

LA STRUCTURE DE LA FIBRE NERVEUSE: UN PROJET OPTIMAL

Alexandru TIMOTIN*

Romanian Academy
E-mail: altim@pcnet.pcnet.ro

La structure de la fibre nerveuse des animaux vertébrés, comprend une suite périodique de *tronçons passifs*, de même longueur (des segments d'axone entourés par des gaines isolantes de myéline) qui sont séparés par des *courtes portions actives* - les *noeuds de Ranvier* - où la membrane de l'axone est mise à nu et le signal nerveux est refait à son amplitude initiale. Dans cette note on propose une méthode de calcul analytique de la vitesse moyenne V des impulsions nerveuses et on démontre que les proportions géométriques des tronçons passifs ont des valeurs optimales qui assurent le maximum de cette vitesse. Ces valeurs sont proches de celles fournies par l'expérience.

1. STRUCTURES DES FIBRES NERVEUSES

La *fibre nerveuse des invertébrés* (fig.1a), c'est à dire le prolongement unique et homogène du neurone appelé *axone* - présente une *structure continue* [1][2][3], analogue à celle d'un câble coaxial. Le conducteur intérieur (A) est l'axoplasme, le diélectrique est la membrane (l'axolemme, d'une épaisseur $m \sim 8$ nm) et le conducteur extérieur (E) est le milieu périaxonal (fig.1a). L'inductance linéique de ce câble est négligeable. Le signal transmis, appelé *potentiel d'action*, $u(x,t) = V_A - V_{A_0}$, est une impulsion du potentiel V_A de l'axoplasme, par rapport à son *niveau de repos* V_{A_0} (-45...-55 mV) (fig.1c). Au cas d'un processus passif ce signal serait fortement affaibli, principalement à cause des pertes Joule dans l'axoplasme.

Mais la membrane est un isolant *sélectif* (pour les ions de sodium Na^+ seulement) et *instable*, constituant une couche électrique *active*, qui assure la compensation de l'affaiblissement du signal ou, plutôt, sa *réfection* en tout point x , suite à un *processus spécifique et violent* d'échange des ions Na^+ (au repos, en déficit dans l'axoplasme), K^+ et autres, avec le milieu extérieur. Ce processus, de conduction active et non-linéaire, décrit initialement par le système d'équations de Hodgkin et Huxley [1][3] [6][7][8] (et qui sera noté avec le symbole **HH**) se déclenche dès que la valeur du signal $u(x,t)$ dépasse un certain *seuil* $U_S > 0$, donc dès que la tension appliquée à la membrane $V_A - V_E$ descend en valeur absolue au dessous d'une valeur critique $U_{SM} = |V_{A_0}| - U_S > 0$.

Suite au processus **HH**, l'impulsion $u(x,t)$, qui se propage, conserve sa forme et son niveau de crête U_m (~100 mV), au dessus du niveau de repos V_{A_0} . Jusqu'à l'atteinte du seuil, le signal se transmet par *diffusion passive*, avec des durées de l'ordre $\tau = r.c \cdot l \sim 1/D^2$, où l est la distance de transmission, r et c sont respectivement la *résistance linéique* et la *capacité linéique* de l'axone et D est son diamètre extérieur. Afin d'assurer des constantes de temps faibles, d'importance *vitale* pour l'animal, ce diamètre atteint 1 mm, au cas des grands céphalopodes marins.

En tenant compte du processus **HH**, l'équation de diffusion du signal nerveux le long de l'axone est

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = r.c \frac{\partial u}{\partial t} + r.g u + r.y(t) \quad (1)$$

où $y(t)$ est l' *injection linéique de courant* fournie par le système différentiel non-linéaire **HH**, qui ne sera pas détaillé ici, car notre approche ne requiert que le front du potentiel d'action $u(0,t)$, $t \in (0, T_m)$, fig.1c.

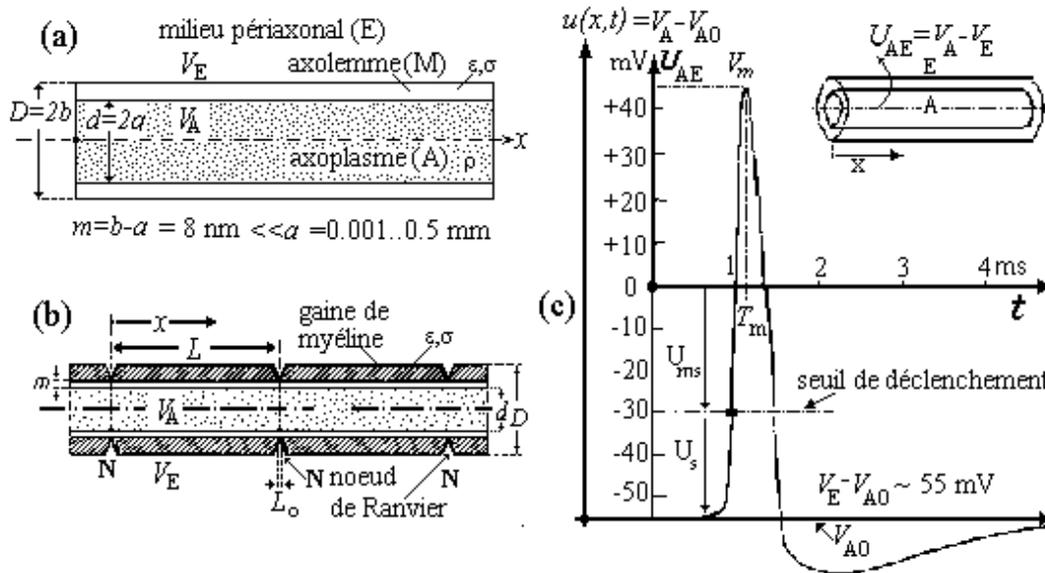


Fig.1 Structure lisse (a) de l'axone des invertébrés et structure myélinisée (b) de l'axone des animaux vertébrés. Potentiel d'action (c) d'un axone sans gaine de myéline ou dans les noeuds de Ranvier de l'axone avec myéline.

La fibre nerveuse des animaux vertébrés (fig.1b) présente une structure bien plus complexe [1][3][8]. Lors de l'évolution biologique conduisant aux *vertébrés*, l'encombrement du "canal de câbles" représenté par le creux de la colonne vertébrale et le nombre accru de fibres contenues ont imposé une réduction drastique du diamètre D de la fibre, à quelques $20 \mu\text{m}$. Pour réduire aussi le produit $r.c$ (donc les délais de réponse) il a fallu compenser l'accroissement de la résistance r (proportionnelle à $1/d^2$) par une réduction de la capacité c , en augmentant mille fois l'épaisseur du *diélectrique*. Ceci a été obtenu en entourant l'axone par une gaine isolante. D'autre part, cette gaine a dû être interrompue périodiquement pour maintenir des *zones de contact* du milieu extérieur avec l'axolemma, la seule capable de déclencher le potentiel d'action.

Ainsi, cette fibre nerveuse, comprend une suite de *tronçons coaxiaux passifs*, les *entre-noeuds*, de longueur L - des segments d'axone entourés par des gaines de myéline (les *cellules de Schwann*) qui bloquent les propriétés actives de la membrane et où le signal est transmis en s'atténuant - tronçons séparés par des *portions actives* mille fois plus courtes (les *noeuds de Ranvier*) où la membrane active de l'axone est à nu et le signal est refait à son amplitude initiale. La fibre myélinisée est une ligne coaxiale à "répéteurs".

En analysant la "microstructure" des tronçons passifs, Al. Ciure° a mis en évidence [4] une organisation spécifique, avec des fonctions non encore élucidées. La gaine de myéline, obtenue par l'enroulement multiple des cellules de Schwann, est une alternance de couches isolantes et conductrices communicantes, ce qui crée des voies conductrices hélicoïdales, pouvant présenter des effets d'induction et oscillatoires à haute fréquence, non pris en compte dans les études courantes [5][6][7][8][9][10] sur la fibre.

2. LA VITESSE MOYENNE DU SIGNAL DANS LA FIBRE MYÉLINISÉE

Suite à la présence de la gaine isolante, en chaque tronçon, le signal vérifie l'équation des télégraphistes pour câbles (à effets d'induction négligeables), qui est une *équation de diffusion* linéaire:

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = r.c \frac{\partial u}{\partial t} + r.g u \quad (2)$$

Lors de l'application, dans un premier noeud, d'une tension d'entrée représentant le *potentiel d'action*

$$U_1(t) = u(0, t) \quad (3)$$

la solution $u(x, t)$ peut atteindre dans le second noeud ($x=L$) le niveau de seuil, $u(L, t) = U_s$. Dans ce noeud se déclenche alors un autre potentiel, identique au précédent, mais retardé avec le *temps de $\ddot{A}T$* (fig.2a):

$$U_2(t) = u(L, t) = u(0, t - \Delta t) = U_1(t - \Delta t) \quad (4)$$

L'atténuation est assez forte sur quelques millimètres, de sorte qu'il existe une longueur maximale L_{\max} du tronçon au delà de laquelle le signal n'atteint plus le niveau de seuil dans le second noeud $u(L, t) < U_s$ et le signal nerveux ne se transmet plus. Si $L < L_{\max}$ la transmission a lieu avec la *vitesse moyenne* sur un tronçon:

$$V = \frac{L}{\Delta T} = \frac{L}{T_2 - T_1 + \Delta t_0} \quad (5)$$

où T_1 et T_2 sont les *durées d'atteinte* du niveau de seuil (fig.2a) par les tensions $U_1(t) = u(0, t)$ et $U_2(t) = u(L, t)$

tandis que $\ddot{A}t_0$ est un *éventuel retard supplémentaire* dans le déclenchement du processus **HH**. Si $\ddot{A}t_0 > 0$, la vitesse s'anule lorsque $L \rightarrow 0$. Nous allons montrer que cette limite existe même lorsque $\ddot{A}t_0 = 0$.

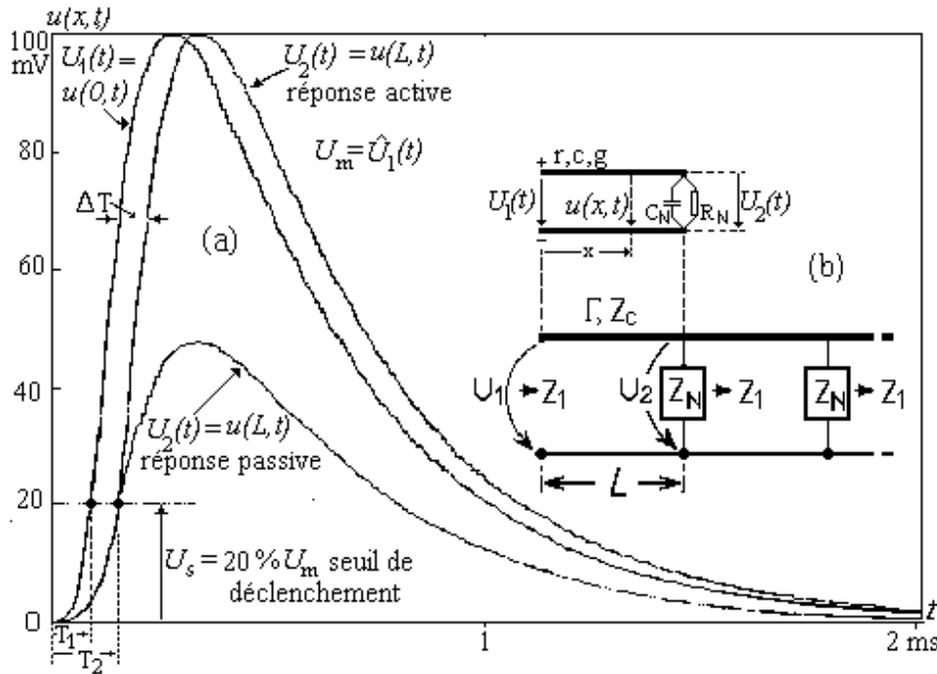


Fig.2. Calcul de la durée de diffusion $\Delta T = T_2 - T_1$, sur un tronçon myélinisé (a), à partir des durées d'atteinte du niveau de seuil U_s par la tension d'entrée $U_1(t)$ et par la tension de sortie $U_2(t)$ (de réponse).

La tension de réponse est calculée avec les schémas équivalents électriques passifs (b) d'un tronçon et de la chaîne répétitive de quadripôles qui constitue la fibre nerveuse.

Au delà du point d'atteinte du seuil, $U_2 = U_s$, la tension obtenue en absence du processus **HH**, serait la *réponse passive* du tronçon. En présence de ce processus, on obtient la *réponse active*, qui reproduit la tension U_1 avec le retard de diffusion ΔT , calculé ici en absence d'un retard supplémentaire ($\ddot{A}t_0 = 0$)

Les biologistes ont observé une remarquable invariance de certaines proportions géométriques des tronçons myélinisés ([3][7][8][9][10][11]), vérifiées par des fibres fort différentes (batraciens, félidés):

$$\boxed{\frac{d}{D} = 0.7 \quad ; \quad \frac{L}{D} \cong 100 \pm 10} \quad (6)$$

Ceci suggère l'existence d'une *optimisation* dans la "conception" de la fibre, autant du point de vue transversal, donc du rapport d/D , que du point de vue longitudinal, donc du rapport L/D et par conséquent de la longueur L , dont les valeurs expérimentales sont de l'ordre de 1 - 2.5 mm.

3. ÉTUDE ÉLECTRIQUE DE LA TRANSMISSION PASSIVE DU SIGNAL DANS LA FIBRE

Nous voulons prouver que la structure de la fibre myélinisée est telle que la vitesse V des impulsions nerveuses présente un maximum pour certaines proportions L/D et d/D et que ces proportions optimales, ainsi que les vitesses respectives, correspondent aux valeurs expérimentales identifiées par les biologistes.

L'expression (5) de la vitesse du potentiel d'action contient les valeurs des *durées d'atteinte* du niveau de seuil (T_1 et T_2), donc requiert la connaissance des fonctions $U_1(t) = u(0,t)$ et $U_2(t) = u(L,t)$. La première est le *front du potentiel d'action*, supposé donné dans l'intervalle $t \in (0, T_m)$, car $U_s < U_m$. La seconde devra être calculée pour $t \in (0, T_2)$, intervalle dans lequel le niveau de seuil reste non-atteint dans le second noeud de même que dans tous les noeuds ultérieurs. Le calcul pourra être fait avec le schéma électrique répétitif de la fig.2b, avec les méthodes classiques de l'étude du régime transitoire des circuits linéaires.

Afin de développer une approche analytique on a représenté le *front d'onde* (3) par une expression approchée. Très commodes s'avèrent les solutions fondamentales, impulsives, de l'équation (2), notamment:

$$I) \quad u_{i1}(t) \text{ due à l'application en amont (en } x = -\alpha) \text{ d'une impulsion de tension } u(-\alpha, t) = C \delta(t) \quad (7a)$$

$$II) \quad u_{i1d}(t) \text{ due à l'application (en } x = -\alpha) \text{ d'une impulsion-dérivée de tension } u(-\alpha, t) = K \delta'(t) \quad (7b)$$

Ces fonctions sont normalisées à la valeur de crête $U_m = 100$ mV. Elles dépendent en outre de deux constantes: le *temps de montée* T_m et un *temps de relaxation* τ_g . La meilleure approximation du *front du potentiel d'action* (donc pour $0 < t < T_m$) a été fournie par la tension impulsion-dérivée $u_{i1d}(t)$.

On étudie le *processus transitoire* de diffusion du signal déclenché dans un premier noeud le long du "câble coaxial passif" représenté par l'entre-noeud, avec l'équation *linéaire* (2), jusqu'au moment où le seuil est atteint dans le noeud d'arrivée. L'étude utilise la transformation de Laplace $F(p) = \mathcal{L}\{f(t)\}$. Le signal est transmis par une ligne à structure périodique, linéaire et passive. Cette ligne (fig.2b) est une suite de tronçons identiques de longueur L , à paramètres répartis (avec les valeurs linéiques r, c et g), séparés par des noeuds de longueur $L_0 \ll L$, qui présentent une capacité transversale C_N (de l'axolème) en parallèle avec une résistance R_N , donc une impédance $Z_N(p)$. Suite à la périodicité admise, l'impédance d'entrée $Z_1(p)$ de chaque tronçon est la même, tandis que celle de sortie résulte de la mise en parallèle de $Z_N(p)$ avec $Z_1(p)$. On obtient ainsi, avec les équations opérationnelles du tronçon, les expressions suivantes:

$$Z_N(p) = R_N / (1 + p \cdot R_N C_N) \quad \text{l'impédance du noeud (inversement proportionnelle à } L_0) \quad (8)$$

$$Z_C(p) = (r / (g + pc))^{1/2} \quad \text{l'impédance caractéristique de la ligne passive} \quad (9)$$

$$\Gamma(p) = L (r(g + pc))^{1/2} \quad \text{l'exposant de transfert du tronçon de ligne } (L) \quad (10)$$

$$z_n(p) = Z_N(p) / Z_C(p) \quad \text{la valeur relative à } Z_C \text{ de l'impédance du noeud} \quad (11)$$

L'impédance *caractéristique* de la chaîne répétitive de quadripôles est donnée par l'expression

$$Z_1(p) = Z_C(p) \cdot \frac{\sqrt{1+4 z_n(p) \cdot (z_n(p) + \text{cth } \Gamma(p))} + 1}{2(z_n(p) + \text{cth } \Gamma(p))} \quad (12)$$

et la fonction de transfert d'un tronçon résulte:

$$H(p) = U_2(p) / U_1(p) = \text{ch } \Gamma(p) - \text{sh } \Gamma(p) \cdot \frac{\sqrt{1+4 z_n(p) \cdot (z_n(p) + \text{cth } \Gamma(p))} - 1}{2 z_n(p)} \quad (13)$$

Par l'inversion numérique [12] de l'image $U_2(p)$, on obtient la tension de sortie instantanée cherchée,

$$U_2(t) = \mathcal{L}^{-1}\{U_2(p)\} = \mathcal{L}^{-1}\{H(p) \cdot U_1(p)\} \quad (14)$$

qui rend possible le calcul du temps T_2 avec la condition d'atteinte du seuil, $u(L, T_2) = U_2(T_2) = U_s$.

4. LA FONCTION MAXIMISÉE PAR LA STRUCTURE DE LA FIBRE

Il a été démontré que la vitesse est proportionnelle au diamètre extérieur D de la fibre [10]. Partant, le rapport V/D est une fonction F des facteurs de forme L/D et d/D . Cette fonction:

$$\boxed{\frac{V}{D} = F\left(\frac{L}{D}, \frac{d}{D}\right)} \quad (16)$$

doit être maximisée à fin d'obtenir la structure géométrique optimale: *celle qui assure la vitesse maximum*.

L'étude a été poursuivie pour une *fibre-type*, ayant (sauf exception explicite) les données de référence:

$$\boxed{r = 6 \text{ M}\Omega/\text{mm}, c = 2 \text{ pF}/\text{mm}, g = 1/290 \text{ }\mu\text{S}/\text{mm}, C_N = 2.5 \text{ pF}, R_N = 30 \text{ M}\Omega, d/D = 0.7, L/D = 100} \quad (17)$$

et en particulier les dimensions fréquemment mentionnées $L = 2 \text{ mm}$, $D = 20 \text{ }\mu\text{m}$. Le front du potentiel d'action, du type (7a) ou (7b), était en général caractérisé par les valeurs:

$$T_m = 0.3 \text{ ms}, \Delta t_0 = 0 \quad (18)$$

et par cinq *niveaux de seuil relatifs* (ce niveau étant en général mal précisé dans la littérature disponible):

$$S = U_s / U_m = 20\%, 25\%, 30\%, 35\%, 40\% \quad (19)$$

Influence du facteur de forme longitudinal. Dans les conditions (17,18,19), mais avec L variable, on a calculé la dépendance de la vitesse par rapport au facteur de forme L/D , en la représentant par la famille de fonctions $V = V(L)$, (pour, $d/D = 0.7$, $D = 20 \text{ }\mu\text{m}$) paramétrisée d'après les valeurs du niveau de seuil (19).

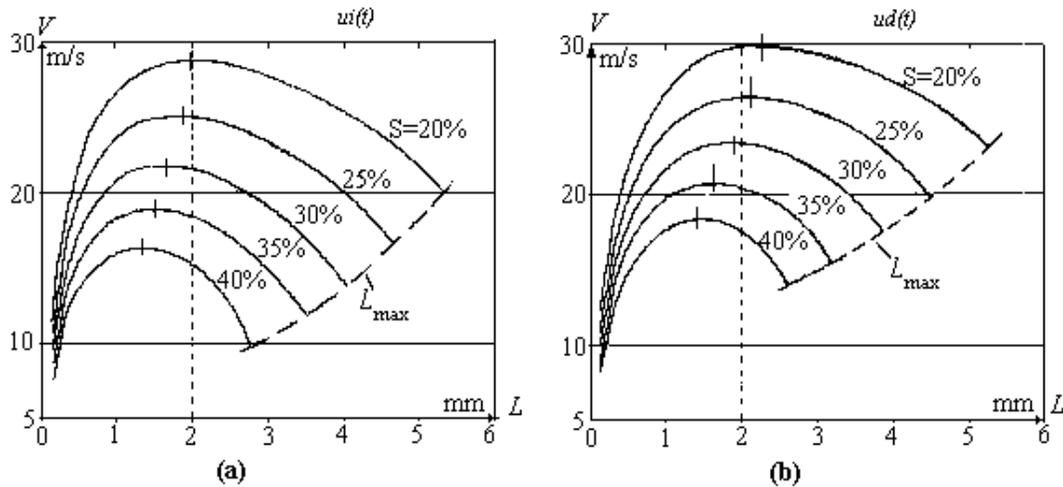


Fig.3 La fonction $V(L)$, pour 5 niveaux de seuil, suite à l'application du modèle (7a) $u(0,t) = u_{1i}(t)$ du potentiel d'action (a), ou suite à l'application du modèle (7b) $u(0,t) = u_{1d}(t)$ du même potentiel (avec le même $T_m = 0.3$ ms)

La dépendance de la vitesse par rapport à la longueur du tronçon est influencée *en premier lieu* par:

- Le modèle théorique $u_1(t) = u(0,t)$ (7) choisi pour le front du potentiel d'action (fig. 3)
- Le temps de montée T_m (fortement dépendant de la température) et le seuil de déclenchement S
- Un éventuel retard Δt_0 au déclenchement du potentiel d'action, après l'atteinte du seuil
- Les paramètres électriques du noeud C_N et R_N , qui caractérisent la "charge concentrée" du noeud

On a testé ces influences pour différentes valeurs des paramètres respectifs, en obtenant des familles de courbes $V(L)$ similaires à celles de la fig.3, avec les propriétés suivantes:

Toutes les courbes partent de l'origine ($\lim_{L \rightarrow 0} V(L) = 0$) et sont limitées aux longueurs L_{\max} au delà desquelles le niveau de seuil n'est plus atteint. Toutes les courbes présentent un maximum *unique* et *net*. Il existe donc un problème bien défini d'optimisation géométrique longitudinale pour une vitesse moyenne maximale. L'optimisation est significative pour les temps de réponse de l'animal. Les valeurs optimales obtenues sont assez peu influencées par les données mal connues. Un autre choix de la valeur $d/D=0.7$, du facteur de forme transversal, ne modifie pas ces conclusions. L'introduction d'un retard de déclenchement Δt_0 n'est pas nécessaire pour l'existence du maximum. Un "retard" implicite associé au démarrage "lent" de la tension diffusée $U_2(t)$, est engendré par la *réflexion avec changement de signe* du signal, à la fin du tronçon. Les valeurs optimales trouvées correspondent aux valeurs citées dans la littérature [3][8][9][10][11]. Le niveau de seuil qui assure la cohérence de ces résultats est de l'ordre de 20%..30%.

Influence du facteur de forme transversal d/D . Dans les conditions (17), mais avec d/D variable, on a calculé la dépendance $V = f(d/D)$, pour $D=15 \mu\text{m}$, paramétrisée d'après les valeurs du facteur de forme longitudinal $L/D \in (10, 260)$ - donc de la longueur $L \in (0.15\text{mm}, 3.9 \text{ mm})$. Pour le niveau de seuil $S = 20\%$ cette famille de courbes est tracées dans les fig.4a ($L \leq 1.5 \text{ mm}$) et 4b ($L \geq 1.5 \text{ mm}$).

L'étude des familles de courbes $V = f(d/D)$, pour diverses valeurs des paramètres, conduit à des conclusions analogues à celles de l'étude des fonctions $V = f(L/D)$: Les courbes partent de l'origine, $f(0) = 0$, et présentent un maximum unique et net. Il existe donc un problème bien défini d'optimisation géométrique transversale, qui assure une vitesse maximale. Pour toutes les longueurs suffisamment grandes $L/D > 100$ le facteur de forme transversal optimum a *exactement* la valeur $d/D = 0,7$, mesurée par les biologistes.

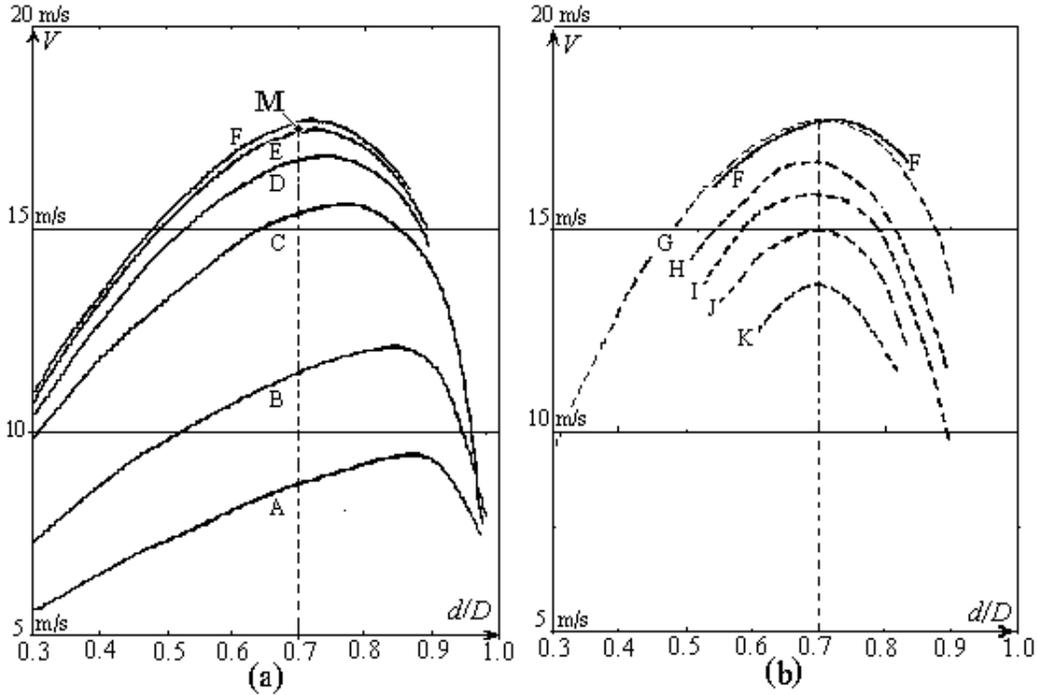


Fig.4 La dépendance calculée de la vitesse V par rapport au facteur de forme transversal d/D , pour les données de la fibre étudiée par Goldman et Albus[10], en prenant le niveau de seuil relatif $S=20\%$ et $R_N = 33.3 \text{ M}\Omega$. La famille de courbes est paramétrisée d'après le facteur de forme longitudinal L/D dont les valeurs sont:

- (a) 10 (A), 20 (B), 50 (C), 70 (D), 90 (E), 100 (F) - lignes à traits continus
 (b) 150 (G), 200 (H), 220 (I), 240 (J), 260 (K) - lignes à traits interrompus

Le point M des valeurs empiriques ($L/D = 92$, $d/D = 0.7$, $D=15 \mu\text{m}$) se trouve tout près du maximum calculé.

Relief de la fonction maximisée. Un représentation suggestive de la fonction (16) prend en compte son domaine de définition bidimensionnel $D = (0, L_{\text{max}}/D) \times (0,1)$, en y traçant les courbes de niveau du quotient V/D . On obtient ainsi un relief, qui présente un seul maximum, assez bien défini. Un exemple, provenant des fibres étudiées par Goldman et Albus [10], est présenté dans la fig.5. Le point du *maximum calculé* M' a l'ordonnée expérimentale $d/D=0.7$ et l'abscisse $L/D = 125$ suffisamment près de la valeur expérimentale $L/D = 92$, car l'erreur sur la vitesse maximum reste très faible ($30/1365 \approx 2\%$), la crête du relief étant très aplatie.

Comparaison avec d'autres méthodes de calcul. Une confirmation des longueurs optimales et des vitesses maximum calculées dans cette note a été obtenue par comparaison avec les résultats de l'intégration numérique de l'équation de diffusion associée au processus non-linéaire HH , [10],[9], présentées dans les fig. 6a et 6b pour des fibres assez différentes (et à des températures θ différentes):

Données des deux types de fibre analysées (ayant le même facteur de forme transversal $d/D = 0.7$):

Paramètre	r	c	g	R_N	C_N	T_m	D	L	V	θ
unité	$\text{M}\Omega/\text{mm}$	pF/mm	$\mu\text{S}/\text{mm}$	$\text{M}\Omega$	pF	ms	μm	mm	m/s	$^\circ\text{C}$
(a) Goldman	12,703	1.6	1/290	40	1.649	0,4	15	1,38	18,9	20
(b) FitzHugh	15,0	1.6	1/290	50	1,5	0,9	21,7	2	11,9	6,3

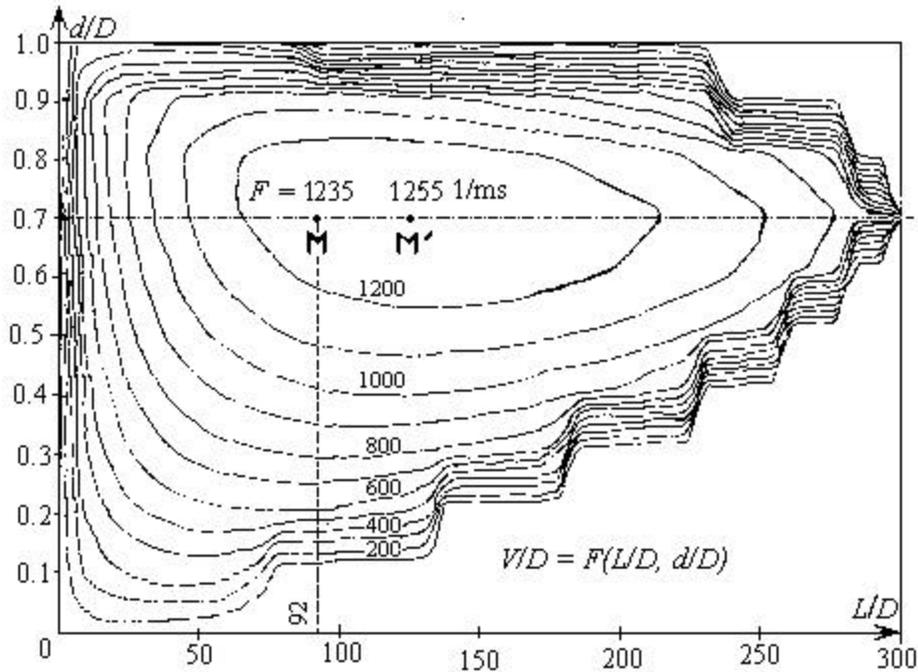


Fig.5 Relief de la fonction (16) des variables L/D et d/D qui est maximisée par la structure géométrique naturelle d'une fibre nerveuse de vertébré. Les courbes de niveau sont celles de valeurs calculées, V/D . Les calculs ont utilisé les données de [10], avec les paramètres du noeud $C_N=1.649$ pF, $R_N=40$ M Ω et $D=15$ μ m

Le point M' est le maxium calculé ci-dessus qui atteint $V = 18.8$ m/s pour $L/D = 125$, $d/D = 0.7$.

Le point M des valeurs *empiriques* correspond à $V = 18.5$ m/s pour $L/D = 92$, $d/D = 0.7$.

La forme dentelée des bords du relief est due a une interpolation grossière vers la limite $L = L_{max}$

Dans les deux cas, les fronts du potentiel d'action ont été modélisés assez bien par des tensions impulsions dérivées $u_{dl}(t)$, V.(7b), avec les temps de montée (a) $T_m = 0,4$ ms ($\theta=20$ °C), ou (b) $T_m = 0,9$ ms ($\theta=6.3$ °C). Les longueurs L et les vitesses V étaient très proches de celles calculées ici pour les conditions de maximum de la vitesse, au niveau de seuil relatif $S = 20\%$ (proche de celui indiqué en [9]).

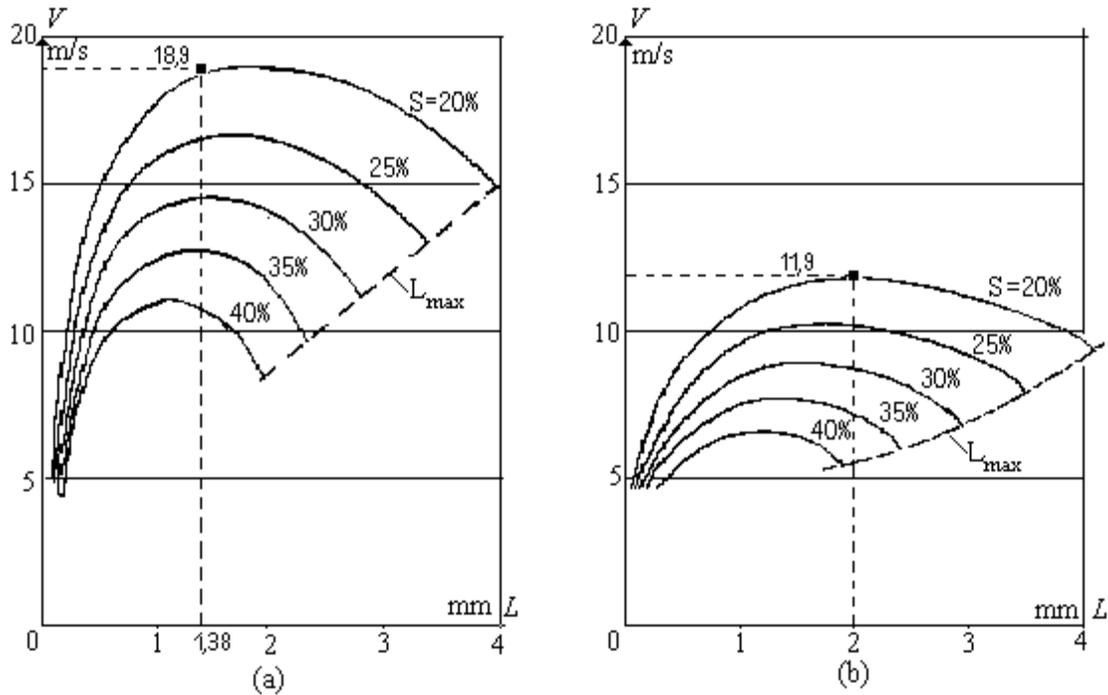


Fig.6 Variation de la vitesse $V(L)$ avec la longueur internodale L , en deux cas, traités dans la littérature par intégration des équations du type **HH**, avec des codes de calcul différents: (a) [10] et (b) [9]. Les résultats obtenus dans ces travaux, figurés par des petits carrés noirs, correspondent aux vitesses maximums fournies par notre méthode.

CONCLUSIONS

Lors du passage des invertébrés aux vertébrés, la nature a réalisé une mutation de la structure de la fibre nerveuse, en remplaçant une fibre lisse limitée par une membrane active – qui assurait la réflexion continue du potentiel d'action, au fur et à mesure de sa propagation – avec une suite répétitive de tronçons passifs, entourés par une couche isolante – le long des quels le signal s'atténuait – séparés par de très courtes portions dénudées et actives, les noeuds de Ranvier, où le potentiel d'action se déclenchait de nouveau atteignant son amplitude initiale.

En supposant qu'en chaque noeud le potentiel d'action est déclenché dès que le signal, transmis par diffusion, atteint un niveau de seuil, nous avons démontré que la *vitesse* moyennes V des impulsions nerveuses est calculable d'après le temps de transmission de la valeur du niveau de seuil et *présente un maximum assez net* pour certaines proportions géométriques du tronçon myélinisé. La méthode de calcul de cette vitesse résout un problème électrique de diffusion linéaire et ne requiert pas la résolution des équations du processus Hodgkin-Huxley. Les proportions optimales obtenues, de même que les valeurs respectives de la vitesse, correspondent aux valeurs expérimentales observées par les biologistes.

C'est un problème d'*optimisation géométrique de la structure de la fibre*, que la nature a résolu par l'évolution biologique, lors du développement de la colonne vertébrale, afin d'assurer des vitesses plus grandes avec des fibres plus minces. L'optimisation est significative pour les temps de réponse de l'animal.

L'auteur exprime sa gratitude au dr.ing. Alexandru Ciure^o, du laboratoire de Biophysique de l'Université de Médecine et Pharmacie de Bucarest, qui a proposé le thème de cette étude et a soutenu son traitement par de nombreuses discussions compétentes et instructives. L'auteur remercie son collaborateur

dr.ing. Gabriel Segărceanu de l'Université Polytechnique de Bucarest, qui a mis au point des méthodes efficaces d'inversion numérique de la transformation de Laplace, utilisées dans ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

1. COLE, K.S., *Membranes, Ions and Impulses*. University of California Press, Berkeley 1968
2. VILLEGAS, R., VILLEGAS, G.M., *Les couches superficielles de la fibre nerveuse du calmar*. Actualités neurophysiologiques. Sixième série, 1965, Masson, Paris
3. PLONSEY, R., BARR, R., *Bioelectricity - A Quantitative Approach*. Plenum Press, New York, 1988
4. CIUREȘ, A., *The Schwann Cell: A grease bead or more?*. Rev.Roum.Neur., 1973, Vol.10, 4, 253-256
5. CLARK, J., PLONSEY, R., *The extracellular potential field of the single active nerve fiber in a volume conductor*. Biophysical Journal, 1968, Vol.8, No.7, 842-864
6. COOLEY, J.W., DODGE, F.A., *Digital computer solutions for excitation and propagation of the nerve impulse*. Biophysical Journal, 1966, Vol.6, No. 5, 583-599
7. ADELMAN JR., W.J., FITZHUGH, R., *Solutions of the Hodgkin-Huxley equations modified for potassium accumulation in a periaxonal space*. Federation of American Soc. for Exper.Biol., Federation Proceedings Vol. 34, No.5, April 1975, 1322-1329
8. PICKARD, W.F., *On the Propagation of the Nervous Impulse Down Medullated and Unmedullated Fibers*. J.Theoret. Biology (1966) 44, 30-45
9. FITZHUGH, R., *Computation of impulse initiation and saltatory conduction in a myelinated nerve fiber*. Biophysical Journal 1962, Vol. 2, No.1, 11-21
10. GOLDMAN, L., ALBUS, J.S., *Computation of impulse conduction in myelinated fibers; Theoretical basis of the velocity-diameter relation*. Biophysical Journal, 1968, Vol.8, No. 5, 596-607
11. FRIJNS, J.H.M., MOOIJ, J., TEN KATE, J.H., *A Quantitative Approach to Modeling Mammalian Myelinated Nerve Fibers for Electrical Prosthesis Design*. IEEE Transactions on Biomedical Engineering, vol.41, No.6, JUNE 1994 pp.556-566
12. VLACH, J., *Numerical method for transient responses of linear networks with lumped, distributed or mixed parameters*. Journal of the Franklin Institute, Vol. 288, No.2, August 1969, 99-113

Received June 2, 2003