ÉCOLE POLYTECHNIQUE

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHYSIQUE ET DE CHIMIE INDUSTRIELLES

CONCOURS D'ADMISSION 1999 **FILIÈRE PC**

DEUXIÈME COMPOSITION DE PHYSIQUE

(Durée : 4 heures)

L'utilisation des calculatrices **est autorisée** pour cette épreuve.

⋆ ⋆ ⋆

Le thème de ce problème est l'étude de la propagation de l'influx nerveux des invertébrés le long des axones, fibres qui permettent de relier électriquement des parties éloignées de l'organisme. La propagation de l'influx nerveux (ou potentiel d'action) le long d'un axone est conditionnée par la nature de celui-ci. Schématiquement, il s'agit d'un filament cylindrique (appelé axoplasme) entouré d'une membrane très fine constituée d'une double couche lipidique qui le sépare du milieu extérieur. Dans la première partie du problème nous étudierons la propagation d'un signal électromagnétique dans l'axoplasme. La deuxième partie est consacrée à l'étude des propriétés et du rôle de la membrane. Enfin, dans la troisième partie, le signal lui-même est l'objet d'intérêt.

Données numériques

$e = 1,6 \times 10^{-19}$ C	charge élémentaire
$k_B = 1,38 \times 10^{-23}$ J K^{-1}	constante de Boltzmann
$\mu_0 = 4\pi \times 10^{-7}$ H m^{-1}	perméabilité magnétique du vide
$c = 3,00 \times 10^8$ m s^{-1}	célérité des ondes électromagnétiques dans le vide
$a = 5$ μm	rayon de l'axone
$\delta = 7$ nm	épaisseur de la membrane
$\sigma_a = 2$ S m^{-1}	conductivité de l'axone
$g_m = 9$ S m^{-2}	conductivité surfacique de la membrane
$\varepsilon_m = 8\,\varepsilon_0$	permittivité diélectrique de la membrane
$V_{\mathrm{E}} = -70$ mV	différence de potentiel transmembrane au repos

Formulaire

1 - Pour tout champ vectoriel $\vec{A}$:

$$\vec{\mathrm{rot}}\ \vec{\mathrm{rot}}\vec{A} = \vec{\mathrm{grad}}(\mathrm{div}\,\vec{A}) - \vec{\Delta}\vec{A}$$

2 - Pour tout champ vectoriel $\vec{A}$, en coordonnées cylindriques (r, θ, z) :

$$\vec{\mathrm{rot}}\vec{A} = \left[\frac{1}{r}\frac{\partial A_z}{\partial \theta} - \frac{\partial A_\theta}{\partial z}\right]\vec{e_r} + \left[\frac{\partial A_r}{\partial z} - \frac{\partial A_z}{\partial r}\right]\vec{e_\theta} + \frac{1}{r}\left[\frac{\partial}{\partial r}(rA_\theta) - \frac{\partial A_r}{\partial \theta}\right]\vec{e_z}$$

$$\vec{\Delta}\vec{A} = \left[\Delta A_r - \frac{1}{r^2}\left(A_r + 2\frac{\partial A_\theta}{\partial \theta}\right)\right]\vec{e_r} + \left[\Delta A_\theta - \frac{1}{r^2}\left(A_\theta - 2\frac{\partial A_r}{\partial \theta}\right)\right]\vec{e_\theta} + \Delta A_z \vec{e_z}\ .$$

3 - Pour tout champ scalaire f , en coordonnées cylindriques (r, θ, z) :

$$\Delta f = \frac{1}{r}\frac{\partial}{\partial r}\left(r\frac{\partial f}{\partial r}\right) + \frac{1}{r^2}\frac{\partial^2 f}{\partial \theta^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial z^2}$$

.

4 - L'équation différentielle

$$x^2 y'' + xy' - \left(x^2 + n^2\right) y = 0$$

où n est un entier, admet deux solutions particulières linéairement indépendantes $I_n(x)$ et $K_n(x)$, appelées fonctions de Bessel modifiées, qui ont les propriétés suivantes :

a) Si $x \to 0^+$

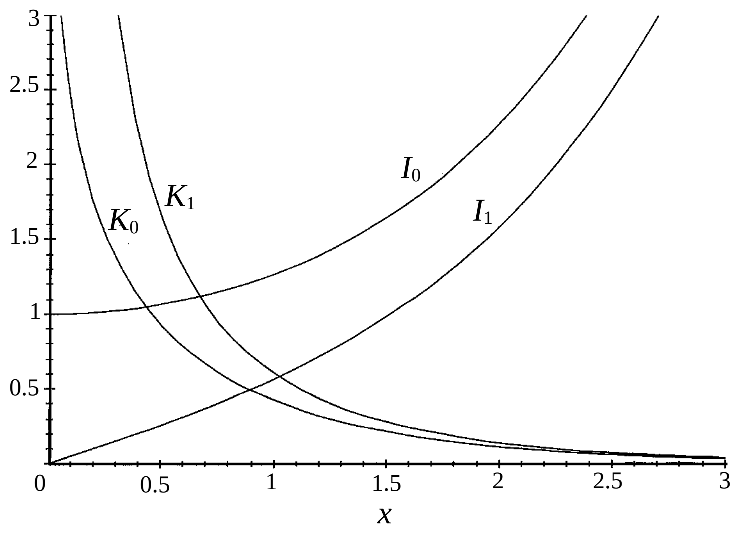
$$\begin{aligned} I_n(x) &\sim \frac{1}{n!}\left(\frac{x}{2}\right)^n \\ K_n(x) &\sim \frac{(n-1)!}{2}\left(\frac{2}{x}\right)^n \qquad (n \neq 0) \\ K_0(x) &\sim -\ln x \end{aligned}$$

b) Si $x \to +\infty$

$$\begin{aligned} I_n(x) &\sim (1/\sqrt{2\pi x})e^x \\ K_n(x) &\sim (\sqrt{\pi/2x})e^{-x} \end{aligned}$$

De plus :

$$\frac{dI_0}{dx} = I_1, \qquad \frac{dK_0}{dx} = -K_1, \qquad \frac{1}{x}\frac{d(xI_1)}{dx} = I_0, \qquad \frac{1}{x}\frac{d(xK_1)}{dx} = -K_0.$$



5 - Équations de Maxwell (milieux conducteurs et diélectriques, non magnétiques) :

$$\begin{aligned} &\mathrm{div}\vec{D} = \rho, &&\mathrm{div}\vec{B} = 0 \\ &\vec{\mathrm{rot}}\vec{E} = -\frac{\partial \vec{B}}{\partial t}, &&\vec{\mathrm{rot}}\vec{B} = \mu_0\left(\vec{j} + \frac{\partial \vec{D}}{\partial t}\right) \end{aligned}$$

Première partie

Dans cette partie, l'axoplasme sera modélisé par un cylindre homogène infini d'axe Oz, de rayon a, de conductivité σ_1 et de permittivité diélectrique ε_1. Une membrane, d'épaisseur considérée comme négligeable, le sépare du milieu extérieur, homogène et s'étendant jusqu'à l'infini, de conductivité σ_2 et de permittivité ε_2.

1. Lors de la propagation de l'influx nerveux, les pulsations observées sont de l'ordre de 10^3 $\mathrm{rad\,s^{-1}}$. A ces fréquences, les conductivités mises en jeu sont de l'ordre de $2\ \mathrm{S\,m^{-1}}$ et les permittivités diélectriques valent à peu près celle de l'eau, soit $80\,\varepsilon_0$.

a) Montrez que, dans ces conditions, l'approximation des régimes quasi-stationnaires est valable. Comment se traduit cette approximation pour les équations de Maxwell ?

b) En déduire, par élimination de $\vec{E}$ et $\vec{j}$, l'équation aux dérivées partielles à laquelle obéit $\vec{B}$ dans l'axoplasme et dans le milieu extérieur.

2. On s'intéresse aux ondes transverses magnétiques pour lesquelles B_z est nul, possédant de plus la symétrie de révolution autour de Oz et telles que $B_r = 0$.

Plus précisément, on cherche des solutions sous forme d'ondes planes se propageant dans la direction Oz , la composante orthoradiale du champ magnétique s'écrivant en notation complexe : $B_\theta(r,z,t) = \underline{B}_\theta(r)\exp i(\omega t - kz)$. L'axoplasme est parcouru par un courant dont l'intensité *totale* dans la direction Oz est notée $i(z,t) = i_0 \exp i(\omega t - kz)$.

a) Écrire l'équation vérifiée par $\underline{B}_\theta(r)$. On posera $k'^2 = k^2 + i\mu_0\sigma\omega$.

b) Les longueurs d'onde typiques de l'influx nerveux sont de l'ordre de 1 mm. Montrer qu'alors $k' \sim k$. On utilisera cette approximation *dans toute la suite du problème.*

c) Quelle est la traduction de cette approximation au niveau des équations de Maxwell ? Quel est le phénomène physique associé que l'on néglige alors ?

d) Donner les expressions de $\underline{B}_\theta(r)$ dans l'axoplasme et dans le milieu extérieur à l'aide des fonctions de Bessel I_1 et K_1 et en fonction de i_0 et de a.

3. On souhaite déterminer les particularités du signal associé à l'expression du champ magnétique obtenue à la question précédente.

a) Montrer que, à l'extérieur de l'axoplasme, circule un courant total exactement opposé à celui circulant à l'intérieur.

b) Déterminer les composantes non nulles j_z et j_r de la densité volumique de courant $\vec{j}$ à l'intérieur et à l'extérieur de l'axone. En déduire les composantes du champ électrique $\vec{E}$. Montrer que $\vec{E}$ dérive d'un potentiel scalaire ψ.

4. Soit $v(z,t)$ la différence de potentiel $\psi_{int} - \psi_{ext}$ entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane à sa surface $(r = a)$.

a) En considérant cette différence de potentiel en z et en $z + dz$, obtenir une relation entre la différence de potentiel $v(z,t)$ et les composantes du champ électrique $E_{1z}(a,z,t)$ juste à l'intérieur de la membrane et $E_{2z}(a,z,t)$ juste à l'extérieur de celle-ci.

b) Montrer que la composante longitudinale de $\vec{E}$ de part et d'autre de la membrane, en $r = a$, se met sous la forme $E_{1z}(a,z,t) = Z_1 i(z,t)$ dans l'axoplasme et $E_{2z}(a,z,t) = -Z_2 i(z,t)$ dans le milieu extérieur. Donner les expressions de Z_1 et Z_2.

c) Le rayon d'un axone est de l'ordre de 5 μm. En déduire des expressions approchées de Z_1 et Z_2 , montrer que $Z_2 \ll Z_1$ et donner une évaluation numérique de Z_1.

d) Montrer que $\dfrac{\partial v}{\partial z}$ se met sous la forme :

$$\frac{\partial v}{\partial z} = -r_a i(z,t)$$

où r_a est une grandeur que l'on exprimera en fonction de a et de σ_1.

e) Ce résultat a été obtenu pour des ondes planes sinusoïdales ; montrer qu'il se généralise à un signal en forme d'onde plane quelconque se propageant dans la direction Oz moyennant certaines conditions que l'on précisera.

Deuxième partie

On considère maintenant le rôle de la membrane dans la propagation de l'influx nerveux. Son épaisseur δ est très petite devant le rayon a de l'axoplasme, ce qui permet d'utiliser pour son étude une géométrie localement plane. On notera r la coordonnée dans la direction perpendiculaire au plan de la membrane.

1. L'axoplasme et son extérieur contiennent des ions dont les concentrations sont différentes de part et d'autre de la membrane.

Exprimer la densité de courant électrique j_D associé à la diffusion d'un type d'ion de charge Ze à travers la membrane, D étant le coefficient de diffusion et $n(r)$ la concentration ou nombre d'ions par unité de volume.

2. Placé dans un champ électrique $\vec{E}$, un ion de charge Ze acquiert une vitesse limite $u_m E$ où u_m est la mobilité de l'ion considéré ; cette mobilité est reliée au coefficient de diffusion par la relation $D = u_m k_B T / Ze$, où k_B désigne la constante de Boltzmann.

Soit $E(r)$ un champ électrique perpendiculaire à la membrane ; quelle est l'expression de la densité de courant électrique de conduction j_E pour le type d'ion de la question précédente ?

3. On suppose l'équilibre réalisé pour ce type d'ion.

a) Montrer alors que la différence de potentiel entre l'axoplasme et le liquide extérieur, $V_i = (\psi_{int} - \psi_{ext})_{éq}$ se met sous la forme

$$V_i = \frac{k_B T}{Ze} \ln\left(\frac{n_{ext}}{n_{int}}\right)$$

où n_{int} et n_{ext} sont les nombres d'ions par unité de volume de part et d'autre de la membrane. Interprétez cette relation en terme de facteur de Boltzmann.

b) Le rapport n_{ext}/n_{int} vaut 10 pour les ions Na^+ et 0,04 pour les ions K^+ à 25 $°C$. Calculer les différences de potentiel à l'équilibre $V_{\mathrm{Na}+}$ et $V_{\mathrm{K}+}$ qui leur sont associées.

4. On considère maintenant le régime stationnaire où toutes les concentrations $n_i(r)$ sont indépendantes du temps.

a) Montrer que pour l'ion de type (i), la densité totale de courant électrique j_i ne dépend pas de r.

b) Montrer que j_i est reliée à la différence de potentiel v à travers la membrane par une relation de la forme $j_i = g_i (v - V_i)$ où g_i est la conductance de la membrane par unité de surface pour l'ion considéré et V_i la différence de potentiel transmembranaire de l'ion à l'équilibre. Donner un schéma électrique équivalent à l'ensemble {membrane, ion}.

c) Donner l'expression de la densité de courant électrique à travers une membrane séparant N espèces ioniques. Définir le potentiel à l'équilibre V_{E} et la conductance équivalente g_m de la membrane.

d) On observe que la différence de potentiel à l'équilibre entre l'axoplasme et le liquide extérieur vaut $V_{\mathrm{E}} = -70$ mV . En utilisant les données numériques de la question **3.b)**, déterminer laquelle des deux espèces ioniques en présence transportera le plus de courant au voisinage du potentiel d'équilibre.

5. La membrane est constituée d'un matériau diélectrique de permittivité ε_m. Son modèle doit aussi comporter un condensateur de capacité surfacique c_m.

a) Donner l'expression de c_m et de j_c, densité de courant associée à cet effet capacitif. Quel est maintenant le schéma électrique équivalent à l'ensemble {membrane, ion} ?

b) Calculer c_m pour une membrane d'épaisseur 7 nm et de permittivité diélectrique 8 ε_0.

Troisième partie

1. En effectuant un bilan de charge électrique pour une longueur dz de l'axone cylindrique, donner la relation liant la densité de courant électrique totale à travers la membrane et l'intensité du courant parcourant l'axoplasme $i\,(z,t)$.

2.a) Dessiner le schéma électrique équivalent à une tranche d'axone de longueur dz.

b) Montrer que la différence de potentiel transmembranaire $v\,(z,t)$ obéit à l'équation :

$$\lambda^2\frac{\partial^2 v}{\partial z^2}-\tau\frac{\partial v}{\partial t}-(v-V_{\mathrm{E}})=0$$

où λ et τ sont deux paramètres dont on donnera les expressions.

3.a) Déterminer les solutions indépendantes du temps de l'équation précédente ; déterminer de même les solutions indépendantes de z.

b) En déduire une interprétation physique des paramètres λ et τ. Les calculer numériquement à l'aide des données antérieures.

Expérimentalement, on constate que lorsque l'axone est excité avec une tension supérieure de 20 mV au potentiel d'équilibre, un signal se propage appelé « potentiel d'action ». En un point, la différence de potentiel v varie de sa valeur au repos ($V_{\mathrm{E}}=-70\,\mathrm{mV}$) à +40 mV avec retour rapide à l'équilibre. La vitesse u et la forme du signal sont indépendantes de la tension d'excitation. On dit que la propagation du signal est un phénomène de tout-ou-rien : pas de réponse en-dessous du seuil, une réponse normalisée au-dessus et ce quelle que soit la tension excitatrice.

Pour expliquer ce phénomène, il faut supposer que la conductance de la membrane passe d'une valeur basse en-dessous du seuil à une valeur beaucoup plus grande au-dessus. Si l'on ne s'intéresse qu'à la propagation du front de montée du signal, la relation donnant la densité de courant électrique à travers la membrane (hors effets capacitifs) prend la forme :

$$j\,(V)=\begin{cases} g_m V & \text{si } V<V_1 \\ g(V-V_2) & \text{si } V>V_1 \end{cases}$$

où $V=v-V_{\mathrm{E}}$. Dans la suite, on négligera g_m car $g_m \ll g$.

4. Écrire l'équation différentielle qui lie V et j.

5. Le front de montée se propage sans déformation à vitesse u constante, avec $u>0$; V ne doit donc dépendre que de la variable $s=z-ut$.

a) Réécrire l'équation précédente en variable s pour les deux états $V<V_1$ et $V>V_1$. Montrer que le premier correspond à $s>0$ et le second à $s<0$.

b) Montrer qu'alors $V\,(s)$ est de la forme :

$$\begin{array}{ll} A_1\exp(-\gamma_1 s)+B_1 & \text{si } V<V_1 \\ A_2\exp(+\gamma_2 s)+B_2 & \text{si } V>V_1 \end{array}$$

Donner les expressions des constantes $A_1, B_1, A_2, B_2, \gamma_1$ et γ_2 en prenant comme conditions aux limites $V=V_1$ pour $s=0$, et $V\to 0$ lorsque $z\to+\infty$ à t fixé.

6. L'intensité dans l'axone $i\,(s)$ doit être continue en $s = 0$. Quelle relation cela impose-t-il entre γ_1 et γ_2 ?

7. En déduire que la vitesse de propagation du front de montée du signal est donnée par :

$$u^2 = \left(\frac{g}{2\pi a r_a c_m^2}\right)\frac{(V_2 - V_1)^2}{V_1 V_2}$$

Comment la vitesse de propagation du front de montée du « potentiel d'action » dépend-t-elle du rayon a de l'axone ?

8. Application numérique. La conductance g de l'état actif de la membrane vaut environ 200 $\mathrm{S\,m^{-2}}$. On observe expérimentalement que $V_1 = +20$ mV et $V_2 = V_{\mathrm{Na}^+} - V_{\mathrm{E}}$. En utilisant les données numériques des parties précédentes, calculer la vitesse de propagation u. Quelle vitesse maximale peut-on atteindre dans un axone géant d'invertébré ayant 0,2 mm de rayon ?

* *
*