

Composantes multiples de la fatigue du muscle isolé révélées par l'analyse mécanique et thermique de la contraction,

par G. MARÉCHAL et X. AUBERT.

(Laboratoire de Physiologie de l'Université de Louvain.)

De manière un peu schématique on peut distinguer dans les phénomènes de fatigue périphérique les troubles liés à la transmission de l'influx nerveux au muscle et les troubles localisés au niveau de la fibre musculaire (cf. SCHERRER, LEFEBVRE et BOURGUIGNON, 1957). Nous avons montré récemment que cette fatigue dite de contraction était elle-même complexe : l'analyse simultanée de la production de chaleur et de la tension mécanique à différents moments de la contraction permet de reconnaître l'intervention de plusieurs mécanismes apparemment distincts (MARÉCHAL et AUBERT, 1958). De nouvelles observations, étendues aux phénomènes de récupération après fatigue, nous ont permis de mieux définir ces composantes.

TECHNIQUE.

Toutes nos observations portent sur des muscles couturiers de *Rana temporaria* à la température de 16 à 18°C. Toutes les heures, ils sont excités tétaquement dans l'air, à longueur constante, pendant une durée de 2 à 15 secondes, au moyen de charges et de décharges alternées de condensateur (fréquence, 50/s ; constante de temps, 5 ms). Entre les contractions les muscles baignent dans un RINGER oxygéné, additionné de D-tubocurarine (1,5 mg/100 ml).

La tension est mesurée par des jauges de contrainte, et la production de chaleur par un système de thermocouples et de galvanomètre à amplification photoélectrique. Les deux phénomènes sont représentés simultanément sur un oscilloscope à deux faisceaux. On trouvera le détail de ces techniques chez AUBERT (1956).

RÉSULTATS.

La tension soutenue par un muscle soumis à un long téta évolue en deux phases caractéristiques (cf. fig. 1, téta central). Après avoir atteint rapidement un maximum, la tension décroît lentement de 10 à 20 p. 100. Cette première phase a une durée très constante à une époque déterminée, de quatre à sept secondes suivant la saison. Le myogramme présente alors un point d'inflexion qui marque le début de la deuxième phase : la tension tombe brutalement de 20 à 50 p. 100 en quelques secondes, puis continue à tomber à vitesse décroissante jusqu'à l'épuisement du muscle.

Au cours d'une série de téta on retrouve la même évolution caractéristique, mais la forme du myogramme se modifie peu à peu : alors que la chute de tension devient plus faible dans la première phase, elle s'accélère pendant la seconde ; l'instant du téta où se place la transition entre les deux phases n'est cependant pas affecté de façon notable par la répétition.

Malgré la chute de tension considérable observée pendant le long tétenos, le muscle peut récupérer presque entièrement sa force initiale pendant l'intervalle de repos entre les contractions. Cette récupération s'opère également en deux phases, comme le montre l'exemple de la figure 1. Le muscle a été tétenisé à une heure d'intervalle pendant respectivement 4, 15 puis 3 secondes. Une seconde après chacun des tétenos principaux, on administre un court tétenos destiné à vérifier la récupération éventuelle de la tension. Dans les trois cas celle-ci remonte à peu près au niveau où l'avait portée la première phase de l'évolution décrite plus haut. Dans le cas du long tétenos par exemple, la tension est tombée de 108 à 85 g pendant la première phase, pour atteindre 37,5 g à la fin du tétenos. Une seconde plus tard, le muscle est capable de développer 82,5 g : la chute de tension de la seconde phase est donc récupérée presque intégralement. Après une heure de repos, la tension développée atteint 101 g, c'est-à-dire à peu près le maximum initial.

On peut donc distinguer une récupération immédiate et une récupération tardive. Alors que la chute brutale de la tension pendant la seconde phase du tétenos

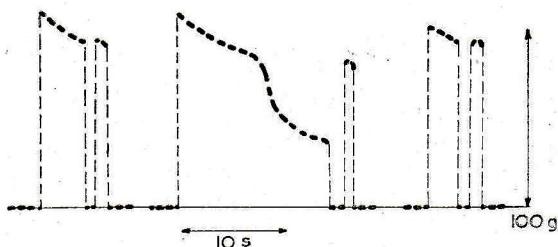


FIG. 1. — Évolution de la tension mécanique d'une paire de couturiers de grenouille pendant trois tétenos de 4, 15 et 3 secondes, administrés à une heure d'intervalle. Une seconde après chaque tétenos, les muscles subissent une nouvelle excitation maximale d'une seconde. Observer la chute caractéristique de la tension et l'importance de la récupération dans le cas du second tétenos.

est effacée en une seconde ou moins, la récupération de la chute précoce de tension est un phénomène beaucoup plus lent. La figure montre qu'après les deux courts tétenos, qui ne montrent que cette première phase de la fatigue, il n'y a pratiquement aucune récupération immédiate. Il a fallu une heure de repos dans le RINGER pour voir remonter la tension.

L'étude de la thermogénèse confirme la complexité des mécanismes de la fatigue de contraction. Durant la première phase du mécanogramme, le débit de chaleur reste constant ou diminue peu, moins vite en tout cas que la tension. Pendant la seconde phase au contraire, tension et débit de chaleur évoluent de pair, de sorte que la chaleur produite par unité de temps et par gramme de tension reste constante. Le phénomène le plus remarquable est que ce coefficient de proportionnalité entre la chaleur et tension diminue d'un tétenos au suivant, alors même que la récupération de la tension paraît complète ; le muscle fatigué dissipe donc moins de chaleur pour maintenir une tension égale à celle d'un muscle frais. Toutefois, l'économie que traduit cette diminution du rapport chaleur/tension ne se manifeste pas si la tétenisation précédente n'a pas dépassé la première phase d'évolution de la tension. Il apparaît donc de nouveau que la machine contractile est le siège de phénomènes nouveaux à partir du point d'inflexion du mécanogramme.

DISCUSSION.

Les résultats précédents nous conduisent à définir différents types de fatigue de contraction. Nous distinguerons d'abord la fatigue à court terme, qui survient pendant la contraction tétenique, de la fatigue à long terme, qui se manifeste au

cours d'une série de tétanos successifs. La fatigue à court terme est elle-même dissociable en deux phases de propriétés très différentes.

Pendant la première phase, la tension décroît faiblement, et la production de chaleur ne change guère ; la récupération de la chute de tension est lente, et nécessite peut-être le lavage dans le RINGER. Elle n'entraîne aucune modification de la thermogénèse dans les contractions ultérieures. Nous sommes tentés d'expliquer cette fatigue apparente par un raccourcissement interne des unités contractiles aux dépens d'éléments élastiques passifs en série avec elles. Le raccourcissement rend compte de la chute de tension, tandis que la persistance de tous les éléments actifs explique la stabilité de la production de chaleur. L'observation suivante rend au moins plausible l'intervention de ce mécanisme : quand un muscle est fatigué par une série de courts tétanos dans l'air jusqu'à ce que sa tension soit tombée à 10 p. 100 de sa valeur initiale, il suffit de l'allonger de 6 mm pour qu'il recouvre plus de 70 p. 100 de sa force contractile (MARÉCHAL, 1957). Dans ce type d'expérience, un repos prolongé dans le liquide de RINGER peut également ramener la tension à la normale : cette récupération tardive complète l'analogie avec la première phase de la fatigue à court terme.

Pendant la deuxième phase, la tension décroît rapidement en même temps que la thermogénèse, ce qui suggère l'élimination progressive des éléments actifs. On peut songer à une interruption de la propagation des potentiels d'action musculaires, à un découplage entre l'excitation des membranes et l'activation du mécanisme contractile, ou enfin à l'incapacité des mécanismes chimiques de restauration à satisfaire à une demande massive et prolongée. Trois arguments nous paraissent plaider en faveur de la dernière hypothèse : la récupération rapide du déficit, en moins d'une seconde ; la constance relative du moment du tétanos où il apparaît ; et enfin les traces de perturbation permanente du métabolisme qui se manifestent dans la fatigue à long terme.

Les effets mécaniques de la fatigue à long terme ne sont pas très caractéristiques, mais la thermogénèse se modifie de façon particulière dès que l'activité antérieure a entraîné la tension dans la deuxième phase du mécanogramme. Aucun des mécanismes précédents ne peut expliquer l'augmentation graduelle de l'économie du muscle au cours des contractions successives. Celle-ci doit résulter d'un ralentissement des réactions chimiques au sein des éléments générateurs de la tension. BRONK (1932) a d'ailleurs signalé que chez le muscle de la pince de *Maia*, l'économie croissante des contractions successives, estimée par la mesure de la chaleur totale, va de pair avec un ralentissement de la mise sous tension. Dans le cas du muscle strié, nos expériences révèlent un phénomène paradoxal : le ralentissement du métabolisme musculaire ne survient pas au cours même de la contraction, mais après l'intervalle de repos qui lui fait suite. Il est possible que la mise à contribution excessive des réserves d'énergie immédiatement disponibles favorise le développement de réactions de recouvrement anormales, responsables de cette situation.

En conclusion, la chute de la tension au cours d'une épreuve de fatigue du muscle isolé peut relever de trois mécanismes au moins : la distension des éléments élastiques passifs en série avec les unités contractiles ; l'élimination progressive de ces unités ; et le ralentissement des réactions chimiques responsables du développement et du maintien de la tension à l'intérieur de ces unités.

AUBERT, X. (1956). *Le couplage énergétique de la contraction musculaire*, éd. Arscia, Bruxelles.
— BRONK, D. W. (1932). *J. cell. comp. Physiol.*, 2, 285-294. — MARÉCHAL, G. (1957). *Arch. int. Physiol. Bioch.*, 65, 149-151. — MARÉCHAL, G. et AUBERT, X. (1958). *Arch. int. Physiol. Bioch.*, 66, 91-93. — SCHERRER, J., LEFÈVRE, J. et BOURGUIGNON, A. (1957). *Rapport 1^{er} Congrès int. Sci. Neurol.*, 99-123, éd. Acta Med. Belg., Bruxelles.