



À propos de deux notes de Hermann von Helmholtz Sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux

par Claude Debru, membre de l'Académie des sciences

Ce document fait référence à deux notes aux *Comptes Rendus de l'Académie des sciences* :

- "Note sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux dans les nerfs rachidiens" - Note de M. Helmholtz, de Koenigsberg, transmise par M. de Humboldt. C.R. T.30 (1850) 204-206
- "Deuxième Note sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux" - Note de M. Helmholtz. C.R. T.33 (1851) 262-265

Hermann von Helmholtz (1821-1894) est l'un des plus grands savants du dix-neuvième siècle et l'un des derniers esprits scientifiques à large spectre. Il commença par étudier la médecine et la chirurgie et servit comme chirurgien militaire tout en poursuivant des études de sciences (mathématiques, chimie, physiologie) et de philosophie. Elève du physiologiste berlinois Johannes Müller, il s'éloigna cependant du vitalisme de son maître pour adopter une vision plus progressiste de la physiologie, imprégnée de physique et de chimie, ce qui le conduisit à l'étude des phénomènes physicochimiques du travail musculaire. En 1847, il lut à la Société Physique de Berlin son célèbre mémoire sur la conservation de la force (*Über die Erhaltung der Kraft*) dans lequel il développait les principes mathématiques de la conservation de l'énergie et leurs applications dans des domaines allant de la mécanique à la physiologie. Ses contributions ultérieures n'eurent pas moins d'importance dans leur variété : mesure de la vitesse de l'influx nerveux, physiologie sensorielle (optique physiologique, théorie des sensations auditives), hydrodynamique, thermodynamique chimique, électrodynamique, épistémologie, philosophie, esthétique (avec son collègue Ernst Brücke), n'eurent pas moins d'importance. Marqué par sa première éducation kantienne – en particulier par la théorie de la structure a priori de l'expérience dont on trouve des traces dans le mémoire sur la conservation de l'énergie - il adopta cependant une théorie empiriste de la perception pour laquelle l'acquisition des structures perceptives dépend de l'expérience, à savoir de la mise en jeu des appareils sensoriels, et des jugements inconscients qui se forment alors. Se différenciant du transcendantalisme kantien qui identifie la structure a priori de l'espace à la géométrie euclidienne, Helmholtz soutint que la géométrie euclidienne présuppose des faits d'expérience, comme la translation et la congruence, également présupposés dans les géométries non euclidiennes. Indépendamment de Riemann et après lui, Helmholtz développa le concept de variété à n dimensions. Helmholtz fut un des scientifiques les plus influents du dix-neuvième siècle par sa combinaison de philosophie empiriste, de théorie mécaniciste, de traitement mathématique, et de recherche de principes unificateurs.

Sa découverte, en 1850, de la vitesse de propagation de l'influx nerveux constituait la réfutation des idées de Johannes Müller, qui pensait que l'influx nerveux se propage d'une manière quasi instantanée, trop rapidement pour donner lieu à une mesure. La mesure de la vitesse de l'influx nerveux est fondatrice pour le domaine de la psychophysologie car elle implique qu'il existe un décalage entre la réception d'un stimulus et la perception, et pose en même temps la question des processus d'élaboration de la perception consciente, à l'étude de laquelle Helmholtz consacra également des recherches. Mais la mesure du temps mis par l'influx nerveux pour parcourir une longueur donnée ne pouvait être réalisée que grâce à des dispositifs élaborés d'expérimentation et d'enregistrement, posant des problèmes d'instrumentation et d'interprétation physiologique.¹ Comment mesurer un temps très court, la durée entre l'excitation électrique du nerf et la réponse musculaire (le « temps perdu », qui se compte en dix-millièmes de seconde) sur de petites distances (la longueur du nerf sciatique innervant le muscle gastrocnémien de grosses grenouilles est de 50 à 60 millimètres) ? Helmholtz utilise d'abord pour cela la technique du physicien Claude Pouillet (1791-1868) qui utilise l'amplitude de la déviation du galvanomètre comme mesure de la durée de passage d'un courant électrique dans un circuit.² La mesure est comparative : le nerf est stimulé électriquement soit près du muscle soit plus loin. La réponse musculaire est décrite par le mouvement d'un poids accroché au muscle (un dispositif qui donnera ultérieurement lieu à de belles découvertes). Cependant, dans la deuxième note, Helmholtz substitue à la technique de Pouillet un dispositif plus maniable : le poids est muni d'un style qui enregistre les mouvements de contraction musculaire sur un cylindre tournant enduit de noir de fumée. Ces techniques sont également utilisées par Helmholtz pour étudier les propriétés de la contraction musculaire. Les travaux de Helmholtz sur la mesure de la vitesse de propagation de l'influx nerveux sont considérés comme marquant les débuts d'une nouvelle ère de précision pour l'expérimentation physiologique, reposant sur les développements d'une instrumentation physique applicable à divers domaines.

¹ Sur ce qui suit, cf. l'étude détaillée de Henning Schmidgen, *Die Helmholtz-Kurven. Auf der Spur der verlorenen Zeit*, Merve Verlag Berlin 2009. La première note, traduite par Emile Du Bois-Reymond à partir du rapport préliminaire de Helmholtz transmis par Johannes Müller à l'Académie des sciences de Berlin en janvier 1850 et publié dans la revue *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin* (1850, p. 71-73), a été transmise à l'Académie des sciences de Paris par Alexandre de Humboldt, associé étranger de l'Académie des sciences, qui en outre jouait toujours un rôle diplomatique important entre Berlin et Paris. Le 5 mars 1850, Du Bois – Reymond venu à Paris présente à l'Académie des sciences (et le 30 mars à la Société philomatique) ses recherches sur l'électricité animale et relate également les expériences de Helmholtz. Une deuxième note est publiée dans les *Comptes rendus* en 1851. Le manuscrit, qui n'a pas été publié dans son intégralité, comporte deux dessins de tracés et un texte explicatif non publiés alors. Ces dessins ainsi que les enregistrements originaux correspondants sous forme de plaques photographiques conservées aux Archives de l'Académie des sciences ont été publiés par Henning Schmidgen dans le volume susmentionné. La commission désignée selon l'usage par l'Académie pour examiner les communications de Helmholtz est composée de Flourens, Magendie et Pouillet. Le registre « Mise à l'étude 1848-1855 » ne comporte aucune remarque écrite des rapporteurs. ¹

² Claude Pouillet, « Note sur un moyen de mesurer des intervalles de temps extrêmement courts, comme la durée du choc des corps élastiques, celle du débandement des ressorts, de l'inflammation de la poudre etc. ; et sur un moyen nouveau de comparer les intensités de courants électriques, soit permanents, soit instantanés », *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, vol. XIX, 1844, p. 1384-1389. L'amplitude de la déviation du galvanomètre est vue comme dépendant de l'intensité du courant mais aussi du temps pendant lequel il exerce son action. L'appareil est capable de déceler des intervalles de l'ordre du dix-millième de seconde.

PHYSIOLOGIE. — *Note sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux dans les nerfs rachidiens.* (Note de M. HELMHOLTZ, de Koenigsberg, transmise par M. de Humboldt.)

« J'ai trouvé qu'il faut à l'irritation nerveuse, pour arriver du plexus sciatique au muscle gastrocnémien d'une grenouille, un espace de temps qu'il n'est pas trop difficile d'évaluer. Voici le dispositif de l'expérience :

» Je fais entrer le plexus sciatique dans le circuit d'une double hélice à induction galvanique. Le muscle est disposé de manière à soulever, par sa contraction, un certain poids qui, pendant le repos du muscle, appuie par une pointe de platine sur une plaque dorée. Au moment où le circuit inducteur de la double hélice est interrompu, un courant instantané franchit le plexus sciatique et fournit l'irritation nerveuse. Mais, à l'aide d'un mécanisme particulier, il se fait qu'au même instant un autre circuit galvanique est établi à travers un galvanomètre, le poids suspendu au muscle et la pointe de platine en contact avec la plaque dorée. Ce nouveau circuit reste fermé jusqu'à ce que le muscle, en vertu de l'irritation du nerf, ait acquis la tension convenable pour enlever le poids et pour opérer, par là même, la séparation de la pointe et de la surface métallique sur laquelle elle repose. La durée du courant admis à circuler dans ce circuit sera donc égale à la totalité du temps qui s'écoule entre l'irritation du nerf et l'action du muscle.

» C'est cette durée qu'il s'agit d'abord d'apprécier. Cela se fait aisément à l'aide de l'impulsion que le courant, dans son passage, imprime au barreau aimanté du galvanomètre. Évidemment, en ayant égard à l'instantanéité du courant, la grandeur de l'impulsion pourra être prise comme mesure directe de sa durée. Connaissant alors la durée d'une oscillation du barreau aimanté et la grandeur de la déviation produite par le courant continu, on en peut tirer la durée d'un courant qui a produit une impulsion donnée. C'est, comme on voit, la méthode de M. Pouillet, modifiée d'après les conditions de l'expérience.

» Les mesures ont été faites au moyen du miroir et du télescope, comme dans les appareils de MM. Gauss et Weber. A la vérité, ces mesures étaient entachées de l'inexactitude provenant de l'imperfection du mécanisme destiné à former le circuit du galvanomètre à l'instant de l'ouverture du circuit inducteur. Mais, je me suis assuré que la différence de temps entre l'ouverture et la clôture de deux circuits restait de beaucoup inférieure à un dixième de la durée qu'il s'agissait d'évaluer.

» En opérant de la manière décrite, je suis arrivé aux résultants suivants :

» 1°. L'intensité du courant excitateur restant la même, le temps qui s'écoule jusqu'à ce que le poids soit enlevé est d'autant plus grand que le poids est plus considérable.

» 2°. Le poids suspendu au muscle restant le même, mais l'intensité du courant excitateur ou l'excitabilité du muscle venant à varier, ce temps est d'autant plus grand que la hauteur à laquelle le poids est soulevé est plus petite.

» Il va sans dire que le temps que met l'irritation nerveuse à parcourir le nerf ne saurait dépendre ni de la grandeur de la charge du muscle, ni de la hauteur à laquelle cette charge est soulevée. Il faut donc qu'indépendamment de ce temps, il s'écoule entre l'arrivée de l'irritation dans le muscle et l'action de celui-ci un intervalle variable d'après les deux lois exposées; intervalle qu'on pourra éliminer en maintenant constantes les conditions qui en déterminent la grandeur, et en faisant varier, au contraire, la longueur du trajet de l'irritation dans le nerf. C'est à quoi l'on réussit en plaçant dans le circuit induit de l'hélice, alternativement le plexus sciatique et la partie du nerf la plus proche du muscle. Mais une circonstance ultérieure vient compliquer le problème. On trouve, assez généralement, que l'irritation de l'extrémité supérieure du nerf produit des élévations du poids moindres que celles résultantes de l'irritation de la partie rapprochée du muscle. Ce phénomène est conforme à ce qui a été observé par Valli et Ritter sur des grenouilles préparées à la manière de Galvani. Pour obtenir des contractions identiques du muscle, telles qu'on puisse leur attribuer la même durée intrinsèque, il faut donc avoir recours à l'artifice de faire agir sur la partie inférieure du nerf des courants plus faibles que sur la partie supérieure.

» Par ce moyen, j'ai pu constater qu'en irritant alternativement la partie supérieure du nerf et l'inférieure, la contraction arrivait un peu plus tard dans le premier cas que dans le second. Le retard se traduisait par la plus grande impulsion imprimée dans le premier cas à l'aiguille du galvanomètre; et la preuve qu'il ne provenait d'autre chose que du plus long trajet à parcourir dans le nerf, c'est que sa durée était constante pour le même individu, quel que fût d'ailleurs le poids suspendu au muscle. Il est plus facile, au reste, de l'observer en prenant des charges tant soit peu considérables, comme de 100 à 180 grammes; il suffit alors de comparer les chiffres de deux expériences quelconques faites en irritant le nerf en deux points aussi distants l'un de l'autre que possible. En opérant avec de plus petites

charges, les contractions offrent moins de régularité, et il faut alors comparer les chiffres moyens des deux séries d'observations faites dans les deux points du nerf.

» Voici enfin les chiffres de mes expériences. La distance entre les points irrités du nerf étant de 50 à 60 millimètres, l'irritation nerveuse a mis à parcourir cet espace 0,0014 à 0,0020 de seconde (*). Les grenouilles avaient été conservées à une température de 2 à 6 degrés centigrades, et la température du laboratoire était de 11 à 15 degrés. Ces dernières données ne sont pas sans intérêt; en effet, j'ai trouvé qu'à des températures plus basses, correspondaient de moindres vitesses de propagation de l'agent nerveux. »

MÉCANIQUE APPLIQUÉE. — *Réclamation de priorité au sujet des chronomètres à pointage de M. ABRAHAM-LOUIS BREGUET, horloger, membre de l'Académie des Sciences. (Lettre de M. LOUIS BREGUET, son petit-fils.)*

« Dans la séance du 11 février 1850, M. Faye s'est exprimé ainsi à la fin d'une lecture qu'il a faite devant l'Académie :

« En terminant, je dois dire à l'Académie que M. Rieussec, horloger à » Saint-Mandé, et inventeur de l'ingénieux chronomètre à pointage dont » j'avais attribué l'honneur au célèbre Breguet, a réclamé auprès de moi » pièces en main. Je m'empresse de rectifier l'erreur que j'ai commise à son » préjudice. »

« On me permettra d'être étonné, non pas que M. Faye ait prononcé ces paroles, puisqu'il n'avait entendu qu'une personne; mais bien de ce qu'il les ait répétées dans le *Compte rendu*, malgré les observations qui lui furent faites par M. Arago immédiatement après la lecture de son Mémoire.

« Nous voulons aussi, en prenant les expressions de M. Faye, lui montrer, pièces en main, qu'il a été induit en erreur.

« M. Rieussec prit un brevet pour un *chronographe* et non pour un *chronomètre à pointage*, le 9 mars 1822. Son mécanisme consistait en un rouage d'horlogerie, où, sur l'axe des secondes, était ajusté, par son centre, un cadran se mouvant avec lui; et sur le bord de la boîte, tout près du cadran, une petite pointe lancée par une détente, à la volonté de l'observateur, sortait de l'encrier par une échancrure de celui-ci, et projetait une petite

(*) 60 millimètres parcourus en 0,0014 de seconde reviendraient à à peu près 43 mètres par seconde; 50 millimètres en 0,0020, à 25 mètres.

ici comme agissent les muscles des membres quand ils nous indiquent à priori et dans l'obscurité la position de notre main, de notre pied, etc. C'est à tort que la sensibilité musculaire a été niée; elle est considérable, bien qu'elle diffère de la sensibilité tactile. »

M. WANNER lit un Mémoire ayant pour titre : *De l'évaporation et de la nutrition considérées, dans l'état de santé, de maladie, et surtout comme seuls moyens thérapeutiques.*

Ce Mémoire est renvoyé à l'examen d'une Commission composée de MM. Duméril, Serres et Andral.

MÉMOIRES PRÉSENTÉS.

PHYSIOLOGIE. — *Deuxième Note sur la vitesse de propagation de l'agent nerveux; par M. H. HELMHOLTZ (de Königsberg).*

(Commission précédemment nommée.)

« Dans une précédente Note, *Comptes rendus* (tome XXX, page 204), j'ai fait connaître une méthode propre à mesurer le temps qui s'écoule entre l'irritation électrique d'un nerf moteur et la contraction du muscle. J'ai donné depuis, dans les Archives d'Anatomie et de Physiologie de M. Jean Müller, de Berlin, la description détaillée des appareils à l'aide desquels cette méthode a été mise en pratique, et des résultats auxquels elle a conduit. Qu'il me soit permis d'en rappeler ici deux des plus importants.

» 1°. Quand une décharge électrique instantanée a traversé un muscle de la vie animale, ou bien le nerf qui s'y ramifie, il se passe d'abord un temps pendant lequel aucun effet appréciable n'est produit. Ce temps écoulé, la tension du muscle s'accroît par degrés, atteint un maximum et décline enfin pour revenir à son point de départ, correspondant à l'état de repos du muscle. Dans les grenouilles, j'ai trouvé 0^s,01 pour la durée du laps de temps qui subsiste entre l'irritation et la première manifestation des effets mécaniques du muscle. De là jusqu'au maximum, il y a 0^s,08; enfin le déclin de la tension du muscle, jusqu'à son relâchement complet, dure de 0^s,3 à 1 seconde entière. On voit donc que la différence qu'on a cru jusqu'ici devoir admettre entre le mode d'action des muscles de la vie animale et de ceux de la vie organique est illusoire. Les premiers, comme les derniers, n'agissent qu'un certain temps après le commencement de l'irritation, et, dans les deux espèces de muscles, la durée des effets de l'irri-

tation dépasse de beaucoup celle de l'irritation elle-même. Mais, dans les muscles de la vie organique, les trois périodes de la contraction, celle qu'on peut appeler *du temps perdu*, celle de l'accroissement et celle du déclin de la tension, se comptent par secondes entières, si ce n'est par minutes, tandis que dans les muscles de la vie animale les mêmes périodes se comptent par centièmes de seconde.

» 2°. En faisant agir sur différents points d'un nerf moteur un courant électrique suffisamment énergique, on parvient à produire des contractions tout à fait identiques quant à la grandeur de leur maximum, ainsi qu'à la durée de leurs deux dernières périodes. Mais, chose remarquable, la première période, celle que j'ai appelée *du temps perdu*, se trouve augmentée, par rapport à ce qu'elle était lors de l'irritation du muscle lui-même, d'une fraction de temps minime, à la vérité, mais pourtant bien appréciable à mes appareils; et cette fraction est d'autant plus grande, que le point du nerf qu'on a irrité est plus distant de l'insertion au muscle. J'ai démontré dans mon *Mémoire* que cette augmentation du temps perdu entre l'irritation et l'effet mécanique produit ne peut être rapportée uniquement qu'au plus grand trajet que l'agent nerveux est censé alors parcourir dans le nerf. Cette augmentation fournit donc un moyen de mesurer la vitesse de propagation de l'agent nerveux. Cette vitesse, en général, n'est que très-modique, et certainement fort inférieure à ce que l'on avait toujours imaginé jusqu'ici. En effet, dans les grenouilles, elle ne serait, d'après mes mesures, que d'à peu près 26 mètres par seconde.

» Ces résultats ont été obtenus en se servant de l'ingénieux procédé électromagnétique de M. Pouillet pour la mesure des petites fractions de temps. Toutefois, cette méthode, dans son application aux expériences de ce genre, ne laisse pas de présenter de grandes difficultés. Pour mettre, par son moyen, les précédents résultats à l'abri de toute contestation, il faut se livrer à des séries d'observations longues et pénibles. J'ai donc cherché une autre méthode plus expéditive, et j'ai été assez heureux pour en trouver une qui, fort simple en principe et beaucoup plus facile à mettre en pratique, permet de démontrer les mêmes faits dans l'espace de quelques minutes et à l'aide d'un petit nombre d'expériences seulement. Voici en quoi consiste cette méthode, qui repose, d'ailleurs, sur l'emploi déjà connu du cylindre tournant de Thomas Young.

» Qu'on imagine un cylindre en verre, travaillé au tour, tournant autour de son axe vertical avec une vitesse uniforme que lui imprime un mouvement d'horlogerie à pendule conique. La surface latérale du cylindre est

enduite de noir de fumée, et un style d'acier est disposé vis-à-vis d'elle, à une très-petite distance, sans toutefois la toucher autrement qu'au gré de l'expérimentateur. Ce style est susceptible d'un mouvement vertical; il communique, par un système de leviers, au tendon d'Achille du muscle gastrocnémien d'une grenouille convenablement suspendue dans la proximité du cylindre. On comprend aisément que le muscle, dans ses contractions, en faisant s'élever le style, peut tracer sur le cylindre des courbes dont les coordonnées horizontales sont proportionnelles au temps, et les coordonnées verticales au raccourcissement du muscle. Ces courbes présentent, en général, une branche ascendante, un maximum et une branche descendante qui, après quelques légères ondulations, va se confondre insensiblement avec l'axe des abscisses.

» Il sera utile, d'abord, de déterminer sur cet axe la véritable origine des courbes, c'est-à-dire le point de l'abscisse qui correspond à l'instant de l'irritation nerveuse. On y réussit en faisant en sorte que ce soit le cylindre lui-même qui, en un point donné de sa rotation, détermine la contraction en donnant lieu, par un mécanisme quelconque, à une décharge électrique. Dans mon appareil j'ai adapté, à l'axe de rotation, un disque métallique assez volumineux, qui agit comme volant, pour rendre plus uniforme le mouvement du cylindre. Le bord de ce disque est armé d'une dent proéminente qui, d'ordinaire, parcourt librement le cercle qu'elle décrit autour de l'axe de rotation. Mais quand les choses sont disposées pour cela, la dent vient renverser un levier extrêmement léger, dont la chute, dans son premier instant, rompt le circuit d'une pile et réveille, par suite, un courant d'induction volta-électrique. Ce courant va traverser le nerf sciatique et fait naître à son tour une contraction du muscle gastrocnémien. Pour savoir à quel point de l'abscisse correspond l'instant précis de l'irritation nerveuse, il n'y a qu'à ralentir le mouvement du cylindre jusqu'à ce que sa circonférence ne se déplace plus sensiblement pendant toute la durée d'une contraction. Alors évidemment, au lieu d'une courbe, le style, dans les contractions du muscle, ne tracera plus sur le cylindre qu'une droite verticale, et le point d'intersection de cette droite et de l'abscisse sera le point cherché ou la véritable origine des courbes.

» Animant ensuite le cylindre d'une plus grande vitesse, voici ce que l'on observe : la branche ascendante de la courbe tracée dans l'acte de la contraction ne surgit pas de l'abscisse au point précis auquel a lieu l'irritation nerveuse, mais elle reste d'abord confondue avec l'abscisse, dans un certain trajet, à partir de l'origine. Au bout de ce trajet, l'abscisse se

dédouble pour ainsi dire, et la branche ascendante prend naissance. Voilà donc la période du temps perdu dans les contractions des muscles de la vie animale rendue également manifeste à l'aide de la nouvelle méthode. D'ailleurs, tant qu'on ne change rien au dispositif de l'expérience et que le muscle jouit de toute sa vigueur, toutes les courbes successivement tracées coïncident exactement. Il n'en saurait être autrement, puisque le cylindre occupe toujours identiquement la même position vis-à-vis du style à l'instant de la contraction.

» Supposons maintenant que l'expérience ait été faite en opérant sur un point A du nerf le plus près possible de l'insertion au muscle. Sans rien changer au reste de l'appareil, apportons-y cette seule modification, savoir, que le courant aille cette fois-ci stimuler un point B du nerf le plus distant possible de la même insertion. En répétant l'expérience, on obtient encore une courbe, d'une forme absolument congruente à la dernière, tracée en irritant le point A. Mais la nouvelle courbe se trouve déplacée latéralement par rapport à l'autre, dans le sens des abscisses positives, d'une quantité égale pour tous ses points; ou bien, ce qui revient au même, la partie de l'abscisse qui répond au temps perdu, comprise entre l'origine et le point de dédoublement, est plus grande pour la courbe qui appartient au point B que pour celle qui appartient au point A. Il faut ajouter que leur situation relative n'est pas changée, si l'on commence par irriter le point B et finit par A. On voit donc que l'action musculaire reste tout à fait la même dans les deux cas, soit qu'on irrite en A, soit en B; dans les conditions de l'expérience, cette action, en effet, est entièrement indépendante de la distance du point stimulé du nerf, comptée à partir de l'insertion au muscle. Je ne crois pas, d'après cela, que l'on puisse raisonnablement attribuer le déplacement latéral de la courbe, dans le cas du point B stimulé, à autre chose qu'au plus long trajet que l'agent nerveux est alors censé parcourir dans le nerf pour venir opérer la contraction du muscle. Inutile de dire, au reste, que les mesures de vitesse de l'agent nerveux, obtenues par ce nouveau moyen, s'accordent parfaitement avec celles fournies par la méthode de M. Pouillet. »

PHYSIQUE. — *Observations sur la pénombre produite par la lumière solaire, faites pendant l'éclipse du 28 juillet 1851; par M. A. BAUDRIMONT.*

(Commissaires, MM. Mathieu, Laugier, Mauvais.)

« Ayant entrepris des observations sur la pénombre produite par la lumière solaire lorsqu'elle passe près des arêtes des corps terrestres, j'ai