

TABLEAU I. — *Fluctuations d'excitabilité de deux fibres*

Expé- rience	Nombre d'exci- tations	Nombre de réact. de la Fibre A	Proba- bilité de réaction de la Fibre A	Nombre de réact. de la Fibre B	Proba- bilité de réaction de la Fibre B	Proba- bilité de réactions simul- tanées	Nombre calculé de ré- actions simul- tanées	Nombre observé de ré- actions simul- tanées
B7d	100	78	0.78	25	0.25	0.195	19.5	19
B7e	188	129	0.687	26	0.138	0.095	17.3	18
B7f	285	205	0.72	33	0.115	0.083	23.6	18
B6c	222	150	0.675	79	0.335	0.24	53.4	56
B7c	370	214	0.578	93	0.251	0.145	53.7	50
B6f	194	113	0.58	34	0.175	0.1015	19.7	19
B20g	155	110	0.71	62	0.40	0.285	44.0	40
B20a	218	168	0.77	87	0.399	0.305	66.5	59
B17	236	152	0.645	24	0.102	0.0655	15.5	17

Les fluctuations d'excitabilité se manifestent non seulement par l'apparition ou l'absence de riposte pour des excitants identiques, mais encore par le moment d'apparition de cette riposte.

Lorsque l'on choisit un excitant liminaire prolongé (5σ) la fibre réagit tantôt précocement, comme si elle était à ce moment dans un état très excitable, tantôt tardivement, comme si elle était peu excitable au moment de l'excitation. Il en résulte une continuelle fluctuation du moment d'apparition de la réaction (fig. 4, tracés *b* et *c*).

Nous avons observé que ces fluctuations du temps de latence sont, elles aussi, indépendantes pour chaque fibre d'un nerf.

Sur la figure 1 (tracé *f* et schéma *g*), nous voyons des fluctuations du temps de latence très importantes, de l'ordre de 2 à 3 σ , dans deux fibres qui peuvent facilement être distinguées par l'amplitude de leur courant d'action. Les diverses modalités de réponse sont indiquées sur le schéma *h* annexé à la figure 1. Tantôt c'est la fibre de petite amplitude qui répond avant la fibre de grande amplitude; tantôt c'est la fibre de grande amplitude qui répond avant la fibre de petite amplitude, et parfois les deux fibres répondent presque simultanément. Ce tracé montre donc que les temps de latence de réaction de chacune des deux fibres fluctuent d'une manière indé-

pendante. Le système d'excitation commun à toutes les fibres n'est donc pas responsable de cette fluctuation.

* * *

La première partie de ce travail a pour but de vérifier l'existence du phénomène de fluctuation de l'excitabilité. Nous avons observé dans chaque fibre des fluctuations d'excitabilité complètement indépendantes de celles des autres fibres, aussi bien lorsque l'on considère la fluctuation du seuil, que lorsque l'on étudie la fluctuation du temps de latence.

Cette indépendance des fluctuations de l'excitabilité de chaque fibre montre qu'une instabilité du système excitant n'est pas responsable des fluctuations observées. Ces fluctuations apparaissent au sein du nerf et nous pouvons donc les qualifier de fluctuations de l'excitabilité. Elles se manifestent entre autres, selon deux aspects : fluctuation du seuil d'excitation et fluctuation du temps de latence. Nous examinerons d'abord les expériences et analyses statistiques relatives aux fluctuations du seuil, et puis celles concernant les fluctuations du temps de latence.

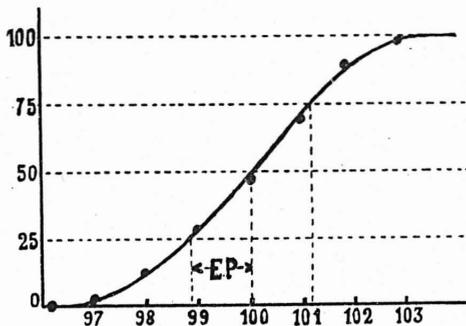


FIG. 2. — Relation entre l'intensité d'excitation (en abscisse) et la probabilité de réaction exprimée en nombre de réactions pour 100 excitations (en ordonnée).

Nous avons tout d'abord recherché la relation existant entre l'intensité d'excitation et la probabilité de réaction. Nous avons fait varier l'amplitude de l'excitant rectangulaire et pour chacune des intensités d'excitation nous avons déterminé la probabilité de réaction (c'est-à-dire le nombre de réactions divisé par le nombre d'excitations). En portant en abscisse l'intensité des excitants et en

ordonnée la probabilité de réaction, on obtient une courbe en S (fig. 2).

Pour une certaine intensité d'excitation on observe 50 réactions pour 100 excitations. Cette intensité correspond au seuil moyen. L'écart maximal est l'accroissement d'intensité (ou la diminution d'intensité) suffisant pour que la fibre réponde presque toujours (ou presque jamais).

Comme la courbe atteint asymptotiquement l'axe des intensités, la mesure de l'écart maximum est imprécise et il est très préférable d'utiliser pour les mesures quantitatives la notion d'écart probable. L'écart probable est un écart tel, qu'il y ait autant de chances de voir apparaître un écart plus grand qu'un écart plus petit. Il correspond à la différence entre l'intensité d'excitation donnant 50% de réponses et celle fournissant 25 ou 75% de ripostes. La courbe expérimentale est presque symétrique, l'écart dans le sens d'un accroissement d'intensité de l'excitant ayant la même valeur que l'écart dans les sens d'une diminution.

La tableau II montre la grandeur des fluctuations observées dans une série d'expériences, exprimée en % de l'intensité d'excitation.

TABLEAU II. — *Fluctuation du seuil*

Expérience	Ecart probable en % de	Ecart maximal d'intensité	Amplitude maximale d'excitation
A5	1.3	3	6
A6	0.9	2.5	5
A9	1.1	2.5	5
A14	0.8	2.0	4
A15	0.7	2.0	4
A18	1.2	2.5	5
A21	0.8	2.0	4
A22	0.9	2.0	4
B5	2.0	5.0	10
B10d	1.1	3.0	6
B11	1.5	4.0	8

La dérivation graphique de cette courbe donne une courbe en cloche répondant à la courbe de Galton, qui représente la probabilité

de voir apparaître chacune des valeurs du seuil. Elle montre que le seuil fluctue symétriquement de part et d'autre d'une valeur moyenne.

* * *

Nous nous sommes ensuite proposé de rechercher si les fluctuations dans l'apparition des ripostes étaient désordonnées ou si elles répondaient à des lois particulières.

Pour répondre à cette question, il est nécessaire de rechercher un critère de répartition désordonnée, puis d'examiner si la répartition des réactions est compatible avec ce critère.

Dans l'hypothèse où la répartition est désordonnée et compatible avec les lois du hasard, nous devons trouver la relation :

$$g + k \log n_y = K$$

où g (= le nombre de réactions d'un groupe de réactions consécutives), n_y (= le nombre de fois qu'un tel groupe de réactions apparaît sur le tracé) sont des variables, k et K étant des constantes dépendant respectivement de la probabilité de réaction et du nombre d'excitations.

La relation entre $\log n_y$ et g est une relation linéaire. Donc si, graphiquement, nous représentons en abscisse les diverses valeurs de g et en ordonnée les valeurs expérimentales correspondantes de $\log n_y$, nous observons que les points sont rangés sur une droite, aux erreurs statistiques près, dans l'hypothèse où la répartition des réactions est compatible avec les lois du hasard.

Par raison de symétrie, si nous appelons e le nombre d'excitations restées sans réponse entre deux réactions consécutives, et n_e le nombre de fois qu'apparaît un « écart e », nous devons avoir une relation linéaire entre $\log n_e$ et l'écart e , si la répartition des réactions est désordonnée.

Le dépouillement des tracés comportant en général 1000 à 2000 excitations nous a montré, qu'aux erreurs statistiques près, les points sont sur une ligne droite, à condition que le rythme de l'excitation soit relativement lent (fréquence plus petite que 1 par seconde pour les fibres A du sciatique de Grenouille). La distribution suivant une droite est d'autant plus parfaite que le rythme d'excitation est plus lent.

Au contraire, lorsque la fréquence d'excitation augmente, la répartition des réactions n'est plus désordonnée et elle l'est d'autant moins que la fréquence d'excitation est plus grande.

Lorsqu'on utilise des fréquences d'excitation plus élevées (depuis 5 par seconde), la facilitation et la fatigue modifient l'excitabilité selon des lois bien définies. Aussi la répartition des réactions n'est-elle plus désordonnée et le critère du hasard n'est plus satisfait, les points ne se trouvant pas sur une droite, mais sur une ligne incurvée.

* * *

Nous avons aussi étudié les fluctuations du temps de latence, c'est-à-dire du temps séparant le début de l'excitation du moment de la réaction. Ces fluctuations se manifestent par un déplacement continu de l'onde d'action sur l'écran de l'oscillographe, celle-ci apparaissant tantôt précocement, tantôt tardivement.

Ces fluctuations du moment d'apparition de la réaction ne sont pas dues à des variations du temps de conduction depuis les électrodes d'excitation jusqu'aux électrodes de dérivation; en effet, il suffit d'utiliser des excitants fortement supraliminaires (1.2 à 1.5 fois le seuil) pour que cette fluctuation du moment d'apparition ne soit plus observable, alors que la vitesse de conduction ne peut être modifiée par les caractéristiques de l'excitant. De plus, la fluctuation du temps de latence apparaît aussi lorsque l'on recueille le courant d'action au niveau des électrodes d'excitation.

D'autre part, cette fluctuation n'est pas due à un déplacement du point de réaction sous la cathode d'excitation, puisque l'amplitude des fluctuations (3σ environ) est très supérieure au temps (0.1 à 0.3σ) nécessaire à l'influx pour parcourir la zone de la fibre en contact avec la cathode d'excitation. Tout se passe donc comme si la fibre était tantôt très excitable et répondait précocement, tantôt peu excitable et réagissait tardivement.

En portant en graphique le nombre de fois qu'apparaît chacune des valeurs du temps de latence, on observe une courbe en cloche légèrement asymétrique (fig. 3) en ce sens que le temps de latence peut s'allonger plus qu'il ne peut se raccourcir par rapport à sa valeur la plus probable. Cette légère asymétrie découle vraisemblablement de la courbure de la courbe d'excitabilité: une diminution de l'excitabilité de 3% allonge plus le temps de latence que ne le raccourcit un accroissement de l'excitabilité de 3%.

Nous avons observé que l'amplitude de la fluctuation du temps de latence dépend des caractéristiques de l'excitant.

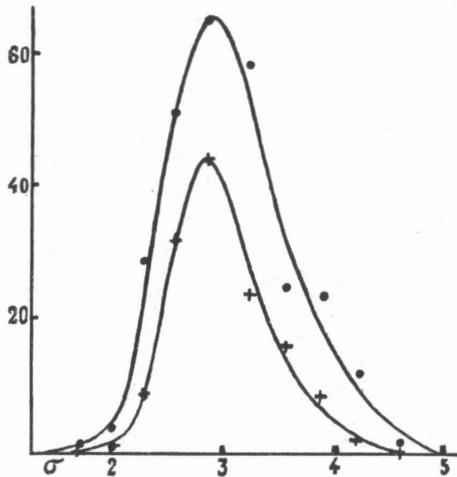


FIG. 3. — Courbes de répartition des temps de latence. Chacune d'elles correspond à une seule fibre de la préparation.

Pour les excitants rectangulaires liminaires de durées différentes, on observe que les fluctuations du temps de latence sont beaucoup plus importantes si l'excitant est prolongé (4 à 5 σ) que si l'excitant est bref (0.1 à 0.8 σ) (fig. 4, tracé *c* et *d*). Jamais l'amplitude de fluctuation du temps de latence ne dépasse la durée de l'excitant.

De plus, l'amplitude des fluctuations du temps de latence n'atteint jamais une durée de 5 σ , même si on utilise un excitant rectangulaire très prolongé (20 σ). En effet, lorsqu'un excitant prolongé n'a pas déclenché de réaction après quelques σ (4 ou 5 σ), l'élévation du seuil, due à la dépression cathodique diminue très fort les chances de voir apparaître une réaction pendant la fin de l'excitation.

Pour des excitants de même durée, mais d'intensités différentes, les fluctuations du temps de latence sont beaucoup plus importantes avec un excitant liminaire qu'avec un excitant fortement supérieur au seuil (fig. 4, tracés *a* et *b*). L'examen de la courbe d'excitabilité (temps-intensité) montre, en effet, que la fluctuation de l'excitabilité produit une plus forte variation du temps de latence, si l'excitant est voisin de la rhéobase que s'il est très intense.

Nous nous sommes demandé si les fluctuations du temps de latence évoluent d'une façon continue, ou bien si le temps de latence passe d'une valeur à une autre valeur d'une façon brusque lors d'excitations successives.

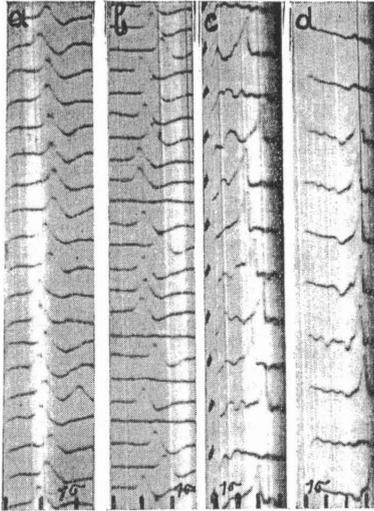


FIG. 4. — *Tracés a et b* : Lors d'excitations de longue durée (5σ), les fluctuations du temps de latence sont beaucoup plus appréciables lorsque l'on utilise un excitant liminaire (tracé *b*) que lorsque l'on choisit un excitant plus intense (tracé *a* : 1.2 fois l'intensité rhéobasique utilisée dans le tracé *b*).

Tracés C et d : Les fluctuations du temps de latence sont beaucoup plus importantes pour un excitant liminaire prolongé (tracé *C* : durée de l'excitant 4.5σ) que pour un excitant bref (tracé *d* : durée de l'excitant : 0.8σ).

(Figure réduite aux $2/3$).

Pour répondre à cette question, nous avons utilisé le critère de continuité suivant : nous avons mesuré les temps de latence d'une longue série de réactions, calculé les différences entre les temps de latence de deux réactions consécutives et recherché la moyenne de ces écarts pour un grand nombre de réactions. Ensuite nous avons mêlé les réactions dans un ordre arbitraire, et nous avons calculé à nouveau la moyenne des écarts entre les temps de latence des réactions consécutives. Si les réactions se suivaient d'une façon continue, le résultat du premier dépouillement serait toujours inférieur au résultat du second dépouillement.

Sur 600 réactions, la moyenne des différences des temps de latence mesurés de proche en proche vaut 0.2695σ ; la moyenne des diffé-

rences des temps de latence mesurés dans un ordre arbitraire (différence entre une réaction et celle qui la suit au dixième rang) est 0.2670σ . Elle n'est donc pas en excès sur la moyenne des différences mesurées de proche en proche. Aux fréquences utilisées (1 à 7 par seconde) les temps de latence paraissent donc se suivre d'une façon désordonnée.

Lors de l'étude des fluctuations dans l'apparition des ripostes, nous avons parfois vu apparaître des phénomènes à allure rythmique, la fibre répondant un certain nombre de fois, puis ne répondant plus à des excitants identiques. Ce phénomène a été décrit par BLAIR et ERLANGER (4).

Dans ces conditions, la répartition des réactions n'est évidemment pas du tout compatible avec les lois du hasard.

En mesurant les valeurs du temps de latence des réactions apparaissant dans ces séries, nous avons observé que la première réaction est en général tardive (la fibre est peu excitable), que la seconde réaction est au contraire très précoce (la fibre est très excitable), puis que les réponses apparaissent de plus en plus tardivement (la fibre devenant de moins en moins excitable). A un certain moment la fibre ne réagit plus pendant quelques excitations, puis la série recommence.

Ces observations peuvent s'expliquer par le fait qu'après une certaine période de repos la fibre réagit une première fois ; grâce à la facilitation due à cette première réaction, elle devient plus excitable et réagit précocement à l'excitation suivante ; bientôt elle se fatigue, son excitabilité diminue, elle réagit de plus en plus tardivement, enfin fatiguée elle ne réagit plus à l'excitant. Après quelques excitations inefficaces, la fibre réagit à nouveau.

Le phénomène de fluctuation du temps de latence se superpose à ces phénomènes de facilitation et de fatigue ; il peut arriver qu'une première réaction soit précoce et qu'une seconde réaction soit tardive, mais il arrive beaucoup plus souvent que la première réaction soit tardive, et la seconde précoce. Il existe donc une fluctuation désordonnée du temps de latence autour d'une valeur moyenne, la plus probable, évoluant selon les lois de la fatigue et de la facilitation (fig. 5).

Ces phénomènes de facilitation et de fatigue sont d'autant plus apparents que la fréquence d'excitation est plus élevée. Nous les avons