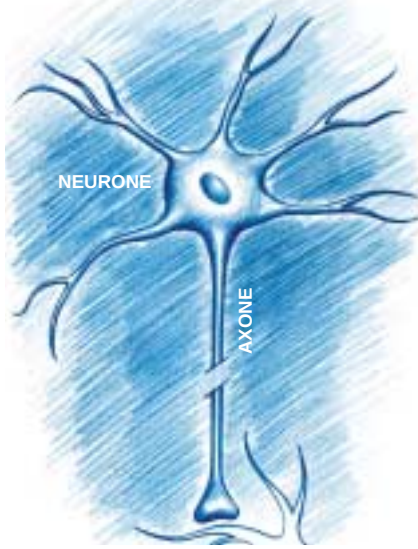




La propagation de l'influx nerveux

ROLAND LEHOUCQ

Les vertébrés ont surtout des fibres nerveuses couvertes de myéline où la propagation de l'influx nerveux est plus rapide que sans cette substance.

Souvent, on assimile le système nerveux à un vaste réseau de fils électriques qui permettrait aux signaux électriques de se propager entre le cerveau et les organes. La réalité est bien différente. Alors que l'électricité se propage dans un fil de cuivre à une vitesse proche de celle de la lumière (300 000 kilomètres par seconde), l'impulsion nerveuse est transportée par une fibre à une vitesse au plus égale à 100 mètres par seconde. Par ailleurs, la résistance au passage du courant électrique d'une fibre nerveuse est 100 millions de fois supérieure à celle d'un fil de cuivre, et elle est bien mal isolée de son environnement : la membrane qui la renferme est un million de fois plus perméable au courant électrique que la gaine d'un bon câble électrique.

Comment l'influx nerveux se propage-t-il alors que la fibre nerveuse est un si piètre conducteur électrique ?

La propagation de l'influx nerveux le long d'une fibre nerveuse, ou axone, est entièrement déterminée par sa structure. Les axones les plus simples sont formés d'un liquide, l'axoplasme, entouré d'une membrane cylindrique épaisse d'environ sept nanomètres et constituée d'une double couche de lipides (voir la figure 1). L'axoplasme et le liquide cellulaire qui baigne l'axone contiennent un grand nombre d'espèces chimiques chargées, notamment des ions chlorure (Cl^-), calcium (Ca^{2+}) et sodium (Na^+).

D'une part, ces charges ont des si-
g n e s

différents et, d'autre part, leur concentration de chaque côté de la membrane diffère, de sorte que lorsqu'on mesure la différence de potentiel entre l'axoplasme et le liquide extérieur, on trouve une valeur comprise entre -40 et -100 millivolts, selon les espèces animales. La membrane est donc soumise à un champ électrique intense d'environ 10^7 volts par mètre (le quotient de la différence de potentiel et de l'épaisseur de la membrane).

Le signe de la différence de potentiel entre les deux côtés de la membrane traduit le fait qu'il y a un excès de charges négatives sur la paroi interne de la membrane. Comment en estimer la densité ? En assimilant une tranche de membrane à un condensateur : chaque côté de la membrane représente une plaque du condensateur et la membrane figure l'isolant entre les plaques.

Cependant, l'isolant du «condensateur membranaire» n'est pas parfait. Tout se passe comme si une résistance, montée en parallèle du condensateur, le vidait en une milliseconde environ. Autrement dit, si l'on assimile la mem-

brane à un condensateur chargé, la différence de potentiel ne resterait pas constante : des charges doivent se déplacer pour conserver la différence de potentiel mesurée au repos.

Par ailleurs, l'axoplasme est lui aussi conducteur électrique, mais un mauvais conducteur. Au-delà d'une longueur d'environ un millimètre, la résistance mem-

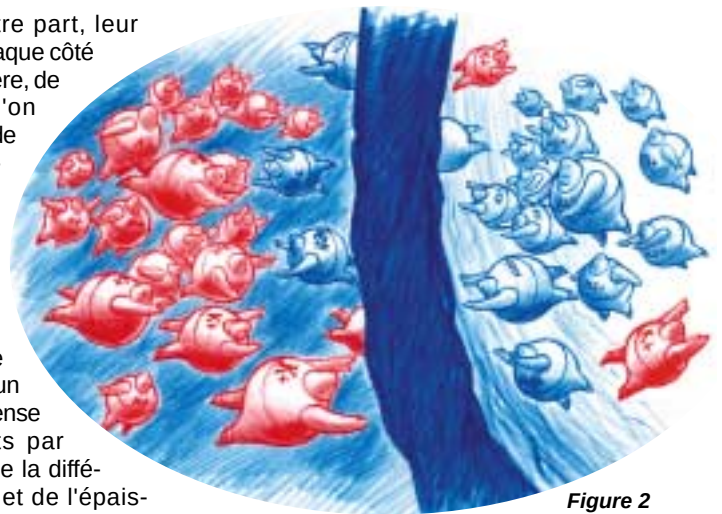


Figure 2

braire perpendiculaire à la fibre est inférieure à la résistance de l'axoplasme : le courant s'écoule donc plus facilement dans la membrane et l'axoplasme se vide de son courant (la résistance membranaire le long de la fibre est très élevée, de sorte que le courant ne peut se propager le long de la membrane). Ainsi, il est impossible de transmettre un signal électrique par simple conduction dans l'axoplasme sur des distances supérieures à un millimètre. Là encore, c'est le transfert de charge au travers de la membrane qui va venir au secours de la piètre conduction de l'axoplasme.

TRANSFERT SALUTAIRE

Les fluides baignant la membrane transportent des ions. Dans une fibre au repos, les différences de concentration en ions sont très importantes entre l'extérieur et l'intérieur : dans l'axoplasme, les ions sodium Na^+ et chlorure Cl^- sont déficitaires, alors que les ions potassium K^+ sont en surnombre. Ces différences engendrent un flux ionique à travers la membrane, qui tendra à équilibrer les concentrations. Le flux d'ions est donc dirigé vers l'extérieur pour K^+ et vers l'intérieur pour Na^+ et Cl^- .

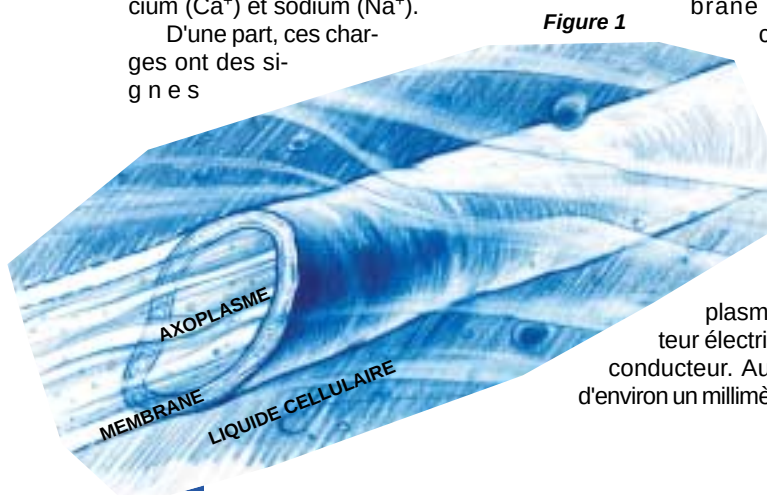


Figure 1

D'autre part, la différence de potentiel transmembranaire engendre une force électrique qui fait également migrer les ions à travers la membrane dans un sens qui dépend à la fois du champ électrique membranaire et de la charge de l'ion. Ce flux est dirigé vers l'intérieur pour les ions Na^+ et K^+ et vers l'extérieur pour les ions Cl^- .

Au total, les flux dus aux effets physiques sont la somme des flux dus à la différence de concentration et de ceux qui sont dus au champ électrique. Ces flux s'équilibrent pour les ions Cl^- et le flux global de cet ion est quasiment nul. Pour les ions K^+ , le flux global est très faible et dirigé vers l'extérieur (ces ions sont hors équilibre), alors que le flux d'ions Na^+ est grand et dirigé vers l'intérieur de l'axone. Ainsi, en prenant uniquement en compte les effets physiques, l'axone se viderait de K^+ et se remplirait de Na^+ (voir la figure 2). Quel mécanisme contrebalance ces flux, incompatibles avec les concentrations constantes au repos et avec une différence de potentiel transmembranaire constante ? La «pompe Na-K ». Ce mécanisme biologique agit à l'inverse de l'effet physique : il transporte les ions Na^+ vers l'extérieur de l'axone et les ions K^+ vers l'intérieur.

Ce pompage est assuré par une protéine membranaire, et son énergie résulte de l'hydrolyse de l'adénosine triphosphate. Si la membrane était également perméable aux ions Na^+ et aux ions K^+ , il ne serait pas possible d'obtenir un état permanent pour lequel les ions K^+ sont assez peu hors équilibre et les ions Na^+ très loin de l'équilibre. En pratique, la membrane est environ 25 fois plus perméable aux ions K^+ qu'aux ions Na^+ . Il est donc possible de pomper efficacement les ions Na^+ hors de l'axoplasme, leur retour étant inhibé par la mauvaise perméabilité de la membrane à ces ions. Au final, dans la fibre nerveuse au repos, les mécanismes biologiques et physiques agissent conjointement pour assurer les concentrations d'équilibre. Que se passe-t-il lorsque l'on excite cette fibre par un courant électrique ?

L'EXCITATION

L'axone ne réagit à une excitation électrique que si celle-ci est supérieure à 20 millivolts. À partir de ce seuil, il se produit une impulsion de tension dans la membrane, nommée potentiel d'action, qui dure environ une milliseconde et durant laquelle le potentiel transmembranaire passe de sa valeur de repos de -70 millivolts (chez l'homme) à +40 millivolts, avec un retour rapide à la situation antérieure. Ce potentiel d'action se propage

le long de la membrane. La forme et la vitesse du potentiel d'action sont indépendantes de l'amplitude de la tension excitatrice, pourvu qu'elle dépasse le seuil de 20 millivolts.

Lorsque la membrane est soumise au potentiel d'action, sa perméabilité aux ions Na^+ augmente brusquement : cet ion entre dans l'axone, ce qui engendre une charge positive à l'intérieur. Ensuite, les «portes» du sodium se ferment et la membrane devient très perméable au potassium (K^+), qui sort de l'axone : l'intérieur de l'axone redevient négatif et la différence de potentiel transmembranaire retrouve sa valeur au repos.

Ainsi, en même temps que le potentiel d'action se propage le long de la membrane, un signal électrique se propage à l'intérieur de l'axoplasme qui ne correspond pas à un déplacement de charges, mais au déplacement d'un surcroît de densité de charges positives. Ce signal ressemble à une onde mécanique qui se déplace le long d'une corde : au bout de la corde, on reçoit un signal, même si les atomes de la corde ne se sont pas déplacés à l'intérieur de celle-ci. La vitesse de propagation de ce signal est proportionnelle à la racine carrée de son diamètre. Par exemple, le long d'une petite fibre de cinq micromètres de diamètre, elle est voisine de quatre mètres par seconde et elle est dix fois supérieure pour une fibre de 0,5 millimètre de diamètre. De tels axones existent chez les invertébrés, mais ne constituent pas la solution idéale au problème de la propagation rapide.

ISOLER LA MEMBRANE

Chez les vertébrés, la membrane de la plupart des axones est entourée d'une gaine de myéline, une sorte de graisse, interrompue environ tous les millimètres en des points nommés nœuds de Ranvier. Cette épaisse couche de myéline rend impossible la propagation de proche en proche par variation de la perméabilité de la membrane, comme dans le cas sans myéline, car les espèces chargées ne peuvent traverser cette graisse. En revanche, la myéline est un bon isolant, qui multiplie par 300 la résistance membranaire. Autrement

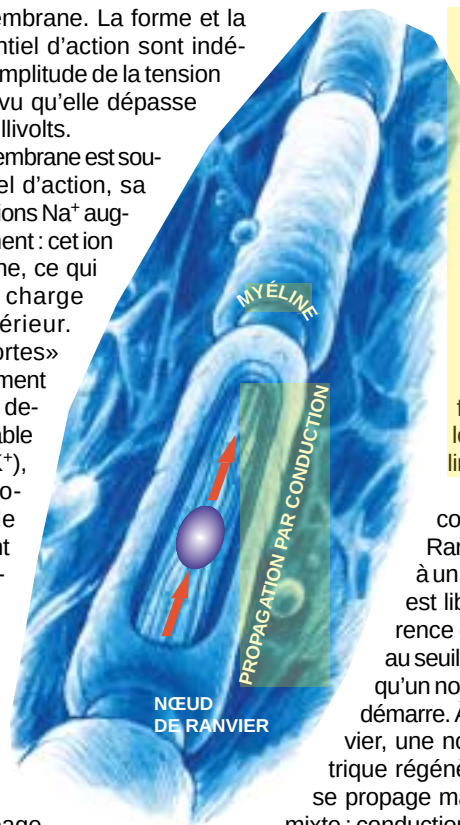


Figure 3

dit, le câble conducteur est bien meilleur que sans myéline et la conduction dans l'axoplasme peut se faire sur une dizaine de millimètres. Sur cette longueur, le signal électrique se propage comme dans un câble électrique, quasiment à la vitesse de la lumière. De surcroît, le signal n'est que faiblement atténué le long d'un segment myélinisé.

Cette atténuation est compensée au nœud de Ranvier : le signal qui arrive à un nœud, où la membrane est libre, possède une différence de potentiel supérieure au seuil de 20 millivolts, de sorte qu'un nouveau potentiel d'action démarre. À chaque nœud de Ranvier, une nouvelle excitation électrique régénère le signal. Le signal se propage maintenant sur un mode mixte : conduction classique avec déplacement de charges dans les segments de fibre recouverts de myéline et propagation d'un potentiel d'action aux nœuds de Ranvier. La vitesse de propagation est désormais proportionnelle au diamètre de la fibre, ce qui permet d'atteindre des vitesses de propagation de plusieurs dizaines de mètres par seconde pour un encombrement réduit.

L'efficacité des axones myélinisés s'illustre par une expérience simple : en contact avec un objet chaud, la main se retire vivement en raison d'une violente sensation de douleur et non à cause d'une sensation de forte chaleur. La raison en est que les cellules thermoréceptrices de la peau sont connectées à la moelle épinière par l'intermédiaire de fibres nerveuses sans myéline, alors que les cellules sensibles à la douleur le sont par des fibres myélinisées. Dans les premières, la vitesse de propagation est de quelques mètres par seconde, 50 fois moindre que dans les secondes. C'est pourquoi on a mal avant d'avoir chaud !

Roland LEHOUCQ est astrophysicien au Service d'astrophysique du CEA.

P.F. BAKER, *The Nerve Axon*, in *Scientific American*, p. 74, mars 1966.

R.K. HOBBI, *Nerve Conduction in Pre-medical Physics Course*, in *American Journal of Physics*, vol. 41, p. 1176, 1973.

A.C. SCOTT, *The Electrophysics of a Nerve Fiber*, in *Reviews of Modern Physics*, vol. 47, p. 487, avril 1975.