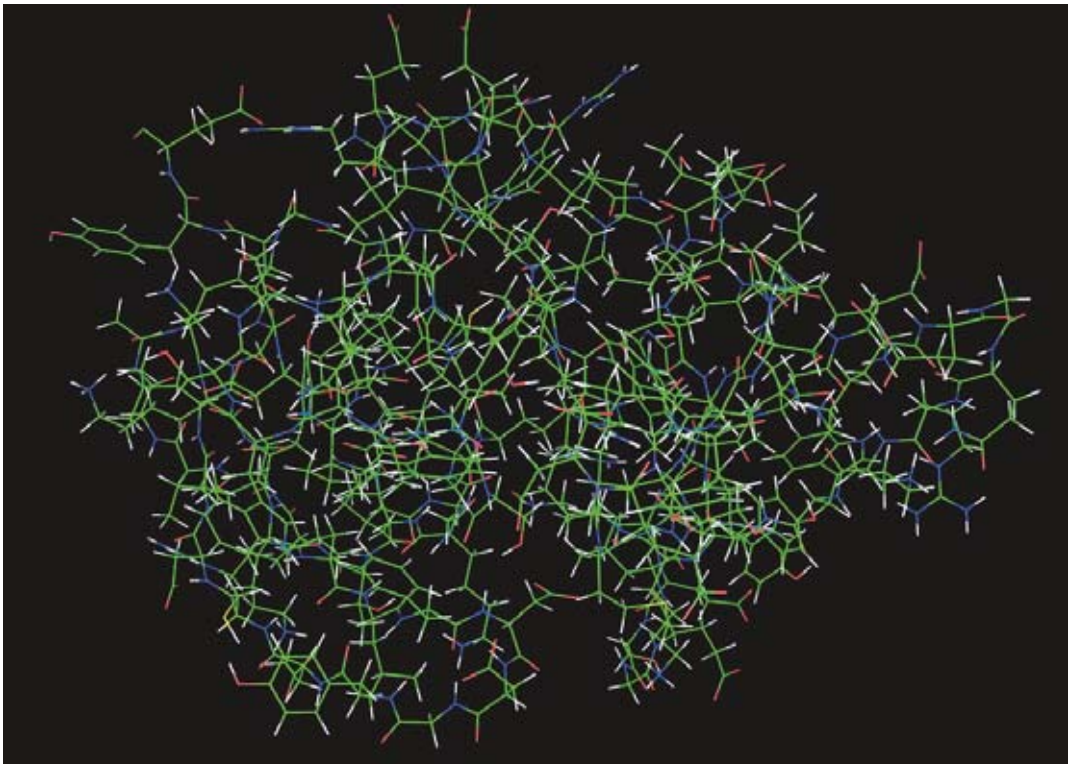
La **RMN** pour comprendre les **protéines**

Les protéines assurent une variété étonnante de fonctions étroitement liées à leur structure moléculaire. L'apport de la spectroscopie par résonance magnétique nucléaire est essentiel non seulement pour déterminer la structure tridimensionnelle des protéines avec une résolution atomique, mais aussi pour élucider les mécanismes qui régissent l'assemblage dynamique de ces molécules.



CEA

La nature chimique et l'arrangement dans l'espace des acides aminés qui composent une protéine lui confèrent une activité et des propriétés biochimiques spécifiques. La RMN est un outil de choix pour déterminer la structure tridimensionnelle des protéines. (La protéine représentée ici avec tous ses atomes est la même que celle de la figure 3 dans la même orientation).

Les **macromolécules** biologiques en général et les **protéines** en particulier sont composées de centaines voire de milliers d'**atomes**. Pour être actives, elles adoptent un repliement au sein duquel les atomes s'organisent de façon spécifique dans l'espace. On parle de *structure tridimensionnelle* des protéines. Pour déterminer ces structures, il existe plusieurs méthodes qui diffèrent de par leur **résolution**. Deux techniques permettent d'atteindre une résolution atomique, la radiocristallographie (1) et la **spectroscopie** par **résonance magnétique nucléaire RMN** (voir *La RMN, une spectroscopie en constant progrès*, p. 56). La connaissance des structures tridimensionnelles des macromolécules donne les moyens de comprendre les mécanismes moléculaires impliqués dans le fonctionnement des machineries cellulaires, et notamment la spécificité des interactions mises en jeu dans le monde vivant. Elle offre également la possibilité de concevoir de nouveaux composés qui vont pouvoir agir spécifiquement sur certaines cibles pharmaceutiques. La détermination de la structure des protéines constitue donc un premier pas essentiel dans la conception rationnelle de nouveaux médicaments.

(1) Radiocristallographie : méthode de détermination de la structure cristalline de composés utilisant la diffraction des rayons X au travers de **cristaux**.

Un outil puissant pour la biologie moléculaire

Le principe de la résonance magnétique nucléaire consiste à plonger une protéine en solution dans un **champ magnétique** intense (entre 10 et 20 **teslas**). Les **spins** des **noyaux** atomiques composant la protéine s'orientent le long de l'axe principal du champ magnétique. Il est alors possible de perturber l'état d'équilibre de ces spins grâce à une série d'impulsions **électromagnétiques** et de mesurer le courant induit lors du retour à l'équilibre dans une **bobine** de réception située à proximité de l'échantillon. Le signal RMN enregistré contient la combinaison de l'ensemble des contributions des différents atomes en solution. Sa **transformée de Fourier** fournit les différentes fréquences de résonance des spins observés. Naturellement, seuls les atomes présentant un spin nucléaire non nul sont observables. Les protéines étant presque exclusivement

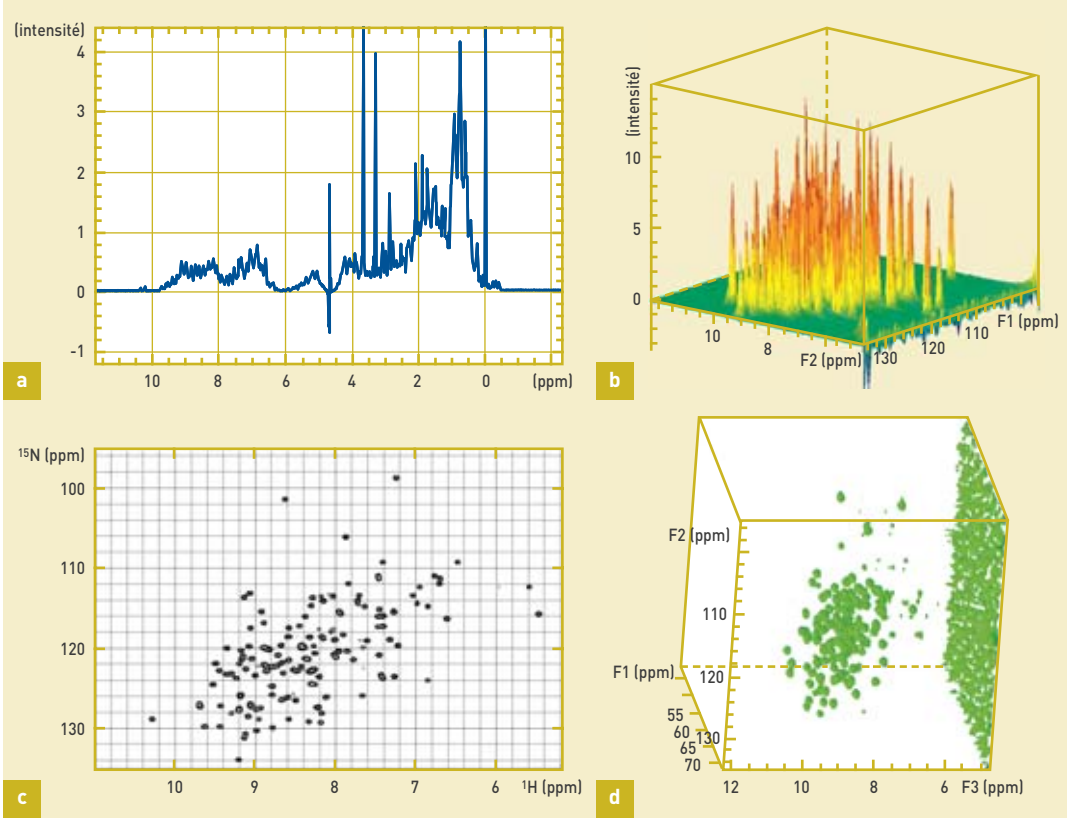


Figure 1.
Exemples de spectres RMN d'une protéine d'environ 150 résidus enregistrés à 14,5 T.
En a, spectre à une dimension du proton. Le signal correspondant aux protons du solvant, ici l'eau à 4,5 ppm, est supprimé par une séquence appropriée.
Les 1 200 signaux des protons de la protéine forment un spectre continu.
En b, spectre HSQC *(Heteronuclear Simple Quantum Correlation)* à deux dimensions de la protéine uniformément marquée à l'azote ^{15}N représenté en vue oblique. Chaque pic correspond à l'interaction magnétique entre le proton amide [6], dont le déplacement chimique est en abscisse, et l'azote attaché, dont le déplacement chimique est en ordonnée.
En c, même spectre qu'en b représenté par des contours de niveaux. En d, spectre à trois dimensions HNCA de la protéine uniformément marquée à l'azote ^{15}N et au carbone ^{13}C. Chaque NH peptidique [7], caractérisé par les déplacements chimiques de son azote en dimension 2 et de son proton amide en dimension 3, est responsable de deux pics apparaissant ici en vert : l'un a comme coordonnée dans la dimension 1 le déplacement chimique du carbone Cα précédent et l'autre celui du Cα suivant le long de la chaîne polypeptidique [7].
Le signal à droite correspond au signal résiduel de l'eau.

composées d'atomes de carbone, d'oxygène, d'azote et d'**hydrogène**, les **protons** ont longtemps été les observables privilégiés de la RMN des protéines. L'environnement électronique des protons module leurs fréquences de résonance qui varient de quelques parties par million (ppm) par rapport à une fréquence de référence. La valeur de la fréquence de résonance rapportée à une fréquence de référence et exprimée en ppm est appelée *déplacement chimique*. Celui-ci est fortement sensible au type d'atome lié au proton (carbone, oxygène, azote), à son implication dans des liaisons non **covalentes** comme les liaisons hydrogène [2], à la proximité de noyaux aromatiques [3], ou encore d'un centre **paramagnétique**, **ion** métallique ou radical [4] contenant un **électron** non apparié. Ainsi, chaque proton résonne à un déplacement chimique qui le caractérise.
Dans le cas des protéines, le nombre de protons est tel – 1 200 environ pour une protéine de 150 résidus [5] – que de nombreux signaux se superposent (figure 1a). Les applications des spectres *RMN à une dimension* du proton sont assez limitées. Néanmoins, ces spectres sont très rapides à enregistrer (quelques secondes) et ils permettent de déterminer d'un coup d'œil si la protéine adopte effectivement une structure tridimensionnelle ou si elle présente des fluctuations structurales importantes.
La *RMN à deux dimensions* (figures 1b et 1c) fournit davantage de potentialités et reste une mesure très rapide à obtenir (quelques minutes à quelques heures). Différents types de spectres peuvent être enregistrés grâce à un enchaînement astucieux d'impulsions électromagnétiques intenses et de délais d'attente de quelques micro- ou millisecondes. Au cours de ces séquences, l'**aimantation** initialement perturbée sur un noyau est transmise aux atomes voisins, soit à travers l'espace par un effet dit *Nuclear Overhauser Effect (nOe)*, soit à travers les liaisons chimiques. Le Suisse Richard R. Ernst a reçu le prix Nobel de chimie en 1991 pour ces découvertes. Pour des petites protéines de moins de 70 **acides aminés**, l'analyse des spectres RMN à deux dimensions permet d'attribuer à chaque proton une valeur de déplacement chimique et de déterminer la structure tridimensionnelle de la protéine par la stratégie détaillée plus loin.
Dans les années 1990, les progrès de la biologie moléculaire ont autorisé la production de protéines uniformément marquées avec des **isotopes stables** de l'azote et du carbone, l'azote ^{15}N et le carbone ^{13}C qui tous deux possèdent un spin 1/2 comme le proton. Il est donc maintenant possible d'enregistrer un signal RMN pour presque tous les atomes d'une protéine, excepté les atomes d'oxygène. Ceci a conduit au développement et à la généralisation de l'utilisation de *spectres à trois dimensions* (figure 1d), qui permet-

(2) Une liaison hydrogène s'établit entre un atome donneur de proton et un accepteur. La force de la liaison hydrogène dépend de l'angle et de la distance entre les deux atomes donneur et accepteur de proton (moins de 3,5 angströms, 1 Å = 10^{-10} m). Elle est vingt fois plus faible qu'une liaison covalente qui s'établit entre deux atomes qui saturent leur dernière orbite en partageant une ou plusieurs paires d'électrons.

(3) Aromatique (noyau) : composé présentant des électrons délocalisés autour de cycles généralement carbonés.

(4) Radical : espèce chimique (souvent appelée radical libre) possédant un ou plusieurs électrons non appariés sur sa couche externe. Le spin électronique de l'atome est alors non nul.

(5) Résidus : terme général pour désigner l'unité d'un **polymère**, les acides aminés dans le cas d'une protéine.

(6) Amide : molécule contenant un groupement carbonyle C=O lié à une amine NH_2. Les acides aminés adjacents dans une molécule protéique sont liés par des groupements amide.

(7) Peptide : molécule formée d'un petit nombre d'acides aminés. Polypeptide : molécule constituée de plusieurs dizaines de peptides.

tent de corréler un proton avec le carbone ou l'azote sur lequel il est lié et ses voisins dans l'espace ou à travers les liaisons. De plus, l'amélioration constante des séquences d'impulsions, qui a été saluée par le prix Nobel de chimie attribué en 2002 au Suisse Kurt Wüthrich, a permis de repousser considérablement les limites en taille des protéines qu'il est possible d'étudier par RMN jusqu'à plus de 50 **kDa**.

CEA

Aimant du spectromètre RMN de 16,4 T utilisé pour étudier la structure tridimensionnelle des protéines. Les noyaux d'hydrogène, c'est-à-dire les protons, ont une fréquence de résonance de 700 **MHz** dans cet aimant.

Cartographier les régions d'interaction

La RMN se révèle une méthode particulièrement efficace pour cartographier les régions d'interaction entre macromolécules. Pour cela, il est très rapide d'enregistrer un spectre à deux dimensions HSQC ^{15}N d'une protéine uniformément marquée à l'azote ^{15}N en absence et en présence d'un partenaire biologique non marqué comme un **ADN**, un **ARN**, une autre protéine, ou encore un petit **ligand** chimique. Ce type de spectre permet d'éditer le déplacement chimique de tous les protons liés à des atomes d'azote (figure 2). Il constitue en quelque sorte l'empreinte de la protéine. Les déplacements chimiques des protons NH sont particulièrement sensibles à leur environnement (pH, température, proximité d'autres atomes dans l'espace). Ainsi, il est possible de visualiser la surface impliquée dans l'interaction grâce aux signaux modifiés par l'ajout du partenaire. Une des limitations de cette méthode est la concentration que requiert la RMN (100 **µM** à 1 mM). Cependant, le développement récent de cryosondes et de nanosondes permet de réduire la quantité de produit nécessaire à quelques dizaines de **micromolaires**. Cette approche a été étendue au criblage de nouveaux ligands ou de nouveaux inhibiteurs de cibles pharmaceutiques, en couplant des spectromètres avec des passeurs d'échantillons.

Déterminer la structure des protéines

La détermination de la structure des protéines à partir des données RMN passe par deux étapes. La première consiste à établir la liste des déplacements chimiques de tous les noyaux observables de la protéine, ^{1}H, ^{15}N, ^{13}C, en utilisant les spectres à trois dimensions corrélant les atomes au travers des liai-

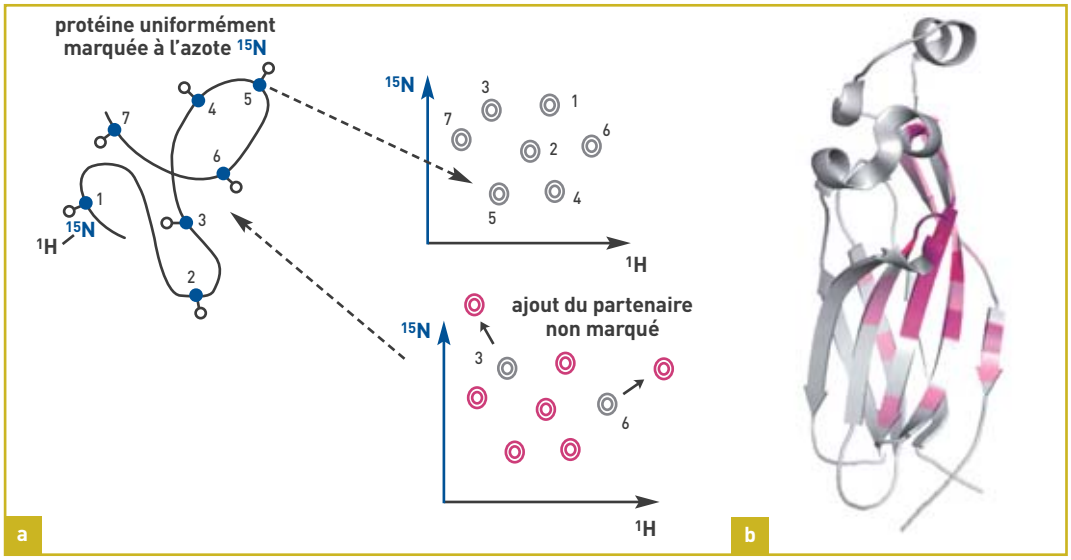


Figure 2.
Cartographie des variations de déplacements chimiques pour déterminer les régions d'interaction des protéines.
En a, principe de la méthode : la protéine d'intérêt est uniformément marquée avec de l'azote ^{15}N. Le spectre HSQC permet de corréler les déplacements chimiques proton et azote de chaque liaison NH peptidique [7]. L'ajout du partenaire non marqué induit des variations de déplacement chimique de certains signaux correspondant aux acides aminés en interaction avec celui-ci. Ces résidus sont reportés sur la structure de la protéine pour définir une région d'interaction.
En b, exemple d'application qui a permis de déterminer la région d'interaction d'un chaperon d'histones avec les histones [8].

CEA

Figure 3.
Détermination de la structure tridimensionnelle des protéines par RMN.
En a, un ensemble de contraintes établit un maillage de distances qui définissent la structure de la protéine. La protéine est représentée sous forme de ruban et les contraintes de distance en blanc.
En b, à la fin de la procédure de résolution de structure, on aboutit à un ensemble de structures très proches qui sont toutes compatibles avec les données expérimentales.
En c, représentation en ruban de la structure de la protéine. Dans ce cas, la protéine contient deux domaines majoritairement en feuillets β (en jaune et en vert), une hélice en rouge et des liens flexibles en bleu (G. Charier, J. Couprie, B. Alpha-Bazin, V. Meyer, E. Quemeneur, R. Guerois, I. Callebaut, B. Gilquin and S. Zinn-Justin, *Structure*, 12, p. 1551-1562, 2004). La protéine est la même que celle de la p. 52 dans la même orientation.

sons chimiques. La seconde étape comprend l'analyse des expériences nOe qui édite les corrélations résultant de la proximité spatiale des différents noyaux. Les corrélations sont attribuées à des couples de noyaux et sont introduites sous forme de contraintes de distance dans une procédure de **modélisation** moléculaire. L'ensemble de ces contraintes de distance représente un maillage avec lequel le modèle structural de la protéine doit être compatible (figure 3a). D'autres données expérimentales issues de mesures RMN (déplacements chimiques, constantes de couplage), qui donnent accès à des informations angulaires caractéristiques de la structure de la protéine, sont également exploitées lors de la modélisation. L'attribution des nOe peut être réalisée manuellement pour des petites protéines de moins de 70 résidus. Lorsqu'il s'agit de protéines de taille plus importante, de nombreux atomes présentent le même déplacement chimique. Il faut donc lever les ambiguïtés d'attribution des corrélations nOe. Le développement d'outils d'attribution automatique de ces corrélations a permis d'accélérer considérablement cette étape fastidieuse. Ces programmes sont basés sur une procédure itérative qui lève progressivement les ambiguïtés en générant des modèles moléculaires. La qualité et la convergence des structures retenues sont des critères importants pour la qualité de la structure. À la fin de la procédure, une famille de structures très semblables et toutes compatibles avec les données expérimentales est obtenue (figure 3b). La chaîne polypeptidique (7) principale comporte des éléments de structure secondaire canoniques (hélice α et feuillets β) qui peuvent être représentés de façon schématique (figure 3c). L'analyse détaillée de la position des chaînes latérales en fonction de leur nature – hydrophobe, hydrophile – indique les types d'interactions qui stabilisent la structure ainsi que ceux qui sont importants pour la spécificité des interactions.
La méthode a été élargie plus récemment à la résolution de structures de complexes entre macromolécules (9) ou de complexes de protéines en interaction avec des petites molécules, comme par exemple des composés pharmaceutiques. À l'heure actuelle, la RMN a contribué à 16 % de l'ensemble des 44 000 structures de macromolécules biologiques connues.

Combiner la RMN à d'autres techniques

La RMN appliquée aux macromolécules biologiques se distingue de la cristallographie par plusieurs points forts : les mesures de structures ne sont pas dommageables pour les échantillons protéiques et elles sont réalisées en solution, alors que la radiocristallographie des protéines nécessite au préalable de disposer d'un cristal de protéine de très bonne qualité. La RMN permet également de mettre en évidence les fluctuations conformationnelles des protéines, qui jouent souvent un rôle majeur dans la reconnaissance entre molécules ou dans le fonctionnement intime et dynamique des **enzymes**. Il est possible de caractériser précisément des états fluctuants ou partiellement repliés des protéines, et ainsi d'aborder la question de leur processus de repliement. Par ailleurs, si la RMN reste limitée pour obtenir des informations à haute résolution pour des machineries cellulaires de très grande taille, elle renseigne sur les propriétés dynamiques et de liaisons transitoires de très gros complexes, tels que le protéasome (10, 11) (670 kDa) ou le complexe chaperon (12) GroEL (800 kDa). C'est probablement la combinaison de la RMN avec d'autres techniques qui permettront de comprendre les mécanismes moléculaires impliqués dans les fonctions biologiques d'assemblages moléculaires importants. Ce couplage pourra regrouper des méthodes à basse résolution comme la microscopie électronique, la modélisation par homologie ou encore la prédiction de structure *ab initio* qui a fait des progrès considérables ces dernières années. Enfin, de premières approches prometteuses indiquent qu'il sera possible à court terme de caractériser structuralement les protéines directement dans leur contexte physiologique dans des cellules en culture.

> **Françoise Ochsenbein** et **Bernard Gilquin**
Institut de biologie et de technologies de Saclay
Direction des sciences du vivant
CEA Centre de Saclay

(8) Histone : protéine basique associée à l'ADN des chromosomes. Un chaperon est une protéine aidant d'autres protéines à éviter les mauvais repliements qui produisent des états inactifs ou agrégés.

(9) M. Agez, J. Chen, R. Guerois, C. van Heijenoort, J.-Y. Thuret, C. Mann and F. Ochsenbein, *Structure*, 15, p. 191-199, 2007.

(10) Protéasome : grand complexe protéique responsable de la dégradation des protéines qui ont été marquées pour la destruction.

(11) R. Sprangers and L. E. Kay, *Nature*, 445, p. 618-622, 2007.

(12) Chaperon : les protéines chaperons ont la spécialité de faciliter le processus de repliement des protéines ou d'assemblage des complexes.

Les différentes formes de magnétisme

Le magnétisme trouve essentiellement son origine dans les propriétés des électrons telles qu'elles sont expliquées par la physique quantique. Leur état quantique de spin est responsable d'une première partie du magnétisme *(magnétisme de spin)*. Une deuxième partie est imputable au mouvement orbital des électrons autour du noyau de l'atome *(magnétisme orbital)* et également au magnétisme du noyau lui-même *(magnétisme nucléaire)*, notamment mis à profit dans les techniques d'imagerie médicale par résonance magnétique nucléaire. Le magnétisme est donc produit par des charges électriques en mouvement. La force agissant sur ces charges, dite force de Lorentz, traduit la présence d'un champ magnétique.

L'électron possède un moment magnétique élémentaire (le quantum magnétique étant le *magnéton* imaginé par Bohr) qui peut être associé à l'image de son mouvement de rotation du spin sur lui-même dans un sens ou dans l'autre, orienté vers le haut ou vers le bas. Le *nombre quantique de spin* (un des quatre nombres qui "quantifient" les propriétés de l'électron) est égal à 1/2 (+ 1/2 ou - 1/2). Une paire d'électrons ne peut occuper la même *orbitale* que si l'un et l'autre sont de moments magnétiques opposés.

Chaque atome peut être assimilé à un petit aimant porteur d'un moment magnétique élémentaire. Le spin du noyau (neutron et proton ont eux-mêmes un spin demi-entier) est demi-entier si le nombre de masse est impair ; nul si le nombre de masse et la charge sont pairs, et entier si le nombre de masse est pair et la charge impaire.

De nombreux moments magnétiques peuvent, à une échelle plus importante, constituer des domaines magnétiques dans lesquels tous ces moments sont orientés dans la même direction. Ces régions de l'espace sont séparées entre elles par des parois. Rassemblés, ces domaines peuvent eux-mêmes constituer un aimant à l'échelle macroscopique (figure E1).

De l'organisation de ces constituants élémentaires dépend la manifestation de différents types de magnétisme, associés traditionnellement à trois grandes familles de matériaux : *ferromagnétiques*, *paramagnétiques* et *diamagnétiques*.

Tous les matériaux qui ne sont pas diamagnétiques sont par définition paramagnétiques, dans la mesure où leur susceptibilité magnétique est positive, mais cette susceptibilité est particulièrement élevée dans les ferromagnétiques, qui constituent donc en eux-mêmes une famille.

1. Les matériaux ferromagnétiques sont constitués de petits domaines à l'intérieur desquels les atomes, présentant une aimantation parallèle, tendent à s'aligner comme autant de dipôles élémentaires dans la direction d'un champ magnétique extérieur. Les moments magnétiques de chaque atome peuvent s'aligner spontanément dans ces domaines, même en l'absence de champ extérieur. En présence d'un tel champ, les parois se déplacent et tendent à renforcer le champ appliqué. Si celui-ci dépasse une certaine valeur, le principal domaine orienté dans la direction du champ tendra à occuper tout le volume du matériau. Si le champ diminue, les parois se déplacent, mais pas de façon symétrique, une partie du mouvement "aller" des parois étant irréversible : il subsiste donc une magnétisation rémanente, importante dans les aimants proprement dits ou la magnétite naturelle.

L'ensemble du processus constitue un cycle d'hystérésis, la relation du champ induit au champ extérieur dessinant une *boucle* ou *courbe d'hystérésis* dont la surface représente l'énergie perdue dans la partie irréversible de ce processus (figure E2). Pour annuler le champ induit, il faut appliquer un champ coercitif : les matériaux avec lesquels les aimants permanents artificiels sont réalisés présentent une valeur élevée de champ coercitif.

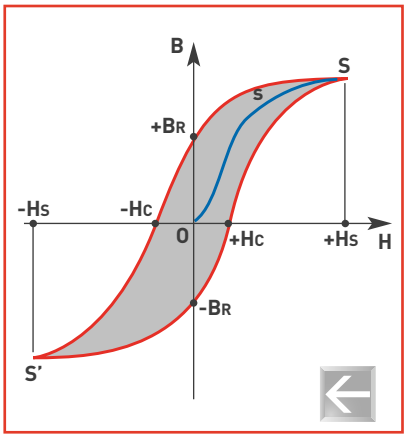


Figure E2.
L'induction B d'un matériau magnétique par une bobine n'est pas proportionnelle à l'excitation magnétique (champ H).
Si la première aimantation dessine une courbe de type OsS en bleu sur la figure, elle manifeste à partir de s une saturation.
L'induction n'est conservée qu'en partie si le champ tend vers zéro ; cette induction rémanente ne peut être annulée que par une inversion du champ magnétique jusqu'à une valeur de champ "coercitif". Le cycle d'hystérésis traduit des pertes "par frottement" entre les domaines magnétiques. Ces pertes sont représentées par la surface que délimitent les courbes d'aimantation et de désaimantation.

En général, le moment magnétique total des matériaux ferromagnétiques est nul, les différents domaines ayant des orientations différentes. Le ferromagnétisme disparaît si on dépasse une certaine température appelée point de Curie.

Le couplage collectif des spins entre centres métalliques du matériau ou d'un complexe de métaux de transition explique les propriétés magnétiques du matériau, les moments de tous les spins se trouvant tous orientés de manière identique.

Les matériaux dont les atomes sont éloignés les uns des autres dans leur structure cristalline favorisent un alignement de ces aimants élémentaires par couplage. Le fer, mais aussi le cobalt, le nickel et leurs alliages, en particulier les aciers, et certains de leurs composés appartiennent à cette catégorie caractérisée par une susceptibilité magnétique positive et très élevée, ainsi que,

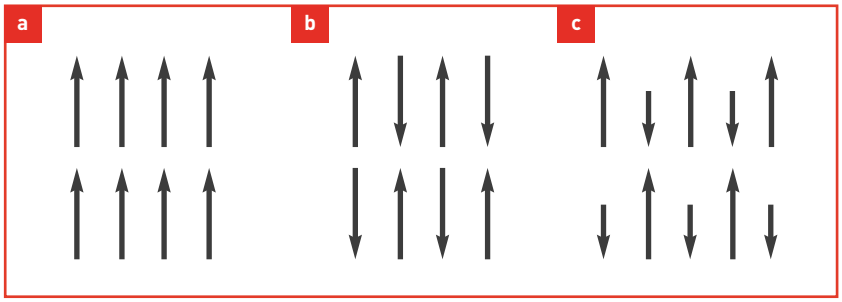


Figure E1.
Les moments magnétiques élémentaires sont de même sens dans les substances ferromagnétiques (a), de sens opposés mais de somme nulle dans les antiferromagnétiques (b) et de sens opposé et de grandeur différente dans les ferrimagnétiques (c).

Stoiber Productions, München

Arrivée à la gare routière de Long Yang, à Shanghai (Chine), d'un train à sustentation magnétique du type Transrapid, d'origine allemande, mis en service en 2004 pour relier la ville à l'aéroport international de Pudong.

plus faiblement, certains métaux de la famille des **terres rares**, quelques alliages dont les mailles sont grandes et certaines combinaisons d'éléments n'appartenant pas eux-mêmes à cette famille.

Dans les matériaux **ferrimagnétiques**, les domaines magnétiques constituent des ensembles pouvant être alignés dans des sens opposés (anti-parallèles), mais leur moment magnétique résultant diffère de zéro alors que le champ extérieur est nul (exemples de la magnétite, de l'ilménite ou des oxydes de fer). Le ferrimagnétisme s'observe dans des matériaux comportant deux types d'atomes se comportant comme des aimants de force différente et orientés en sens contraire. Si la somme des moments parallèles et anti-parallèles est nulle, il s'agit d'**anti-ferromagnétisme** (exemple du chrome ou de l'hématite). En effet, si les atomes sont plus rapprochés, la disposition la plus stable est celle d'aimants antiparallèles, chacun compensant en quelque sorte son voisin (figure E1).

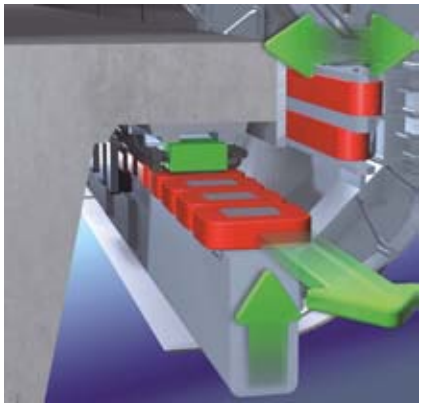
2. Les matériaux **paramagnétiques** présentent un comportement de même nature que les ferromagnétiques, bien que beaucoup moins intense (leur susceptibilité magnétique est positive mais très faible, de l'ordre de 10^{-3}). Chaque atome d'un tel matériau a un moment magnétique non-nul. Sous l'action d'un champ extérieur, les moments magnétiques s'orientent et augmentent ce champ, qui décroît cependant avec la température, l'agitation thermique désorientant les dipôles élémentaires. Les matériaux paramagnétiques perdent leur aimantation dès qu'ils ne sont plus soumis au champ magnétique. La plupart des métaux, y compris des alliages d'éléments ferromagnétiques, font partie de cette famille, ainsi que des minéraux comme la pegmatite.

3. Les matériaux **diamagnétiques** présentent une susceptibilité magnétique négative et extrêmement faible (de l'ordre de 10^{-5}). La magnétisation induite par un champ magnétique s'opère dans la direction opposée à ce dernier : ils ont donc tendance à s'éloigner le long de ses **lignes de champ** vers les zones de faible champ. Un diamagnétique parfait offrirait une résistance maximale au passage du champ magnétique et présenterait une **perméabilité** nulle. Les métaux comme l'argent, l'or, le cuivre, le mercure ou le plomb, le quartz, le graphite, les gaz rares ainsi qu'une grande majorité des composés organiques se rangent dans cette catégorie.

En fait, tous les corps présentent peu ou prou ce phénomène de diamagnétisme, imputable à la déformation des orbitales électroniques des atomes sous l'action d'un champ extérieur, phénomène réversible avec la disparation du champ extérieur. Comme Michael Faraday l'a montré en son temps, toute substance est donc plus ou moins "magnétisable" pour autant qu'elle soit placée dans un champ magnétique suffisamment intense.

L'électromagnétisme

C'est le Danois Hans Christian Ørsted, professeur à l'Université de Copenhague qui, le premier, a fait autour de1820 le lien entre les deux domaines jusqu'alors complètement séparés de l'**électricité** et du **magnétisme**. Il a mis en évidence la déviation de l'aiguille d'une boussole à proximité d'un fil parcouru par un courant électrique, avant que Faraday n'énonce la loi qui porte son nom : le champ magnétique produit est d'autant plus fort que l'intensité du courant est importante. La discipline qui étudie les champs magnétiques statiques (ne dépendant pas du temps) est la **magnétostatique**. Le **champ magnétique** forme, avec le **champ**



Vue de détail des aimants pour le guidage et la propulsion du train.

électrique, les deux composantes de l'**électromagnétisme**. Des ondes peuvent se propager librement dans l'espace, et dans la plupart des matériaux, dans tous les domaines de longueur d'onde (ondes radio, micro-ondes, infrarouge, visible, ultraviolet, rayons X et rayons gamma). Les **champs électromagnétiques** sont donc une combinaison de **champs de force** électriques et magnétiques naturelle (le champ magnétique terrestre) ou non (de basses fréquences comme les lignes et les câblages électriques, ou de plus haute fréquence comme les ondes radio (téléphone cellulaire compris) ou de télévision.

Mathématiquement, les lois de base de l'électromagnétisme sont résumées dans les quatre **équations de Maxwell** (ou **de Maxwell-Lorentz**) qui permettent de décrire l'ensemble des phénomènes électromagnétiques de manière cohérente, de l'électrostatique et la magnétostatique à la propagation des ondes. James Clerk Maxwell les a formulées en 1873, trente-deux ans avant qu'Albert Einstein ne place la théorie de l'électromagnétisme dans le cadre de la *relativité restreinte*, qui expliquait ses incompatibilités avec les lois de la physique classique.