Hirn admet l'invariabilité absolue de ce coefficient. Pour lui, l'oxygène a toujours la même puissance énergétique et la consommation de ce gaz fournit, en calories, l'évaluation de l'énergie chimique transformée par les êtres vivants. En sorte que la quantité d'énergie potentielle, de *chaleur disponible*, pour parler le lan-

gage de Hirn, dépensée par un moteur animé produisant ou recevant du travail mécanique, est égale à $5,22 \times \pi$, π désignant le poids de l'oxygène consommé pendant la production ou la destruction du travail.

L'équation à vérifier devient aussi $5,22 \times \pi = C \pm \frac{T}{425}$ et en considérant isolément les deux cas du travail positif et du travail négatif, on a pour le premier cas:

$$(5,22 \times \pi) - C = \frac{T}{425}$$

et pour le second cas

$$C - (5,22 \times \pi') = \frac{T}{425}$$

La méthode expérimentale de Hirn n'est connue que dans ses dispositions générales, et nous ne pouvons ici qu'en rappeler sommairement les traits essentiels. Le calorimètre était formé par une guêrite en bois de sapin, et gradué à l'aide de la chaleur fournie par une flamme d'hydrogène.

Il contenait à l'intérieur une grande roue pourvue sur sa circonférence de palettes équidistantes qui en faisaient un escalier circulaire. Cette roue était sous la dépendance d'un moteur agissant sur son axe prolongé hors du calorimètre. Pour faire du travail, l'homme montait ou descendait sur cet escalier mobile. Dans tous

les cas, l'escalier marchait à la rencontre de l'homme. Pour faire du travail positif, celui-ci opérait son ascension sur l'escalier descendant; pour recevoir du travail négatif, il effectuait sa descente sur l'escalier montant. En multipliant le poids du sujet d'expérience par le nombre des tours, on obtenait la mesure du travail effectué.

Hirn a exécuté treize expériences dont neuf sur le travail positif et quatre sur le travail négatif. Nous ne les analyserons pas en détail, mais comme elles ont entre elles une très grande ressemblance, en ce sens que l'erreur qui les entache a dans toutes la même direction et la même importance, il suffira d'en donner les résultats moyens pour les faire connaître exactement.

a) *Résultats moyens des expériences de Hirn sur le travail positif :*

Oxygène consommé = 1105^r,5 en calories = 577^{cal},28 (P)

Chaleur rayonnée = 247^{cal},70 (C)

Travail produit = 26 947 kilogrammètres

en calories = 63^{cal},404 $\left(\frac{T}{425}\right)$

L'équation $P - C = \frac{T}{425}$ n'est pas satisfaite.

Le déficit $P - C$ est égal à 329^{cal},580, tandis que la chaleur consommée par le travail mécanique atteint seulement 63^{cal}, 404. En un mot, le déficit de chaleur trouvé par Hirn suffit à couvrir 5 ou 6 fois l'énergie représentée par le travail, et, en partant des résultats bruts, on trouve pour l'équi-

valent mécanique de la chaleur une valeur de 82,2.

Les chiffres moyens obtenus par Hirn dans les quatre expériences instituées sur le travail négatif, sont :

Oxygène consommé; 57 ^{gr} ,61	soit 300 ^{cal} ,70 (P)
Chaleur rayonnée	284, 90 (C)
Travail négatif : 27140 kilogrammètres.	

Ici, les résultats sont encore plus faux parce qu'ils n'altèrent pas seulement la valeur numérique des faits, ils en changent la direction. A la place d'un excédent de chaleur que la théorie annonce, l'expérience apporte un déficit. Le travail négatif consommerait de la chaleur à ce point que l'équivalent mécanique de la chaleur prend une valeur négative et devient égal à — 1717.

Hirn a donc échoué dans son entreprise. Ses méthodes ne lui ont pas permis d'atteindre la mesure exacte ni de la chaleur rayonnée, ni de l'oxygène consommé. De là, les résultats que nous venons de voir. Hirn ne s'est jamais fait illusion et il proclame hautement son insuccès. Mais ce n'est pas sans regrets qu'il assiste à la stérilité de son œuvre et il voudrait peut-être par moments se dérober à ce spectacle décourageant et se donner l'illusion du succès. Il est curieux de voir par quels déguisements, passagèrement consentis, il arrive à faire parler ses résultats

dans le sens de la thermodynamique. Il s'agissait d'interpréter l'énorme déficit de chaleur que ses expériences mettaient en évidence et dont le travail mécanique n'expliquait qu'une très minime partie, $\frac{1}{5}$ environ. Pour le reste, il a certainement songé à l'attribuer aux travaux mécaniques internes, ceux du cœur et des muscles respiratoires, mais il ne pouvait rester attaché bien longtemps à cette interprétation, car il était trop physicien pour ne pas voir que ces travaux internes se résolvent en chaleur et deviennent sensibles au calorimètre.

Plus tard, et dans ses articles de 1887, il a recours à une autre hypothèse et il suppose que le pouvoir thermogène de l'oxygène n'est pas le même pendant le travail et pendant le repos, que pendant le travail les combustions sont accompagnées de réactions secondaires capables de consommer de la chaleur. Dès lors, il calcule le pouvoir énergétique de l'oxygène en partant de ses propres données expérimentales, tenues *provisoirement* pour exactes, et il compare le poids de l'oxygène consommé à la totalité des énergies produites par le moteur, soit $C + \frac{T}{425}$ dans le cas du travail positif et $C - \frac{T}{425}$ dans le cas du travail négatif. C'est ce qu'il appelle la chaleur totale. En appliquant cette méthode aux moyennes

des expériences de Hirn, on obtient les valeurs suivantes pour le pouvoir thermogène de l'oxygène :

Au repos	5,22
Dans le travail positif	2,85
Dans le travail négatif	3,83

En se livrant à ces calculs, Hirn ne se méprenait certainement pas sur leur portée. Il voyait bien que ce n'était là qu'un jeu d'arithmétique, consistant à donner arbitrairement au pouvoir thermogène de l'oxygène les valeurs successives qu'il devrait prendre dans les expériences pour que l'équation de la conservation de l'énergie fût satisfaite. Aussi ne tarde-t-il pas à abandonner sa fiction et son dernier mot est pour proclamer son échec et condamner les vices de son outillage. Pour être juste, dans l'appréciation de l'œuvre de Hirn, il ne faut voir que l'idée directrice qui l'a inspirée, la grandeur de l'entreprise et la justesse des vues qui ont présidé à son exécution. Cruellement déçu par les résultats impossibles qu'il rencontre, il essaye bien, par moment, de faire plier ces résultats pour les accommoder à la théorie, mais son puissant esprit se redresse bientôt et en exprimant le vœu que son œuvre soit reprise par d'autres, il précise les détails techniques qui en doivent assurer le succès.

Programme expérimental de M. Chauveau. — Ce vœu est tout près d'être exaucé, car M. Chauveau traçait tout récemment ⁽¹⁾ le programme des expériences qu'il se propose d'instituer pour étendre aux moteurs animés, les propositions de la thermodynamique.

Ce programme est conçu de manière à introduire toutes les conditions de la plus parfaite exactitude. Les choses y sont tellement disposées qu'on n'a pas à procéder à la détermination directe de la dépense chimique. Mais il est nécessaire d'entrer dans quelques détails :

1° Le calorimètre sera pourvu de deux roues motrices, l'une intérieure, l'autre exactement semblable, extérieure et montée sur le même axe.

2° Elles présenteront sur toute leur circonférence une surface de frottement contre laquelle on pourra à volonté serrer un frein, modérant le mouvement des roues pendant la marche du sujet d'expérience.

Les expériences seront au nombre de quatre et, dans toutes, le travail produit ou détruit aura la même valeur et la même durée.

N° 1. — Le sujet introduit dans le calorimètre fait du travail positif en s'élevant sur la roue intérieure dont le frein est serré. Ce travail se transforme en chaleur de frottement qui reste

(1) *Archives de physiologie*, 1897.

dans le calorimètre. La chaleur décelée par celui-ci mesure donc rigoureusement la totalité de l'énergie dépensée par le moteur, soit C.

N° 2. — Le frein agit sur la roue extérieure, il en résulte que le frottement détourne au dehors une quantité de chaleur équivalente au travail positif exécuté. Le calorimètre doit dès lors fournir une quantité de chaleur égale à $C - \frac{T}{425}$.

N° 3. — Le sujet, placé à l'intérieur, fait du travail positif pendant qu'un autre sujet, un peu moins lourd que le premier, fait un travail négatif équivalent sur la roue extérieure. L'expérience doit donner le même résultat que l'expérience 2, soit une quantité de chaleur égale à $C - \frac{T}{425}$.

N° 4. — Le sujet placé sur la roue extérieure fait du travail positif pour permettre à celui de dedans de faire le travail négatif équivalent.

Cette expérience est destinée à la vérification du théorème de M. Chauveau que nous avons exposé plus haut (voir p. 161). Il importe de se rappeler que ce théorème a pour corollaire le principe de la neutralité thermique du travail mécanique. Cela veut dire qu'un homme élevant son corps à une hauteur déterminée rayonne une quantité de chaleur précisément égale à celle qu'il rayonne quand il opère la descente.

Si ce principe est exact, l'expérience n° 4 doit

fournir une quantité de chaleur précisément égale à celle que fournit l'expérience 2 ou l'expérience 3.

Tel est le programme des expériences projetées par M. Chauveau et telle est sa méthode. Il ne nous semble pas qu'on en puisse imaginer de plus simple, de plus complète et de plus féconde et il est permis d'en attendre la mise en œuvre avec une vive impatience.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PREFACE DE M. CHAUVEAU.	5
Considérations préliminaires	18

PREMIÈRE PARTIE

SOURCES CHIMIQUES DE L'ÉNERGIE MUSCULAIRE

CHAPITRE PREMIER

<i>Processus de la destruction du potentiel alimentaire. Théorie de la combustion.</i>	25
Respiration des êtres inférieurs	25
Quotient respiratoire. Principe de l'égalité des quotients.	26
Bilan de la respiration et de l'alimentation.	29
Bilan de la combustion et de la chaleur produite	31
Mesure de l'énergie dans le potentiel alimentaire. Chaleurs de combustion des produits immédiats	34
Pouvoir thermogène de l'oxygène	36
Calcul de l'énergie potentielle contenue dans les aliments	39

CHAPITRE II

	Pages
<i>Accroissement des combustions respiratoires pendant le travail musculaire</i>	40
Accroissement des échanges gazeux pulmonaires	40
Respiration élémentaire, accroissement des combustions intra-musculaires	45

CHAPITRE III

<i>Nature du potentiel dépensé dans la contraction. Aliment des combustions intra-musculaires</i>	54
1. Rôle des albuminoïdes	55
Invariabilité de l'excrétion azotée pendant le travail	55
1° Dans le cas d'alimentation suffisante.	56
2° Dans le cas d'alimentation insuffisante.	64
2. Rôle des hydrates de carbone. Glycose et glycogénie.	67
Accroissement du quotient respiratoire pendant le travail	68
Bilan des combustions intra-musculaires et du glycose dépensé pendant le travail	72
Glycogénie musculaire	77
Intervention de la glycogénie hépatique pendant le travail	82
3. Rôle des graisses.	84
Graisses de l'organisme considérées comme réserves de potentiel	84

	Pages
Production du glycose par oxydation imparfaite des graisses.	86
Abaissement corrélatif du quotient respiratoire	88
Dépense et renouvellement du potentiel glycose	91

CHAPITRE IV

<i>Enseignements fournis par les données acquises sur l'alimentation des moteurs animés . . .</i>	94
Relation nutritive	94
Rendement de la machine animale.	95
Substitutions alimentaires dans le rationnement des moteurs animés	97
Théorie des poids isodynamiques	99
Théorie des poids isoglycosiques	100
Épreuve expérimentale des deux théories	103

DEUXIÈME PARTIE .

DU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE DES MUSCLES ET DE SA PLACE DANS LE CYCLE DES TRANSFORMATIONS DE L'ÉNERGIE OPÉRÉES PAR LA CONTRACTION

CHAPITRE PREMIER

<i>Exposé des hypothèses. Théorie de la conversion thermodynamique et théorie de la conversion directe de M. Chauveau</i>	107
---	-----

CHAPITRE II

	Pages
<i>Expression immédiate du travail physiologique des muscles. Force musculaire et élasticité de contraction.</i>	113
Mesure de la force musculaire	114
Distribution et mode de l'élasticité de contraction, élasticité effective et élasticité disponible	115

CHAPITRE III

<i>Lois des variations de l'élasticité de contraction.</i>	118
1. Cas de la contraction statique	118
Variations de l'élasticité disponible en fonction de la charge	119
Variations de l'élasticité disponible en fonction du raccourcissement musculaire	120
Variations de l'élasticité disponible en fonction de la charge et du raccourcissement	121
Variations de l'élasticité totale dans les conditions qui précèdent.	122
Variations de l'élasticité totale en fonction de la charge	122
Variations de l'élasticité totale en fonction du raccourcissement musculaire	122
Variations de l'élasticité totale en fonction de la charge et du raccourcissement	123
2. Cas de la contraction dynamique	124

CHAPITRE IV

	Pages
<i>Mesure du travail physiologique des muscles et lois de ses variations</i>	127

CHAPITRE V

<i>Lois des variations de la dépense chimique con- sacrée au travail physiologique des muscles.</i>	130
Influence du raccourcissement	131
Influence de la charge	133

CHAPITRE VI

<i>Lois des variations de la chaleur produite dans le travail physiologique des muscles.</i>	135
Technique	135
1. Cas de la contraction statique	139
Influence de la charge	139
Influence du raccourcissement	140
Influences combinées de ces deux facteurs	142
2. Cas de la contraction dynamique	143
Influence de la charge	144
Influence du raccourcissement	144
Influence de la vitesse et du nombre des mouvements exécutés.	145

CHAPITRE VII

<i>Lois de l'échauffement musculaire sur les muscles isolés de la grenouille.</i>	148
---	-----

TROISIÈME PARTIE

THERMODYNAMIQUE MUSCULAIRE

	Pages
Rapport du travail mécanique et de la chaleur produits par la machine animale. . .	157

CHAPITRE PREMIER

Principes de la thermodynamique physiologique.

1. Dépense chimique dans le travail positif et dans le travail négatif correspondant. Théorème de M. Chauveau.	161
2. Corollaire du théorème précédent. Principe de la neutralité thermique du travail mécanique	168
3. Données expérimentales	171

CHAPITRE II

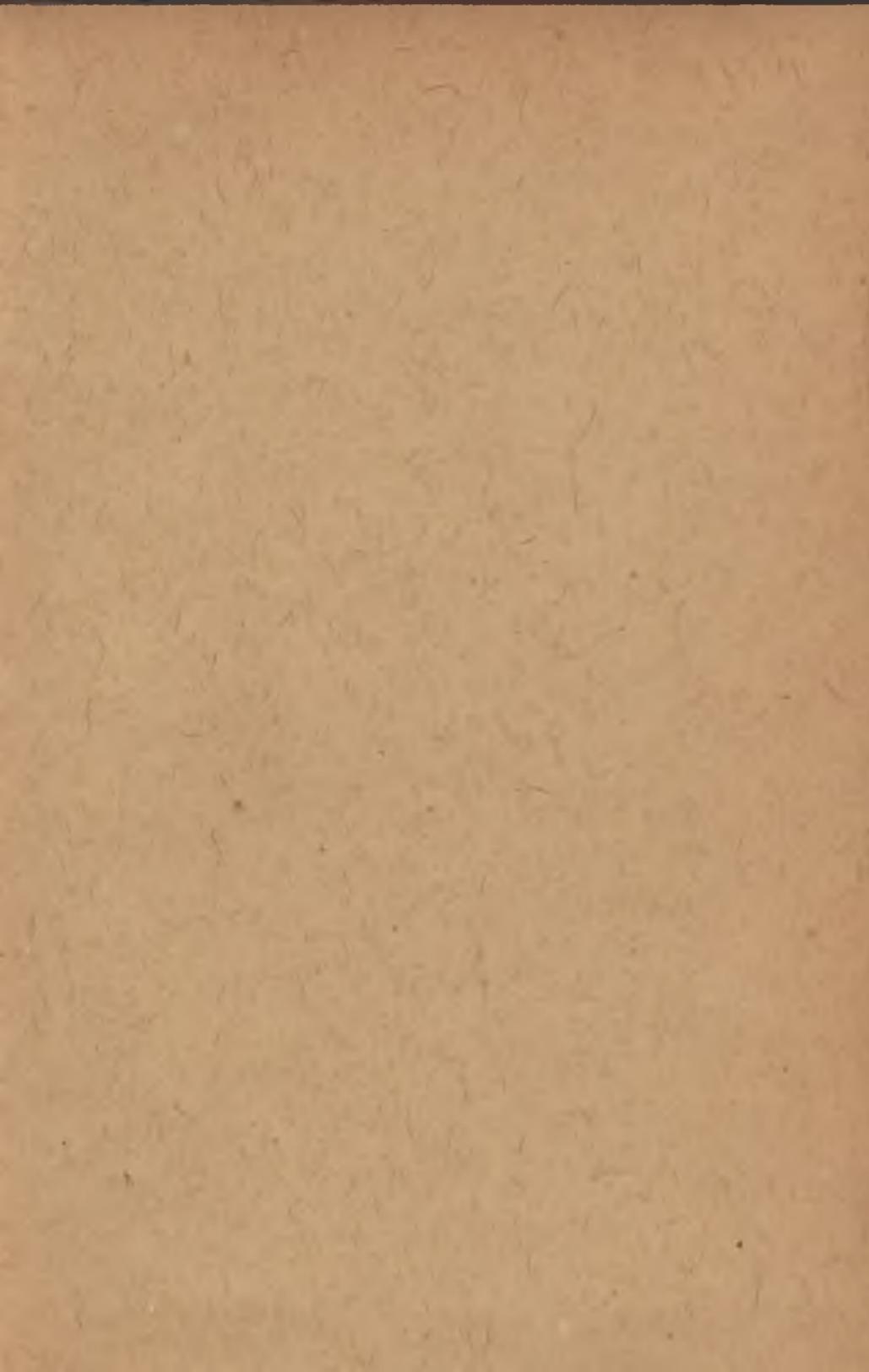
Examen critique des recherches entreprises sur la thermodynamique chez les moteurs animés.

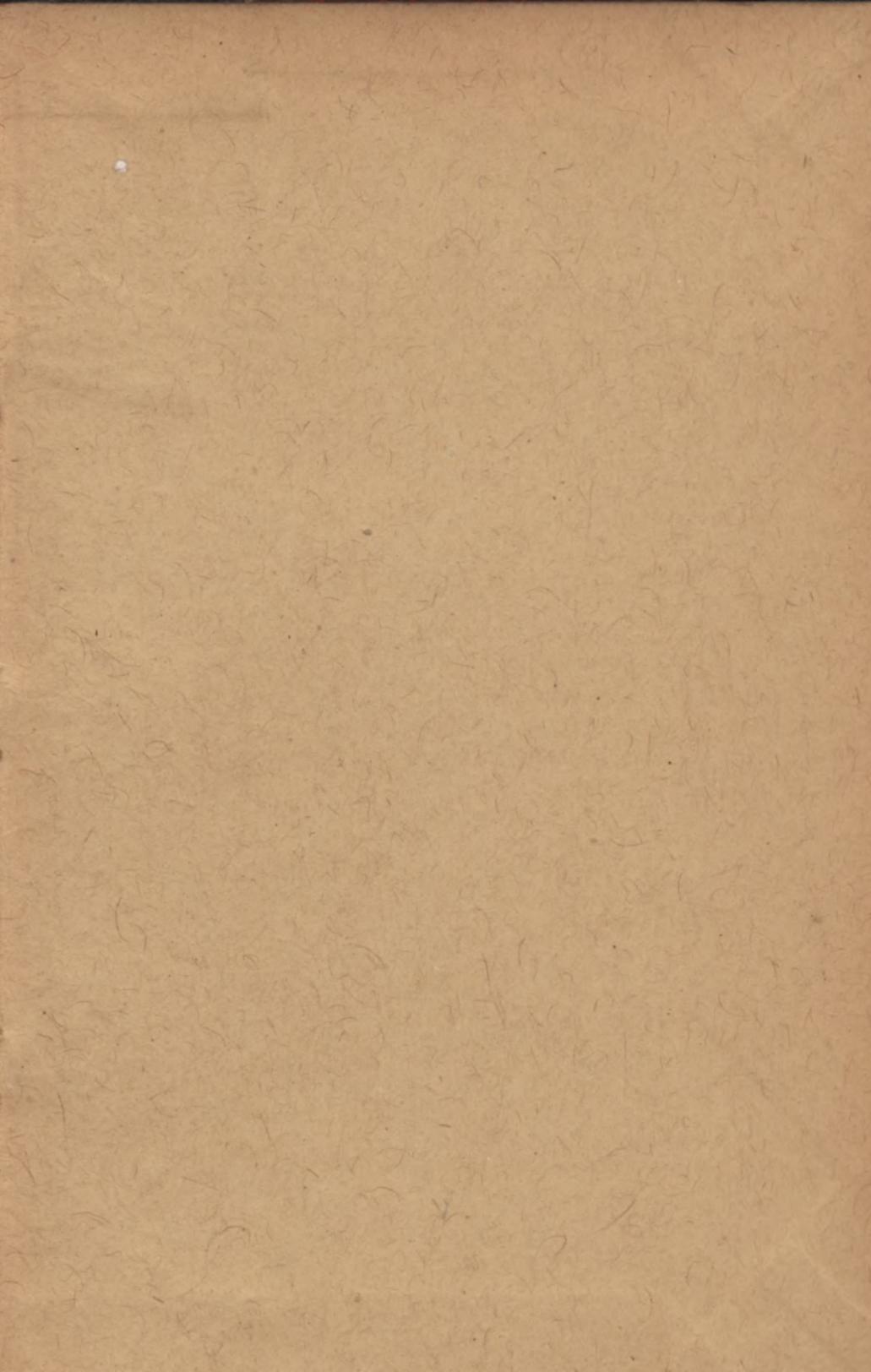
1. Changements de la température du corps pendant l'acte de l'ascension.	178
2. Échauffement comparé des muscles produisant du travail positif et du travail négatif .	180
Travaux de Béclard	180
Travaux de Fick	184
Travaux de Danilewski et de M. Blix	186

	Pages
Travaux de M. Chauveau	187
3. Vérification expérimentale de l'équation thermodynamique par la détermination directe de ses termes.	188
Travaux de Hirn	188
4. Programme expérimental de M. Chauveau. .	197



ST-AMAND, CHER. — IMPRIMERIE BUSSIÈRE FRÈRES





**KOLEKCJA
SWF UJ**

A.

82

Biblioteka Gl. AWF w Krakowie



1800052106