

## SUR LA NATURE DE L'ACTIVITÉ DES NERFS

PAR

ALFR. LEHMANN

C'est une hypothèse généralement admise aujourd'hui que le „courant nerveux“ est de nature électrolytique, c'est-à-dire: n'est au fond qu'un déplacement d'ions, continué d'espace en espace. Dans une étude précédente j'ai formulé comme il suit les conditions requises pour qu'un tel mouvement s'établisse. „Dans un électrolyte de constitution absolument uniforme, un tel mouvement ne pourra pas avoir lieu. Il faut pour qu'il se produise que deux points contigus présentent une concentration différente. A la différence de concentration répondra alors une différence de potentiel qui, une fois le courant établi, aura pour effet le transfert d'énergie de l'endroit où la concentration est plus forte à celui où elle est plus faible, jusqu'à ce que la différence de concentration ait cessé d'exister. On sait que la force électromotrice due à la différence de concentration est proportionnelle au logarithme du rapport  $c/c$ ,  $C$  et  $c$  représentant les concentrations des deux endroits ou bien les pressions osmotiques qui en dépendent. En tenant compte des faits que nous venons de signaler, le processus qui se produit dans les nerfs ne semble pas difficile à expliquer. L'excitation d'une extrémité de nerf périphérique déterminera la décomposition des éléments constitutifs du nerf; il se produira ainsi entre l'endroit excité et les parties de nerf contiguës une différence de concentration à

laquelle correspondra une différence de potentiel. Dans un organe conducteur, comme l'est un nerf, une telle différence pourra difficilement exister sans qu'il y ait décharge d'électricité; il s'établira donc un courant électrique. Selon toute probabilité, la décharge électrique a lieu justement entre les deux endroits qui présentent une différence de potentiel. Le phénomène connu sous le nom d'électrotonus et qui peut être imité dans tous ses détails à l'aide d'un électrolyte inorganique dont le noyau et la périphérie sont de conductibilité inégale, nous montre en effet qu'il peut y avoir simultanément dans une même étendue de nerf des courants de sens contraire. Il n'y a donc rien qui nous empêche de supposer établi, entre deux segments de nerf contigus et de potentiels différents, un circuit fermé. Alors, grâce au courant électrolytique la concentration diminuera nécessairement dans le segment où elle était plus forte; il en résultera une différence de potentiel entre ce segment et le suivant, plus rapproché du centre, et ainsi de suite. Le mouvement se propagera de la sorte à travers le conducteur nerveux jusqu'à l'organe central<sup>1</sup>.

Cette théorie a en tous cas sur d'autres, moins exactement formulées, l'avantage de pouvoir être vérifiée par l'expérience. Elle est basée sur des faits d'ordre exclusivement physique, et il sera facile de voir si un appareil dont la construction imite la structure d'un nerf, produira bien les effets électriques propres aux nerfs. Comme nous le verrons plus loin, il semble en effet que tel soit réellement le cas. Je vais d'abord décrire l'appareil que j'ai employé dans mes expériences pour donner ensuite quelques-unes des mesures qu'il a servi à effectuer. La détermination complète que nous aurons ainsi obtenue des propriétés électriques de l'appareil, nous permettra d'en dériver les lois bien connues qui règlent l'activité des nerfs.

<sup>1</sup> Lehmann: Die physischen Aequivalente der Bewusstseinserscheinungen, Leipz. 1901, p. 181.

L'appareil schématiquement représenté à la fig. 1 consiste en une caisse de bois (long. 50<sup>cm</sup>, larg. 5<sup>cm</sup>, prof. 5<sup>cm</sup>) solidement laquée en dedans. La caisse est divisée par des cloisons de terre cuite, *TT*, en 15 cases; les plaques de terre cuite qui forment les cloisons ont été emboîtées dans des rainures pratiquées dans le fond et les parois, et on a obtenu des jointures absolument imperméables en remplissant les rainures d'un vernis très épais et en enfonçant les plaques de terre cuite dans le vernis pendant qu'il était encore liquide. Les cases 1 et 15 qui se trouvent aux deux bouts de la caisse doivent surtout être séparées des cases voisines de manière à pouvoir rester vides pendant que les autres se trouvent toutes remplies. Dans ce but on pourra enlever la

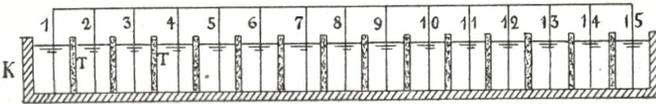


Fig. 1.

première et la dernière plaque et les remplacer aux deux extrémités de la caisse par deux petits vases en terre cuite semblables à ceux qui constituent les auges des éléments galvaniques; ces vases représenteront alors les cases 1 et 15. On remplira l'appareil d'une solution de sulfate de zinc (65 %). Ce liquide constituera, d'après la théorie ci-dessus énoncée, la partie principale de l'appareil, les forces électromotrices étant engendrées par les différences de concentration qu'on y produira; il représentera le cylindre-axe du nerf artificiel, parce que d'un côté le cylindre-axe est parmi les parties constitutives du nerf celle qui est absolument indispensable et que d'un autre côté ce même cylindre-axe pourra remplir à lui seul toutes les fonctions du nerf. La caisse sera la gaine de Schwann du nerf artificiel, les plaques de terre cuite en seront les étranglements annulaires; elles auront

pour seule destination dans notre appareil de maintenir le liquide tranquille; elles seraient donc superflues à proprement parler, si la caisse était remplie d'éponges ou de semblables matières indifférentes et poreuses; seulement, pour les recherches que nous allons entreprendre la division de la caisse en compartiments déterminés sera préférable. Nous verrons plus tard qu'un cylindre-axe artificiel dépourvu de toute sorte de gaine ou enveloppe pourra fonctionner comme nerf tout aussi bien que notre appareil plus compliqué.

Il nous faut encore un substitut de la gaine de myéline. Au lieu de la faire représenter par un liquide conducteur, je me suis servi d'un métal (zinc) plus commode à appliquer, et comme la forme est sans importance pour les résultats de nos expériences, je lui ai donnée non pas celle d'un manteau enveloppant le liquide, mais cette autre qui est figurée plus haut (fig. 1). Dans chaque case plonge une lame de zinc large de 3<sup>cm</sup> et munie en haut d'une vis de pression; les plaques communiquent entre elles par des fils de cuivre enroulés; la longueur de chaque fil est de 50<sup>cm</sup>, leur épaisseur de 0<sup>mm</sup>,5; grâce à cette disposition la communication pourra facilement être rompue à un endroit quelconque, pendant qu'un galvanomètre est intercalé en vue des mesures de différences de potentiel. Et voilà notre appareil complet. Supposons maintenant que les lames de zinc soient nouvellement décapées et que la solution de sulfate de zinc présente partout la même concentration, l'appareil entier sera alors absolument exempt de courant électrique de même qu'un nerf qui n'aurait été ni endommagé ni autrement excité. Selon la théorie ci-dessus, l'excitation d'un nerf aura pour effet une diminution de concentration dans la substance; nous pourrons donc exciter notre nerf artificiel en introduisant dans la case 1 par exemple une solution de sulfate de zinc de concentration moindre. Il en naîtra un courant électrique qui déterminera peu à peu des modifications dans le nerf entier, le

potentiel diminuant partout à partir de l'endroit excité. Mais avant d'entreprendre un examen plus approfondi de ces modifications nous dirons quelques mots de la méthode dont nous nous servirons pour calculer les valeurs des différences de potentiel d'après l'oscillation indiquée au galvanomètre.

En guise de galvanomètre je me suis servi d'une boussole (multiplicateur) à aiguilles astatiques, à bobine composée de 1500 tours de fil de cuivre (0<sup>mm</sup>,25 de diamètre). L'amortissement était moyen. Afin de pouvoir me servir de cette boussole comme volt-mètre je me suis procuré une petite pile de concentration dont les dimensions étaient autant que possible égales à celles des cases du nerf artificiel. Les électrodes étaient représentées par des lames de zinc larges de 3<sup>cm</sup>; l'une plongeait dans une solution de sulfate de zinc de 65 %; l'autre fut baignée successivement dans des solutions de moindre concentration. Le courant allait dans le liquide de la solution moins concentrée à celle où la concentration était plus forte, et toutes les fois qu'on changeait de concentration, on avait soin de fermer le circuit où se trouvait intercalé le galvanomètre et de noter la déviation de l'aiguille. La force électromotrice  $e$  d'une telle pile se trouve exprimée par la formule:

$$e = 1,98 \cdot 10^{-4} \cdot T \cdot \frac{2V}{n(U+V)} \log \frac{C}{c} \text{ volts}$$

où on désigne par  $U$  et  $V$  les vitesses des ions, par  $n$  leur atomicité, par  $T$  la température absolue et par  $C$  et  $c$  les concentrations du liquide. Pour une solution de sulfate de zinc le résultat obtenu par une température de 18° C était à peu près la suivante:

$$e = 0,04 \log \frac{C}{c} \text{ volts} = 40 \cdot \log \frac{C}{c} \text{ millivolts.}$$

Si on connaît donc les différentes concentrations des solutions et qu'on ait noté les déviations correspondantes de l'aiguille

du galvanomètre, on pourra dresser une table où se trouvent indiquées les forces électromotrices qui correspondent aux déviations données. Ce sont les résultats d'une telle série de mesures que présente la table I. Dans l'une des solutions  $C$  était constamment de 65 %; les concentrations successives de l'autre ont été notées dans la rubrique de  $c$ ; sous  $v$  ont été données les déviations du galvanomètre. On y trouvera en outre les rapports  $c/c$  et les logarithmes de ces rapports ainsi que les valeurs de la force électromotrice exprimées en millivolts. En prenant pour abscisses les forces électromotrices et pour ordonnées les déviations correspondantes du galvanomètre on obtient une courbe tout à fait unie, au moyen de laquelle on pourra effectuer avec une exactitude suffisante l'interpolation des valeurs intermédiaires qui n'ont pas été mesurées.

Tab. I.

$c$	$v$	$\frac{C}{c}$	$\log \frac{C}{c}$	$e$
64,85	1	1,01	0,0043	0,17
63,06	3,5	1,03	0,0128	0,51
61,80	9	1,05	0,0212	0,85
58,71	17	1,11	0,0453	1,81
55,77	21	1,17	0,0682	2,73
52,98	26	1,23	0,0899	3,60
47,68	34	1,36	0,1335	5,34
42,91	41,5	1,51	0,1790	7,16
38,62	46	1,68	0,2253	9,01
32,83	56	1,98	0,2967	11,87
27,91	61	2,33	0,3674	14,70

Dans une telle pile de concentration les forces électromotrices sont, on le voit, extrêmement petites; il faut donc avoir soin d'empêcher que des perturbations accidentelles ne viennent fausser les résultats. Il est facile d'indiquer au moins les causes les plus importantes de ces perturbations, et comme nous serons de nouveau obligés d'y faire attention au cours

de notre examen du nerf artificiel, il sera peut-être à propos d'en dire quelques mots ici. Tout d'abord les surfaces des électrodes sont d'une certaine importance. Les lames de zinc doivent être absolument homogènes et nouvellement découpées, parce que sans cela il sera impossible de calculer d'après la formule ci-dessus les valeurs des différences de potentiel qui correspondent aux différentes déviations du galvanomètre. Il suffit des altérations provoquées par le courant électrique qui dépose et qui dissout du métal aux électrodes, pour engendrer une force électromotrice appréciable lorsque les deux électrodes sont plongées dans la même solution. De plus, l'expérience nous apprend qu'une lame de zinc qui aura plongé dans une solution de sulfate de zinc condensera à sa surface humide, si elle est retirée, ne fût-ce qu'un moment, de la solution en question, assez d'oxygène pour qu'il s'établisse un courant de courte durée, il est vrai, mais d'une très grande intensité; ce courant sera toujours orienté vers l'électrode où se trouve l'oxygène. La force électromotrice engendrée par une pile où l'une des électrodes plongées dans une solution de sulfate de zinc est revêtue d'une couche d'oxygène, sera donc de beaucoup plus intense que celle produite par deux solutions différentes, quand même celles-ci seraient de concentration très différente. Il s'ensuit qu'il faut avoir grand soin que les lames de zinc restent absolument tranquilles pour éviter qu'elles ne soient baignées par le liquide à des hauteurs inégales, par quoi les mesures se trouveraient faussées.

A présent que nous connaissons les mesures de précaution à prendre, nous pouvons passer à l'examen du nerf artificiel. Supposons que l'appareil soit exempt de courant, les cases 1 et 15 étant vides jusqu'à nouvel ordre; les autres sont remplies d'une solution de sulfate de zinc de 65 %, et les lames de zinc qui y plongent se trouvent réunies les unes aux autres. Excitons maintenant le nerf en versant à l'une de ses extrémités, dans la case 1 par exemple, une solution de sulfate de

zinc de 1 % et en réunissant la lame de zinc qui s'y trouve plongée à celle de la case 2. Il n'est pas difficile de prévoir l'effet produit par cette opération. Un courant électrique s'établira qui passera, dans le liquide, de la case 1 aux cases suivantes. Le passage de ce courant déterminera dans la case 1 la dissolution du zinc, dans les cases suivantes la mise en liberté du métal; la concentration de la solution en sera augmentée dans la case 1 et diminuée partout ailleurs. Seulement, l'intensité du courant étant en raison inverse de la résistance, le courant sera plus intense dans la case 2 que dans les cases 3, 4, etc. Et comme d'autre part la quantité de métal déposé est proportionnelle à l'intensité du courant, il y aura plus de métal déposé sur l'électrode de la case 2 que sur celles des cases suivantes. Par conséquent, la concentration de la solution diminuera plus vite dans 3 que dans 4, dans 4 que dans 5, et ainsi de suite. Il s'établira donc peu à peu des différences de concentration entre les diverses cases, c'est-à-dire qu'il naîtra de nouvelles forces électromotrices. Les cases constitueront de la sorte deux par deux des piles de concentration, et nous aurons partout des circuits locaux. Le mouvement se propagera ainsi depuis la case 1 jusqu'à la case 15, et finira par provoquer une diminution de potentiel dans ce dernier compartiment.

La justesse de ce raisonnement pourra se vérifier soit en observant la direction du courant entre deux cases voisines, soit en mesurant les forces électromotrices de l'appareil. Employons d'abord le premier de ces procédés. Introduisons par exemple le galvanomètre entre la case 6 et la case 7 d'un appareil exempt de courant. Si nous versons ensuite une solution excitatrice dans la case 1, le galvanomètre indiquera aussitôt qu'il passe à travers lui un courant dirigé de 6 à 7. Et c'est bien là ce à quoi nous devons nous attendre. Il est vrai que les lames 6 et 7 font toutes les deux partie du pôle positif, mais le courant qui va vers la lame 6 est

plus intense que celui qui va vers 7, parce que celui-ci a une résistance plus grande à vaincre; il s'ensuit qu'il y aura un courant unipolaire allant de la case 6 à la case 7 en passant par le galvanomètre.

Mais peu à peu on verra diminuer l'intensité de ce courant, jusqu'à ce qu'elle soit devenue égale à zéro, ce qui semble indiquer que la force électromotrice diminue entre les cases 1 et 2; ensuite il s'établira un courant de sens opposé et d'intensité toujours croissante; le potentiel de la case 6 doit donc être devenu plus faible que celui de la case 7. Inter-calons maintenant le galvanomètre entre les cases 7 et 8. Il indiquera d'abord un faible courant dans la direction première, c'est-à-dire de 7 à 8, mais après un certain temps, les altérations ci-dessus mentionnées se feront également sentir à cet endroit; il s'établira un courant toujours plus intense de sens opposé. D'une manière générale nous pouvons donc affirmer qu'à un moment donné, après que l'excitation aura commencé de se produire, on pourra trouver dans notre appareil un point où deux cases voisines présenteront des courants de sens contraires. Dans toutes les cases qui séparent cet endroit de l'endroit excité, le courant sera orienté vers ce dernier en passant par le galvanomètre; dans les cases situées au delà du point limite le courant passera en sens inverse. De cette inversion de la direction primitive du courant entre deux cases, nous pouvons conclure que l'excitation s'est propagée jusqu'à la case en question.

Une observation suivie de la direction du courant nous montre donc l'excitation se propageant lentement à partir de l'endroit excité en faisant naître partout de nouvelles forces électromotrices. Si nous entreprenons de mesurer ces forces, nous constaterons qu'elles sont d'autant plus considérables que les cases dont il s'agit sont plus rapprochées de l'endroit excité. A la vérité il nous est impossible de déterminer simultanément la différence de potentiel à deux endroits différents,

mais vu les quantités assez fortes de liquide auxquelles nous avons affaire, toute altération demandera un certain temps pour devenir appréciable dans une case donnée; nous pourrions donc très bien nous faire une idée d'ensemble de l'état de choses que présente à un moment donné l'appareil entier, malgré l'espace de temps qui devra nécessairement s'écouler entre deux mesures. J'ai effectué à plusieurs reprises de telles mesures, et j'ai toujours obtenu les mêmes résultats, les très faibles écarts pouvaient toujours être expliqués par les variations de la température ambiante qui influençait un peu les forces électromotrices. Je donne, à la table II, les résultats de trois séries de mesures complètes. Ceux du rang I ont été obtenus 2 heures, ceux du rang II 4 heures et ceux du rang III 23 heures après l'excitation du „nerf“. Les chiffres inscrits en haut sont les numéros des cases. Dans chaque rubrique de la table se trouvent notés deux chiffres dont le supérieur indique la différence de potentiel entre la case en question et la case voisine de droite, tandis que le chiffre inférieur représente la chute de potentiel de la case. Avant de rendre compte de la manière dont ces derniers chiffres ont été obtenus nous allons d'abord considérer d'un peu plus près les différences de potentiel.

Tab. II.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
I	(72,5)	10,9 23,7	6,5 12,8	3,0 6,3	1,2 3,3	0,8 2,1	0,6 1,3	0,4 0,7	0,3 0,3					
II	(24,0) (60,2)	11,5 36,2	8,2 24,7	5,9 16,5	3,4 10,6	2,0 7,2	1,4 5,2	1,2 3,8	0,9 2,6	0,7 1,7	0,5 1,0	0,3 0,5	0,2 0,2	
III	8,5 50,7	7,1 42,2	6,5 35,1	5,4 28,6	4,5 23,2	4,0 18,7	3,3 14,7	2,8 11,4	2,4 8,6	2,0 6,2	1,6 4,2	1,2 2,6	0,4 1,4	1,0 1,0
III <sup>a</sup>	14,4 76,4	12,2 62,0	10,6 49,8	8,4 39,2	7,2 30,8	5,8 23,6	4,6 17,8	3,8 13,2	2,7 9,4	1,9 6,7	1,3 4,8	0,7 3,5	0,6 2,8	2,2 2,2

Le rang I dont les mesures ont été faites 2 heures après le moment d'excitation, donne pour la case 9 le chiffre 0,3, ce qui veut dire qu'entre les cases 9 et 10 on a constaté la présence d'une force électromotrice de 0,3 millivolts. Pour les couples de cases 10—11, 11—12, etc., les déviations de l'aiguille du galvanomètre étaient négatives; nous en pouvons conclure, en nous appuyant sur les observations déjà faites, que l'excitation n'avait pas encore atteint les endroits en question. En revanche on voit que les différences de potentiel sont d'autant plus considérables que les cases sont plus rapprochées de l'endroit excité; entre les cases 1 et 2 cette différence était encore trop grande pour être mesurée à l'aide du galvanomètre que j'avais à ma disposition. Des différences de potentiel constatées entre les diverses cases voisines on obtient la chute de potentiel d'une case particulière en ajoutant ensemble les différences indiquées pour les cases suivantes. Si nous avons entre les cases 9 et 10 une différence de potentiel de 0,3 et entre les cases 8 et 9 une différence de 0,4, la différence entre 8 et 10 sera de  $0,3 + 0,4 = 0,7$ . Le chiffre de 0,7 représente donc la force électromotrice que posséderait le liquide de la case 8, s'il était mis en relation avec une solution de la concentration primitive; en d'autres termes, ce chiffre indique la chute du potentiel électrique de la case en question. De cette manière nous avons trouvé les chiffres inférieurs des rubriques, en ajoutant ensemble les différences de potentiel de toutes les cases suivantes. Pour la seule case 1 dont on n'a pu mesurer la différence de potentiel, la valeur 72,52 a été théoriquement dérivée. Supposé que la solution de 1 % contenue dans la case 1 n'ait guère été altérée pendant le peu de temps écoulé, la force électromotrice correspondant à la différence de potentiel entre cette solution et celle de 65 % de la case 10, se trouvera exprimée par la formule:

$$e = 40 \log \frac{65}{1} = 72,52 \text{ millivolts.}$$

Quant aux chiffres du rang II (table II) je ferai remarquer que la valeur 24 a dû être évaluée approximativement, la mesure n'ayant pu s'effectuer avec le galvanomètre; c'est pourquoi ce chiffre a été mis entre parenthèses. Il va sans dire que le caractère douteux de ce chiffre s'est communiqué au second chiffre de cette rubrique (60,2).

Les chiffres indiqués au rang III ont été trouvés 23 heures après que l'excitation eut commencé de se produire. Une altération considérable avait alors eu lieu dans la case 14. Pour arriver à en déterminer le degré, on a rempli d'une solution de 65 % la case 15 qui jusqu'alors était restée vide, et le galvanomètre a été interposé entre cette case et la case 14. La différence de potentiel ainsi obtenue a été indiquée pour la case 14; les autres différences ont été constatées comme auparavant, et on s'en est servi pour calculer les chutes de potentiel. — Enfin, les chiffres du rang III *a* ne forment pas la continuation de ces séries de mesures, ils ont été trouvés à une autre occasion et n'ont été ajoutés ici que pour montrer l'effet d'une excitation d'intensité et de durée plus considérables. Pour les obtenir, on s'y est pris de la manière suivante. L'excitation ayant duré 4 heures, on a constaté dans l'appareil un état de choses presque identique à celui qui se trouve représenté par le rang II (table II). A ce moment on a vidé la case 1 du liquide exciteur et une nouvelle solution d'un peu moins de 1 % y a été versée. Après 20 heures on a effectué les différentes mesures et on a obtenu les résultats notés au rang III *a*. Les altérations produites ont été beaucoup plus considérables, on le voit, qu'elles ne l'auraient été si on n'avait pas renouvelé l'excitation; sans se renouvellement du liquide exciteur nous aurions eu à peu près les résultats du rang III.

Afin de mieux comprendre dans une vue d'ensemble les altérations survenues dans l'appareil, j'ai donné, à la fig. 2, un

exposé graphique des résultats de la table II. Les abscisses représentent les cases de l'appareil, tandis que les chutes de potentiel ont été prises pour ordonnées, négatives, cela va sans dire.

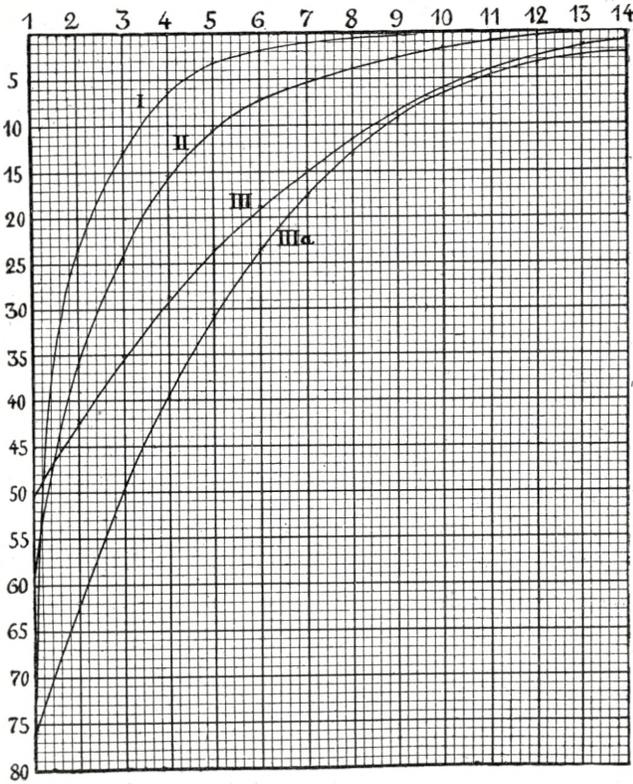


Fig. 2.

Les courbes I—III montrent bien le progrès de l'action excitatrice, la concentration de la solution contenue dans les autres cases diminuant peu à peu tandis que la solution de la case 1 devient de plus en plus concentrée. De même la différence entre III et III a s'y fait bien voir.

Connaissant donc l'effet produit par une excitation du nerf artificiel, nous n'aurons pas de difficulté à démontrer que les

faits étudiés dans notre appareil sont identiques aux phénomènes électriques bien connus que présente un nerf naturel. Il est clair, d'abord, que l'endroit excité est chargé négativement par rapport aux endroits relativement intacts, la détermination de la différence de potentiel à un endroit quelconque n'étant au fond qu'une mesure du *courant de repos* et ce courant étant toujours dirigé de l'endroit relativement intact vers l'endroit excité, en passant par le galvanomètre. Nos mesures nous montrent en outre que le courant dérivé qui traverse le galvanomètre aura une intensité d'autant plus grande que les endroits dont il aura été dérivé seront plus rapprochés de l'endroit excité et éloignés l'un de l'autre. Cela se trouve en parfait accord avec ce qui a été observé dans le nerf naturel, et cela prouve en outre que le nerf ne conduit pas de la même manière qu'un fil métallique. Supposons en effet que l'endroit excité soit le siège unique de la force électromotrice; dans ce cas la déviation provoquée dans le galvanomètre par le courant électrique du „nerf“ serait toujours en raison inverse de la longueur de nerf comprise entre les points de dérivation, puisque la résistance est proportionnelle à cette longueur. Or, les observations faites sur le nerf naturel nous montrent que c'est tout le contraire qui a lieu, et ce fait s'explique très bien par l'état de choses qui a été constaté dans notre nerf artificiel. De la table III il ressort que plus on s'éloigne d'un point quelconque, plus sera grande la chute de potentiel qui correspond à la distance entre le point de départ et le point d'arrivée. Par conséquent, le courant passant par le galvanomètre sera d'autant plus intense que l'étendue de nerf comprise entre les points de dérivation sera plus longue. Il ressort en outre des résultats indiqués à la table III que dans le voisinage de l'endroit excité la chute du potentiel est plus brusque qu'à des distances plus considérables. Nous pouvons en conclure qu'à une longueur de nerf déterminée ne correspondra pas toujours la même intensité

de courant: plus un point se trouve rapproché de l'endroit excité plus le courant y sera intense.

Que ces conclusions soient conformes à l'expérience, c'est ce que nous pourrions facilement constater à l'aide des mesures. Et comme ce sont les différences de concentration des diverses cases qui représentent les agents électromoteurs de notre appareil, nous n'aurons pas besoin de défaire la structure du „nerf“ pour connaître les valeurs des différences de potentiel; nous pourrions les mesurer en dérivant le courant. Plongeons par exemple dans les deux cases 3 et 4 une lame de zinc nouvellement décapée et serrons-la étroitement contre le bord de la caisse pour empêcher qu'il n'y ait de contact entre cette lame et le circuit métallique de l'appareil; relierons ensuite ces électrodes au galvanomètre. Nous obtenons ainsi un courant passant de 3 à 4, étant donc d'une direction contraire à celle que nous aurions obtenue si le galvanomètre avait été intercalé entre les lames 3 et 4 de l'appareil, et il n'y a pas à s'en étonner, car l'électrode qui plonge dans la case 3 n'est pas seulement le pôle négatif de la pile 3—4; elle est en même temps le pôle positif de la pile 2—3, et comme cette dernière pile est la plus forte, le courant traversera le galvanomètre dans la direction de 3 à 4. Dans ces conditions le courant indiqué par la boussole sera donc le courant venant de l'endroit excité: le *courant d'action*. Si nous interposons au contraire le galvanomètre entre les lames 3 et 4 de l'appareil, tous les autres circuits, 1—2, 2—3, 3—4, etc., étant fermés, la déviation de l'aiguille n'indiquera que le courant passant de 4 à 3: le *courant de repos*. Il est clair que c'est seulement le dernier de ces courants dont on puisse directement constater la présence dans un nerf naturel, puisqu'on ne pourra pas établir à deux endroits différents une communication avec le cylindre-axe; la présence du courant d'action ne se fera donc sentir que sous la forme d'une oscillation négative du courant de repos. Nous reviendrons

plus tard à ce fait; qu'il nous suffise ici de savoir que dans l'appareil dont nous servons pour nos expériences les différences de potentiel pourront tout aussi bien être mesurées lorsque les électrodes plongent dans le liquide et que nous les mettons en communication avec le galvanomètre, que si le galvanomètre est intercalé dans le circuit métallique. Nous pourrons donc plonger successivement les électrodes chaque fois nouvellement décapées dans les diverses cases de l'appareil et noter ensuite pour chaque nouvelle disposition la déviation de l'aiguille du galvanomètre. C'est ainsi qu'ont été obtenus les résultats indiqués à la table III.

Tab. III.

	2	3	4	5	6	7	8	9
3	30							
4	42	27						
5	..	36	23					
6	47	..	26					
7	..	44	38	19				
8								
9	48	45	42	29	..	15		
10								
11								
12	..	47	..	..	..	..	..	5

Les chiffres du premier rang en haut et ceux de la première colonne à gauche sont les numéros des cases; aux intersections des rangs et des colonnes se trouvent indiquées, en degrés, les déviations du galvanomètre obtenues lorsque les électrodes étaient plongées dans les cases en question. Comme la résistance intérieure est proportionnelle à la distance qui sépare les cases considérées, les différences de potentiel ne pourront pas cette fois-ci se tirer des déviations mesurées au moyen d'un simple calcul; les chiffres des degrés ne donneront donc qu'une mesure relative de l'intensité du courant. Cependant il résulte de ces chiffres que, malgré la plus grande

résistance intérieure, l'intensité du courant augmentera avec la distance qui sépare les électrodes; par conséquent la chute du potentiel augmentera dans une proportion encore plus forte, ainsi qu'il a été constaté plus haut.

Nous sommes désormais à même d'expliquer les phénomènes électriques que présente un fragment de nerf entièrement séparé du corps. Les deux sections agiront dans un tel fragment comme des excitations permanentes, et, par suite, le potentiel diminuera du milieu, ou équateur, du fragment de nerf vers les deux extrémités. Nous pourrions facilement produire dans l'appareil ci-dessus décrit un état de choses identique, si nous le prenons à l'état de repos originel et si nous lui appliquons aux deux extrémités des excitations simultanées et d'intensité égale. Les changements qui se produiront alors ont été représentés à la fig. 2 en prenant pour axe de symétrie la dernière ligne à droite et en supposant ajoutée une figure symétrique à la figure représentée. La case 14 de l'appareil sera donc l'équateur de ce „fragment de nerf“; le potentiel diminuera, à partir de cet endroit, vers les deux extrémités, comme le font voir les courbes. Le courant qu'on pourra dériver d'un tel fragment de nerf, sera d'autant plus intense que les électrodes seront plus rapprochées l'une de l'équateur, l'autre d'une extrémité du fragment. Que les électrodes se trouvent du même côté de l'équateur ou qu'elles soient situées de côtés opposés, le cas restera toujours le même. Mais si on attaque deux points placés symétriquement par rapport à l'équateur, aucun courant ne s'établira. Tous ces phénomènes se produisent, on le sait, dans un nerf naturel et se laissent très bien imiter avec le nerf artificiel.

Il n'y a pas non plus de difficulté à comprendre que dans notre appareil le courant d'action pourra se faire connaître sous la forme d'une oscillation négative du courant (de repos). Supposons en effet que notre nerf artificiel se trouve dans

un état semblable à celui d'un nerf naturel qui aurait été mis à nu et coupé quelque part; les résultats électriques qui correspondraient à un tel état sont à peu près ceux représentés par la courbe III (fig. 2). Intercalons maintenant le galvanomètre, par exemple entre les cases 8 et 9, nous aurons alors une déviation indiquant l'intensité du courant de repos de l'appareil. Excitons ensuite le nerf à un point plus central en introduisant dans la case 15 une solution diluée de sulfate de zinc, et nous verrons se produire les mêmes altérations qu'avait provoquées tout à l'heure l'excitation opérée à la case 1<sup>1</sup>. Après un certain temps, le potentiel de la case 9 diminuera; par conséquent le courant qui traverse le galvanomètre en passant de 9 à 8, sera affaibli. La déviation de l'aiguille deviendra plus petite: il se produira une oscillation négative dans le courant. Cette oscillation augmentera toujours, si l'excitation est continuée dans la case 15; elle pourra finir par changer la direction du courant. Si au contraire l'excitation est vite interrompue, l'oscillation négative diminuera peu à peu jusqu'à ce qu'elle ait fini d'exister. D'ailleurs on pourra obtenir moyennant des mesures directes une détermination du courant d'action de beaucoup plus exacte; nous en parlerons plus loin.

Nous n'avons pas à nous occuper ici de l'électrotonus. Ce phénomène a déjà été imité par MM. HERMANN, GRUENHAGEN et autres à l'aide d'appareils de diverses constructions et qui ressemblent beaucoup à notre nerf artificiel. Il va sans dire que dans ce dernier appareil on pourra également, à l'aide de différents procédés, constater l'existence de l'électrotonus; il s'agit seulement de faire entrer des „nœuds de courant“ dans le galvanomètre.

<sup>1</sup> Dans la pratique il vaut mieux pour effectuer cette expérience opérer d'abord l'excitation et intercaler ensuite le galvanomètre. La raison en est la suivante: L'excitation ne tardera pas à déterminer dans le circuit métallique des altérations absolument étrangères à l'oscillation négative qui ne se produira que beaucoup plus tard.

Une question très importante est celle de la vitesse de propagation de l'excitation dans le nerf. On a constaté en ce point au moins une certaine régularité, la vitesse de propagation augmentant avec l'intensité de l'excitation. Ce fait n'est que le simple effet des altérations qui ont lieu dans le nerf. En effet, plus sera forte l'excitation, plus s'affaiblira la concentration de l'endroit excité et, par conséquent, plus y sera grande la force électromotrice. Or, la décomposition de la substance du nerf est, toutes choses égales d'ailleurs, proportionnelle à cette force électromotrice primitive. A une distance donnée de l'endroit excité, le potentiel diminuera donc d'autant plus vite que sera plus grande la force électromotrice engendrée par cette excitation, en d'autres termes: la vitesse de propagation de l'excitation dépend de l'intensité de l'excitation. On se convaincra facilement de la justesse de ce raisonnement par une expérience faite avec le nerf artificiel. Prenons au lieu de la solution de 1% une autre de 16%, ce qui fera diminuer la force électromotrice juste de deux tiers de sa valeur; la différence de potentiel ne pourra alors être constatée à un point donné qu'après un espace de temps au moins trois fois plus long qu'auparavant. En mesurant la vitesse de propagation pour différentes concentrations de la solution excitatrice, on observe facilement la dépendance qui existe entre la force électromotrice et la vitesse de propagation. Si je n'ai pas effectué de telles mesures moi-même, la raison en est que les mesures faites sur le nerf naturel par M. VALENTIN ne présentent par les données nécessaires pour une comparaison<sup>1</sup>. M. VALENTIN indique, il est vrai, en mètres les vitesses trouvées, mais il s'est contenté d'exprimer les intensités de l'excitation à l'aide des distances qui séparaient les bobines de l'inducteur, et de ces données on ne pourra guère dériver une mesure précise de l'intensité de l'excitation. Ajoutons qu'il résulte des mesures déjà faites que la vitesse

<sup>1</sup> MOLESCHOTTS Untersuchungen zur Naturlehre. t. X. 1870, p. 520 sqq.

correspondant à une intensité d'excitation donnée varié tellement avec l'état du nerf au moment donné qu'il ne pourra pas être question d'établir une dépendance générale. La seule chose qui reste vérifiée c'est que la vitesse augmente avec l'intensité de l'excitation.

De ce fait nous pouvons conclure que l'excitation se propage avec une vitesse décroissante. Il est clair en effet que lorsque l'excitation aura atteint un point donné, la différence de potentiel observée à ce point pourra être considérée comme l'excitation agissant sur l'étendue de nerf suivante. Mais comme la différence de potentiel en question est nécessairement moindre que la force électromotrice de l'endroit excité, la vitesse de l'excitation sera également moindre dans l'étendue suivante que dans la première, la vitesse de propagation diminuant, nous venons de le constater, avec l'intensité d'excitation. Qu'il en soit vraiment ainsi dans le nerf artificiel, on pourra facilement s'en convaincre par des expériences, mais nous ignorons jusqu'ici comment se comporte sous ce rapport le nerf naturel. La démonstration de M. MUNK, d'après laquelle on aurait une vitesse d'autant plus petite que l'étendue parcourue serait plus longue<sup>1</sup>, n'a pas été confirmée par les recherches ultérieures. M. R. DU BOIS-REYMOND a obtenu comme résultat moyen d'un très grand nombre de mesures que la vitesse doit être partout la même<sup>2</sup>. Nous ferons toutefois remarquer que ces mesures ont été faites suivant la méthode électro-magnétique où les fautes accidentelles de chaque observation sont assez considérables, en tous cas beaucoup de fois plus grandes que la petite différence de temps qu'on pourrait s'attendre à obtenir en mettant les choses au mieux. Ce n'est que dans des cas exceptionnels que les mesures effectuées pour les différentes étendues de nerf donnent une vitesse constante; le plus souvent la vitesse décroît ou bien elle aug-

<sup>1</sup> Archiv für Anat. u. Phys. 1860, p. 798 sqq.

<sup>2</sup> Archiv für Anat. u. Phys. Physiol. Abth. 1900. Suppl., p. 97.

mente. Le peu d'exactitude des mesures isolées devient surtout évident lorsqu'il nous arrive quelquefois d'obtenir même des temps de propagation négatifs. Il me semble plus que douteux qu'on puisse tirer de matériaux entachés de fautes accidentelles aussi considérables un résultat satisfaisant; il faudra toujours compter avec cette possibilité qu'une petite modification de vitesse se trouve cachée par des fautes non compensées. Il est vrai que les mesures effectuées par M. ENGELMANN selon la méthode graphique viennent confirmer le résultat obtenu par M. DU BOIS-REYMOND. Cependant l'accord de ces deux espèces de mesures ne me paraît pas tout à fait convaincant. J'objecterai au procédé employé par M. ENGELMANN qu'il ne mesure pas les vitesses entre les points de l'abscisse d'où partent les courbes des contractions; il ne commence ses mesures qu'à une hauteur de 1 à 3<sup>mm</sup> où de 5 à 15<sup>mm</sup>, respectivement, au-dessus de l'abscisse. La raison pour laquelle les mesures n'ont pas été effectuées sur abscisse même, est la suivante: les courbes des contractions faisaient avec la ligne abscisse un angle trop aigu pour permettre à M. ENGELMANN de déterminer le point de départ de la courbe. C'est là une circonstance assez grave, car la vitesse de l'excitation du nerf ne peut être mesurée que par les distances qui séparent les points de départ des courbes, et l'aspect que prendront les courbes dans la suite est à peu près indifférent à cet égard. De plus, les reproductions photographiques des courbes de M. ENGELMANN font voir que la situation relative de ces courbes est très indéterminée dans le voisinage de l'abscisse, de sorte qu'il est fort peu certain qu'on puisse conclure des distances qui les séparent au-dessus de l'abscisse aux intervalles compris entre leurs points de départ. Selon moi, la question reste donc pendante, et je m'étonnerais fort que le nerf naturel se distinguât sous ce seul rapport du nerf artificiel.

C'est un fait facile à vérifier que dans notre appareil l'ex-

citation se propage avec une vitesse décroissante. Pour ces expériences il est absolument indispensable que les cloisons des différentes cases de l'appareil soient bien jointes, de manière à ne pas permettre au liquide contenu dans une case de pénétrer dans les cases voisines autrement que par diffusion à travers les cloisons de terre cuite. Sans cela, la diminution de concentration produite dans une case quelconque aura pour conséquence que le liquide de la case voisine s'y introduira peu à peu, et la concentration diminuera ainsi dans les deux cases avec une vitesse à peu près égale. Si on intercalait donc le galvanomètre entre ces deux cases, l'aiguille ne serait pas du tout déviée malgré la chute considérable du potentiel et bien que l'excitation se fût déjà propagée à des endroits encore plus éloignés du point de départ. Dans de telles circonstances il serait tout à fait impossible de mesurer la vitesse de propagation dans les différentes parties du „nerf“. Il faut en outre s'assurer, cela va sans dire, que l'appareil est absolument exempt de courant avant de commencer l'excitation. C'est là une chose qui n'est pas toujours facile à obtenir, quand on s'est déjà servi de l'appareil à plusieurs reprises; d'ordinaire il restera dans les plaques de terre cuite un peu de sulfate de zinc cristallisé qui se redissoudra lorsque l'appareil sera de nouveau rempli d'une solution de sulfate de zinc. Pour éviter cet inconvénient on fera subir aux plaques de terre cuite un lavage d'au moins 24 heures, et on les fera sécher après, avant de s'en servir. En prenant ces précautions on pourra facilement effectuer les mesures. On reconnaîtra le moment où l'excitation a atteint une nouvelle case à ce que le courant primitif change de direction entre cette case et la case suivante; cf. plus haut p. 213.

On n'aura donc qu'à intercaler le galvanomètre entre deux cases de l'appareil, par exemple les cases 2 et 3, et à observer ensuite le moment où l'aiguille indique le passage d'un courant de sens contraire. Après, on intercalera le galvano-

mètre entre les deux cases prochaines, et ainsi de suite. En m'y prenant de la sorte j'ai pu déterminer à plusieurs reprises la vitesse de propagation de l'excitation, et j'ai obtenu des résultats qui s'accordaient, somme toute, assez bien entre eux. Il n'y a de variations considérables que pour l'espace de temps écoulé avant que le potentiel de la case 2 ait assez diminué pour que le courant prenne la direction de 3 à 2; la raison en est que ce temps dépend de la constitution de la solution excitatrice. Plus il y aura d'air (d'oxygène) contenu dans ce liquide, plus sera petite la force électromotrice entre la solution excitatrice et la solution concentrée de l'appareil; et plus sera lente la diminution du potentiel. Par suite de l'activité chimique de la pile, l'oxygène se consumera peu à peu, et quand il n'en restera plus, la solution excitante travaillera comme si elle avait été exempte d'air dès le commencement. Il ressort de ce qui vient d'être dit que l'oxygène contenu dans la solution excitatrice ne fait au fond que retarder l'excitation et qu'à partir du moment où celle-ci commence à se produire, l'oxygène n'a plus aucune influence sur la propagation de l'excitation. Or, comme la quantité d'oxygène contenue dans la solution excitatrice varie beaucoup, à moins qu'on ne prenne des précautions particulières, le temps écoulé avant que l'excitation n'arrive à la case 2 sera également de durée très différente. Les temps de propagation trouvés sont indiqués à la table IV.

Tab. IV.

	1-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-13
$t$	40	4	7	12	22	40	93
$\tau$	au plus	44	51	63	85	125	218

Les chiffres du premier rang représentent les cases de l'appareil, ceux du second rang,  $t$ , indiquent en minutes le temps

écoulé pendant que l'excitation se propageait d'une case à l'autre. Comme il a été dit plus haut, ce temps est très variable entre les cases 1 et 2, mais à partir de la case 2 il augmente d'une manière assez régulière, et entre deux cases contiguës il est à peu près le double de ce qu'il était entre les deux précédentes. Au troisième rang enfin se trouve noté le temps total,  $\tau$ , écoulé avant l'arrivée de l'excitation à la dernière des cases inscrites en tête de la colonne.

Il résulte des chiffres donnés à la table IV que la vitesse de propagation est extrêmement faible; et il y a plusieurs raisons à cela. D'abord c'est une quantité notable de substance qui devra être décomposée dans chaque case pour produire une différence de potentiel assez grande pour être mesurée. Ensuite, la résistance de la colonne liquide divisée par plusieurs cloisons en terre cuite est assez considérable, de sorte que l'intensité du courant ne sera que faible; par conséquent, la quantité de substance décomposée dans l'unité de temps sera également petite. Enfin, les temps signalés plus haut ne sont pas les vrais temps de propagation. La décomposition de la substance contenue dans une case quelconque, par exemple la case 8, doit être déjà assez avancée au moment où le galvanomètre indique le passage d'un courant entre 9 et 8; en réalité l'excitation doit avoir atteint alors depuis longtemps la case 8. S'il s'agissait d'obtenir une vitesse de propagation plus grande on pourrait y arriver en remplaçant les lames par de gros morceaux de zinc occupant un plus grand volume des cases. On arriverait ainsi à diminuer en même temps et la quantité de substance décomposable et la résistance intérieure. Pour ma part, je n'y attache pas une très grande importance, puisque l'appareil dont je me suis servi n'a pas du tout été construit dans le but d'obtenir par tous les moyens possibles la même vitesse d'excitation que présente le nerf naturel.

A d'autres égards il pourra y avoir un certain intérêt à

ce que les processus ne s'opèrent pas trop lentement; c'est pourquoi j'ai tâché de me passer des cloisons de terre poreuse qui augmentent sans doute considérablement la résistance intérieure de l'appareil. Puisqu'il s'agit d'éviter la naissance de courants dans le liquide, on le fera absorber par quelque matière indifférente et poreuse; après plusieurs essais, j'ai trouvé qu'une mèche en coton, comme on s'en sert pour les lampes à pétrole, est particulièrement bien faite pour cet emploi. Elle nous permettra de donner à notre appareil une forme beaucoup plus simple et plus commode, qui a été représentée à la fig. 3.

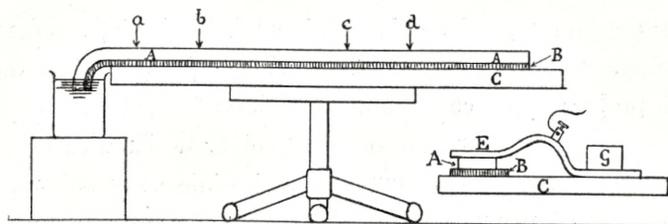


Fig. 3.

Un trépied porte une solide plaque en verre, C, sur laquelle repose une lame de zinc, B, longue de 60<sup>cm</sup> environ et large de 5<sup>cm</sup>. Sur la lame de zinc est placée une mèche en coton, A, large de 3<sup>cm</sup> et imbibée d'une solution de sulfate de zinc; cette mèche représentera un cylindre-axe découvert. L'extrémité recourbée de la lame de zinc plonge avec la mèche mouillée dans un bocal de verre, et l'excitation du nerf s'opère tout simplement en versant de l'eau dans le bocal. Les électrodes sont représentées par des lames de zinc arquées, E, larges de 8<sup>mm</sup> environ; elles sont serrées contre la plaque de verre au moyen de quelque poids ou bien d'un fichoir (voir la fig. 4 ci-contre où on trouvera figurée une section transversale de l'appareil). En appliquant deux électrodes de ce genre contre la mèche et en les réunissant ensuite au galva-

nomètre, on pourra mesurer les états successifs du courant d'action dans le point considéré.

Une telle expérience ne pouvait pas être effectuée avec l'appareil précédemment décrit, parce que les phénomènes électriques étaient trop lents à se produire. Considérons en effet la table II, nous verrons alors les différences de potentiel entre les cases 3 et 4 prendre successivement les valeurs suivantes: 6,5 (rang I), 8,2 (rang II), 6,5 (rang III). Les trois séries de mesures ont été faites 2, 4 et 23 heures, respectivement, après le moment où l'excitation eut été appliquée. 20 heures environ se sont donc écoulées avant qu'on ait pu noter une diminution appréciable de la différence de potentiel entre ces deux points. L'activité continue de l'appareil fera décroître, nous le savons, cette différence jusqu'à zéro, mais il est probable que ce résultat demanderait encore 24 heures pour se produire. Par suite de cette lenteur de l'action, les mesures seront pratiquement impossibles à réaliser, sans compter qu'elles seront peu exactes, les changements de température, l'évaporation du liquide, etc. engendrant des fautes inévitables. En donnant au contraire à l'appareil cette autre forme que nous venons de décrire, nous pourrons effectuer en quelques heures les mesures en question, qui sont pour nous d'une très grande importance parce qu'elles s'accordent exactement avec les mesures prises sur le courant d'action du nerf naturel.

J'ai effectué à deux endroits différents,  $a-b$  et  $c-d$  (fig. 3), de telles mesures. Les distances de  $a$  à  $b$  et de  $c$  à  $d$  sont de 5<sup>cm</sup>;  $a$  se trouve à 5<sup>cm</sup>,  $c$  à 17<sup>cm</sup> de l'endroit excité. Les électrodes sont placées par exemple en  $a$  et en  $b$ ; elles sont ensuite mises en communication avec le galvanomètre. Par cette disposition, le galvanomètre n'indiquera d'abord qu'un courant d'intensité à peu près nulle. Le liquide exciteur (eau) est versé dans le bocal, ce qui déterminera de petites oscillations de l'aiguille du galvanomètre; celle-ci se rapprochera toutefois de plus en plus du point zéro. Après une

heure, plus ou moins, selon la nature du liquide exciteur, l'excitation aura atteint le point *a*; la déviation de l'aiguille indiquera un courant d'intensité croissante traversant le galvanomètre dans la direction de *a* à *b*. Une heure après, le courant aura atteint son maximum; ensuite il diminuera aussitôt et changera de direction; l'aiguille passant par zéro; il atteindra de nouveau un maximum pour diminuer encore jusqu'à zéro. Le courant d'action observé entre *c* et *d* présentera la même série d'intensités successives, seulement les modifications seront ici plus lentes à se produire et les amplitudes des oscillations seront moins considérables à cause des différences de potentiel plus faibles qu'on trouve ici. Les résultats des mesures ont été donnés à la table V. Les chiffres du rang *t* indiquent en minutes le temps écoulé depuis le moment où l'excitation était arrivée au point *a*.

Tab. V.

<i>t</i>	0	2	4	7	11	13	15	18	20	23
<i>a-b</i>	0	-1	-2	-3	-4,5	-5	-6	-7	-8	-9
<i>c-d</i>										
<i>t</i>	26	29	32	40	56	60	72	79	84	87
<i>a-b</i>	-10	-11	-12	-14	-16	-16	-13,5	-10	-7	-5
<i>c-d</i>	....	....	....	....	0	....	....	....	-3	
<i>t</i>	91	96	99	101	105	125	127	145	163	190
<i>a-b</i>	-2	0	+2	+3	+5	....	+10	+12	+14	+11
<i>c-d</i>	....	....	....	....	....	-7	....	....	....	-9
<i>t</i>	205	210	215	223	230	235	240	245		
<i>a-b</i>	+7	....	+4	+3	+2	+1	+0,5	0		
<i>c-d</i>	....	-4	+2	....	....	+10				

Les rangs *a-b* et *c-d* donnent en degrés la déviation de l'aiguille du galvanomètre; jusqu'à 18° l'intensité du courant peut être considérée comme proportionnelle à la déviation. La fig. 4 représente ces rapports d'une manière plus claire que ne le peuvent faire les chiffres; les temps ont été pris pour abscisses, les déviations pour ordonnées; la ligne pleine

représente le rang  $a-b$ , la ligne ponctuée le rang  $c-d$ . Ces courbes s'accordent, on le voit, parfaitement avec celles qu'on a déjà obtenues, soit pour les muscles soit pour les nerfs, à l'aide du rhéotome à répétition<sup>1</sup>. De cet accord des effets il est sans doute permis de conclure à quelque analogie des causes. Or il est facile d'indiquer ce qui se passe dans le nerf artificiel.

A mesure que l'excitation se rapproche du point  $a$ , l'électrode qui touche la mèche en ce point se chargera positivement par suite de la diminution de concentration qui va en

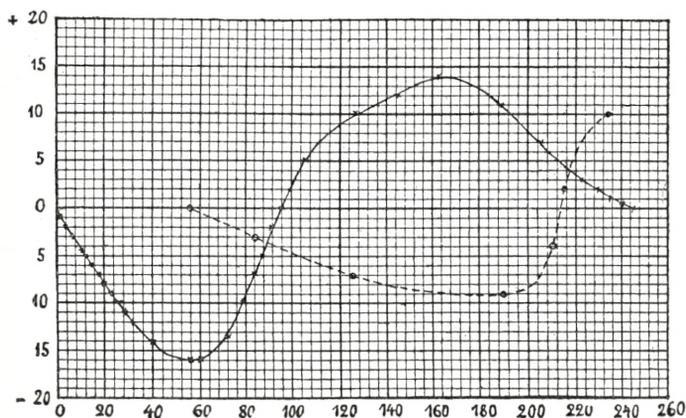


Fig. 4.

se propageant à partir de l'endroit excité; par conséquent, le courant électrique qui traverse le galvanomètre, sera dirigé de l'électrode  $a$  à  $b$ . L'intensité de ce courant augmentera à l'approche de l'excitation; elle atteindra son maximum peu de temps avant que la concentration ne commence à diminuer au point  $a$ . A partir de ce moment, l'intensité ira toujours en diminuant, d'abord parce que la différence de potentiel décroîtra entre  $a$  et les points plus rapprochés de l'endroit excité, et aussi parce que  $b$  se chargera positivement par rapport à  $a$ , de sorte que nous aurons un courant qui tra-

<sup>1</sup> cf. par ex. Tigerstedt, Physiologie. Leipzig 1898, t. II, p. 26.

versera le galvanomètre dans la direction de  $b$  à  $a$  et dont l'effet contrariera celui du courant primitif. L'excitation se propageant jusqu'à  $b$ , le courant venant de  $b$  augmentera toujours, et il arrivera un moment où les deux courants se feront équilibre; ensuite le courant changera de signe, et ce nouveau courant présentera son maximum lorsque la concentration aura atteint son minimum dans le voisinage de  $b$ . Après quoi l'intensité diminuera de nouveau; elle atteindra zéro au moment où  $a$  et  $b$  seront de concentration égale, mais cet état sera long à se réaliser. Notre théorie nous fournit donc une explication suffisante des deux phases du courant d'action.

En résumé, il résulte des recherches précédentes qu'un nerf vivant qui aura été mis en activité, pourra être considéré comme une chaîne de piles de concentration. La transformation du nerf en une telle chaîne de concentration naturelle pourrait se produire par suite d'une excitation qui engendrerait dans le nerf une force électromotrice en même temps qu'une différence de concentration.

Quant aux conséquences psychologiques qui peuvent se déduire de cette théorie, j'en ai déjà fait l'objet d'une étude approfondie publiée dans l'ouvrage cité ci-dessus (pp. 182—86, 262—69).