

De la combustion de la matière dans l'action musculaire

Hermann v. Helmholtz

[735] L'une des questions les plus brûlantes dont traite la physiologie concerne l'essence de la force vitale dans toute son immédiateté. Est-ce que la vie des corps organisés résulte d'une force autonome qui se renouvelle sans cesse par elle-même et qui agit conformément à ses fins, ou est-elle le produit des forces déjà présentes dans la nature inanimée, mais modifiées par le mode particulier de leur concours ? Dans un passé plus récent, cette question s'est posée plus concrètement et avec une clarté particulière à la suite de la tentative de Liebig de donner aux faits de la physiologie une explication par déduction des lois connues de la physique et de la chimie. Est-ce que la force mécanique et la chaleur produites dans les corps organisés découlent entièrement du métabolisme ? Depuis longtemps, les physiologistes ont tiré un enseignement des phénomènes de fatigue et de ceux relevant de la régénération des forces par le repos, à savoir que les effets mécaniques nécessitent la consommation de certaines matières pondérables [736] et impondérables, dont une certaine quantité est produite et accumulée en vertu du processus végétatif ininterrompu. Mais la nature des substances consommées et l'endroit de leur métabolisme demeuraient inconnus. Le seul fait suggérant une modification chimique dans les muscles, reposait sur l'observation d'animaux traqués à mort dont la chair se distingue sensiblement de celle d'animaux mis à mort subitement. La consommation de matières pondérables n'a été que récemment constatée avec plus d'exactitude par Lehmann et Simon dont l'analyse de l'urine a permis de déterminer que le taux de composés

azotés ainsi que de sels sulfuriques et phosphatés évacués par l'urine augmentait à la suite d'un effort musculaire. Mais on ne connaissait ni les phases initiales et intermédiaires de ces processus, ni le lieu de leur production. Etant donné qu'il est toujours problématique de tirer des conclusions à partir de faits concernant les matières contenues dans les excréments, aux lieux de leur production, je me suis proposé d'en tenter l'examen par voie directe.

Ne pouvant espérer obtenir d'emblée un résultat positif, j'ai néanmoins été surpris par les expériences préliminaires qui ont donné lieu à la découverte de certains faits, qui ont ensuite été confirmés par une série d'autres expériences plus précises. Or, je ne peux en publiant des résultats de ces expériences, que présenter quelques faits, à défaut d'une vue d'ensemble achevée de ce processus. Celle-ci présupposerait en effet des connaissances des propriétés chimiques et de la composition élémentaire de ce que l'on appelle les principes extractifs de la chair plus approfondies que celles que nous avons obtenues par l'observation de ces corps apparemment peu remarquables. Et pourtant, je ne crois pas inutile d'avoir prouvé dès à présent qu'un métabolisme mesurable a réellement lieu dans les muscles.

Pour amener les muscles à modifier sensiblement leur composition chimique par leur propre action, il faut d'abord les soustraire à l'influence de la circulation sanguine qui compense sans cesse toutes ces modifications. Il faut donc expérimenter sur des parties détachées ou sur des animaux morts. Cette exigence nous force à nous servir des anciens martyrs de la science, les grenouilles, puisque l'irritabilité des animaux poïkilothermes baisse rapidement après la mort, et que les muscles de poissons réagissent de façon relativement faible même à des excitants assez forts. J'ai d'abord utilisé comme stimulant [737] le courant provenant d'une petite pile à auges à six paires ; par la suite, j'ai cependant estimé préférable d'employer une petite machine à électriser que je chargeai avec une bouteille de Leyde. Celle-ci était munie d'un dispositif par lequel on pouvait obtenir des décharges rapides en chaîne. A proximité du fil en métal provenant du revêtement intérieur de la bouteille, se trouvait un autre fil apposé sur un petit manche en verre courbé, lequel était fixé sur un bouchon en liège. Ce deuxième fil pouvait être plus ou moins rapproché du premier afin de faire jaillir des étincelles plus ou moins petites. En outre, ce fil était relié aux parties animales, et celles-ci se trouvaient à leur tour reliées au revêtement extérieur de la bouteille de Leyde. Par l'action de la machine, la bouteille se chargeait, se déchargeait dès que la tension suffisait pour produire un étincelle d'une longueur équivalente à la distance séparant les deux fils, se rechargeait, et ainsi de suite. L'inten-

sité des décharges ainsi obtenues peut graduellement atteindre un niveau bien supérieur à celui des décharges galvaniques produites par une pile même de taille très grande. On peut, en outre, épuiser l'irritabilité jusqu'aux dernières traces, sans devoir craindre une réaction chimique provoquée par le courant électrique - réaction chimique que l'on ne saurait prévenir par l'utilisation d'une pile galvanique de grande taille.

Les expériences ont été menées de la manière suivante :

Les cuisses arrière de deux à quatre grenouilles ont été coupées près du corps, puis séparées des pattes à la hauteur de la cheville, disposées en deux moitiés, si bien que l'une des jambes de chaque grenouille formait la première, et l'autre la deuxième partie ; on a rapidement enlevé la peau ; l'extérieur des parties a été nettoyé du sang résiduel à l'eau distillée et épongé à l'aide d'un chiffon ; enfin, les parties ont été pesées. L'une des parties reposait dans une petite cuvette, tandis que l'autre était disposée de telle sorte que l'extrémité inférieure de chaque jambe entrât en contact avec l'extrémité supérieure de la jambe suivante, alors que les bouts de cette chaîne étaient reliés par les fils conducteurs respectivement aux revêtements intérieur et extérieur de la bouteille de Leyde. On a fait tourner le plateau jusqu'à ce que les cuisses ne montrent plus la moindre trace de contraction. Alors qu'elles provoquaient des secousses sensibles dans les jambes au contact des fils en métal, les petites étincelles d'une largeur de 0,25 à 0,5 lignes¹, dont à peu près deux étaient produites à chaque rotation du plateau, causaient de violentes contractions², mais par suite, il a fallu en augmenter la grandeur par le déplacement du fil mobile, ce qui en réduisait la fréquence.

Sous l'effet de 400 à 500 coups, l'irritabilité a été épuisée rapidement, alors qu'elle demeurait presque intacte dans les cuisses non électrisées. Les deux parties des cuisses ont ensuite été privées de leur irritabilité soit par immersion dans de l'eau chaude, soit par un bain d'une durée plus considérable dans de l'eau distillée froide (ce qui, au seul contact de l'air, aurait demandé trop de temps). On a ôté la chair des os, et ceux-ci ont été séchés par frottement contre un morceau de chiffon et, enfin, pesés. Le poids de la chair destinée à l'analyse a été calculé par soustraction du poids des os de celui des cuisses. L'erreur possible de calcul du poids des cuisses résultant d'un frottement inégal, pouvait être de l'ordre de 2 grains³, ce qui ne devait pas se répercuter outre mesure sur les résultats portant sur une masse de chair variant entre 1,5 et 3 drachmes⁴. En

¹ \cong 0,55 mm et 1,1 mm respectivement

² C'est-à-dire dans les jambes des grenouilles.

³ \cong 0,12 g.

⁴ Respectivement 5,5 g et 11 grammes à peu près.

outre, le poids relatif de la chair séchée à la fin de l'analyse a servi de moyen de contrôle.

Parmi les composants solubles, l'albumine a été examinée en premier lieu. A cette fin, les cuisses ont été arrosées à plusieurs reprises d'une même quantité d'eau distillée jusqu'à ce que le dernier arrosage, lorsqu'on le chauffait, ne révélât plus qu'un très léger trouble. Les liquides ainsi recueillis ont été portés à ébullition, et l'albumine coagulée a été filtrée, séchée et pesée. Le principe colorant du sang coagule en même temps que l'albumine, mais, chez les grenouilles, la quantité en est si infime qu'il ne colore l'albumine que de manière presque insensible. Etant donné que l'albumine provient en grande partie, sinon dans sa totalité, du sang résiduel de la chair, et que son écoulement des membres détachés est sujet à des circonstances imprévisibles très variées, la quantité de cette substance oscillait de telle sorte qu'on ne pouvait pas déterminer sur une si petite quantité ce qui revenait à une éventuelle décomposition par l'action musculaire. Les chiffres moyens portant sur six expériences menées avec le plus de précision possible indiquent que le taux atteint 2,1 centièmes de la chair fraîche pour les [739] parties électrisées, et 2,13 centièmes de la chair fraîche pour les parties non électrisées. En comparaison de celles que nous avons déterminées pour les autres composants, la différence de 0,03 est si minime que nous nous voyons obligé de la tenir provisoirement pour insignifiante. La différence entre les quantités d'albumine provenant de la même catégorie de portions de chair était de 0,2 centième.

Le résidu du liquide, qui a été chauffé à la température d'ébullition, se composait de principes extractifs de la chair. Afin de les purifier, nous avons chauffé et fait digérer la chair ne contenant plus d'albumine (la chair fraîche dans d'autres expériences) dans d'autres portions d'eau distillée. Le but de la cuisson était aussi de prévenir tout début de putréfaction. Mais l'ébullition n'a duré que quelques instants, afin d'empêcher la formation de trop de gélatine. L'extraction des principes terminée, les matières liquides ont été soit desséchées par évaporation lorsqu'on a voulu isoler les principes extractifs solubles dans l'alcool anhydride (extraction à base d'alcool), ou bien réduites à l'état de sirop lorsqu'on a voulu isoler les composants dans l'alcool hydraté (extraction à base d'esprit de vin). C'est dans ce but que le décuple d'esprit de vin de 90% a été ajouté aux principes. Le précipité (extraction à base d'eau) en a été filtré, séché avec précaution dans de petites étuves en verre à poids déterminé, et pesé avant qu'il ne refroidît, car, en refroidissant, son poids augmente par l'attraction d'eau hygroscopique. L'extrait à base d'eau a été dilué dans de l'eau froide, et la gélatine résiduelle produite par la

cuisson a été pesée à son tour. Si l'on s'applique à effectuer toutes les opérations de façon inchangée et dans des circonstances identiques, on obtient les proportions exactes, même si les quantités absolues ne sont pas déterminées avec l'ultime rigueur. La détermination des quantités absolues soulève de grandes difficultés, car on ne réussit pas toujours la séparation des matières organiques par filtrage. Mais j'ai acquis la conviction grâce à des expériences particulières que ces [740] quantités sont si faibles qu'elles ne sauraient biaiser les résultats.

Pour les principes extractifs, on a obtenu sur toutes les expériences et sans aucune exception le résultat suivant : l'extrait à base d'eau est réduit dans les parties de chair électrisées, alors que les extraits à base d'esprit de vin et d'alcool augmentent en comparaison de ceux de la chair non électrisée. Je note ici les proportions obtenues dans une série d'expériences menées avec précision :

numéro de l'expérience	extrait à base d'alcool sur cent parts de chair fraîche		
	a) dans la chair électrisée	b) dans la chair non électrisée	rapport $a : b$
I	0,752	0,606	1,24
II	0,569	0,427	1,33
III	0,664	0,481	1,38
IV	0,652	0,493	1,32
V	0,575	0,433	1,33
VI	extrait à base d'alcool de 95%		
	1,020	0,748	1,36

numéro de l'expérience	extrait aqueux			extrait spiritueux		
	a) dans la chair électrisée	b) dans la chair non électrisée	rapport $a : b$	c) dans la chair électrisée	d) dans la chair non électrisée	rapport $c : d$
VII	1,21	1,63	0,79	1,69	1,50	1,13
VIII	0,93	1,23	0,76	1,65	1,35	1,22
IX	0,72	0,90	0,80	1,76	1,53	1,15
moyenne	0,95	1,25	0,78	1,70	1,46	1,16

Le résultat communiqué ci-dessus est clairement exprimé par ces chiffres,

en dépit du fait que les rapports $a : b$ et $c : d$ du deuxième tableau varient considérablement, ce qui peut être dû à l'intensité variable des spasmes provoqués dans la chair non électrisée par la préparation, l'air et l'eau chaude. Il faut en outre noter que la moyenne des différences des extraits à base d'eau (0,3) correspond assez exactement à celle des extraits à base d'esprit de vin (0,24).

En ce qui concerne la séparation des principes extractifs au moyen de sels métalliques, le sublimé provoque un précipité minime ; [741] par contre, l'extrait de Saturne⁵ neutre et basique produit un précipité blanc en grande quantité ; mais celui-ci est en partie dilué par un excédent de la substance de précipitation, d'où la difficulté d'en mesurer la quantité avec précision. Dans le liquide séparé par le sel neutre du précipité de l'extraction à base d'eau, le sel basique provoque après filtration un petit trouble, ce qui n'est pas le cas pour le liquide d'extraction à base d'esprit de vin. Par précipitation contrôlée, j'ai obtenu dans les expériences VIII et IX, en appliquant le sel neutre à l'extrait spiritueux de la chair électrisée, un précipité de 1,04 et de 1,76 respectivement, et de la chair non électrisée un précipité de 0,95 et de 1,23 respectivement ; de l'extrait à base d'eau de la chair électrisée 1,43 et 1,50 respectivement ; et 1,34 et 1,54 respectivement de la chair non électrisée sur 100 parts de chair fraîche.

Compte tenu des observations de Lehmann sur les modifications de l'urine causées par l'effort physique, il m'a semblé opportun de considérer aussi les sulfures. Je n'ai découvert aucune trace d'alcali sulfurique ou d'acide hydrosulfurique (composés dont on peut repérer très facilement les moindres quantités) dans les solutions des principes extractifs. On précipite les sulfures en y ajoutant du chlorite de barium ; la quantité de ces précipités est cependant si minime qu'elle en interdit toute détermination comparative du poids. Quand les principes extractifs sont filtrés, séchés et réduits en cendres avec du sel de potasse nitraté, la précipitation par le chlorite de barium dans la solution du résidu acidulée avec de l'acide sulfurique ne révèle aucun effet. Il s'ensuit que les sels sulfuriques avaient déjà été entièrement évacués par les procédés énumérés, et que les principes extractifs ne contenaient pas de soufre.

Pour ce qui est des matières grasses, j'en ai extrait les mêmes quantités des deux portions de chair à l'aide d'alcool et d'éther dans une expérience que j'ai menée dans ce but précis. Je n'ai pas non plus trouvé de l'urine dans les extraits à base d'alcool.

⁵L'extrait de Saturne est obtenu à partir de l'esprit de Saturne, c'est-à-dire du sous-acétate de plomb liquide, évaporé en consistance de sirop.

Je considère les modifications décrites comme étant seulement dues aux processus chimiques qui ont lieu dans l'action musculaire. On pourrait néanmoins se demander si elles ne proviennent pas de l'électricité ou d'un début de putréfaction. Quoique la décomposition chimique par une quantité aussi insignifiante que celle provenant d'une petite machine [742] n'ait jamais été observée, j'ai néanmoins procédé à une contre-expérience en détruisant l'irritabilité de deux cuisses de grenouille sous de l'eau tiède à 30° R, et en électrisant l'une d'elles aussi longtemps que les cuisses normalement irritables pour en faire l'analyse. La quantité d'extraits des deux cuisses était tout à fait identique. On pourrait être tenté de justifier la deuxième objection par les jugements de plusieurs auteurs qui affirment que les muscles dont l'irritabilité a été anéantie par l'électricité ainsi que la chair d'animaux traqués à mort pourrissent plus vite, si bien que les modifications indiquées ci-dessus pourraient être l'effet du dit pourrissement. A quoi je réponds, premièrement, que dans les expériences faites avec la plus grande exactitude afin d'éviter toute influence externe et en utilisant la teinture de tournesol^a comme récatif en raison de sa grande sensibilité à la pourriture, je n'ai remarqué aucune accélération de putréfaction ni sur l'une, ni sur l'autre partie. Deuxièmement, dans les expériences décrites ci-dessus, l'infusion n'a été faite à l'état froid que dans l'expérience n° VI, tandis que les infusions ont été chauffées pendant 6 à 12 heures, si bien que les premiers signes de putréfaction (décoloration de la teinture de tournesol) ont n'été observés seulement qu'après un délai de 36 à 48 heures dans les expériences faites à cette fin.

Afin de vérifier les résultats dans le cas d'autres classes animales, j'ai fait des expériences sur un têtard et sur un pigeon. Je me suis servi de la queue du têtard, que j'ai séparée du corps par une coupe transversale à la hauteur de l'anus, et que j'ai coupée par une autre coupe transversale en deux parties assez égales. J'en ai électrisé une, en fixant des aiguilles aux fils conducteurs et en les piquant dans les ouvertures de la moelle épinière. Les spasmes provoqués par l'électricité de la même intensité que celle utilisée pour les cuisses de grenouille, ont été incomparablement plus faibles. La chair a été séparée de la peau et des os après extinction de l'irritabilité des parties non électrisées (après deux heures), pesée et traitée par infusion d'eau froide. J'ai obtenu :

^aCf. mon étude sur la nature de la putréfaction et de la fermentation parue dans « Müller's Archiv » en 1844 [cf. la traduction dans ce numéro de *Philosophia Scientiae*, p. 5–12 et la note bibliographique à la p.3].

[743]

	a) dans le morceau électrisé	b) dans le mor- ceau non électrisé	rapport $a : b$
albumine	2,26	2,27	—
extrait aqueux	1,23	1,39	0,88
extrait spiritueux	2,20	1,93	1,14

A cause de l'extinction rapide de l'irritabilité dans les parties coupées ou écorchées, les expériences sur des animaux poïkilothermes présentent plus de difficultés. J'ai obtenu les résultats les plus fiables en reliant les fils conducteurs au grand muscle pectoral à l'aide d'aiguilles. J'ai enfoncé l'aiguille de l'un des fils dans le bras, et deux autres aiguilles, fixées à l'autre fil, ont été introduites à proximité de la crête du sternum à la même hauteur. J'ai donné aux décharges électriques une intensité moyenne, afin d'éviter des actions réflexes trop puissantes. Mais l'intensité des décharges a dû être réduite davantage lorsque l'irritabilité du muscle pectoral commença à s'épuiser sous l'effet de l'action, sinon les spasmes réflexes des muscles non affaiblis auraient acquis la même intensité que les muscles directement affectés. Le temps perdu par l'extinction rapide de l'irritabilité est par ailleurs partiellement compensé par l'action plus virulente des parties musculaires irritées, si bien que le résultat de la décomposition y gagne en précision, bien que la décomposition même soit bien plus réduite que chez les animaux mentionnés plus haut. J'ai obtenu :

	a) dans le muscle électrisé	b) dans le muscle non électrisé	rapport $a : b$
albumine	2,04	2,13	—
extrait aqueux	0,64	0,73	0,88
extrait spiritueux	1,68	1,58	1,06

La question de savoir si les fibres musculaires prennent part à la décomposition ne peut pas être abordée dans le présent article. Cette participation est *a priori* probable, puisque nous trouvons partout les composés de protéine comme supports d'énergie vitale les plus puissants; dans notre cas [744] notamment l'apparition d'une grande quantité de sels sulfureux et phosphoriques dans l'urine plaide en particulier en faveur de la décomposition de composés de soufre et de phosphore. Mais je n'ai pas encore pu en fournir une preuve expérimentale directe, étant donné que les erreurs dues aussi bien à la plus ou moins grande présence incontrôlable de sang qu'au mouillage plus ou moins intense, ont empêché

de comparer avec précision le taux relatif des parties solides. L'oscillation observée dans les pesées est telle qu'elle dépasse de plus de cinq centièmes et demi de chaque côté de la moyenne, et la décomposition de la substance fibreuse équivaut probablement à ce taux là. La quantité moyenne des parties solides résiduelles s'élève à 20 centièmes de la chair fraîche chez les grenouilles et les pigeons, et à 12,5 centièmes chez les poissons. Dans les expériences rapportées ci-dessus, le fait que la quantité d'extrait aqueux perdue corresponde assez bien à celle gagnée en extraits spiritueux, semble cependant plaider contre la décomposition de la substance fibreuse.

Par les faits décrits, je crois avoir apporté la preuve annoncée, à savoir qu'une transformation chimique des composés contenus dans les muscles a lieu pendant l'action de ceux-ci. Les observations obtenues sont encore éparées et manquent de cohérence interne. Or, je me suis restreint à leur présentation, parce que des examens plus complets de cet aspect, desquels une compréhension plus approfondie du processus est susceptible de jaillir, me semblent demander une explication plus précise et une exécution plus spéciale ; cela exigerait une analyse plus exacte des principes extractifs. C'est pourquoi je préfère en différer la publication.