

N° d'ordre : 843

50376  
1980  
126

50376  
1980  
126

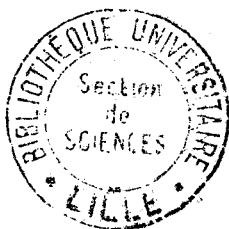
UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

**THESE DE TROISIEME CYCLE  
PHYSIOLOGIE ANIMALE  
(PSYCHOPHYSIOLOGIE)**

présentée par

Christine DEMAIRÉ-DESCAMPS

**EVOLUTION DE LA FACILITATION CUTANEE  
DU REFLEXE DE HOFFMANN  
AVANT UN MOUVEMENT BALISTIQUE OU AJUSTE**



Membres du Jury

MM. J.P. ROUSSEAU  
J.M. COQUERY  
J. REQUIN  
J.C. ROY

Président  
Rapporteur  
Examineurs

Soutenue le 6 octobre 1980

Laboratoire de Psychophysiologie et Laboratoire Associé au C.N.R.S. n° 308

*C'est sous la direction de Monsieur le Professeur J.M. Coquery que ce travail a été entrepris. Son aide efficace ainsi que sa constante disponibilité en ont marqué toutes les étapes. J'aimerais remercier en sa personne le professeur qui a assuré ma formation technique et a permis, grâce à sa compétence, la programmation informatique d'une partie de ces recherches.*

*Messieurs les Professeurs J. Réquin, J.P. Rousseau et J.C. Roy ont bien voulu examiner et juger ce travail, je leur en suis vivement reconnaissante.*

*Je tiens à remercier l'ensemble de mes collègues pour la sympathie dont ils m'ont entourée et tout particulièrement Francine Ciancia, Jacques Honoré et Jean Lebizec qui, par leurs suggestions et critiques, ont amicalement contribué à la réalisation de ce travail.*

*André Bous a conçu une partie de l'appareillage utilisé et m'a toujours accordé sa précieuse aide technique, je lui exprime ici ma sincère reconnaissance. J'aimerais associer à ces remerciements Jean-Marc Deslandes et René Coisne qui ont bien souvent mis leur compétence à ma disposition.*

*Monique Bécu et Christine Coussemaker se sont chargées avec beaucoup de soin de l'illustration et de la dactylographie de ce manuscrit. Je les en remercie vivement.*

*Je voudrais enfin remercier tous les sujets qui, de bonne grâce, ont accepté de participer à ces expériences.*

## ERRATA

=====

- p. 4, 11e ligne : lire *"correlée à celle"* au lieu de *"correlée à celui"*.
- p. 20, 6e ligne : lire *"nous nous sommes efforcé"* au lieu de *"nous nous sommes efforcés"*.
- p. 41, 18e ligne : lire *"facilité"* au lieu de *"facilitée"*.
- p. 42, 5e ligne de la légende :  
lire *"pour une stimulation réflexogène associée à une préparation motrice (M + H)"* au lieu de *"pour une stimulation réflexogène associée à une situation attentive (A + H)"*.
- p. 51, 15e ligne : lire *"volées"* au lieu de *"vollées"*.
- p. 55, 14e ligne : lire *"d'une seconde"* au lieu de *"de une seconde"*.
- p. 61, figure 11 : lire sur l'axe des abscisses *"0 - 2000 et 4000 msec"* au lieu de *"0 - 200 et 400 msec"*.
- p. 65, 15e ligne : lire *"F(1,2637) = 22,74"* au lieu de *"F(1,26,37) = 22,74"*.
- p. 75, 13e ligne : lire *"les critères que nous avons adoptés"* au lieu de *"les critères que nous adopté"*.
- p. 75, 31e ligne : lire *"éloignées"* au lieu de *"éloignés"*.
- p. 80, 3e ligne de la légende :  
lire *"mouvement ajusté"* au lieu de *"mouvement balistique"*.
- p. 83, 27e ligne : lire *"déviations de la linéarité"* au lieu de *"déviations de la linéarités"*.
- p. 86, 4e ligne : lire *"des deux courbes"* au lieu de *"de deux courbes"*.
- p. 87, 1e ligne : lire *"analyses de variance globales"* au lieu de *"analyses de variance globale"*.
- p. 94, 10e ligne : lire *"serait lié"* au lieu de *"serait liée"*.

## SOMMAIRE

-----

	Pages
INTRODUCTION	1
MODIFICATIONS DE L'EXCITABILITE CENTRALE ET DE L'EXCITABILITE MOTONEURONALE AVANT LE MOUVEMENT.	3
Variations de l'excitabilité centrale liées au mouvement.	3
Variations de l'excitabilité des motoneurones avant le début d'un mouvement.	5
<i>Modifications de l'excitabilité spinale durant la période         préparatoire à un temps de réaction</i>	6
<i>Variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques avant         le début d'un mouvement</i>	8
<i>Contrôle des afférences proprioceptives Ia avant et au         début d'un mouvement volontaire</i>	9
LE CONTROLE DES AFFERENCES CUTANÉES AVANT ET DURANT LES PREMIERES ETAPES DU MOUVEMENT.	13
Approche psychophysique et neurophysiologique chez l'Homme.	13
Modifications des potentiels évoqués aux différents niveaux des voies somatiques chez l'animal.	14
Hypothèses sur les mécanismes physiologiques à l'origine du contrôle et de la sélection des afférences cutanées et proprioceptives durant le mouvement.	15
Technique d'étude des variations du volume des afférences cutanées en fonction des commandes volontaires chez l'Homme.	17

## IÈRE PARTIE

ETUDE METHODOLOGIQUE DE LA FACILITATION CUTANEE  
DU REFLEXE DE HOFFMANN.

INTRODUCTION	20
TECHNIQUES	21
Le réflexe de Hoffmann	21
Conditions générales des expérimentations	21
La chaîne de stimulation	23
<i>La stimulation cutanée</i>	23
<i>La stimulation réflexogène</i>	25
La chaîne d'enregistrement	25
CHAPITRE I : Variations de l'amplitude du réflexe H en fonction du délai séparant la stimulation cutanée de la stimulation réflexogène.	27
Introduction	27
<i>Localisation de la stimulation</i>	28
<i>Intensité de la stimulation</i>	29
<i>Délai entre la stimulation surale et la stimulation réflexogène</i>	29
Méthode	30
<i>Conditions de stimulation</i>	30
<i>Protocole expérimental</i>	30
<i>Traitement des résultats</i>	31
Résultats	31
Discussion	33
<i>Effets précoces de la stimulation cutanée sur le réflexe de                 Hoffmann</i>	33
<i>Effets tardifs de la stimulation cutanée sur le réflexe de                 Hoffmann</i>	36
Conclusion	38
CHAPITRE II : Effets d'une stimulation non douloureuse du nerf sural testée aux différents niveaux de la courbe de recrutement du réflexe de Hoffmann.	39
Introduction	39
Méthode	43
<i>Conditions de stimulation</i>	43
<i>Protocole expérimental</i>	43

Traitement des résultats	44
Résultats	45
<i>Variations de la facilitation du réflexe H aux différents niveaux de la courbe de recrutement</i>	45
<i>Variations spontanées du réflexe H en fonction des conditions de stimulation</i>	48
Discussion	49
<i>Etude de la relation entre la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann et son amplitude initiale</i>	49
<i>Comparaison des variations spontanées du réflexe de Hoffmann en fonction des caractéristiques de stimulation</i>	50
Conclusion	52

## 2EME PARTIE

EVOLUTION DE L'AMPLITUDE ET DE LA FACILITATION CUTANEE  
DU REFLEXE DE HOFFMANN AVANT UN MOUVEMENT BALISTIQUE OU AJUSTE.

INTRODUCTION	53
TECHNIQUES	55
La chaîne de stimulation	55
Le recueil des données	57
METHODE	59
Sujets	59
Conditions d'expérience	59
Protocoles expérimentaux	59
<i>Evolution de la facilitation cutanée avant le début d'un mouvement balistique</i>	59
<i>Evolution de la facilitation cutanée avant le début d'un mouvement ajusté</i>	60
TRAITEMENT STATISTIQUE DES DONNEES	63
RESULTATS	65
Evolution du réflexe de Hoffmann et de sa facilitation cutanée avant le début d'un mouvement balistique.	65
Evolution du réflexe de Hoffmann et de sa facilitation cutanée avant le début d'un mouvement ajusté.	73
Evolution de l'amplitude du réflexe monosynaptique durant les 500 msec qui précèdent le début de l'EMG en fonction du type de mouvement effectué.	89
DISCUSSION	90
Contrôle des afférences cutanées avant le début d'un mouvement.	90
<i>Valeur moyenne de la facilitation cutanée de référence</i>	90
<i>Signification de la diminution de la facilitation cutanée avant le mouvement</i>	90
<i>Simultanéité entre la dépression des afférences cutanées et la facilitation de l'excitabilité motoneuronale</i>	91

	Pages
Contrôle proprioceptif du mouvement et variations de l'excitabilité spinale avant le début de l'électromyogramme.	91
<i>Limitations méthodologiques de l'expérience</i>	91
<i>Etude de la dépression du réflexe durant la première partie de la courbe</i>	92
<i>Augmentation progressive de l'amplitude du réflexe</i>	93
RESUME ET CONCLUSION	97
BIBLIOGRAPHIE	I à X



## INTRODUCTION

-----

Les travaux récents effectués dans la neurophysiologie du mouvement ont abouti à la construction d'un schéma de l'exécution motrice, organisé suivant un axe temporel que définit Réquin (sous presse) : "Cet axe privilégié comporterait en premier lieu, un segment cérébro-cérébelleux, prenant origine dans les aires corticales associatives et sous-tendant l'étape d'élaboration du "projet" d'action, en second lieu, un segment cérébello-cérébral, prenant origine dans les structures néocérébelleuses et sous-tendant l'étape de sélection et d'organisation des formules cinétiques qui permettront de réaliser le programme moteur, enfin un segment cérébro-spinal, prenant son origine dans les aires motrices précentrales et sous-tendant l'étape d'exécution du mouvement". Cette organisation séquentielle est particulièrement illustrée dans des expériences où l'enregistrement simultané de l'activité unitaire de différentes structures permet de déterminer la séquence temporelle des événements qui préludent à l'activation musculaire (Thach, 1978).

La fonction des cortex frontal et pariétal dans l'élaboration du mouvement est essentiellement abordée dans des travaux de neuropathologie humaine et de neurophysiologie animale (Hyvarinen, 1978). L'implication du segment cérébello-thalamo-cortical dans le déroulement (Smith *et al.*, 1978) mais aussi dans la mise en route du mouvement est une donnée actuellement bien établie (Beaubaton *et al.*, 1978 ; Neafsey *et al.*, 1978 b) et l'enregistrement de l'activité unitaire des neurones du cortex précentral (Evarts, 1973) constitue un témoin direct de la dernière étape cérébrospinale.

Les possibilités d'investigation de la préparation au mouvement chez l'homme normal ont principalement été limitées jusqu'à présent à deux techniques : d'une part, l'enregistrement de potentiels corticaux globaux et d'autre part le test de l'excitabilité des motoneurones au moyen de réflexes monosynaptiques. Les variations des ré-

flexes qui précèdent le début d'un mouvement dépendent des modifications de l'excitabilité centrale qui s'exercent directement sur les motoneurones et des modulations de la transmission des afférences proprioceptives qui empruntent la voie afférente Ia du réflexe.

De récents développements dans l'étude des modifications corticales liées à l'exécution motrice montrent que la fréquence et la durée de la décharge centrale sont liées aux caractéristiques mêmes du mouvement ; ce sont ces faits expérimentaux ainsi que les variations concomitantes de l'excitabilité motoneuronale enregistrées chez l'homme que nous allons d'abord examiner.

Un ensemble important de recherches montre une dépression des afférences cutanées durant et parfois même avant le mouvement ; nous envisagerons ensuite la possibilité de tester la mise en place de ce contrôle inhibiteur à l'aide de la technique du réflexe monosynaptique de Hoffmann chez l'homme.

## MODIFICATIONS DE L'EXCITABILITE CENTRALE ET DE L'EXCITABILITE MOTONEURONALE AVANT LE MOUVEMENT.

Nous étudierons successivement les enregistrements de l'activité centrale, nous limitant principalement aux faits qui montrent des liaisons spécifiques entre la décharge centrale et les caractéristiques du mouvement, puis les modifications de l'excitabilité spinale rencontrées chez l'homme.

### VARIATIONS DE L'EXCITABILITE CENTRALE LIEES AU MOUVEMENT

=====

Les modifications de l'activité centrale se déroulent en deux étapes temporelles distinctes. Gantchev (1978), chez le singe, enregistre des modulations précoces de la fréquence de décharge des neurones toniques, précédant de 300 à 600 msec et parfois même d'une seconde le mouvement, tandis que la mise en jeu des neurones phasiques n'est observée qu'une centaine de millisecondes avant le début de l'EMG. Neafsey *et al.* (1978 a, b) distinguent également deux types d'unités, précoces et tardives, dont la distribution n'est pas équivalente au sein des différentes aires du cortex sensorimoteur et dans les ganglions de la base : les neurones des noyaux entopédunculaire et du globus pallidum ainsi que ceux du cortex médian déchargent significativement plus tôt que ceux du cortex péricrucial latéral, dont la stimulation entraîne la contraction des muscles directement impliqués dans le mouvement étudié. On peut noter l'étroite correspondance temporelle entre ces deux types de décharge centrale et l'enregistrement du potentiel de préparation (Pfurtscheller et Aranibar, 1979) et du potentiel moteur (Kato et Tanji, 1972) chez l'homme. Hashimoto *et al.* (1979), Shibasaki *et al.* (1978), Sasaki *et al.* (1979) apportent certains faits expérimentaux qui montrent le rôle de l'axe cérébello-thalamique dans la genèse de ce potentiel de préparation.

Un nouveau pas est franchi dans la compréhension du rôle joué par ces phénomènes préparatoires centraux lorsque l'on peut montrer une liaison spécifique entre l'activité des cellules corticales et les caractéristiques de la performance accomplie. Taylor (1978) observe une corrélation entre l'amplitude du potentiel de préparation et les différentes étapes de l'acquisition d'une tâche motrice complexe chez l'homme. Au cours d'une tâche de temps de réaction, comportant une période préparatoire et une période de réponse déclenchée par un signal visuel, Kubota et Hamada (1979) montrent que la fréquence de décharge des neurones pyramidaux enregistrée durant la période préparatoire est positivement corrélée à celui que l'on observe durant la période qui précède la contraction et négativement corrélée à la durée de cette période. Evarts (1973) observe que le cortex précentral reçoit d'importantes entrées sensorielles à l'origine de réflexes corticaux courts mis en jeu par une stimulation du territoire qu'une aire corticale active spécifiquement. Si l'on fait précéder cette stimulation périphérique d'une instruction particulière indiquant de résister ou non à la perturbation (Evarts et Tanji, 1974 ; Evarts, 1978), on assiste à une modification spécifique de l'excitabilité des neurones pyramidaux centraux plusieurs centaines de millisecondes avant l'arrivée de cette perturbation. Enfin, la nature même du mouvement exécuté constitue une variable pertinente dans l'étude de l'excitabilité corticale liée à l'activité motrice : Fromm et Evarts (1977) et Evarts et Fromm (1977) montrent que la décharge unitaire précentrale qui précède et accompagne un petit mouvement précis est à la fois plus précoce et plus prolongée que celle qui caractérise un mouvement balistique, dont la durée et l'intensité sont paradoxalement supérieures. Cette augmentation caractéristique de l'activité corticale est sans doute liée à l'accroissement des entrées sensorielles lors d'un mouvement précis. Ce sont, en effet, les mêmes neurones qui voient leur fréquence de décharge altérée en relation avec de petits mouvements et qui manifestent une réactivité maximale aux perturbations d'origine externe.

Ainsi donc, les enregistrements effectués sur le cortex sensorimoteur constituent un témoin des deux dernières étapes qui précèdent le mouvement, l'une que l'on peut qualifier de préparatoire, résultant de la mise en jeu de la voie cérébello-thalamo-corticale, l'autre "exécutoire" aboutissant à l'activation finale des motoneurones. En outre, cette activité corticale, tant préparatoire que prémotrice, s'avère plus ou moins intimement liée aux paramètres du mouvement programmé.

#### VARIATIONS DE L'EXCITABILITE DES MOTONEURONES AVANT LE DEBUT

#### D'UN MOUVEMENT

Les répercussions spinales des phénomènes préparatoires et prémoteurs centraux sont principalement étudiées chez l'homme en utilisant des protocoles expérimentaux de temps de réactions : à une période préparatoire déclenchée par un signal d'éveil, succède une période de réponse commençant à la présentation du signal impératif et se terminant dès les premières manifestations électromyographiques du mouvement. Les variations de l'excitabilité des motoneurones sont le plus souvent testées en mesurant les variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques du membre inférieur. En particulier, les réflexes du muscle soléaire sont obtenus soit par stimulation directe des fibres fusoriales Ia (technique de Hoffmann), soit par percussion du tendon d'Achille (réflexe tendineux).

Après un bref aperçu des modifications de l'excitabilité spinale enregistrées durant la période préparatoire, nous nous intéresserons aux premières manifestations des commandes volontaires sur les motoneurones et nous terminerons par quelques réflexions sur les hypothèses que l'on peut formuler quant au contrôle des afférences proprioceptives Ia avant le début d'un mouvement.

*Modifications de l'excitabilité spinale durant la période préparatoire à un temps de réaction*

Les phénomènes préparatoires spinaux peuvent être considérés sous trois aspects : leur nature, leur spécificité et leur valeur prédictive sur le niveau de la performance.

• Il semble que la durée de la période préparatoire soit une variable importante dans l'obtention des résultats. En travaillant avec des périodes préparatoires inférieures ou égales à la seconde, Réquin et Paillard (1969), Gerilowsky et Tzekov (1972), Semjen *et al.* (1973) enregistrent une facilitation précoce suivie d'une dépression plus ou moins prononcée des réflexes monosynaptiques. La facilitation précoce serait due à une activation non spécifique d'origine réticulaire, liée à la présentation du signal préparatoire lui-même et la dépression qui s'ensuit témoignerait du renforcement de l'inhibition présynaptique sur la voie afférente du réflexe, isolant ainsi les motoneurones d'influences non pertinentes et évitant les réponses anticipées. L'utilisation de périodes préparatoires plus longues (Coquery, 1969), Brunia et Vuister (1979), met en évidence une facilitation généralisée des réflexes durant toute la période étudiée. Ces derniers auteurs montrent toutefois une évolution temporelle significative de cette facilitation : après une augmentation précoce, on assiste à une légère dépression des réflexes qui atteignent leur degré de facilitation le moins élevé une seconde après le signal préparatoire. Cette diminution est ensuite suivie d'une remontée régulière de l'amplitude des réflexes jusqu'à l'arrivée du signal de réponse. Ainsi la dépression constatée à la fin d'une période préparatoire courte se retrouve-t-elle aussi au cours d'une période nettement plus longue, ce qui semble en faire un phénomène très général.

Brunia et Vuister (1979) concluent que l'utilisation d'une longue période préparatoire permet la dissociation de deux époques dans la facilitation : la première, liée au signal préparatoire et la seconde dont l'expression est contingente de la durée de la période préparatoire, révélatrice d'une préparation motrice globale.

• Jusqu'à présent, il n'a pas été possible de montrer clairement que le muscle directement impliqué dans le mouvement est le siège de phénomènes préparatoires spécifiques. Réquin et Paillard (1969) indiquent que le muscle impliqué, le soléaire droit, est plus déprimé que le muscle non impliqué, tandis que Semjen *et al.* (1973) observent une dépression plus importante dans le muscle non impliqué qui est également le soléaire droit. S'agit-il d'un effet dû aux tâches différentes ou d'une latéralisation préférentielle des influences supraspinales ? Brunia et Vuister (1979) n'observent aucune différence lorsque le test est effectué sur le muscle impliqué, la jambe opposée ou même lorsqu'aucune jambe n'est impliquée dans la tâche. Les résultats de Coquery (1969) ont été obtenus lors d'une tâche mettant en jeu une flexion des doigts et Gerilowsky et Tzekov (1972) observent des résultats de même nature dans les muscles agoniste et antagoniste.

• La valeur prédictive de l'amplitude des réflexes sur le niveau de la performance a été calculée dans plusieurs expériences. Réquin et Paillard (1969) observent une corrélation entre l'amplitude du réflexe et le temps de réaction, mais ceci uniquement avant l'arrivée du signal de réponse. Semjen *et al.* (1973) constatent que l'amplitude du réflexe de Hoffmann a une faible valeur prédictive sur la vitesse de la performance et dans le muscle impliqué seulement.

Ainsi, le bilan de l'exposé, non exhaustif, que nous avons fait de l'étude de la période préparatoire, nous amène à constater que les variations de l'excitabilité spinale observées jusqu'à présent se traduisent par une augmentation d'excitabilité des motoneurones, peu ou pas spécifique, n'ayant qu'une faible valeur prédictive du niveau de la performance ultérieure. Toutefois, il faut souligner avec Réquin (sous presse) que ces résultats "...ne permettent pas, en particulier, de conclure que les ajustements préparatoires mis en place au niveau central n'ont pas nécessairement de répercussion spinale, dans la mesure où les phénomènes susceptibles de se dérouler au niveau motoneuronal échappent probablement en grande partie aux méthodes d'inves-



tigation jusqu'ici mises en oeuvre". Réquin ajoute en effet qu'en procédant à un relèvement artificiel du niveau général de la réactivité spinale, capable de lever le blocage présynaptique, il devient alors possible d'enregistrer des variations spécifiques de l'excitabilité du noyau moteur en fonction des paramètres directionnels et intentionnels du mouvement.

*Variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques avant le début d'un mouvement*

La commande volontaire précentrale se répercute sur l'excitabilité des motoneurones quelques centaines de millisecondes avant le début réel de l'activité électromyographique.

Kawamura et Watanabe (1975) demandent à leurs sujets d'effectuer une manoeuvre de Jendrassik et observent que le réflexe de Hoffmann est facilité près de 300 msec avant le mouvement réel des extrémités supérieures. Kots (1969) note une augmentation du réflexe H 60 msec avant une extension du pied et Michie *et al.* (1975) enregistrent une facilitation spécifique des motoneurones du muscle impliqué dans la tâche 150 msec après le signal de réponse. Ces derniers auteurs ne précisent toutefois pas le moment réel du début de l'EMG, ce qui ne permet pas de dater la facilitation observée. L'expérience plus complète menée par Coquery et Coulmance (1971) met en évidence une élévation des réflexes de Hoffmann et tendineux plus de 100 msec avant une extension du pied sollicitant les muscles testés. Une légère dépression des réflexes est enregistrée avant cette facilitation et le "pattern" des résultats s'inverse lorsque le muscle testé est antagoniste pour le mouvement effectué (flexion dorsale du pied). Une augmentation moins importante des réflexes est également constatée 100 msec avant un mouvement de fermeture du poing et témoigne ainsi du caractère global des influences descendantes qui précèdent et accompagnent le mouvement. Ces résultats sont confirmés par Pierrot-Deseilligny *et al.* (1971), Castaigne *et al.* (1972) qui notent toutefois une dépression plus ponctuelle des réflexes (de 120 à 80 msec avant le début de l'EMG) suivie

aussitôt du relèvement général de l'excitabilité des motoneurones. Ces auteurs constatent également une évolution en miroir des réflexes du muscle antagoniste, ce qui tend à prouver que les interneurones inhibiteurs responsables de l'inhibition réciproque sont facilités de façon parallèle aux motoneurones avant le début de l'EMG (Simoyama et Tanaka, 1974).

La période qui précède le début d'un mouvement est donc caractérisée, au niveau spinal, par deux évènements successifs : une dépression plus ou moins marquée des réflexes, suivie d'une forte facilitation, précédant d'une centaine de millisecondes environ le début de l'électromyogramme. Cette dernière observation est tout à fait compatible avec les modifications d'excitabilité des neurones précentraux enregistrées avant le mouvement (Evarts, 1973). Il ne faut toutefois pas oublier que les variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques sont, certes, le reflet des influences corticales qui s'exercent directement sur les motoneurones, mais qu'elles dépendent aussi des modulations qui affectent les terminaisons afférentes Ia. Quelles inférences peut-on faire, à partir de ces expériences, sur le niveau du contrôle présynaptique de la voie Ia avant le début d'un mouvement ?

*Contrôle des afférences proprioceptives Ia avant et au début d'un mouvement volontaire*

En étudiant l'amplitude du réflexe de Hoffmann au début d'un mouvement volontaire ou d'un réflexe polysynaptique du jambier antérieur, Pierrot-Deseilligny et Bussel (1973) constatent que, sur un fond d'activité électromyographique identique, le réflexe H est toujours plus grand au début du mouvement volontaire. L'amplitude de ce réflexe dépend donc, non seulement du niveau d'excitabilité des motoneurones  $\alpha$  mais aussi des contrôles exercés sur la voie afférente du réflexe ; le début de l'activité volontaire se caractérise alors par une levée du contrôle inhibiteur de la voie afférente Ia. C'est également à cette conclusion que parviennent Gottlieb et Agarwal (1978).

Les travaux de Rudomin et Dutton (1969 a, b), chez le chat, ont montré que les fluctuations du potentiel de membrane des terminaisons Ia, liées à la dépolarisation des afférences primaires, responsable de l'inhibition présynaptique, sont la principale cause de la variabilité des réflexes monosynaptiques. Ainsi l'étude de la variance des réflexes avant le début du mouvement peut-elle apporter quelques informations sur le contrôle de la voie afférente du réflexe.

Pierrot-Deseilligny *et al.* (1971) observent trois étapes dans le déroulement de la variance des réflexes monosynaptiques avant le mouvement : une première augmentation, lente, de 170 msec à 80 msec, une augmentation rapide de 80 à 30 msec et une chute durant les 30 dernières msec qui précèdent le début de l'EMG. Si l'accroissement rapide de la variance paraît dépendre "des variations d'excitabilité des motoneurones  $\alpha$ , conditionnés par les variations des phénomènes centraux responsables des caractéristiques mécaniques de la contraction", l'examen des deux autres étapes amène Pierrot-Deseilligny *et al.* à conclure à l'intervention de modulations qui s'exercent sur les terminaisons des afférences Ia. La première augmentation, lente, de la variance, qui accompagne la dépression des réflexes, est attribuée à un renforcement de l'inhibition présynaptique Ia, tel que le décrivent Réquin et Paillard au cours de la période préparatoire. En se référant aux travaux de Rudomin et Dutton (1974) qui montrent qu'une augmentation des réflexes monosynaptiques, provoquée par une stimulation des fibres cutanées de gros calibre est accompagnée d'une réduction de la variance, Pierrot-Deseilligny *et al.* estiment que la chute brutale de la variance durant les dernières 30 msec reflète une levée de l'inhibition présynaptique. Ainsi l'augmentation des afférences Ia qui, nous l'avons vu, est présente dès le début du mouvement, pourrait-elle commencer réellement quelques dizaines de millisecondes auparavant.

Bien que les arguments développés ici soient essentiellement indirects et n'autorisent pas de conclusion définitive, ils apportent néanmoins des hypothèses solides quant au contrôle de l'entrée présynaptique Ia.

Les travaux que nous venons de citer sur les variations de l'excitabilité, tant corticale que spinale, enregistrées avant le début d'un mouvement nous conduisent aux réflexions suivantes :

- des modifications de l'activité unitaire centrale sont enregistrées très précocement, parfois plus d'une seconde avant le début d'un mouvement.
- l'étude des variations de l'excitabilité spinale, testée à l'aide des réflexes monosynaptiques durant la période préparatoire à un temps de réaction s'est avérée jusqu'à présent quelque peu décevante.
- au contraire, l'examen de la période juste antérieure au début de l'activité électromyographique a permis l'observation de modifications spécifiques des motoneurones, reflétant directement les variations de l'excitabilité centrale, synchronisées avec le mouvement.

Les conditions expérimentales dans lesquelles ces derniers résultats ont été acquis sont celles d'un mouvement balistique, rapide, ne nécessitant pas ou peu de réafférences proprioceptives. L'accent mis tout récemment par Fromm et Evarts et Evarts et Fromm (1977) sur les différences dans l'activité précentrale qui précède un mouvement balistique ou un mouvement fin, à forte entrée proprioceptive, nous amène à envisager l'étude des répercussions spinales précédant ces deux types d'activité motrice.

Peut-on observer, à l'aide d'un réflexe monosynaptique, des variations de l'excitabilité motoneuronale liées aux caractéristiques de la programmation du mouvement ? Est-ce que l'accroissement nécessaire des messages proprioceptifs entraîne une modulation visible de l'excitabilité des neurones spinaux ? A cette dernière question s'en ajoute une autre, d'un intérêt complémentaire : l'augmentation du volume des afférences proprioceptives s'accompagne-t-elle de la mise en place d'un contrôle inhibiteur sur les messages non pertinents ?

En d'autres termes, peut-on mettre en évidence une sélection des messages afférents, opérationnelle dès l'apparition des premiers signes spinaux de la commande volontaire ?

C'est la possibilité de tester simultanément, et les premières modulations de l'excitabilité spinale qui précèdent un mouvement balistique ou ajusté, et la mise en place d'un contrôle inhibiteur sur la voie sensorielle cutanée, non pertinente pour la tâche, que nous allons maintenant envisager.

## LE CONTRÔLE DES AFFERENCES CUTANÉES AVANT ET DURANT LES PREMIÈRES ÉTAPES DU MOUVEMENT.

Notre objectif n'est pas ici de tenter une revue complète (cf. Coquery, 1972 b ; Towe, 1973) des travaux effectués sur le contrôle de la sensibilité somatique durant le mouvement, mais plutôt d'indiquer les principales directions suivant lesquelles ces recherches ont été orientées jusqu'à présent et les hypothèses qu'elles ont permis de formuler sur les mécanismes responsables de cette inhibition.

### APPROCHE PSYCHOPHYSIQUE ET NEUROPHYSIOLOGIQUE CHEZ L'HOMME

=====

Coquery *et al.* (1971), Dyhre-Poulsen (1978) montrent qu'une diminution de la perception d'un stimulus somesthésique intervient dans les 100 à 200 msec qui précèdent le début d'un mouvement du segment stimulé. Cette dépression est contemporaine des premières modifications de l'excitabilité spinale déclenchées par les commandes volontaires (Coquery et Coulmance, 1971). Bien qu'un mécanisme central puisse être à l'origine de cette altération de la perception, il semble que l'intervention d'un masquage rétroactif exercé par les stimulations adventices que provoque le déplacement des membres soit suffisante pour expliquer ce phénomène (Coquery, 1972 a). En outre, l'enregistrement des potentiels évoqués corticaux somesthésiques (Coquery *et al.*, 1972) met à jour l'existence de discordances entre cet indice de l'excitabilité corticale et les données de la perception : durant les 200 msec qui précèdent un mouvement volontaire du membre stimulé, on assiste à un accroissement du potentiel évoqué tandis que la perception de ce même stimulus chute de façon appréciable. La perception et les potentiels évoqués sont totalement abolis durant le mouvement. D'un autre côté, lors d'un mouvement du pied ipsilatéral à la main stimulée,

la perception n'est jamais supprimée alors que les potentiels évoqués corticaux sont diminués ou totalement abolis. Il faut donc en conclure que les voies et les structures responsables des potentiels évoqués corticaux et de la perception sont anatomiquement et fonctionnellement distinctes.

#### MODIFICATIONS DES POTENTIELS EVOQUES AUX DIFFERENTS NIVEAUX DES VOIES

#### SOMATIQUES CHEZ L'ANIMAL

L'enregistrement des modulations que subissent les afférences cutanées aux différents relais des voies de la sensibilité somesthésique est la méthode actuellement la plus employée et la plus fructueuse.

Coquery et Vitton (1972), Coquery (1972 a) se sont intéressés aux altérations du message sensoriel le long de la voie lemniscale durant un mouvement conditionné chez le chat. Une dépression importante au niveau du lemnisque médian est quasiment compensée au relais thalamique pour être à nouveau enregistrée, de façon plus accusée, au niveau cortical. Il n'y a donc pas de transmission passive des afférences somatiques d'un relais à l'autre, et chaque structure exerce des modulations spécifiques sur les messages qui lui parviennent. L'interprétation de la dépression importante des potentiels évoqués corticaux recueillis sur les aires primaires doit tenir compte du fait, qu'en plus de la participation lemniscale, une contribution extralemniscale intervient très probablement dans la genèse du potentiel enregistré. Les potentiels évoqués somatiques recueillis au niveau des structures non spécifiques thalamiques et sur le cortex associatif sont, en effet, nettement déprimés durant le mouvement, comme le montrent Ciancia *et al.* (1980).

L'attribution des phénomènes observés à des mécanismes centraux plutôt que périphériques ne peut cependant être faite que dans des conditions où toutes les réafférences musculaires, articulaires relatives au mouvement sont supprimées. Il devient dès lors nécessaire

de montrer que le contrôle exercé sur la sensibilité somatique est mis en place avant même le début de l'électromyogramme.

Ghez et Lenzi (1971), Ghez et Pisa (1972), Coulter (1974), chez le chat, notent une dépression des potentiels lemniscaux plus de 100 msec avant le début de l'EMG. Bien qu'un contrôle rigoureux des réajustements posturaux qui précèdent le mouvement lui-même n'ait pas été effectué, ces résultats interviennent plutôt en faveur de l'hypothèse d'un contrôle central des afférences : aucun de ces auteurs n'observe, en effet, de variations du potentiel lemniscal durant des mouvements passifs du membre stimulé. Dyhre-Poulsen (1978) enregistre chez le singe la même dépression du potentiel lemniscal 200 msec avant le mouvement ; cette dépression est observée que le stimulus somatique soit un choc électrique ou une vibration analogue à une stimulation naturelle.

Une origine centrale du contrôle des afférences cutanées semble donc fort probable. Mais de quelle façon et à partir de quelles structures cette inhibition est-elle mise en place ? Quelques données de neurophysiologie nous amènent à envisager conjointement la réduction des afférences somatiques et l'augmentation des afférences proprioceptives.

#### HYPOTHESES SUR LES MECANISMES PHYSIOLOGIQUES A L'ORIGINE DU CONTROLE

#### ET DE LA SELECTION DES AFFERENCES CUTANÉES ET PROPRIOCEPTIVES DURANT

#### LE MOUVEMENT

Hagbarth et Kerr (1954) notent qu'un nombre important de structures centrales exercent des effets, principalement dépresseurs, sur les afférences spinales. Kasprzak *et al.* (1970) observent que la modulation pyramidale des afférences cutanées dépend de la localisation et de l'étendue du champ récepteur de chaque unité. Mais ce sont surtout les travaux de Wall (1967) qui vont contribuer à l'idée d'un contrôle différentiel des structures supraspinales sur les afférences



cutanées et proprioceptives. Cet auteur enregistre l'activité des cellules des couches V et VI de Rexed et montre que la suppression des influx en provenance du tronc cérébral entraîne un accroissement du champ récepteur et une diminution du seuil de réponse de la cellule. C'est donc que les structures supraspinales exercent une inhibition tonique permanente sur les afférences cutanées. En outre, certaines cellules qui répondent initialement aux modalités articulaire et cutanée voient leur seuil de réponse aux stimuli articulaires s'élever après réfrigération de la moelle. Les influences issues du tronc cérébral favorisent donc normalement les messages articulaires aux dépens des afférences cutanées. De plus, il semble que l'accroissement sensible de l'activité corticale qui précède le mouvement renforce ces effets toniques. Les travaux de Tsumoto *et al.* (1975) montrent, en effet, que la stimulation du faisceau pyramidal module spécifiquement l'activité des cellules relais du noyau ventrobasal thalamique : les cellules véhiculant les afférences kinesthésiques sont facilitées, tandis que celles qui conduisent les afférences cutanées sont inhibées. Ces auteurs en concluent que "le rôle du système de contrôle que constitue le faisceau pyramidal est de changer l'état fonctionnel des cellules de relais du noyau ventrobasal de façon à ouvrir la voie aux réafférences kinesthésiques avant la mobilisation réelle des membres".

Ces résultats nous conduisent donc à l'idée que le "transport" des afférences cutanées et proprioceptives s'effectue sur des voies ayant des tronçons communs, et que les aiguillages en sont manipulés, au niveau central, par les commandes pyramidales. Le flux des informations cutanées, important à l'état de repos, se verrait limité dès le départ des commandes volontaires de façon à faciliter l'arrivée des messages kinesthésiques avant même le début de l'activité électromyographique.

Le test idéal de cette hypothèse est évidemment l'enregistrement conjoint de l'inhibition des afférences cutanées et de la mise en place des commandes volontaires supraspinales. C'est la possibilité expérimentale d'effectuer ce double enregistrement chez l'homme normal que nous allons exposer dans un dernier point.

TECHNIQUE D'ETUDE DES VARIATIONS DU VOLUME DES AFFERENCES CUTANÉES EN  
 =====  
 FONCTION DES COMMANDES VOLONTAIRES CHEZ L'HOMME  
 =====

La technique du réflexe monosynaptique de Hoffmann offre la possibilité, nous l'avons vu, d'enregistrer les premières variations d'excitabilité spinale qui témoignent de l'accroissement d'excitabilité des neurones précentraux avant le début d'un mouvement. L'évolution comparée de l'amplitude des réponses monosynaptiques avant des mouvements à faible ou à forte entrée proprioceptive constitue alors une approche expérimentale indirecte des variations de l'excitabilité corticale liées à chaque type de mouvement. C'est l'exploitation d'un fait décrit par Hugon (1967, 1973 b) qui va nous permettre d'appréhender simultanément le contrôle des afférences cutanées avant le mouvement. Cet auteur constate qu'une stimulation cutanée de faible amplitude, appliquée sur le territoire du nerf sural à son passage rétro-malléolaire, entraîne, environ 100 msec après son départ, une facilitation ipsilatérale du réflexe monosynaptique du muscle soléaire. Il existe de fortes présomptions anatomiques (Ramon y Cajal, 1909 ; Brown *et al.*, 1977 ; Rastad *et al.*, 1977) pour que le ou les interneurons responsables de cet effet segmentaire soient également à l'origine de la voie ascendante longue.

Notre hypothèse est alors que la mise en place du contrôle inhibiteur des afférences cutanées s'effectue avant ou au niveau de cet interneurone et qu'ainsi la variation de l'effet segmentaire constitue un indice de la régulation centrale du volume des afférences somatiques avant le début du mouvement. La figure I donne une représentation schématique de cette organisation. C'est également à cette hypothèse que Pierrot-Deseilligny *et al.* (1973) attribuent la réduction de l'effet dépresseur des afférents cutanés de haut seuil sur le réflexe H durant une contraction volontaire.

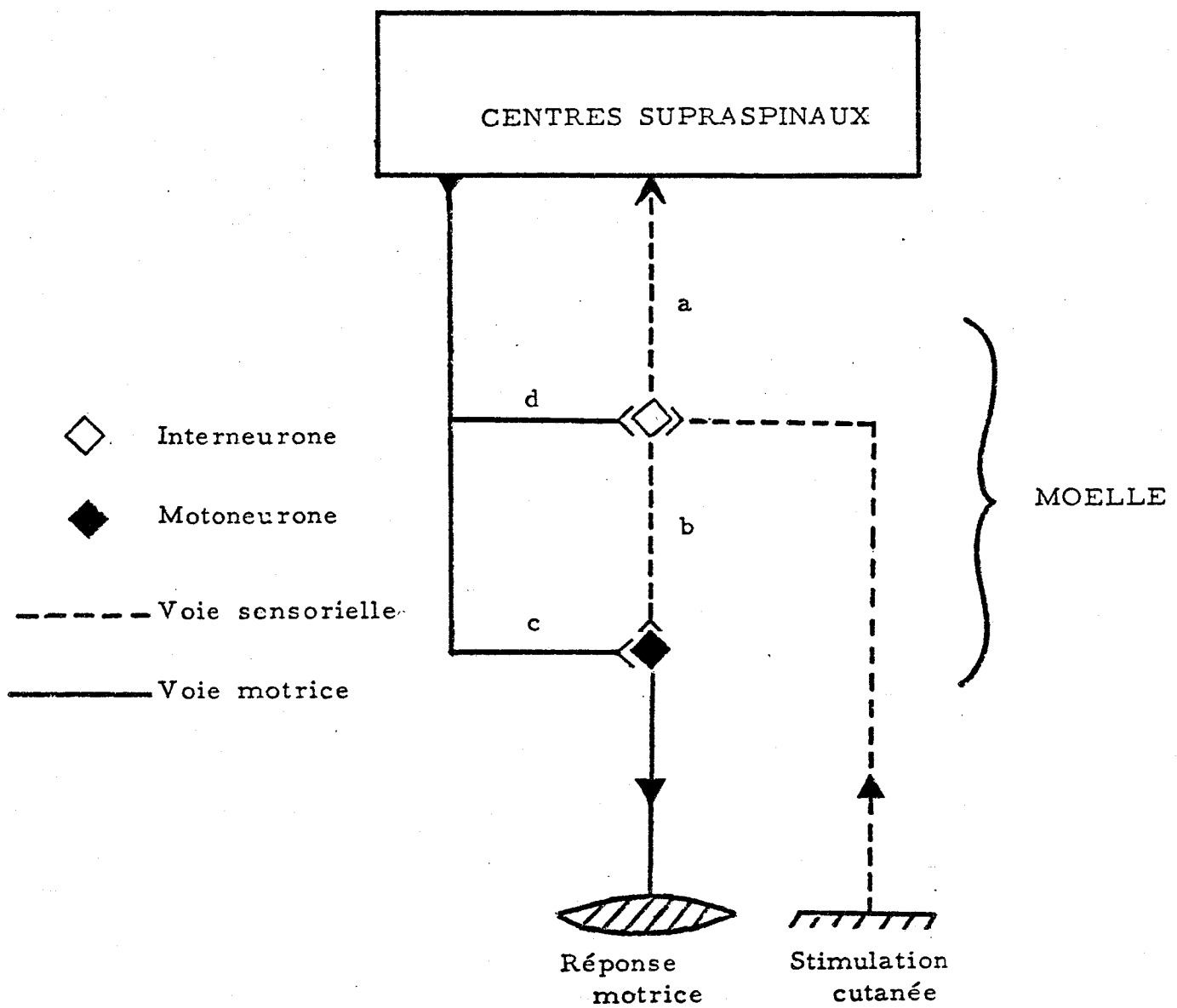


Figure 1

Schéma de principe des relations segmentaires entre voies sensorielles et voies motrices.

Une stimulation cutanée provoque une volée d'influx vers le réseau des interneurones qui :

- a) envoient le message vers les centres supérieurs.
- b) modifient le niveau d'excitabilité des motoneurones.

Les efférences d'origine supraspinale agissent :

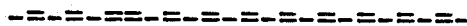
- c) sur les motoneurones pour commander les mouvements.
- d) sur le réseau internuncial pour moduler la transmission des informations sensorielles.

Le travail qui va suivre s'organise en deux parties.

La première, méthodologique, précisera les conditions expérimentales d'obtention d'une facilitation cutanée du réflexe et s'assurera de la constance de cette facilitation aux différents niveaux d'amplitude de la réponse. Dans la seconde partie, le décours de cette facilitation cutanée sera étudié durant les 500 msec qui précèdent un mouvement balistique et un mouvement ajusté.

1ÈRE PARTIE

ETUDE METHODOLOGIQUE DE LA FACILITATION CUTANEE  
DU REFLEXE DE HOFFMANN



## INTRODUCTION

La mise au point d'un protocole expérimental dont l'objet est de tester les variations d'une facilitation segmentaire sous l'influence de facteurs supraspinaux exige des précautions méthodologiques particulières. La première est une bonne connaissance des paramètres d'obtention de la facilitation elle-même. Aussi bien, dans un premier travail nous nous sommes efforcés de préciser le décours temporel de la facilitation du réflexe H par une stimulation surale antécédente. La seconde précaution conditionne la possibilité d'exploiter les résultats.

Le protocole expérimental que nous avons adopté concerne la recherche d'une modulation de l'effet de la stimulation cutanée sur la réponse réflexe H, durant une préparation motrice. Ce schéma est celui d'une interaction que l'on définit comme l'influence qu'une première variable indépendante exerce sur les modifications produites par la seconde variable indépendante sur la variable dépendante. Pour prouver une interaction, il faut que les deux variables examinées soient réellement indépendantes et non corrélées. C'est-à-dire qu'il ne doit y avoir aucune liaison entre la facilitation cutanée segmentaire et les différentes amplitudes atteintes par le réflexe H sous l'influence des commandes volontaires. En d'autres termes, il faut que l'augmentation du réflexe monosynaptique faisant suite à une stimulation du nerf sural soit constante quel que soit le nombre de motoneurones recrutés par la stimulation réflexogène. Nous avons donc étudié dans une seconde expérience si l'accroissement du réflexe H, produit par la stimulation cutanée, était bien constant aux différents niveaux de la courbe de recrutement.

## TECHNIQUES

### LE REFLEXE DE HOFFMANN

=====

Le réflexe monosynaptique du muscle soléaire sera étudié à l'aide de la technique de Hoffmann, nous parlerons de réponse H. Cette réponse est obtenue en stimulant électriquement les fibres Ia en provenance des fuseaux neuromusculaires du muscle soléaire.

Magladery et ses collaborateurs, puis Paillard (1955) ont montré que les voies de transmission du réflexe H correspondent à celles du réflexe myotatique provoqué par stimulation mécanique des fuseaux, et qu'ils ont tous deux un caractère monosynaptique.

Une stimulation électrique percutanée du nerf sciatique interne provoque, pour une intensité seuil, une réponse H de faible amplitude et de latence voisine de 30 msec. L'amplitude de cette réponse croît en fonction de l'intensité de stimulation et ce jusqu'à un maximum obtenu pour une valeur de l'intensité égale à environ 1,3 fois l'intensité seuil. Une seconde réponse, de latence plus brève, apparaît quand la stimulation atteint environ 1,2 fois l'intensité seuil : cette réponse de faible latence est due au recrutement des fibres motrices ; on parle de réponse motrice directe (réponse M) (Figure 2).

### CONDITIONS GENERALES DES EXPERIMENTATIONS

=====

Les sujets qui ont participé aux expériences sont des adultes volontaires des deux sexes. Ils ont été payés et ont tous subi au moins une séance préparatoire au cours de laquelle ils ont pu se familiariser avec les conditions de l'expérience. La pièce où est isolé le sujet est contiguë à celle où se trouvent les chaînes de stimulation et d'enregistrement, ainsi que l'expérimentateur.

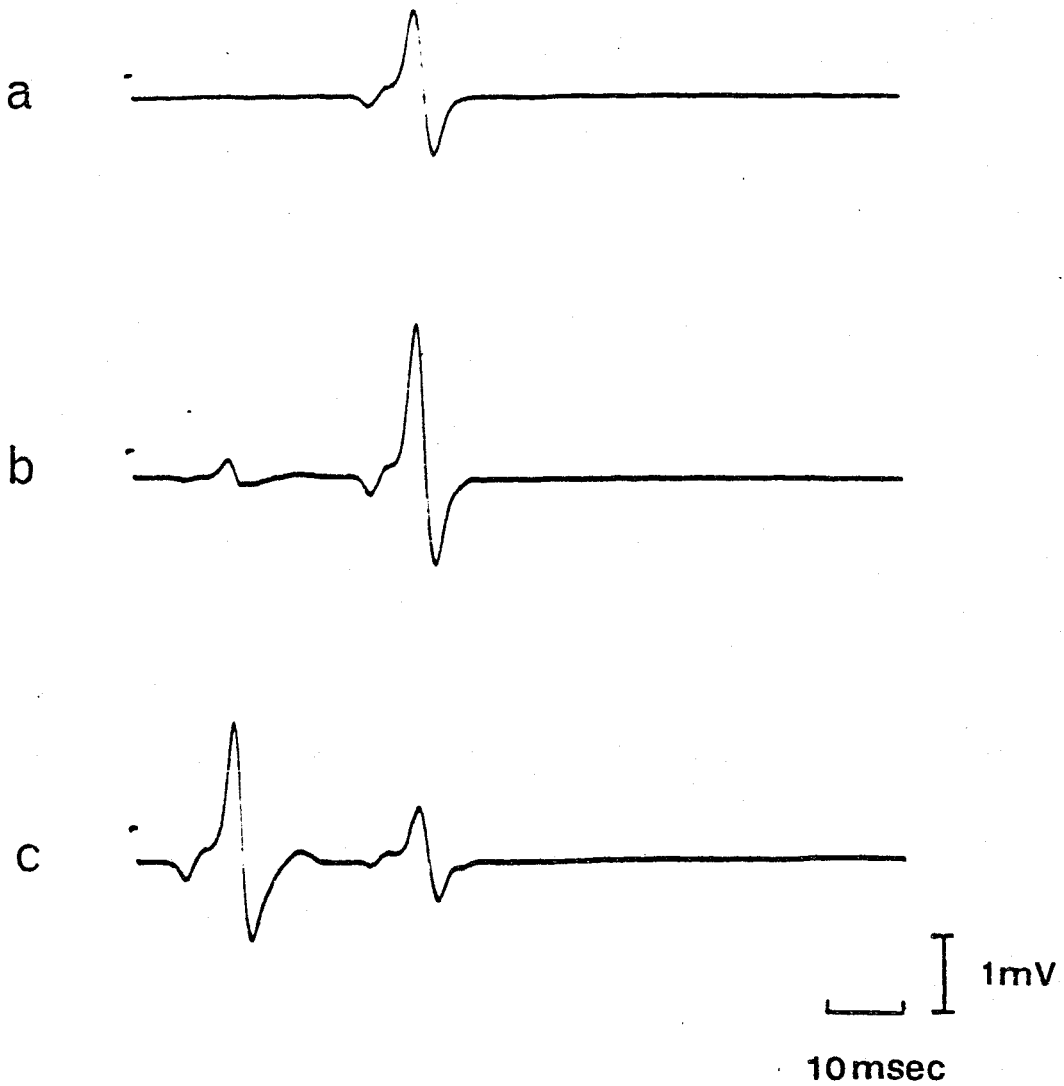


Figure 2

Recrutement de la réponse réflexe H et de la réponse motrice directe en fonction de l'intensité de stimulation.

- a) Pour une intensité juste supraliminaire, seule la réponse H apparaît.
- b) Une stimulation d'intensité supérieure entraîne le recrutement de fibres motrices directes et l'enregistrement d'une petite réponse précoce M.
- c) Une stimulation plus élevée provoque l'augmentation de la réponse M et la diminution des unités motrices recrutées par voie réflexe.



Le sujet est confortablement assis dans un fauteuil articulé, celui-ci est réglé de manière à ce que la cuisse fasse avec le tronc un angle de  $120^\circ$ , la jambe avec la cuisse un angle de  $120^\circ$  et le pied avec la jambe un angle de  $90^\circ$  (Hugon, 1973). Des dispositifs de contention permettent d'obtenir une position constante et relaxée. Il est recommandé au sujet de ne pas bouger pendant la manipulation et de signaler toute position inconfortable. Les séances ont une durée maximale de 2 h 30.

#### LA CHAINE DE STIMULATION

=====

Le sujet est soumis à deux stimulations chronologiquement successives : cutanée puis réflexogène. Toutes deux sont délivrées par un même neurostimulateur (type JAM) dont chaque sortie est reliée à une unité d'isolement (Grass SIU5) et à une unité à courant constant (CCUIA Grass). Le potentiomètre de chacune de ces unités a été remplacé par une boîte de résistances permettant d'obtenir des échelons d'intensité fixes et reproductibles.

##### *La stimulation cutanée*

La stimulation consiste en un train de 4 chocs d'une durée de 1 msec, délivrés avec une fréquence interne de 300 c/sec. Elle est appliquée sur le bord latéral externe du pied droit, de façon à attaquer les fibres du nerf sural par voie percutanée.

Deux types d'électrodes ont été utilisés :

- . soit une plaquette de plexiglass sur laquelle sont montées deux tiges d'argent écartées de 3 cm. Chaque tige est entourée de coton et de gaze imbibés de solution saline.
- . soit deux cupules d'argent emplies de pâte conductrice.

La peau est dégraissée puis érodée de façon à ramener la résistance cutanée à des valeurs n'excédant pas les capacités de régulation de l'unité à courant constant ( $< 10\ 000\ \Omega$ ).

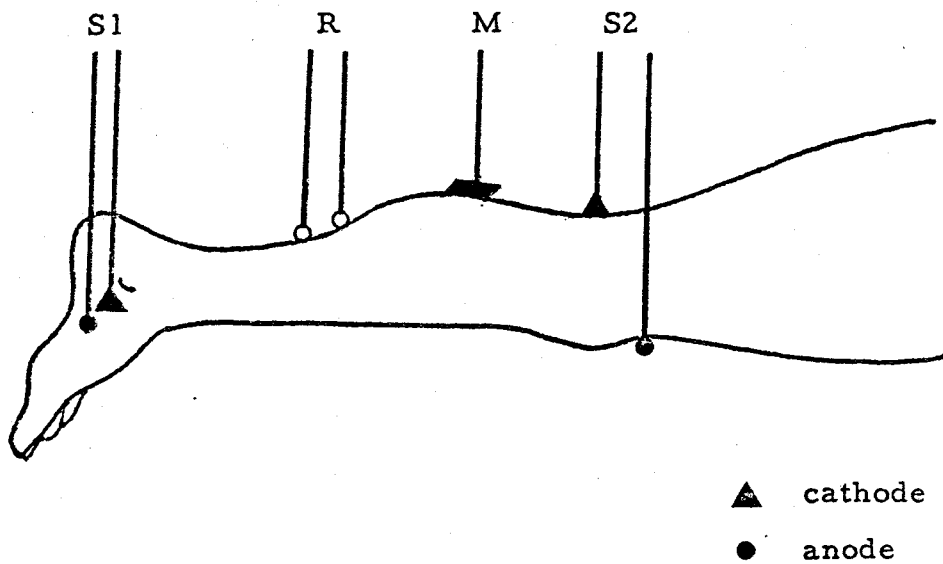


Figure 3

Emplacement des points de stimulation et de réception.

- S1 : Stimulation électrique du nerf sural.
- S2 : Stimulation électrique du nerf sciatique poplité interne.
- R : Réception électromyographique des réponses du muscle soléaire par électrodes superficielles.
- M : Masse

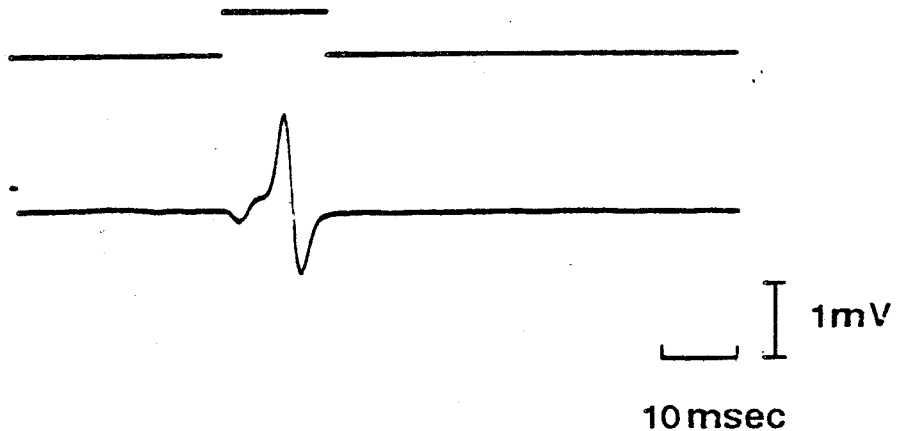


Figure 4

Fenêtre d'intégration : le délai et la durée de l'intégration sont réglables de telle sorte que la période d'intégration encadre exactement la réponse réflexe.

Les deux électrodes distantes l'une de l'autre de 3 cm sont posées sur la peau au-dessus du nerf sural à son passage rétromalléolaire. La cathode, proximale, est placée à 1 cm environ sous la malléole (Figure 3). La sensation évoquée par cette stimulation est de nature tactile, neutre. Si le sujet perçoit une piqûre ou un picotement désagréable, la cathode est alors déplacée jusqu'à obtention de la qualité de sensation désirée.

#### *La stimulation réflexogène*

Le réflexe H est évoqué à partir d'un choc rectangulaire unique d'une durée de 1 msec.

Le stimulus est appliqué au creux poplité (Figure 3) au moyen d'une électrode du type de celle décrite par Simon (1962). La cathode, constituée d'une bille de laiton entourée de gaze imprégnée d'eau salée, est placée au creux poplité. L'anode, une plaque de plomb gainée d'éponge synthétique imbibée d'eau salée, est fixée sur le genou. La peau, préalablement dégraissée est enduite de pâte conductrice.

#### LA CHAÎNE D'ENREGISTREMENT

L'électromyogramme du soléaire est capté entre deux électrodes creuses (type Beckman) dont l'intérieur est rempli de pâte conductrice. La peau est dégraissée et les deux électrodes sont fixées avec des collerettes adhésives à 3 cm l'une de l'autre. La plus proximale se trouve à 3 cm du point de jonction inférieur des muscles jumeaux.

L'amplification est réalisée avec un préamplificateur Grass P5516 (bande passante 3 à 3000 Hz) et la visualisation est assurée par un oscilloscope cathodique à mémoire (Tektronix D13). L'amplitude du réflexe H est quantifiée par intégration de l'EMG (intégration à Pips) pendant une fenêtre temporelle encadrant exactement la réponse réflexe (Figure 4). Cette fenêtre d'intégration est réglée en fonction des caractéristiques de la réponse du sujet (latence, durée). Elle est

maintenue constante pour toutes les opérations concernant le même muscle. La lecture s'effectue à l'aide d'un compteur.

La plupart des expériences antérieures utilisaient une mesure d'amplitude du réflexe H, celle-ci était obtenue en mesurant, après agrandissement photographique, la différence entre la ligne de base de l'enregistrement et le sommet du réflexe. Nous nous sommes assurés que la mesure de surface que nous utilisons est comparable à cette mesure d'amplitude, en calculant la corrélation entre les mesures obtenues par intégration et les valeurs obtenues par photographie. Le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson obtenu sur un échantillon de 200 mesures s'est révélé excellent ( $r = .998$ ).

## CHAPITRE I

VARIATIONS DE L'AMPLITUDE DU REFLEXE H EN FONCTION DU DELAI  
SEPARANT LA STIMULATION CUTANEE DE LA STIMULATION REFLEXOGENE.

-----

INTRODUCTION

Les effets d'une stimulation cutanée sur l'excitabilité motoneurale ont déjà été largement répertoriés. Les afférences cutanées, les afférences musculaires des groupes II et III, ainsi que les afférences articulaires de haut seuil font partie du groupe des afférences du réflexe de flexion. Cette réaction de retrait se traduit par une excitation des motoneurones fléchisseurs et une inhibition des extenseurs du membre stimulé ; elle s'accompagne d'effets contralatéraux inverses et de variations parallèles au niveau des membres supérieurs (Kearney et Chan, 1979). Il existe toutefois des réflexes d'extension ipsilatéraux d'origine cutanée. Hagbarth (1960) montre que la stimulation de la peau du mollet entraîne une décharge réflexe du soléaire.

Les quelques études effectuées chez l'homme sur les modifications de l'activité motoneuronale faisant suite à une stimulation cutanée nous permettent de dégager trois paramètres importants dans la mise en évidence d'une connexion facilitatrice entre afférences cutanées et motoneurones extenseurs. Ce sont : la localisation de la stimulation, son intensité et le délai qui sépare la stimulation conditionnante de la stimulation test. En outre, nous verrons que les deux premiers facteurs sont liés : à forte intensité, on assiste à une généralisation des réponses : quel que soit le site des électrodes stimulatrices, on enregistre une prédominance des réflexes de flexion sur l'ensemble des réponses.

### *Localisation de la stimulation*

Grimby (1963) enregistre une flexion dorsale du pied faisant suite à une stimulation appliquée sous la partie antérieure du pied, tandis qu'une flexion plantaire est provoquée par excitation de la partie postérieure de la plante des pieds. Il note également que des stimulus d'intensité élevée favorisent le réflexe du jambier antérieur (flexion dorsale de la cheville) plutôt que le réflexe du gastrocnémien (extension du pied). Sa conclusion est que les faibles intensités de stimulation mettent à jour une intégration subtile de réflexes hautement adaptés, tandis que les intensités élevées entraînent un réflexe de flexion stéréotypé, peu influencé par un contrôle supra-segmentaire.

Gassel et Ott (1970) font précéder une stimulation mécanique du tendon d'Achille (réflexe T) d'un choc cutané appliqué aux différentes parties des faces plantaire et dorsale du pied. Ils remarquent un effet précoce (jusqu'à 100 msec) dont le signe varie en fonction de la localisation du stimulus et une facilitation tardive quelle que soit l'origine de la stimulation. Si cette expérience confirme le fait que des afférences cutanées à gros calibre facilitent les motoneurones extenseurs et donc ne font pas partie des afférences flexogènes, elle suscite également quelques questions. Les auteurs ne précisent pas, en effet, l'intensité de stimulation utilisée et ne présentent pas le tableau récapitulatif des résultats qui nous permettrait de prendre connaissance des variations inter-individuelles mentionnées. L'utilisation de réflexes tests maximaux masque peut-être certains effets excitateurs et l'on sait (Hugon, 1967) que l'utilisation d'un train de chocs est préférable au choc unique pour exciter les fibres cutanées de gros calibre. Pierrot-Deseilligny *et al.* (1973) enregistrent également des différences dans les variations d'amplitude du réflexe H selon que la stimulation cutanée est appliquée au petit ou au gros orteil. La localisation de la stimulation influence donc fortement le signe de l'effet que produit une excitation cutanée sur le réflexe monosynaptique.

### *Intensité de la stimulation*

Si l'on considère maintenant les variations de l'intensité de la stimulation appliquée sur un même territoire cutané, on assiste globalement à deux types de phénomènes décrits par Hugon (1967) et par Hugon et Bathien (1967). Ces auteurs stimulent le nerf sural à son passage rétro-malléolaire et constatent qu'"une stimulation répétitive des fibres de bas seuil inhibe d'abord puis facilite les réflexes monosynaptiques des muscles soléaire et quadriceps fémoral". Inversement, "l'excitation par choc unique des fibres surales de haut seuil provoque une dépression des réflexes monosynaptiques des muscles soléaire et quadriceps fémoral. Pierrot-Deseilligny *et al.* (1973) observent une augmentation de l'inhibition précoce lorsque l'intensité de l'excitation cutanée passe du seuil à trois fois sa valeur liminaire. Il apparaît donc de façon nette qu'une stimulation surale de faible intensité excite le noyau moteur extenseur, tandis qu'une intensité élevée entraîne des phénomènes inverses.

### *Délai entre la stimulation surale et la stimulation réflexogène*

Les délais optimaux entre stimulation conditionnante et test varient quelque peu d'un auteur à l'autre. Si Pierrot-Deseilligny *et al.* (1973) enregistrent le début d'une facilitation 100 msec après l'excitation cutanée, Hugon (1973) observe une facilitation maximale environ 90 msec après le stimulus conditionnant. Ce dernier auteur ne précise toutefois pas le nombre de chocs et l'intensité exacte de la stimulation utilisée. Il nous a donc semblé utile de procéder à une vérification de ce phénomène afin de déterminer le délai optimum qui produit une facilitation du réflexe H dans nos conditions expérimentales.

## METHODE

=====

Dix sujets adultes des deux sexes ont participé à cette expérience.

*Conditions de stimulation*

Pour chaque sujet on détermine au début de la séance l'intensité du stimulus provoquant le réflexe de Hoffmann. Après une courte période d'habituation, les valeurs maximales du réflexe H (H max.) sont relevées et l'intensité est fixée à l'échelon qui produit des réflexes égaux à 50 % de la réponse H maximale. La stimulation à 50 % de H max. est couramment employée pour permettre l'expression des phénomènes facilitateurs aussi bien qu'inhibiteurs. Le seuil de perception cutané est déterminé à l'aide de la méthode des limites et l'intensité retenue est égale à deux fois et demie cette valeur. Elle se situe le plus souvent entre 1 et 3 mA.

*Protocole expérimental*

Treize délais entre la stimulation cutanée et la stimulation réflexogène H sont testés au cours de 13 séries de mesures. Chaque série de mesures est constituée de 15 blocs de 3 valeurs : 13 blocs de 3 mesures prises à chacun des délais choisis et 2 blocs de 3 réponses contrôles : H seules. Les délais testés sont : 10, 20, 35, 50, 70, 80, 90, 100, 110, 150, 200, 350 et 500 msec. Ces différents délais sont explorés selon un ordre au hasard. Nous recueillons donc au cours de chaque séance 39 mesures par délai étudié et 78 mesures H contrôle.



### *Traitement des résultats*

Pour chaque valeur de délai testé, nous calculons la moyenne de l'ensemble des réponses H de tous les sujets. Afin de permettre la sommation des résultats individuels, les données de chaque sujet sont exprimées en notes réduites, en utilisant comme référence la moyenne et l'écart-type des réponses réflexes non précédées d'une stimulation cutanée. Les résultats sont également rapportés à la réponse H maximale afin de permettre l'appréciation des variations du H en valeur absolue :

$$H = \frac{H_{\max.} - H}{H_{\max.}} \times 100$$

### RESULTATS

=====

Les moyennes réduites sont présentées dans le tableau I avec leurs limites de confiance au seuil de probabilité  $p = .05$ . La courbe (Figure 5) obtenue à partir de ces valeurs montre des différences significatives entre les amplitudes de la réponse réflexe selon :

- . qu'il y a ou non stimulation du nerf sural avant la stimulation réflexogène.
- . les différents délais utilisés.

Trois ensembles de constatations peuvent être faits à l'examen de cette courbe.

- a) Pour des délais compris entre 20 et 50 msec, on note une dépression sensible de la réponse réflexe, cette dépression de l'ordre de 1 % de l'amplitude de H seul n'apparaît pourtant pas comme étant point par point significativement différente du 0 de référence. Toutefois, considérant que ces mesures représentent des échantillons équivalents d'un même phénomène physiologique, on peut les regrouper. La valeur moyenne obtenue

Délai msec	Notes réduites moyennées Z	Limites de confiance p = .05	Pourcentage de H max.
10	- 6,14	10,01	- 0,58
20	- 8,50	9,25	- 1,22
35	- 1,89	9,21	- 0,43
50	- 4,69	9,29	- 0,26
70	+ 51,65	9,26	+ 7,14
80	+ 53,02	9,50	+ 7,21
90	+ 52,86	9,96	+ 7,63
100	+ 38,36	9,97	+ 5,13
110	+ 30,47	10,05	+ 3,87
150	+ 25,77	9,23	+ 3,96
200	+ 33,71	9,29	+ 4,54
350	+ 7,23	11,52	+ 2,17
500	+ 6,90	8,90	+ 0,65

Tableau I

Variations de la réponse H sous l'effet d'une stimulation préalable du nerf sural (résultats de 10 sujets).

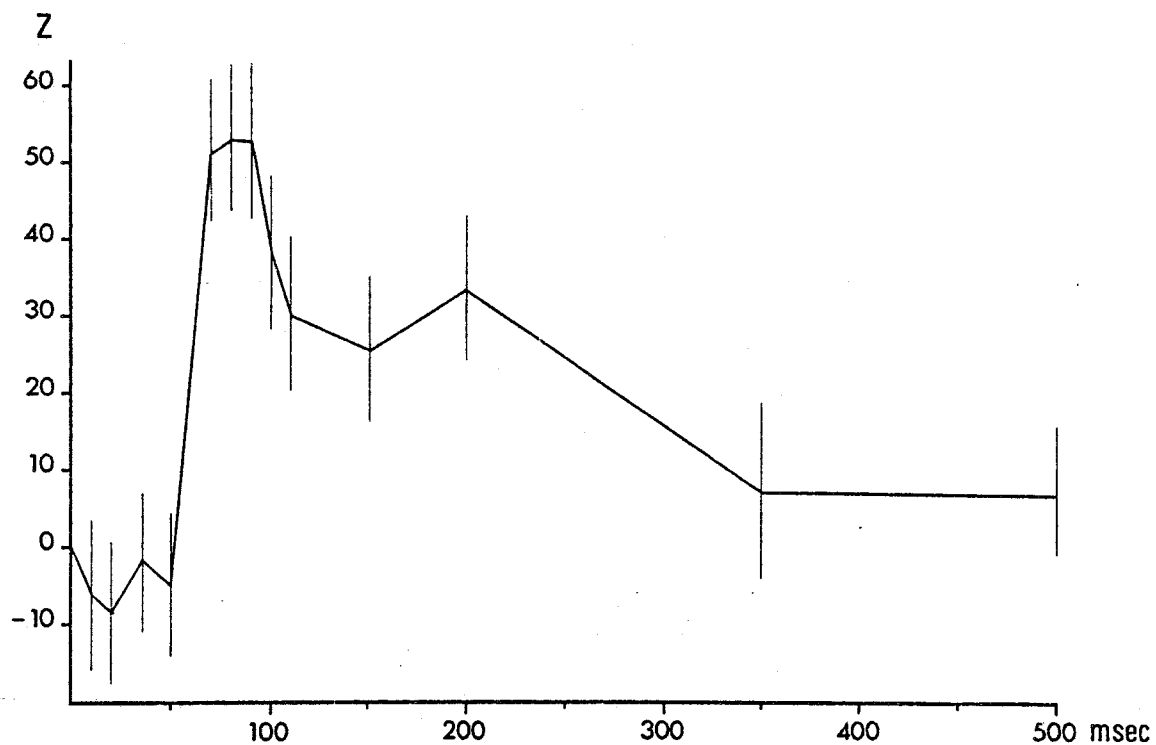


Figure 5

Effets d'une stimulation cutanée conditionnante sur l'amplitude de la réponse réflexe H, en fonction du délai séparant les deux stimulations.



est alors, compte tenu de l'effectif, significative à  $p < .05$ . Cette dépression est variable selon les sujets : elle peut atteindre jusqu'à 5 % de la réponse H maximale.

- b) Inversement, on observe une augmentation significative, de l'ordre de 7 % de l'amplitude du réflexe maximum, pour les délais compris entre 70 et 90 msec.
- c) Pour les délais supérieurs à 100 msec, les effets de la stimulation conditionnante s'atténuent. Les valeurs enregistrées à ces points montrent un retour progressif à des amplitudes proches de celle du point de référence. On peut néanmoins remarquer que, pour un délai égal à 200 msec, il existe un redressement (NS) de l'amplitude du réflexe, contrastant avec l'allure générale de la courbe.

#### DISCUSSION

=====

##### *Effets précoces de la stimulation cutanée sur le réflexe de Hoffmann* - Comparaison avec les résultats obtenus chez l'homme

La facilitation du réflexe de Hoffmann par une faible stimulation cutanée est comparable à celle décrite par Hugon (1967), Hugon et Bathien (1967). La date de l'effet maximum est toutefois légèrement plus précoce dans nos observations (80 msec au lieu de 90 msec) et son amplitude est également moindre. Les travaux de Hugon montrent que les courbes du réflexe tendineux et du réflexe de Hoffmann sont parfaitement superposables, ce qui semble exclure l'intervention du système fusimoteur dans ce phénomène. Une modulation de l'activité des cellules de Renshaw est également à rejeter puisque la stimulation cutanée est infraliminaire pour tout réflexe et que, par conséquent, la voie recurren- te reste silencieuse. Hugon conclut alors que les effets consécutifs à une stimulation cutanée sont polyneuraux.

Bien qu'obtenus avec une stimulation cutanée d'amplitude modérée (train de dix chocs d'intensité égale à deux fois celle du seuil de perception déterminé en choc unique), les résultats de Pierrot-

Deseilligny *et al.* (1973) et Castaigne *et al.* (1973) font partie des effets d'une stimulation surale douloureuse sur le réflexe de Hoffmann (Hugon, 1967). L'inhibition du réflexe monosynaptique est accompagnée d'une facilitation contralatérale alors qu'aucun effet croisé n'est décelé à la suite d'une stimulation non douloureuse du nerf sural. Toutefois, les latences auxquelles s'expriment la dépression du réflexe diffèrent quelque peu d'une expérience à l'autre : précoce chez Pierrot-Deseilligny *et al.* (dépression maximale à 70 msec), elle est apparemment beaucoup plus tardive chez Hugon (maximum à 120 msec). Il faut noter que dans le premier cas, les auteurs utilisent une stimulation surale répétitive, infraliminaire pour tout réflexe d'origine cutanée, tandis que dans le second, la stimulation par choc unique provoque, en même temps que l'inhibition du réflexe monosynaptique, un réflexe polysynaptique RA III dans le muscle court-biceps.

Ces différences peuvent être interprétées à la lumière des travaux de Boureau *et al.* (1978) qui montrent que si les fibres A $\delta$ , à conduction lente, ne sont mises en jeu que pour des intensités très élevées (35 à 50 mA), entraînant alors un réflexe de flexion, la stimulation répétitive et modérée des fibres rapides A $\alpha$  peut, par sommation temporelle, évoquer une sensation douloureuse. Il semble donc que l'on puisse imputer les variations observées dans ces deux expériences aux différentes fibres utilisées pour transmettre le message cutané.

De plus, cette découverte nous permet de faire une constatation intéressante : ce sont probablement les mêmes fibres à conduction rapide qui sont responsables des effets facilitateurs que nous avons observés et de l'inhibition décrite par Pierrot-Deseilligny *et al.* (1973). Ceci illustre bien la notion "d'alternative reflex" qui veut que les mêmes afférences cutanées puissent emprunter des voies différentes et que la résultante de leurs actions, inhibitrice ou facilitatrice soit déterminée par le jeu d'influences segmentaires ou supra-spinales.

- Données de la neurophysiologie animale

La légère inhibition précoce et la facilitation du réflexe de Hoffmann par une stimulation cutanée non douloureuse se présentent comme une exception au schéma classique des connexions entre afférences cutanées et motoneurones qui veut qu'une stimulation cutanée soit suivie d'une excitation des motoneurones fléchisseurs et d'une inhibition des extenseurs du membre stimulé. De nombreux travaux de neurophysiologie confirment cependant l'existence de cette particularité.

L'enregistrement d'interneurones montre que toutes les combinaisons de convergence excitatrice et inhibitrice existent entre afférences musculaires et cutanées (Frank et Fuortes, 1956 ; Kolmodin et Skoglund, 1960 ; Foreman *et al.*, 1977). Lundberg (1969) mentionne l'existence de nombreux interneurones recevant des EPSPs (potentiel post-synaptique excitateur) et également des IPSPs (potentiel post-synaptique inhibiteur) d'afférences cutanées de bas seuil. Il est intéressant de remarquer que ces IPSPs pourraient être à l'origine de la légère inhibition que nous observons : ils ont parfois, en effet, un seuil inférieur aux EPSPs. Lundberg précise que, selon toute vraisemblance, "ces IPSPs ne font pas partie de la réponse aux afférences flexogènes, mais sont provoqués par une voie spéciale activée uniquement à partir des afférents cutanés de bas seuil". Les interneurones qui produisent ces potentiels sont principalement situés dans les couches IV et V de Rexed. Il faut noter en outre que les afférences cutanées de bas seuil se distinguent des afférences flexogènes par une sensibilité différente aux influences supraspinales, en particulier, la stimulation du faisceau rubro-spinal facilite les voies réflexes activées par les afférences cutanées de bas seuil, mais non celles qui sont activées par les afférences flexogènes (Lundberg, 1967).

L'importance et la nature des connexions entre afférences cutanées et motoneurones varient quelque peu selon les unités motrices explorées. Burke *et al.* (1970) montrent que les effets excitateurs produits par les afférences cutanées ipsilatérales sont plus prononcées

dans les unités motrices rapides, tandis que les effets inhibiteurs dominant dans les unités motrices de type lent. Rosenberg (1970) indique que c'est au niveau des extenseurs de la cheville et du pied que l'on rencontre le plus d'EPSPs de motoneurones après stimulation cutanée. La région que nous explorons chez l'homme serait alors une zone privilégiée pour mettre en évidence ces connexions excitatrices. Quant au mécanisme de cette facilitation motoneuronale, il est encore l'objet de nombreuses études. A une action internunciale directe sur le motoneurone, s'ajoutent peut-être des phénomènes présynaptiques. Rudomin *et al.* (1974) constatent, après une stimulation surale, un accroissement faible mais très significatif de l'EPSP des motoneurones, concomitant d'une hyperpolarisation des terminaisons afférentes Ia, ce qui équivaut à une facilitation présynaptique.

*Effets tardifs de la stimulation cutanée sur le réflexe de Hoffmann*

L'observation de la courbe des résultats nous a amené à poser le problème de l'existence d'un rebond de la facilitation cutanée aux délais proches de 200 msec. Bien qu'aucune donnée de la littérature n'en fasse état, sa présence n'est pas exclue : en effet, le nombre de délais examinés après 150 msec est souvent trop faible pour permettre la mise en évidence d'un tel phénomène. Un examen plus approfondi des délais tardifs entre la stimulation cutanée et la stimulation test a été effectué (Lebizec, 1979). Les résultats (Figure 6) confirment la présence d'une facilitation maximale du réflexe de Hoffmann 80 msec après la stimulation cutanée et indiquent l'existence de deux relèvements de la courbe de récupération : le premier à 180 msec et le second à 280 msec. Les différences entre ces points et ceux qui les précèdent immédiatement sont faibles mais atteignent néanmoins le seuil de signification statistique ( $p < .05$ ).

L'intérêt de cette analyse détaillée des effets tardifs de la stimulation cutanée sur le H, réside particulièrement dans les analogies que ces phénomènes présentent avec la courbe de récupération du

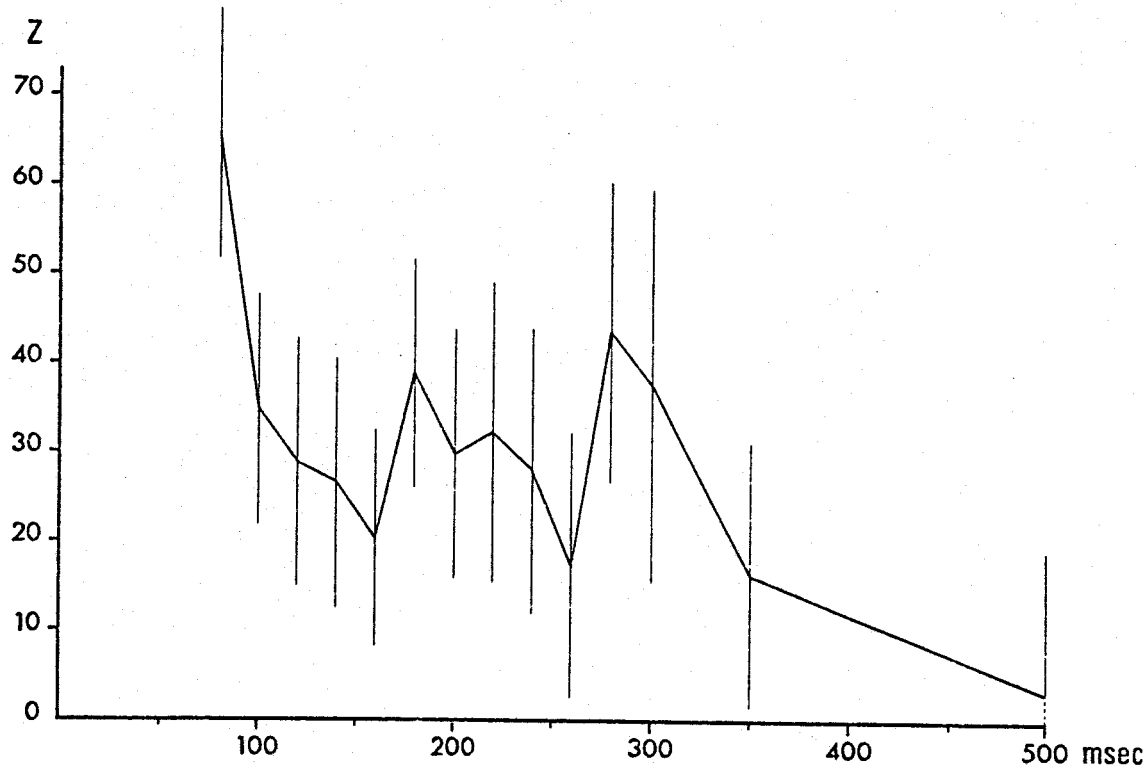


Figure 6

Effets d'une stimulation cutanée conditionnante sur l'amplitude de la réponse réflexe H en fonction du délai séparant les deux stimulations : investigation des délais tardifs.

(d'après Lebizec, 1979)

double H, déjà bien étudiée (Paillard, 1955 ; Taborikova et Sax, 1969). Ces similitudes amènent à la recherche d'une source commune responsable des rebonds facilitateurs lorsque la stimulation réflexogène est précédée d'une stimulation cutanée ou d'une autre stimulation réflexogène. Les hypothèses proposées jusqu'ici sont de deux ordres. Les premières font intervenir des mécanismes strictement segmentaires (Masland, 1972 ; Gassel, 1970), les secondes invoquent la participation d'un circuit réflexe à boucle longue. Le caractère tardif de ces phénomènes est en effet compatible avec la mise en jeu de circuits supra-spinaux soit cérébelleux, soit bulbaire (Taborikova et Sax, 1969 ; Shimamura *et al.*, 1967 ; Magherini *et al.*, 1971). Les données actuelles ne sont pas suffisamment cohérentes pour permettre la confirmation de l'une ou l'autre de ces théories explicatives.

#### CONCLUSION

=====

Ainsi donc, contrairement aux afférences du réflexe de flexion, les afférences cutanées de bas seuil établissent avec les motoneurones extenseurs des connexions de nature variée. Ce que nous recueillons chez l'homme n'est alors que la résultante d'influences inhibitrices et excitatrices exercées par un même système afférent. La répartition de ces connexions varie en fonction à la fois du territoire cutané stimulé et du système musculaire mis en jeu.

Cette expérience confirme clairement qu'une stimulation surale non nociceptive se traduit globalement par une facilitation du réflexe monosynaptique du soléaire aux délais compris entre 70 et 90 msec.



## CHAPITRE II

EFFETS D'UNE STIMULATION NON DOULOUREUSE DU NERF SURAL  
 TESTEE AUX DIFFERENTS NIVEAUX DE LA COURBE DE RECRUTEMENT  
 DU REFLEXE DE HOFFMANN.

-----

INTRODUCTION

=====

Une stimulation constante du nerf sciatique poplité interne est censée recruter sensiblement le même nombre de fibres sensorielles et donc produire des volées centripètes identiques à chaque essai. Les variations de la réponse monosynaptique traduisent alors les influences qui s'exercent directement sur les motoneurones ou les terminaisons présynaptiques Ia. L'ensemble des motoneurones susceptibles de décharger à une intensité de stimulation donnée délimite une zone de variation du réflexe que l'on définit expérimentalement comme l'écart entre la plus petite et la plus grande réponse produite à intensité de stimulation constante.

Nous venons de voir qu'une stimulation non douloureuse du nerf sural, délivrée environ 80 msec avant le test monosynaptique, entraîne une facilitation du réflexe de Hoffmann. Les interneurones activés par la stimulation cutanée viennent abaisser le seuil de décharge des cellules motrices provoquant ainsi l'activation d'un nombre supérieur de motoneurones et la création d'une nouvelle zone de variation du réflexe.

Coquery et Coulmance (1971), Pierrot-Deseilligny *et al.* (1971), ont montré que les commandes supraspinales mises en jeu avant l'exécution d'un mouvement balistique modifient l'excitabilité des motoneurones durant les 500 msec qui précèdent le début de l'électro-

myogramme. Ces influences se traduisent d'abord par une légère dépression, puis par une facilitation progressive et importante du réflexe.

Le but des expériences qui vont suivre est de montrer que la modulation supraspinale qui s'exerce directement sur les motoneurones durant une préparation motrice influence également l'activité des interneurones qui véhiculent la facilitation cutanée segmentaire. Un tel contrôle se traduira par la variation des effets facilitateurs de la stimulation cutanée.

Posons cette hypothèse en termes opérationnels :

- On appelle P l'amplitude du réflexe H due à la stimulation proprioceptive.
- La facilitation du réflexe provoquée par la stimulation cutanée est désignée par  $\Delta H$ .
- $\Delta P$  représente les modifications du réflexe qui résultent de la mise en jeu des commandes motrices.
- $\Delta C$  désigne la variation éventuelle de la facilitation cutanée.

Dans la situation expérimentale où seront conjugués les effets d'une préparation motrice (M) et ceux d'une stimulation cutanée (C), la réponse réflexe obtenue (H) correspondra, selon notre hypothèse à la somme :

- des motoneurones recrutés par la stimulation réflexogène proprement dite, soit P.
- des motoneurones préalablement activés par l'effet direct des centres supraspinaux sur le pool motoneuronal, soit  $\Delta P$ .
- des motoneurones préalablement activés par l'influence des interneurones, influence qui sera le résultat de l'action conjuguée de la stimulation cutanée et du contrôle supraspinal sur les interneurones, soit  $\Delta H + \Delta C$ .

On peut alors écrire l'équation :

$$H' = P + \Delta P + \Delta H + \Delta C$$

Dans le cas où il n'y aurait pas de contrôle supraspinal sur les interneurones, seule l'influence de la stimulation cutanée viendrait agir sur ces interneurones et le réflexe résultant  $H_0$  peut alors être calculé à partir des données de :

- la stimulation du sciatique seul qui donnera la valeur de P
- la situation expérimentale C + H donnant  $P + \Delta H$
- la situation expérimentale M + H donnant  $P + \Delta P$  d'où

$$H_0 = P + \Delta H + P + \Delta P - P = P + \Delta H + \Delta P$$

La figure 7 illustre ces équations.

Si l'on considère maintenant que les effets qu'exercent les commandes motrices sur l'excitabilité spinale sont progressifs, d'abord inhibiteurs puis facilitateurs, on aboutit à une formulation dynamique des hypothèses nulle et alternative.

Dans le cas où les commandes supraspinales n'exerceraient pas de contrôle spécifique sur les interneurones de la voie cutanée, la stimulation des fibres cutanées de bas seuil entraînerait un accroissement du réflexe, constant et indépendant de son évolution temporelle. La courbe du réflexe de Hoffmann facilitée par une stimulation cutanée serait ainsi parallèle à celle du réflexe seul. Si, au contraire, les interneurones cutanés font l'objet d'un contrôle cortical différencié en fonction du délai qui sépare le test du mouvement, on enregistrerait une différence de pente entre la courbe qui retrace le décours temporel du réflexe précédé d'une excitation cutanée et celle qui représente l'évolution du réflexe seul. En termes statistiques, nous aurions alors l'expression d'une interaction entre deux variables. Toutefois, pour qu'une interaction puisse être prouvée, il faut s'assurer de la réelle indépendance des variables testées.

Le problème qui nous intéresse ici est donc de savoir si les variables qui modifient l'amplitude du réflexe de Hoffmann, les commandes volontaires et l'excitation des fibres cutanées de bas seuil ont un effet constant quelle que soit l'amplitude de référence du réflexe, ou, en d'autres termes, si le nombre de motoneurones supplé-

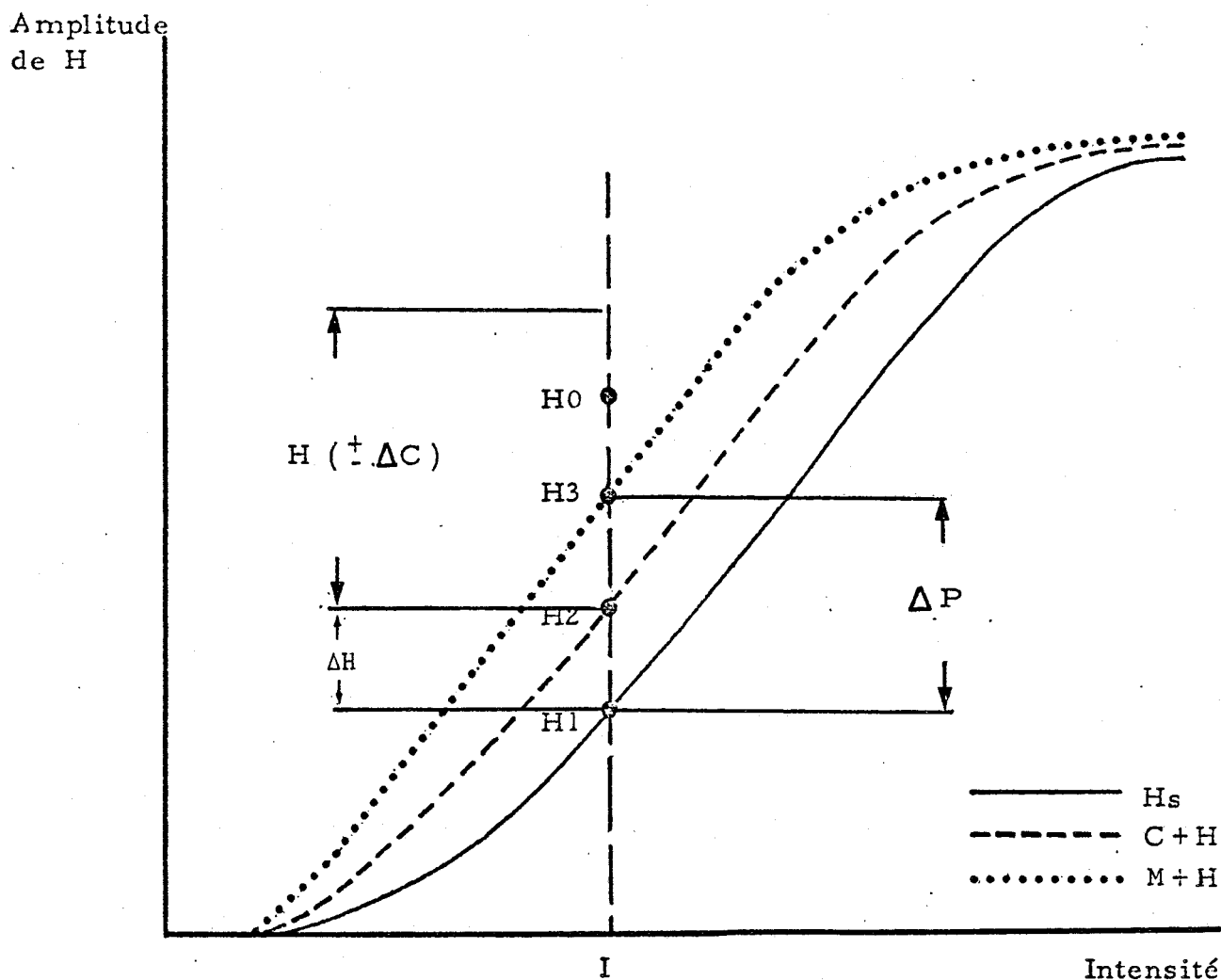


Figure 7

Hypothèse opérationnelle.

Pour une stimulation réflexogène seule ( $H_s$ ), d'intensité  $I$ , on a une réponse  $H_1 = P$ .

Pour une stimulation réflexogène précédée d'une stimulation cutanée ( $C + H$ ) :  $H_2 = P + \Delta H$ .

Pour une stimulation réflexogène associée à une situation attentive ( $A + H$ ) :  $H_3 = P + \Delta P$ .

Hypothèse : contrôle supraspinal sur les interneurons.

$$H' = P + \Delta P + (\Delta H + \Delta C)$$

Hypothèse nulle : pas de contrôle supraspinal sur les interneurons.

$$H_0 = P + \Delta P + \Delta H$$



mentaires recrutés par une stimulation cutanée est identique quel que soit le niveau auquel l'intervention des commandes supraspinales aura amené le réflexe.

La manipulation suivante a pour objet de vérifier que, au moins sur une partie importante de la courbe de recrutement du réflexe, une stimulation constante du nerf sural a des effets identiques.

#### METHODE

=====

12 sujets ont participé à cette expérience.

#### *Conditions de stimulation*

L'intensité de la stimulation cutanée est fixée à 2 fois et demie la valeur du seuil de perception déterminé en début d'expérience par la méthode des limites. Les intensités délivrées sont comprises entre 0,8 et 2,2 mA. Le délai entre la stimulation surale et la stimulation réflexogène est fixé à 90 msec, point maximum de la facilitation du réflexe H obtenu lors de l'expérience I. Le neurostimulateur délivre automatiquement les trains de chocs toutes les 5 secondes.

#### *Protocole expérimental*

Un premier protocole a été testé sur quelques sujets. Il se déroule en deux étapes :

- a) établissement rapide de la courbe de recrutement du H et choix d'une dizaine d'intensités qui évoquent des réponses réflexogènes régulièrement espacées de 0 à 100 %.
- b) administration de la série expérimentale.

Les intensités sélectionnées sont délivrées au hasard par blocs de 10 (5 stimulations cutanées + H, 5 H seules) et ceci au cours de 6 séries. On obtient donc un total de 600 mesures.

Les inconvénients d'une telle procédure et l'impossibilité d'exploiter les résultats obtenus nous sont rapidement apparus. En effet, nous avons observé chez la quasi-totalité des sujets une fluc-

tuation temporelle de l'amplitude des réflexes, cette dérive se traduit globalement par une augmentation générale des réponses (Hayes et Clarke, 1978 ; Rudomin et Dutton, 1969a). Ainsi un point de la courbe de recrutement étant évalué au début de la passation à 10 % de la réponse H maximum croît et peut atteindre jusqu'à 30 % de la réponse H maximum. De plus, il est probablement impossible de standardiser à tous les sujets un étalonnage constant de la courbe de recrutement.

Nous avons donc été amené à construire un second protocole minimisant les effets de la dérive temporelle du H.

Après une recherche rapide des intensités évoquant des réponses H minimales et maximales, on délivre des blocs de stimulations dont l'intensité croît régulièrement et par petits échelons du seuil de la réponse jusqu'à la partie décroissante de la courbe de recrutement du H. Chaque bloc comprend 20 mesures : 10 stimulations réflexogènes seules, 10 stimulations réflexogènes précédées d'une stimulation cutanée. Elles sont délivrées par séries alternées de 5 mesures de chaque type (5 C+H, 5 H, 5 C+H, 5 H). La nature des 5 premières stimulations est également alternée d'un bloc à l'autre (bloc 1 : C+H ; H ; C+H ; H. Bloc 2 : H ; C+H ; H ; C+H). Selon les sujets, le nombre de blocs délivrés par séance varie de 20 à 31, ce qui correspond à une moyenne de 500 mesures par séance.

#### TRAITEMENT DES RESULTATS

=====

On calcule pour chaque bloc la moyenne et l'écart-type des 10 réponses à la stimulation réflexogène seule (H) et des 10 réponses à la stimulation réflexogène précédée d'une stimulation surale (C+H). La valeur de H maximum est la moyenne la plus élevée des blocs de 10 réponses réflexes à la stimulation réflexogène seule. Les écarts-types sont regroupés par classes suivant les différents niveaux des courbes de recrutement H et C+H. Les moyennes des écarts-types par

classe sont effectuées au moyen de la formule :

$$\sqrt{\frac{(\sigma^2 \times n - 1) + (\sigma^2 \times n - 1)}{N - 1}}$$

Ces valeurs sont exprimées en pourcentage des réponses réflexes H maximum  $\bar{\sigma} \times 100 / H \text{ max.}$  de façon à pouvoir procéder à la sommation de l'ensemble des mesures sur tous les sujets.

Les moyennes de chacune des 4 séries de 5 réflexes délivrées par bloc sont ensuite rapportées à H max. La différence entre les pourcentages moyens de 2 séries consécutives de 5 réflexes  $(C+H) - (H)$  constitue l'indice utilisé dans l'étude de la variation de la facilitation cutanée aux différents niveaux de la courbe de recrutement.

$$\frac{(C+H) - (H)}{H \text{ max.}} \times 100$$

Pour permettre une analyse globale des résultats, nous avons procédé à un regroupement par classes des mesures obtenues. Les valeurs centrales des classes ainsi constituées sont 2,5 %, 10, 20, 35, 55, 75, 90, 100 % de H max. L'évolution rapide du réflexe en fonction de l'intensité ainsi que sa variabilité élevée sur la partie centrale de la courbe de recrutement, nous ont conduit à adopter des intervalles de classes plus larges de 25 à 85 % de H max. L'analyse de variance à deux facteurs sujets x niveaux de la courbe de recrutement est effectuée suivant la méthode décrite par Winer (1972) pour des effectifs inégaux par case.

## RESULTATS

=====

### *Variations de la facilitation du réflexe H aux différents niveaux de la courbe de recrutement*

La figure 8 donne une représentation graphique des résultats obtenus sur l'ensemble des sujets. On constate que la facilitation du

	Somme des carrés	ddl	CM	F
SUJETS	2829,64	11	257,24	12,36 < .001
NIVEAUX				
. Extrémités/Centre	386,14	1	386,14	18,55 < .001
. Résidu	199,23	6	33,20	1,59 NS
. Total	585,37	7	83,62	4,02 < .001
INTERACTION	1354,73	77	17,59	.85 NS
INTRACASE	9700,61	466	20,82	
TOTAL	21950,17	543		

Tableau II

Analyse de variance : niveau de la courbe de recrutement x sujets.





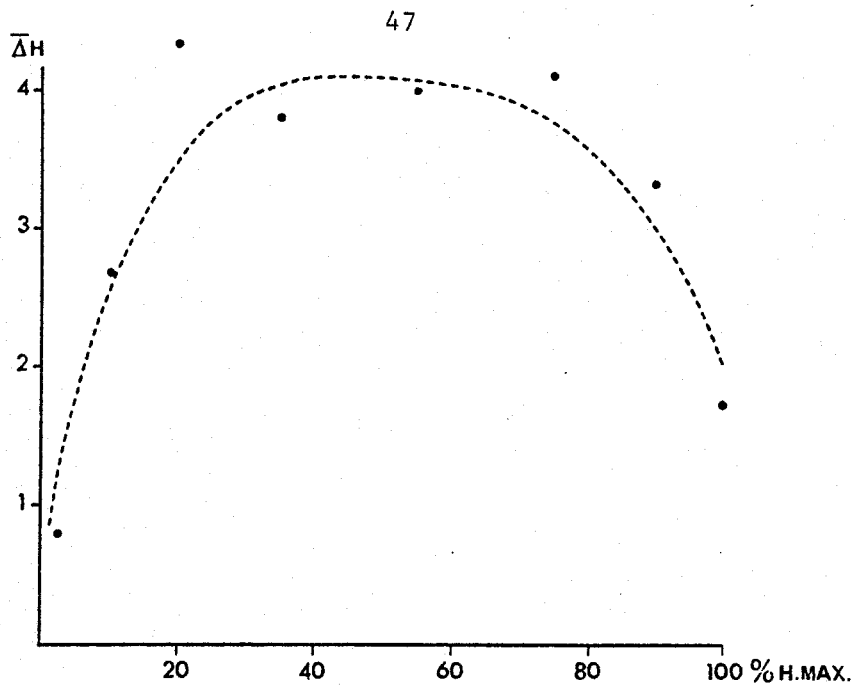


Figure 8

Evolution de la facilitation cutanée ( $\Delta H$ ) du réflexe aux différents niveaux de la courbe de recrutement.

*L'analyse de variance (Tableau II) montre que cette facilitation est stable de 15 % à 85 % de l'amplitude de H max.*

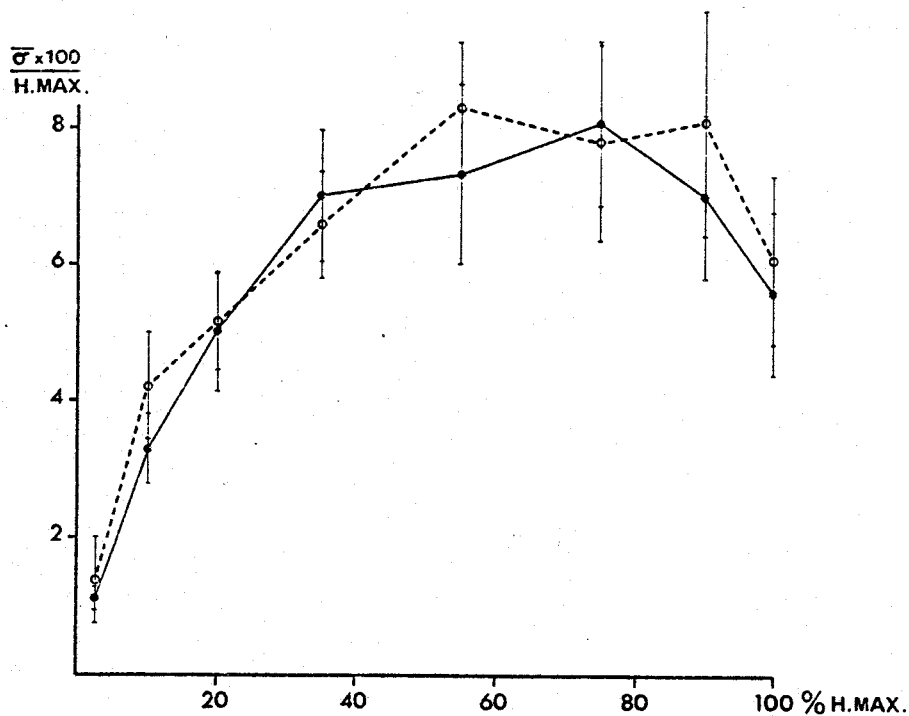


Figure 9

Evolution de la variabilité du réflexe H seul (trait plein) ou précédé d'une stimulation cutanée (tracé pointillé) aux différents niveaux de la courbe de recrutement.

*Les barres verticales indiquent les limites de confiance interindividuelles à  $P = .05$ . On remarquera que les variations spontanées du réflexe sont analogues que la stimulation réflexogène soit délivrée seule ou qu'elle soit précédée d'une stimulation surale.*



réflexe H par la stimulation surale est réduite pour les valeurs extrêmes de la courbe de recrutement du H. L'analyse de variance effectuée (Tableau II) indique des différences significatives à la fois entre les sujets ( $F_{(11,466)} = 12,36, p < .001$ ) et entre les différents niveaux de la courbe de recrutement ( $F_{(7,466)} = 4,02, p < .001$ ).

L'interaction entre les sujets et les niveaux n'est pas significative ( $F_{(77,543)} = 0,845, NS$ ). Ceci signifie que les sujets se distinguent par l'amplitude de leur facilitation cutanée mais que les variations de cette facilitation aux différents niveaux de la courbe de recrutement ne diffèrent pas d'un sujet à l'autre.

La comparaison partielle effectuée montre que l'effet des différents niveaux de la courbe de recrutement sur la facilitation cutanée du H peut être entièrement attribué à la différence entre classes extrêmes et centrales ( $F_{(1,466)} = 18,55, p < .001$ ). Entre 15 et 85 % de H maximum, l'influence de la stimulation surale sur le réflexe H est donc constante.

*Variations spontanées du réflexe H en fonction des conditions de stimulation*

La figure 9 représente les courbes moyennes des écarts-types rapportés à H max. selon que le réflexe est délivré seul ou précédé d'une stimulation cutanée. On peut constater que les limites de confiance interindividuelles sont étroites, ce qui signifie que les variations spontanées moyennes du réflexe sont très comparables d'un sujet à l'autre. Deux faits se dégagent de l'examen de ces courbes :

- a) les variations du réflexe H sont identiques, que la stimulation réflexogène soit unique ou précédée d'une stimulation cutanée.
- b) ces variations, peu importantes aux premiers niveaux de la courbe de recrutement, atteignent rapidement un maximum pour décroître uniquement dans la portion terminale lorsque le réflexe atteint sa valeur maximale (100 % H maximum).

## DISCUSSION

=====

*Etude de la relation entre la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann et son amplitude initiale*

L'augmentation du réflexe monosynaptique produite par une stimulation surale suit un décours comparable à l'évolution de ses variations spontanées (Figures 8 et 9) : faible au début de la courbe de recrutement, maximale et stable dans une large zone médiane, à nouveau réduite aux amplitudes les plus fortes du réflexe. Ce parallélisme nous amène à rechercher dans les facteurs qui affectent la variabilité du réflexe l'origine des modifications de la facilitation cutanée. Il ne nous semble pas nécessaire de formuler d'autres hypothèses que celles que Coquery a présentées en 1962.

- Pour les réflexes de faible amplitude, la principale limitation aux fluctuations d'excitabilité semble être le seuil de décharge du motoneurone. En effet, tant que la stimulation électrique n'aura pas amené une dépolarisation suffisante du motoneurone pour que d'autres afférences lui fasse franchir le seuil de décharge, ces influences, bien que présentes ne pourront s'exprimer. Lorsque l'intensité de stimulation est faible, très peu de motoneurones atteignent cette valeur critique : de ce fait le réflexe varie peu et seule une partie des influences cutanées facilitatrices est révélée.
- Au-delà de 20 % du réflexe, le nombre de motoneurones supplémentaires recrutés à chaque échelon d'intensité devient constant. On obtient alors une facilitation cutanée et une variabilité stable et élevée.
- Après 80 %, on assiste à la fois à une diminution de la facilitation cutanée et à une baisse des variations d'excitabilité. Une première hypothèse serait que l'on arrive à la saturation du noyau moteur. En effet, si tous les motoneurones sont recrutés, on ne doit plus enregistrer de fluctuations du réflexe.



L'observation courante montre cependant qu'il est possible d'obtenir le recrutement d'un nombre de motoneurones bien supérieur à celui mis en jeu habituellement dans la réponse réflexe maximale. La réponse motrice directe, les commandes volontaires sollicitent une quantité de neurones spinaux nettement plus importante que celle testée par une simple stimulation proprioceptive. Coquery fait alors l'hypothèse d'une hétérogénéité du noyau moteur : "nous aurions ainsi deux types de neurones parmi ceux qui innervent le soléaire : des neurones liés aux fibres proprioceptives issues de ce muscle, recrutés en quasi-totalité par une stimulation électrique des fibres de gros calibre, responsables dans les conditions normales du réflexe myotatique et du réflexe d'étirement ; des neurones aux connexions proprioceptives beaucoup plus réduites et disponibles pour d'autres circuits, peut-être ceux des commandes volontaires". Ainsi donc, la réponse réflexe maximale recruterait dans nos conditions expérimentales la quasi-totalité des motoneurones à forte entrée proprioceptive, ce qui explique l'inefficacité partielle de la stimulation cutanée aux niveaux d'amplitude élevés.

On peut donc conclure que, dans la partie de la courbe de recrutement où pour chaque intensité de stimulation la zone de variation du réflexe reste identique, l'excitation des fibres cutanées produit une augmentation du réflexe, indépendante de son amplitude initiale.

*Comparaison des variations spontanées du réflexe de Hoffmann en fonction des caractéristiques de stimulation*

Rudomin et Dutton (1969a) établissent que la variance théorique maximale des réflexes, ne supposant aucune corrélation entre les fluctuations d'excitabilité des motoneurones individuels, est considérablement plus petite que les valeurs expérimentalement déterminées. L'origine de ces fluctuations corrélées est sans doute à chercher au niveau des terminaisons présynaptiques. Leurs nombreux travaux (Rudomin

et Dutton, 1967, 1969<sub>a,b</sub> ; Rudomin *et al.*, 1968, 1975) montrent que la variabilité des réflexes monosynaptiques est principalement attribuable à des fluctuations du potentiel de membrane des terminaisons Ia. Ces fluctuations seraient produites par l'activité hautement corrélée des interneurons amenant la dépolarisation des terminaisons primaires (P.A.D.). En effet, ces auteurs constatent que seules les modifications d'amplitude du réflexe d'origine présynaptique sont accompagnées d'altérations de la variabilité. Ces résultats sont confirmés par des données de pharmacologie : l'injection de picrotoxine et de pentobarbital entraînent des modifications parallèles de l'inhibition présynaptique et de la variabilité du réflexe (Rudomin et Dutton, 1969<sub>a</sub>). Dans une expérience où ils s'intéressent plus particulièrement à l'effet de la stimulation des fibres cutanées de gros calibre sur le réflexe monosynaptique, Rudomin *et al.* (1974) montrent que les vollées dans les afférences cutanées de bas seuil réduisent la dépolarisation des terminaisons primaires et les fluctuations d'excitabilité des terminaisons Ia. Cet effet est associé à une taille accrue de l'EPSP monosynaptique Ia, c'est-à-dire à une facilitation présynaptique.

Il est à remarquer que d'importantes modifications du fonctionnement de la moelle épinière se produisent lorsque l'on passe du sujet intact au chat aigu privé de ses influences suprasegmentaires. Les interneurons spinaux ainsi que les motoneurons fléchisseurs, à l'inverse des extenseurs, sont hyperactifs. Rudomin et Dutton (1969<sub>a</sub>) ajoutent qu'"il est probable que chez l'animal intact, l'activité de base et la corrélation entre les interneurons responsables des influences pré- et post-synaptiques soient différentes de celles qui existent dans la moelle épinière non anesthésiée privée de contrôle supraspinal".

Bien qu'une prudence particulière soit de rigueur dans la comparaison de conditions expérimentales aussi différentes, elle peut néanmoins s'avérer fructueuse. L'étude attentive des courbes individuelles présentées par Castaigne *et al.* (1973) au délai de 110 msec

entre la stimulation cutanée et la stimulation réflexogène, révèle un fait intéressant : pour des intensités de l'excitation cutanée allant jusqu'à une fois et demie le seuil, le réflexe de Hoffmann est facilité chez tous les sujets et la variance intra-individuelle est stable. Pour des stimulations plus élevées, les effets sont partagés suivant les sujets, mais la courbe moyenne indique une dépression globale du réflexe. Cette chute des réponses s'accompagne d'une augmentation considérable de la variance intra-individuelle.

A la lumière des travaux que nous venons d'exposer, ces faits peuvent s'interpréter comme un renforcement de l'inhibition pré-synaptique sur la voie afférente du réflexe. Par contre, nos résultats ne montrent aucune modification de la variabilité du réflexe lorsqu'il est conditionné par une stimulation cutanée. S'ils ne nous permettent pas d'exclure totalement l'hypothèse d'une origine pré-synaptique de la facilitation cutanée, ces données interviennent plutôt en faveur d'un mécanisme post-synaptique.

#### CONCLUSION

=====

Nous avons montré qu'entre 15 % et 85 % de son amplitude maximale, le réflexe de Hoffmann est influencé de la même façon par une stimulation surale de faible intensité. Ainsi, toute altération de cet effet facilitateur, produite par l'intervention des commandes volontaires ou de toute autre variable, témoignera des modifications exercées directement par cette variable sur la transmission des afférences cutanées aux neurones spinaux. Opérationnellement, la mise en jeu d'un contrôle supraspinal sur les afférences cutanées durant une préparation motrice, se traduira par une interaction significative entre ces deux variables.

## 2<sup>EME</sup> PARTIE

EVOLUTION DE L'AMPLITUDE ET DE LA FACILITATION CUTANEE  
DU REFLEXE DE HOFFMANN AVANT UN MOUVEMENT BALISTIQUE OU AJUSTE.

-----

## INTRODUCTION

Le but des expériences qui vont suivre est d'enregistrer les premières répercussions de l'arrivée des commandes volontaires au niveau spinal et d'étudier l'éventuelle mise en place d'une inhibition des voies cutanées avant des mouvements mettant en jeu un contrôle proprioceptif faible ou, au contraire, permanent.

La distinction opérée entre une brusque contraction balistique et un mouvement dont la force est graduellement dosée repose sur de nombreux critères définis par Desmedt et Godaux (1978).

- La brève activité électromyographique, caractéristique d'un mouvement balistique, se termine avant la fin de la phase mécanique (Figure 11a) ; Hallet et Marsden (1979), étudiant le mouvement de flexion du pouce humain, précisent que la contraction comporte trois étapes qui se déroulent dans un cadre temporel fixe : une bouffée d'activité du muscle agoniste puis de l'antagoniste et à nouveau une mise en jeu de l'agoniste. Les mouvements plus lents, "en rampe" (Figure 11b), sont pour leur part caractérisés par une activité continue du muscle agoniste.

- Les réponses aux perturbations d'origine périphérique durant chacun de ces mouvements sont également différentes. L'opposition qui a été faite jusqu'à présent entre un mouvement balistique dont le signal de commande, préprogrammé, exclut toute possibilité de correction et le mouvement "en rampe", exigeant une rétroaction permanente de contrôle, mérite actuellement quelques nuances. Desmedt et Godaux (1978) observent que, dans le cas d'un accroissement de la charge intervenant durant la bouffée EMG d'un mouvement balistique, une rectification peut être opérée dans les 60 msec qui suivent cette perturbation. Cette réponse dite M<sub>2</sub>, n'est pas volontaire et passe par une boucle longue qui implique les voies rapides de projection des afférents musculaires au cortex



sensoriel postcentral, directement relié au cortex précentral par l'intermédiaire de connexions cortico-corticales. Dans le cas d'une diminution de la charge, la correction automatique n'intervient qu'au cours de mouvements en rampe. Hallet et Marsden (1979) enregistrent, quant à eux, des réponses brèves aux deux types de perturbation lorsque celles-ci sont appliquées durant la première bouffée de l'EMG balistique. Ils en concluent alors que, dans certaines conditions, l'activité électromyographique qui engendre le mouvement balistique est modifiable par des afférences périphériques.

- Les seuils de force pour lesquels les unités contractiles sont recrutées sont plus faibles lors d'un mouvement balistique. Quant à la fréquence instantanée moyenne de décharge des unités motrices, elle est très élevée au début d'un mouvement balistique, puis chute rapidement tandis qu'elle s'accroît progressivement à partir d'une faible valeur initiale au cours d'un mouvement en rampe.

Les deux types de mouvements que nous allons utiliser dans nos protocoles sont donc bien catégorisés, et, bien que l'intervention d'un mécanisme de rétroaction ne soit pas exclue au cours d'un EMG balistique, on peut considérer que les commandes supraspinales et la régulation centrale auxquelles ces deux types d'activité sont soumis diffèrent suffisamment pour que leur répercussion spinale soit appréciable.

L'examen simultané des modifications de l'excitabilité spinale et de la facilitation cutanée des motoneurons va nous permettre non seulement de confirmer l'hypothèse d'une dépression des afférences cutanées avant le mouvement, mais aussi de dater la mise en place de cette inhibition par rapport à l'arrivée des commandes volontaires. Ce dernier point constitue un test de l'hypothèse émise par Wall (1967) et Tsumoto *et al.* (1975) d'une commutation entre afférences cutanées et proprioceptives sous l'influence des commandes volontaires.

## TECHNIQUES

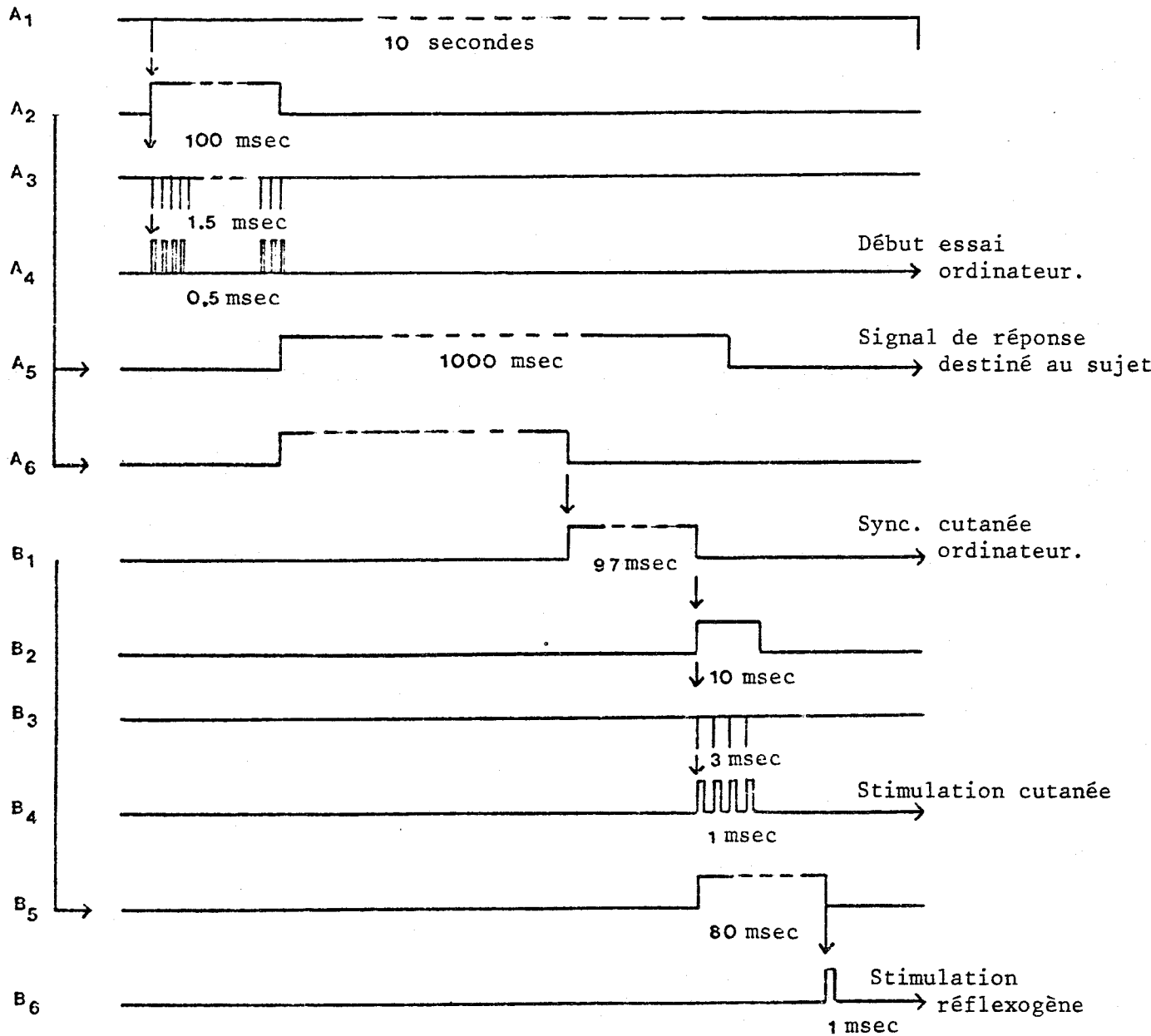
### LA CHAÎNE DE STIMULATION

Les caractéristiques de la stimulation cutanée et de la stimulation réflexogène sont identiques à celles que nous avons décrites dans la première partie. La stimulation cutanée est délivrée par deux cupules d'argent placées sur le territoire sural du pied droit et la stimulation réflexogène est produite au niveau du creux poplité droit. La séquence de stimulation est construite à l'aide de deux neurostimulateurs programmables de type JAM. Seule la partie logique du premier neurostimulateur est utilisée, les deux sorties de stimulation à courant constant du second stimulateur produisent d'une part la salve cutanée, d'autre part le choc réflexogène. La fonction de chacun des 12 modules ainsi que leurs connexions sont illustrées dans la figure 10. Le module A<sub>1</sub> permet de déclencher automatiquement les essais. Les signaux émis par les modules A<sub>4</sub> et B<sub>1</sub> sont destinés à l'ordinateur. Le module A<sub>5</sub> fabrique un délai fixe de une seconde qui déclenche le signal de réponse du sujet. Le délai variable du module A<sub>6</sub> sert à régler le décalage entre le départ de la séquence de stimulation et celui du signal de réponse du sujet. Il est ainsi possible de tester le réflexe H à différents moments entre le signal de réponse et le début de l'électromyogramme. Les modules B<sub>2</sub> à B<sub>6</sub> produisent la salve cutanée et le choc réflexogène. Les neurostimulateurs sont en outre reliés à un pupitre de commande qui permet de déclencher manuellement chaque essai et de régler les deux paramètres suivants

- la nature de la stimulation : un interrupteur permet de couper la sortie de la stimulation cutanée.
- le délai variable entre le signal de réponse et la séquence de stimulation : le potentiomètre du module A<sub>6</sub> est déplacé au niveau du pupitre.

Figure 10

Représentation schématique de la séquence de stimulation.



La fonction de chacun des 12 modules est indiquée ainsi que leurs connexions : les flèches précisent le mode de déclenchement, direct ou externe, de chaque module et la destination des signaux émis.

## LE RECUEIL DES DONNEES

=====

L'électromyogramme du soléaire est amplifié par un amplificateur Grass P5516 et visualisé sur un oscilloscope à mémoire Tektronix D13. L'analyse des données est effectuée en direct par un ordinateur PDP 11/34. Le programme permet de déterminer à l'issue de chaque essai :

- la nature de la stimulation : cutanée ou non cutanée
- l'amplitude du réflexe de Hoffmann
- le délai qui sépare le début du réflexe du début de l'électromyogramme

Les principales étapes de ce programme sont les suivantes :

a) *le calcul de la latence et de la durée du réflexe.*

Lors du premier essai, l'analyse de 1000 échantillons prélevés sur la ligne de base de l'électromyogramme sert à calculer un bruit de fond moyen et à en établir le seuil de dépassement à partir de ses limites de confiance. La position de l'artefact de stimulation et du réflexe par rapport au signal de synchronisation cutané provenant du neurostimulateur ainsi que leurs durées respectives sont ainsi déterminées en fonction de ce seuil.

b) *le calcul de l'amplitude moyenne de 10 réflexes H max.*

Afin de standardiser les résultats, l'amplitude moyenne, crête à crête, de 10 réflexes maximaux est calculée, et un changement d'échelle est effectué de telle façon que cette valeur égale 1000.

c) *la détermination du début du myogramme.*

La technique utilisée est basée sur la détection d'une variation des carrés moyens des fluctuations du niveau de base de l'électromyogramme (Leiderman et Shapiro, 1962). L'analyse des fluctuations de la ligne de base est effectuée sur 100 tranches successives de 10 msec prélevées lors du premier essai. A l'intérieur de chaque tranche, le calcul des diffé-

rences entre échantillons distants de 1 milliseconde est effectué par pas de deux dixièmes de milliseconde. Les 50 différences obtenues dans chaque tranche sont élevées au carré et l'on en détermine la moyenne et la variance. La moyenne générale des 100 carrés moyens ( $d_2$ ) et la variance totale sont alors calculées. Ces valeurs permettent d'établir la limite supérieure de  $d_2$  suivant la formule :

$$\text{Limite de } d_2 = d_2 + 4,4 \sigma_{d_2}$$

ou 4,4 est la valeur du  $z$  permettant de calculer les limites de confiance à un seuil de probabilité de 1/100 000.

Lors de chaque essai, la voie EMG est analysée par tranches de 10 msec prélevées toutes les 5 msec pendant les 650 msec qui suivent l'artefact cutané. On calcule un  $d_2$  par tranche de la même façon que précédemment. On considère avoir affaire au début de l'électromyogramme dès que la limite de  $d_2$  est dépassée deux fois de suite et à condition que ce dépassement se répète au moins encore une fois dans les 50 msec qui suivent. La concordance entre les latences données par l'ordinateur avec une précision de 5 msec et celles relevées sur l'écran de l'oscilloscope à mémoire s'est avérée excellente.

Au cours de la manipulation, le programme permet :

- l'annulation d'essais.
- la modification du critère de détection de l'électromyogramme : la limite de  $d_2$  ainsi que l'intervalle de répétition peuvent être rectifiés en fonction de l'allure du signal.
- la suppression de l'examen de l'EMG avant le début du H de façon à ne pas confondre une petite réponse M avec le début du myogramme.

## METHODE

### SUJETS

=====

14 sujets adultes des deux sexes ont participé à la première expérience et 10 d'entre eux ont également participé à la seconde effectuée sur un nombre total de 12 sujets.

### CONDITIONS D'EXPERIENCE

=====

Les sujets sont confortablement installés sur un fauteuil articulé situé dans une pièce semi-obscur, séparée du matériel de stimulation et d'enregistrement. L'axe de la pédale sur laquelle repose le pied droit est muni d'un potentiomètre qui enregistre ses déplacements et qui est relié d'une part à l'oscilloscope placé devant le sujet, et d'autre part à un oscilloscope de contrôle situé dans la pièce contiguë. Un chronomètre à affichage numérique, placé au-dessus de l'oscilloscope, permet de délivrer le signal de réponse au sujet lors de la première manipulation.

### PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

=====

#### *Evolution de la facilitation cutanée avant le début d'un mouvement balistique*

La tâche demandée au sujet est d'effectuer une extension forte et rapide du pied droit jusqu'à une butée fixée sur la course de la pédale. Pendant la période d'entraînement, le sujet peut évaluer la rapidité de son mouvement en regardant la déviation du spot de l'oscilloscope produite par le déplacement de la pédale autour de son axe.

Lorsque le sujet a atteint un niveau de performance suffisant (Figure 11a), on lui explique que le chronomètre placé devant ses yeux se mettra en route toutes les 10 secondes environ et qu'un interrupteur placé sur la butée de la pédale lui permettra de l'arrêter. On lui demande alors d'effectuer ce même mouvement balistique dès que le compteur affiche 500 msec afin de l'arrêter à environ 700 msec. Le sujet est également prévenu que des stimulations réflexogènes faibles, parfois précédées d'excitation cutanée, lui seront délivrées avant chaque mouvement et que, de temps à autre, il recevra des stimulations réflexogènes sans que le compteur ne soit déclenché. Il lui est en outre recommandé de ne porter aucune attention à ces stimulations afin d'éviter les réponses anticipées.

L'ordre suivant lequel les stimulations réflexogènes H seules ou précédées d'une stimulation cutanée sont distribuées est aléatoire. L'intervalle entre deux essais est fixé à 10 secondes. Une fois sur sept, le signal de réponse n'est pas donné et ces essais, qui ne sont pas suivis de mouvement, constituent le groupe de référence du réflexe H seul et C+H au repos. En moyenne, les sujets effectuent un total de 250 essais par séance. L'intensité de la stimulation réflexogène est réglée de telle façon que le réflexe H seul égale, au repos, 30 % de sa valeur maximale déterminée en début d'expérience.

*Evolution de la facilitation cutanée avant le début d'un mouvement ajusté*

La tâche demandée au sujet est ici de suivre une ligne oblique tracée sur l'oscilloscope en effectuant une extension du pied droit (Figure 11b). La vitesse de balayage du spot est de 500 msec/cm. La rampe ne commence qu'une seconde après le début du balayage et c'est durant cette période que le réflexe de Hoffmann est testé. Pour que le sujet ne soit pas perturbé, juste avant le début de son ajustement par la déformation du tracé due à la répercussion mécanique du réflexe, la voie de l'oscilloscope est déconnectée du potentiomètre pendant la première seconde.

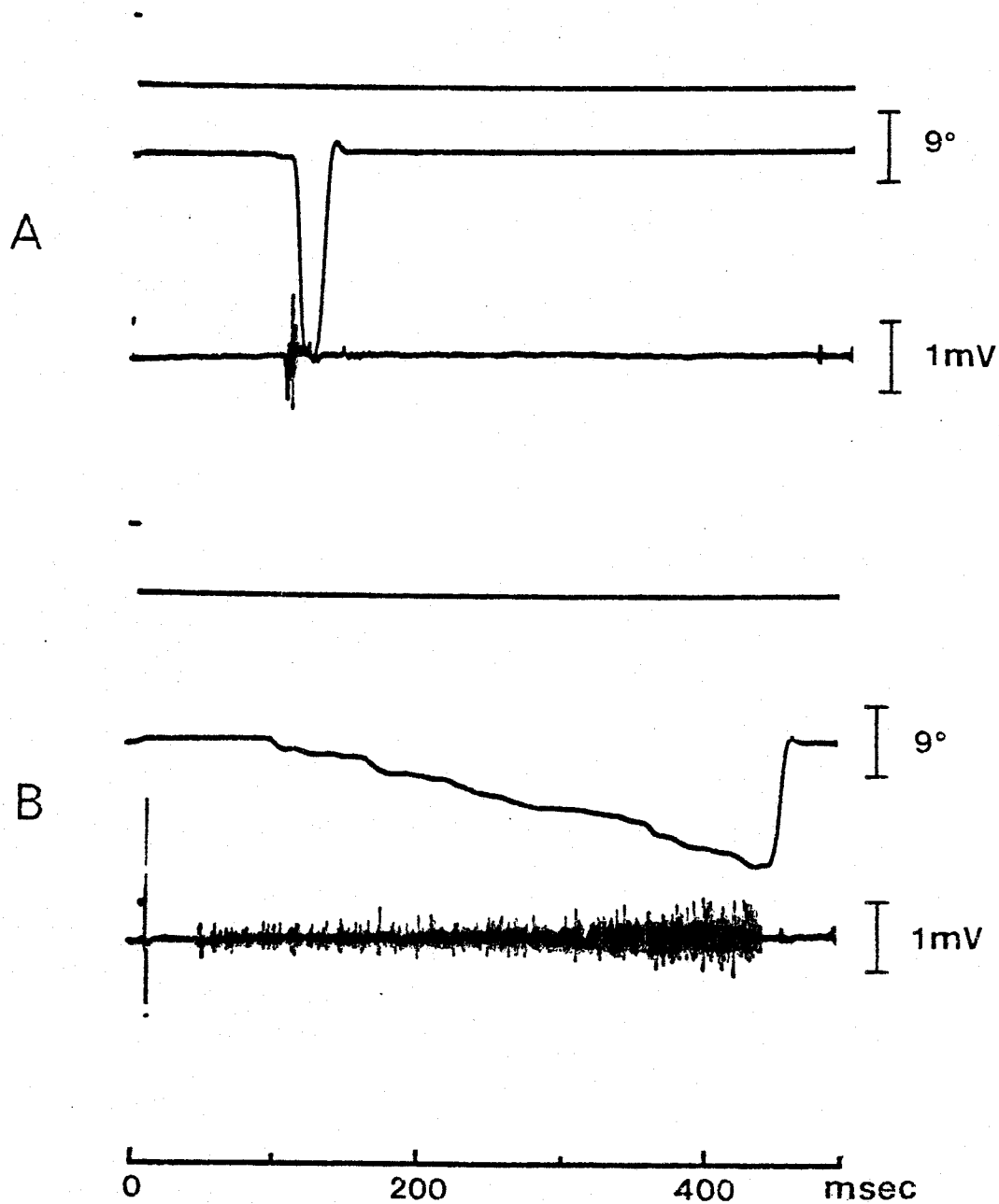


Figure 11

Caractéristiques mécaniques et électromyographiques des mouvements utilisés.

*Tracé supérieur : indication du départ du signal de réponse*

*Tracé médian : mécanogramme*

*Tracé inférieur : électromyogramme*

A : mouvement balistique

B : mouvement ajusté





Après une période d'apprentissage, les essais se déroulent à la même cadence et suivant le même ordre que dans l'expérience précédente. L'expérimentateur contrôle en permanence l'électromyogramme et le déplacement du pied. Pour éviter que le sujet ne règle son ajustement en fonction du moment où la stimulation réflexogène lui est délivrée, des essais sans stimulation lui sont régulièrement donnés.

## TRAITEMENT STATISTIQUE DES DONNEES

Le programme de calcul permet d'obtenir, pour chaque sujet, les résultats bruts rapportés à  $H_{max} = 1000$  et les valeurs réduites par rapport au groupe de référence  $H$  seul au repos. L'ensemble des réflexes obtenus de 500 msec avant à 50 msec après le début de l'EMG sont répartis en deux groupes : cutané et non cutané. Dans chacun de ces groupes les résultats sont classés par tranches de 25 msec et par tranches de 50 msec. Toutes les analyses de variance sont effectuées sur les valeurs réduites sommées sur l'ensemble des sujets. Les délais pour lesquels la valeur moyenne du réflexe de Hoffmann est supérieure à 85 % sont exclus du traitement.

Le premier traitement consiste en une analyse de variance globale à deux facteurs : conditions de stimulation x délais successifs avant le début de l'EMG. Les réflexes sont regroupés par classes de 25 msec, 50 msec ou 100 msec de façon à obtenir des effectifs comparables d'une case à l'autre. Le découpage opéré est représenté dans les figures 12 et 16. Une analyse de variance dite "des moyennes non pondérées" est effectuée suivant la procédure décrite par Winer (1971) pour des effectifs inégaux par case. La méthode d'Alexander (cf. Faverge, 1972) permet de détacher un degré de liberté pour tester la régression linéaire du facteur ordonné (délais) et d'en attribuer également un autre pour déterminer dans l'interaction globale la somme des carrés due à la différence entre pentes individuelles, c'est-à-dire l'interaction ordonnée que nous cherchons. Cette méthode consiste en l'application de polynômes orthogonaux au facteur systématique. Les conditions requises pour ce type de traitement sont exposées dans le manuel de Winer (1971). La variable indépendante (délais) est ici irrégulièrement espacée ; le polynôme a donc été construit selon la procédure de Robson (1959) qui s'applique à ce cas particulier.

Des analyses de variance sont ensuite effectuées sur des parties plus ou moins étendues de la courbe. Dans ce cas, les effectifs par case ne sont pas toujours comparables et les analyses de variance sont alors menées suivant la procédure des moindres carrés (Winer, p. 498-505).

## RESULTATS

### EVOLUTION DU REFLEXE DE HOFFMANN ET DE SA FACILITATION CUTANEE AVANT

#### LE DEBUT D'UN MOUVEMENT BALISTIQUE

La figure 12 résume les résultats recueillis sur l'ensemble des sujets. Les courbes individuelles sont représentées dans la figure 13. La facilitation cutanée moyenne est de 6,81 % de la réponse réflexe maximum. L'amplitude moyenne du réflexe de Hoffmann au repos est de 40,72 % de l'amplitude de H max., la facilitation cutanée atteint donc à ce niveau 16,72 % de la valeur de référence.

L'analyse de variance globale porte sur l'ensemble des réflexes obtenus de 500 msec à 50 msec avant le début de l'EMG (Tableau III). Elle met en évidence des différences significatives entre les degrés de chacun des facteurs principaux : la facilitation cutanée est significative à  $p < .001$  ( $F(1,2637) = 50,53$ ). Les différences entre les délais testés sont significatives à  $p < .01$  ( $F(10,2637) = 3,23$ ). L'évolution linéaire du réflexe en fonction du temps qui le sépare du début du myogramme est, quant à elle, hautement significative ( $p < .001$ ,  $F(1,26,37) = 22,74$ ) et rend compte à elle seule de 70 % de la variation totale due au facteur délais. Les données n'indiquent pas, en outre, qu'il y ait des déviations significatives de la linéarité ( $F = 1,07$ , NS). L'interaction globale, qui ne tient pas compte de l'ordre existant entre les délais, n'est pas significative. Cependant la forme d'interaction particulière que constitue l'évolution de la facilitation cutanée en fonction de la variable temporelle ordonnée, c'est-à-dire la différence entre les pentes des deux courbes présentées dans la figure 12, est très significative ( $F(1,2637) = 9,22$ ,  $p < .005$ ). Cette comparaison particulière, effectuée après un test F global non significatif, est néanmoins légitime puisqu'elle remplit les conditions

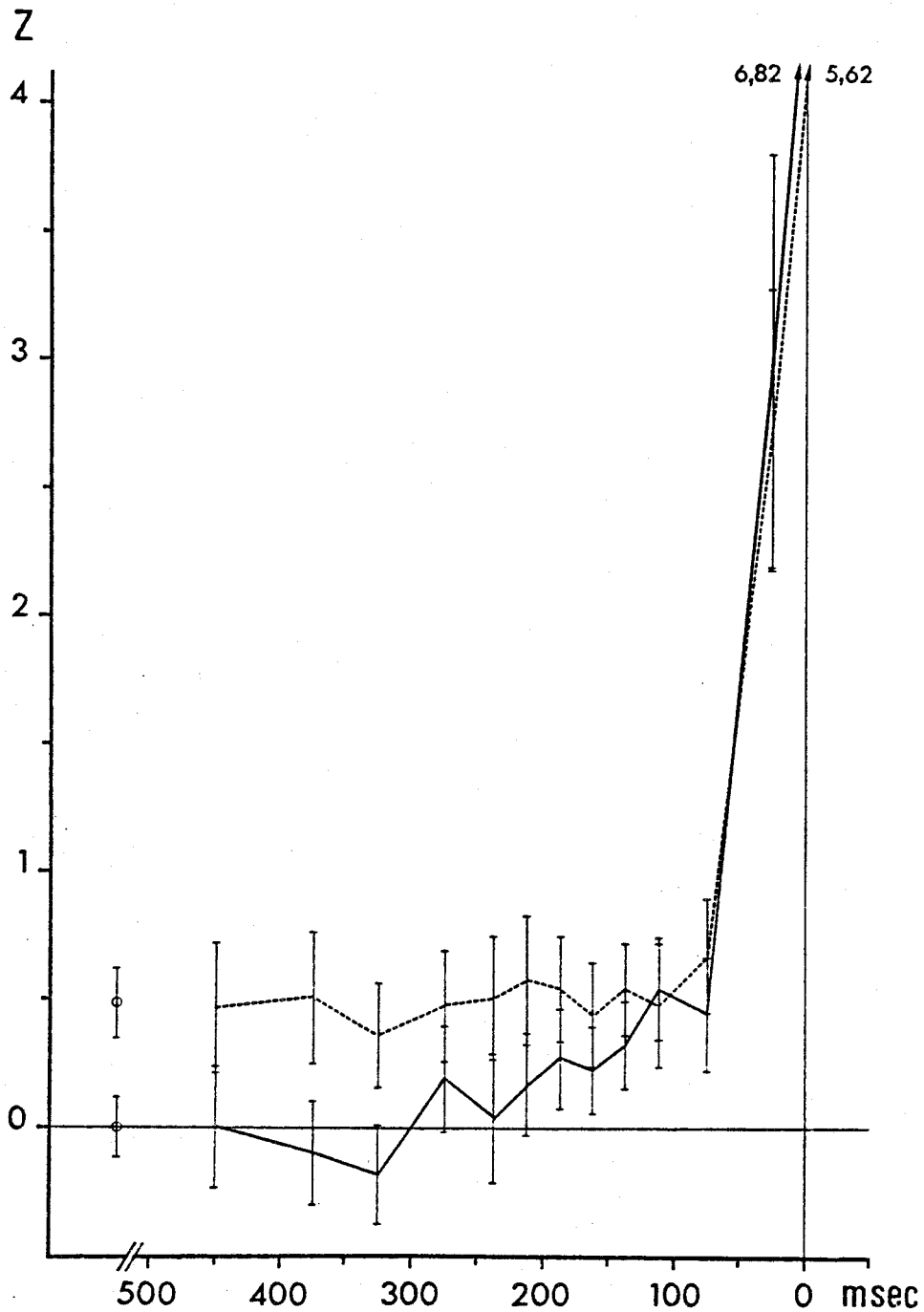


Figure 12

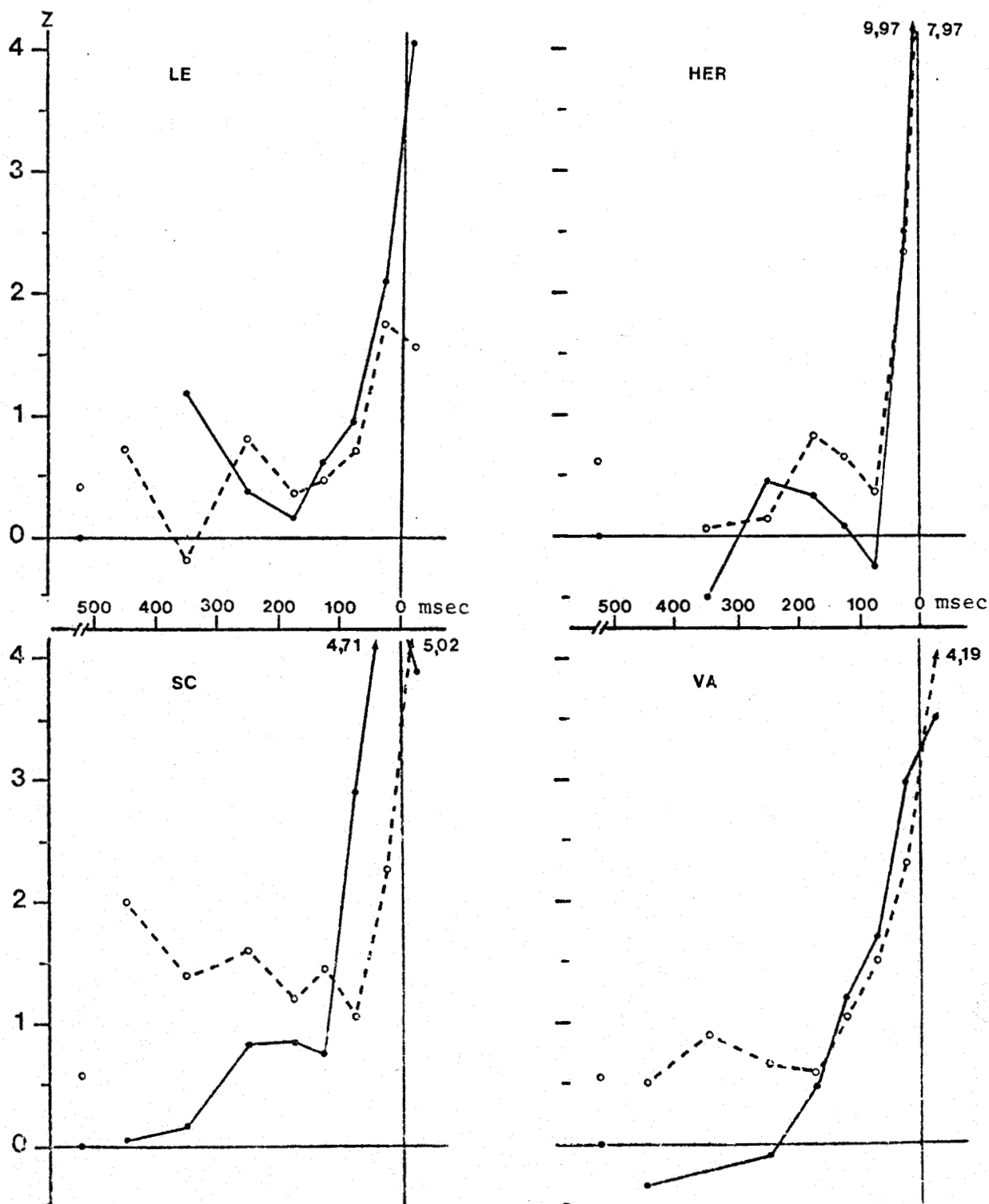
Evolution moyenne de l'amplitude du réflexe H, seul (trait plein) et précédé d'une stimulation cutanée (tracé pointillé), durant les 500 msec qui précèdent un mouvement balistique.

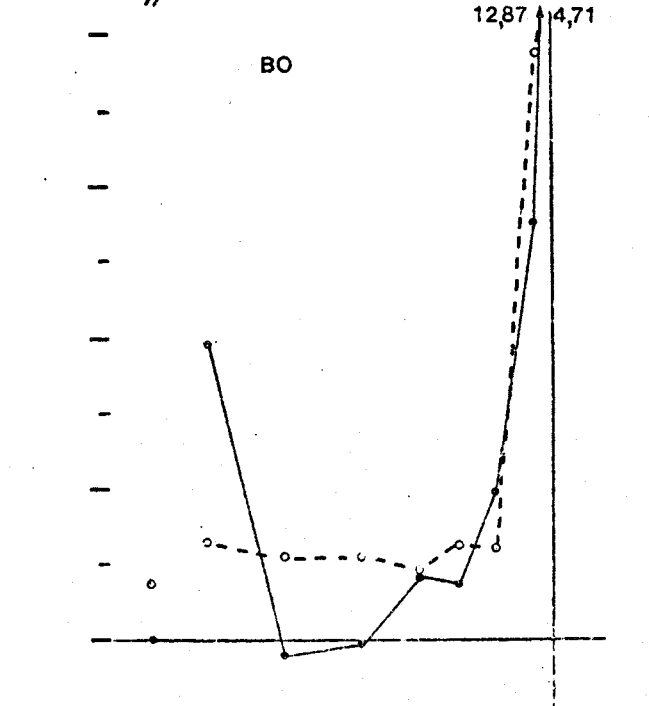
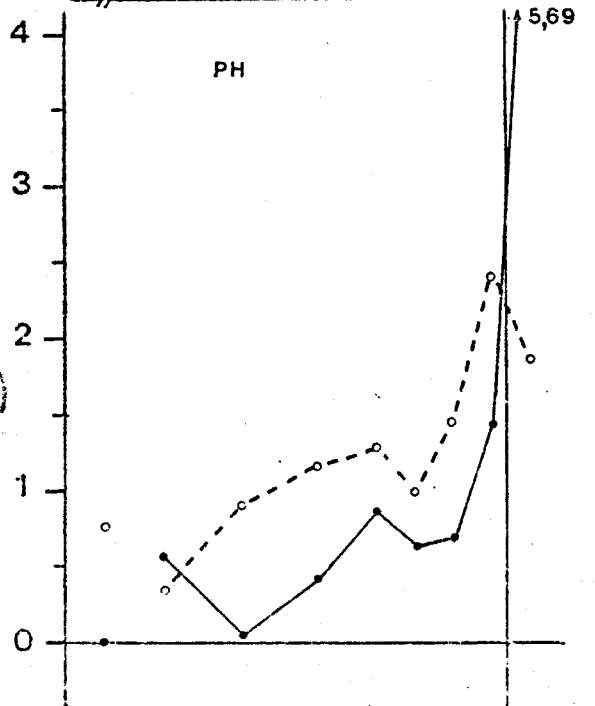
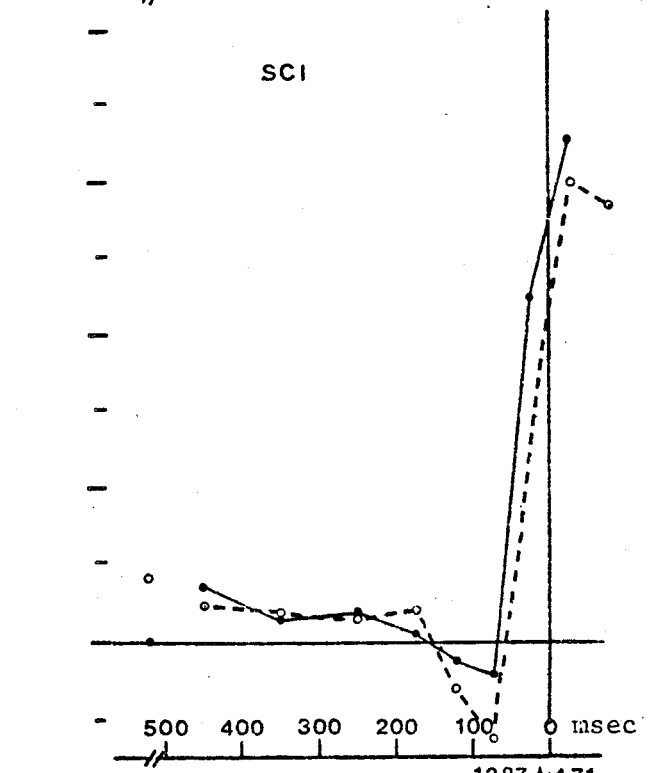
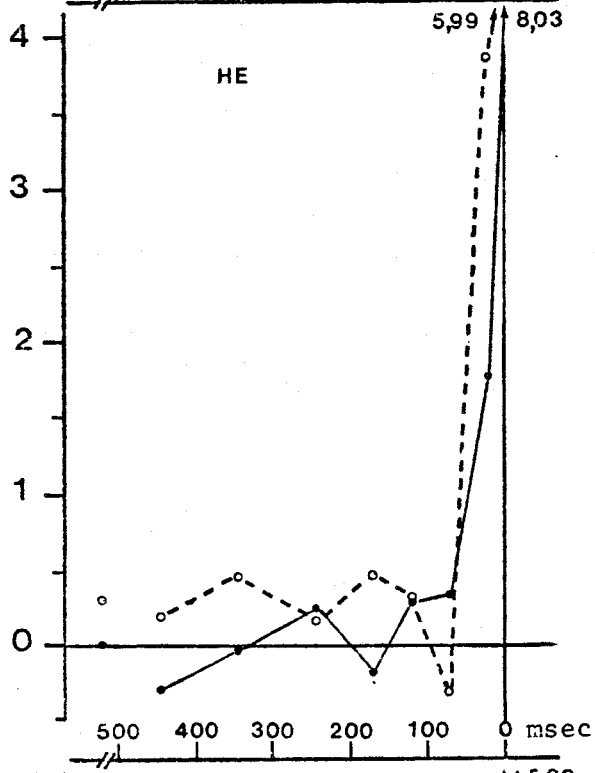
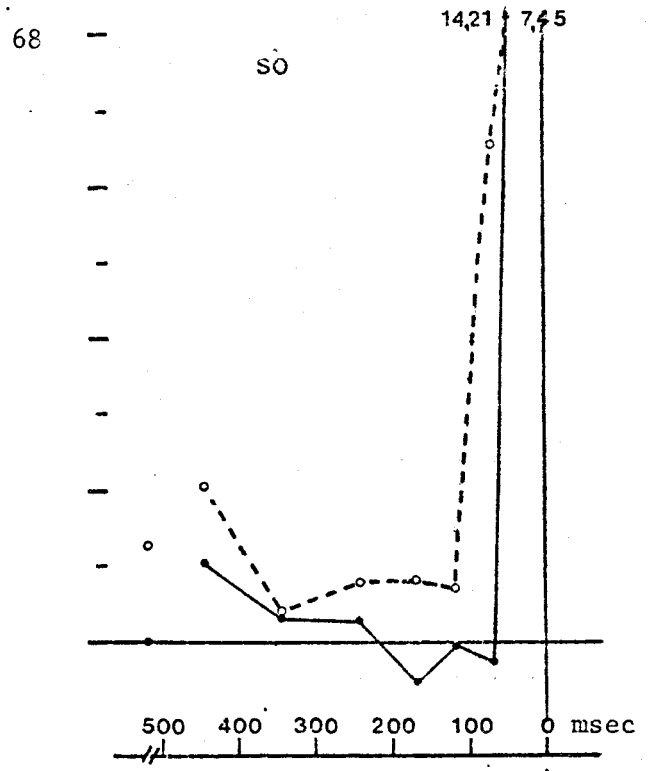
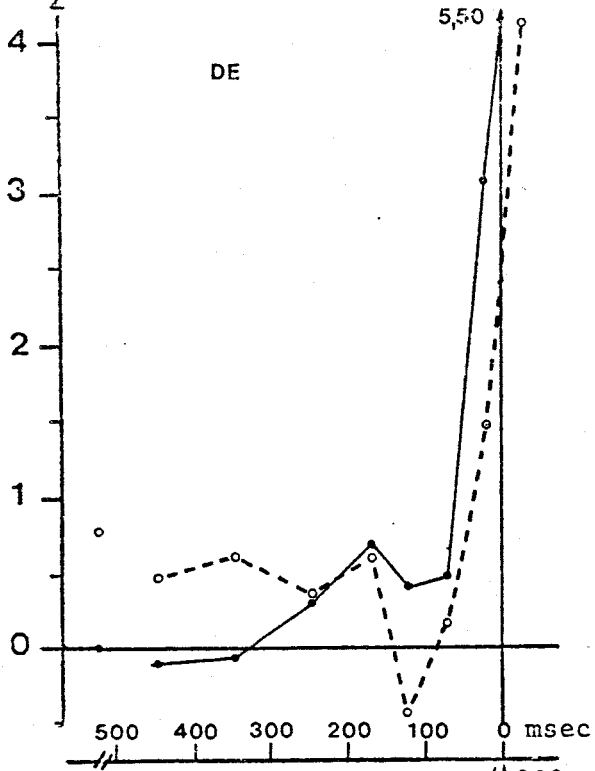
Les barres verticales représentent les limites de confiance à  $P = .05$ . On notera la réduction progressive de la facilitation cutanée au fur et à mesure que l'on se rapproche du début de l'EMG.



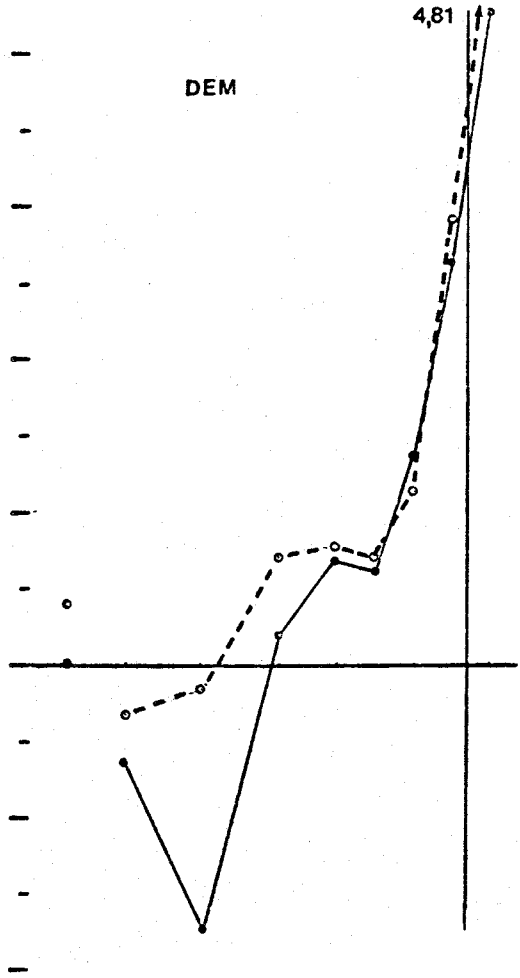
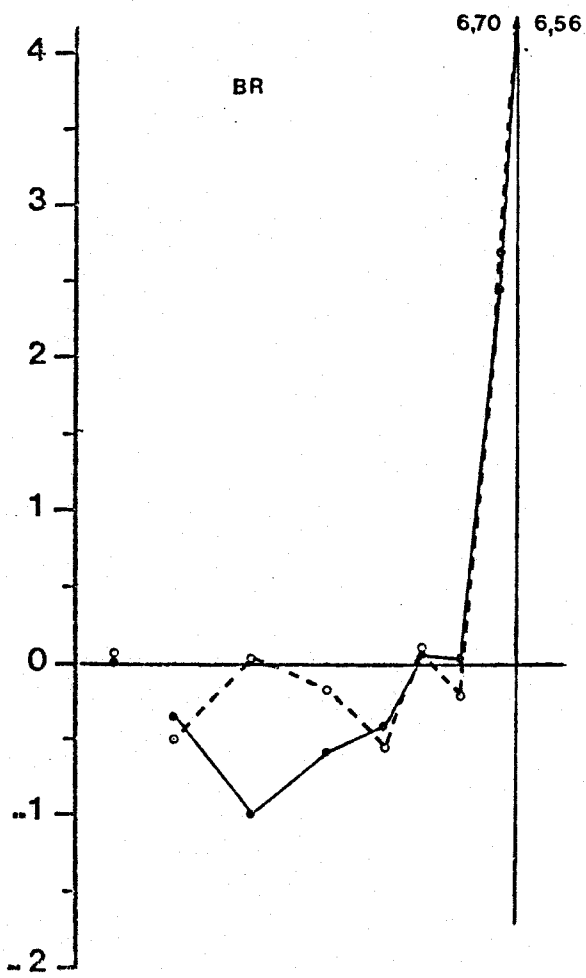
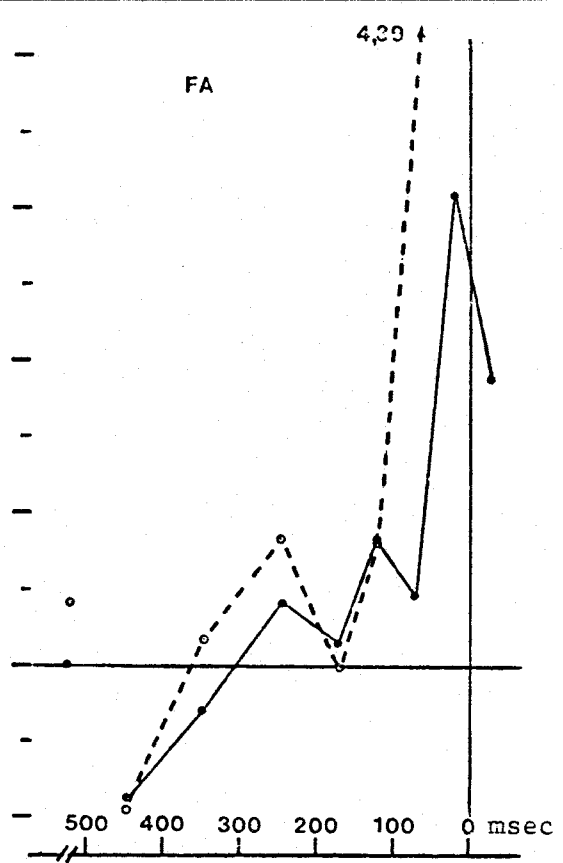
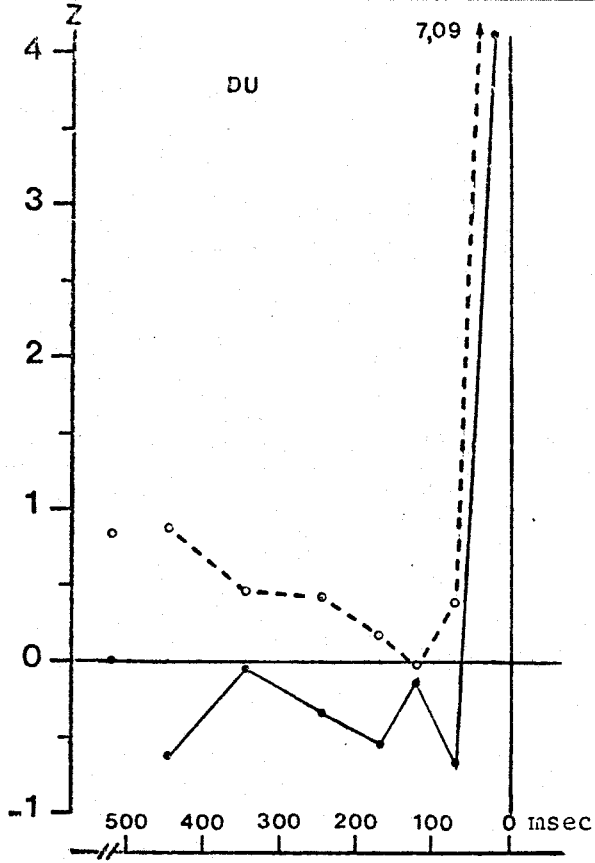
Figure 13

Evolution de l'amplitude du réflexe H, seul (trait plein) et précédé d'une stimulation cutanée (tracé pointillé), durant les 500 msec qui précèdent un mouvement balistique. (Courbes individuelles).





BIS LILLE





requis par Winer (1972, p. 384) : "Les comparaisons spécifiques qui sont construites dans le plan ou suggérées par les bases théoriques de l'expérience peuvent et doivent être faites individuellement, quel que soit le résultat du test F global correspondant". On observe donc une diminution progressive de la facilitation cutanée du réflexe au fur et à mesure que le test se rapproche du début de l'EMG.

Une seconde analyse de variance (Tableau IV) compare les résultats recueillis de 500 msec à 300 msec avant le début de l'EMG aux réflexes enregistrés à partir de 200 msec avant le myogramme, date à laquelle l'influence facilitatrice des commandes volontaires commence à modifier significativement le réflexe. Les points situés en-dessous de la ligne de référence durant la période s'étalant de 500 msec à 300 msec ne diffèrent pas significativement du zéro, qu'ils soient comparés individuellement ou regroupés. On peut donc considérer que ces réflexes ne sont pas altérés par l'influence des commandes supraspinales. On retrouve les effets principaux : le facteur conditions ( $F_{(1,1973)} = 28,62$ ) et le facteur délais ( $F_{(1,1973)} = 24,74$ ) sont significatifs à  $p < .001$ . L'interaction ( $F_{(1,1973)} = 9,44$ ) est significative à  $p < .005$ , l'influence des commandes supraspinales sur le réflexe s'accompagne donc bien d'une dépression de la facilitation cutanée.

Afin de préciser les relations temporelles entre la facilitation du réflexe et la mise en place du contrôle supraspinal sur la voie cutanée, nous avons procédé à des comparaisons entre un groupe témoin et les groupes successifs de réflexes rassemblés par classes de 50 msec. Le groupe témoin comprend les réflexes du groupe de référence ajoutés aux réflexes recueillis durant la période où l'influence des commandes supraspinales n'est pas significative (500 à 300 msec), il forme donc un groupe homogène à effectif important. Les valeurs centrales des classes successivement comparées au groupe témoin sont 275 msec, 225 msec, 175 msec, 125 msec et 75 msec. Le facteur "conditions de stimulation" est significatif dans chacune des analyses effectuées. Le facteur "délais" est significatif à partir de 175 msec,

Analyses de variance effectuées sur les résultats obtenus  
avant un mouvement balistique.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	68,52	1	68,52	50,53 < .001
DELAIS				
. Pente globale	30,83	1	30,83	22,74 < .001
. Déviations de la linéarité	13,02	9	1,45	1,07 NS
. Total	43,85	10	4,39	3,23 < .01
INTERACTION				
. Différences entre pentes individuelles	12,50	1	12,50	9,22 < .005
. Déviation de la linéarité	7,96	9	0,88	0,65 NS
. Total	20,46	10	2,05	1,51 NS
INTRACASE	3576,05	2637	1,36	
TOTAL	4034,00	2658		

Tableau III

*Analyse de variance globale : conditions de stimulation x délais.*

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	39,30	1	39,30	28,62 < .001
DELAIS	33,97	1	33,97	24,74 < .001
INTERACTION	12,96	1	12,96	9,44 < .005
INTRACASE	2708,99	1973	1,37	
TOTAL		1976		

Tableau IV

*Conditions de stimulation x délais regroupés en deux classes :  
500 à 300 msec et 200 à 50 msec.*



Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	73,87	1	73,87	61,56 < .001
DELAIS	11,37	1	11,37	9,47 < .005
INTERACTION	6,72	1	6,72	5,59 < .05
INTRACASE	2008,18	1675	1,2	
TOTAL	2209,68	1678		

Tableau V

Conditions de stimulation x délais : groupe témoin et période 200 à 150 msec.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	58,13	1	58,13	48,44 < .001
DELAIS	30,07	1	30,07	25,06 < .001
INTERACTION	15,44	1	15,44	12,87 < .001
INTRACASE	1997,63	1661	1,20	
TOTAL	2233,00	1664		

Tableau VI

Conditions de stimulation x délais : groupe témoin et période 100 à 50 msec.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	70,77	1	70,77	55,29 < .001
DELAIS	30,01	1	30,01	23,45 < .001
INTERACTION	4,68	1	4,68	3,66 NS
INTRACASE	1761,41	1380	1,28	
TOTAL	1965,34	1383		

Tableau VII

Conditions de stimulation x délais : groupe témoin et période 100 à 50 msec.



les valeurs des rapports F sont indiquées dans les tableaux V, VI, VII. C'est à partir de ce même délai que l'interaction entre conditions de stimulation et délais devient significative. L'expression de l'influence des commandes volontaires sur le réflexe est donc concomitante de celle du contrôle suprasegmentaire spécifique exercé sur la voie cutanée.

=====

EVOLUTION DU REFLEXE DE HOFFMANN ET DE SA FACILITATION CUTANEE AVANT

=====

LE DEBUT D'UN MOUVEMENT AJUSTE

=====

La passation de cette expérience a été marquée par deux faits caractéristiques :

- a) la présence, chez quelques sujets qui sont éliminés du traitement, d'une petite réponse électromyographique qui se reproduit avec une latence fixe après le début du réflexe.
- b) l'existence d'une longue période de silence électromyographique après le réflexe. Ceci a pour principale conséquence de retarder le début de l'activité électromyographique lorsque la décharge motoneuronale doit se produire avant la fin de cette période. L'examen de la figure 14, représentant les données brutes, regroupées par classes de 50 msec, entraîne les commentaires suivants : aucun réflexe n'a été enregistré pendant les 50 msec qui précèdent le début de l'EMG, durant la période 100 à 50 msec seuls 15 réflexes ont été recueillis, ceci signifie que la durée de la période de silence est d'au moins 100 msec pour la majorité des sujets. Chaque classe successive de réflexes comporte donc des réponses enregistrées avec leur écart réel par rapport au mouvement et, lorsque l'on approche du début de l'EMG, une partie de réflexes dont l'écart est en réalité plus court. Comme la période qui précède immédiatement le début de l'EMG est caractérisée par une forte élévation des réflexes, la principale conséquence de cette longue période de silence consiste en une augmentation artificielle des valeurs enregistrées dans des classes antérieures.



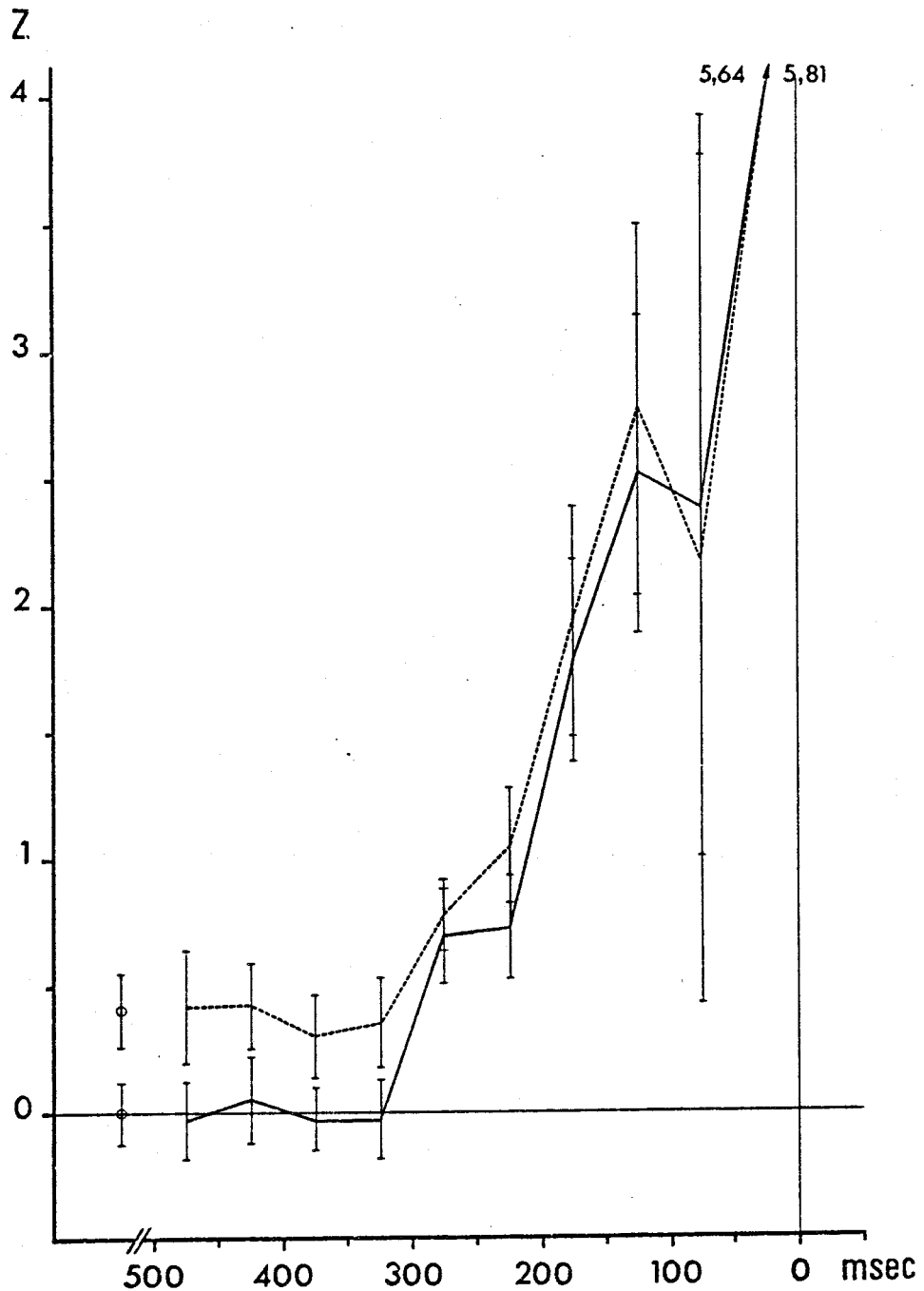


Figure 14

Evolution moyenne de l'amplitude du réflexe H, seul (trait plein) et précédé d'une stimulation cutanée (tracé pointillé), durant les 500 msec qui précèdent un mouvement ajusté. (Données brutes).

Les barres verticales indiquent les limites de confiance à  $P = .05$ . L'accroissement considérable de celles-ci au délai 75 msec est dû au très faible effectif de cette classe :  $N = 11$  dans la condition H seul,  $N = 4$  dans la condition C + H.



Afin d'obtenir une évaluation plus juste des résultats recueillis durant les dernières 250 msec, nous avons procédé à des corrections basées sur le principe suivant : une classe formée de deux populations distinctes de réflexes, la première représentative de l'évolution de la réponse au délai indiqué, la seconde comportant des valeurs que l'on pourrait qualifier d'anticipées, doit se caractériser par une distribution hétérogène, en principe bimodale. Il est alors simple d'éliminer du traitement les valeurs distribuées autour du second mode. En outre, si l'on ne peut exclure, au sein d'une classe homogène, l'éventualité de la présence de réflexes indûment comptabilisés, on peut penser que ceux-ci ne diffèrent pas notablement de l'ensemble d'origine puisqu'ils n'en affectent pas la distribution. Les critères que nous adoptés pour opérer ces corrections sont basés sur la comparaison de trois histogrammes pour chaque sujet (Figure 15). Le premier est établi à partir des valeurs du groupe de référence, c'est donc par définition un groupe homogène. Le deuxième rassemble l'ensemble des réflexes recueillis de 500 msec à 300 msec : la durée de la période de silence n'atteignant que très rarement 250 msec, cet histogramme peut également être considéré comme représentatif de la distribution des réflexes chez le sujet considéré. Le troisième histogramme regroupe les réflexes obtenus de 299 à 100 msec avant le début de l'EMG. La distribution des réflexes de cette dernière partie de la courbe est généralement plus dispersée et se termine fréquemment par un second mode, beaucoup moins élevé que le premier, mais néanmoins caractéristique. L'augmentation du réflexe dans les 200 msec qui précèdent le début du mouvement est sans doute responsable de cette dispersion élevée. Quant au petit rebond, présenté uniquement dans ce dernier histogramme, nous avons estimé qu'il était formé par les réflexes proches du début du mouvement, suivis d'une longue période de silence et donc artificiellement reportés dans des classes éloignés du début du myogramme. Les valeurs hachurées sur

Figure 15

## Distribution des réflexes : histogrammes individuels.

Pour chaque sujet, la partie supérieure comporte deux histogrammes superposés.

Zône pointillée : réflexes non suivis de mouvement.

Zône vierge : réflexes recueillis de 500 à 301 msec avant le début de l'EMG.

La distribution des réflexes recueillis de 300 à 100 msec avant le début de l'EMG est représentée dans la partie inférieure.

PS : Période de silence

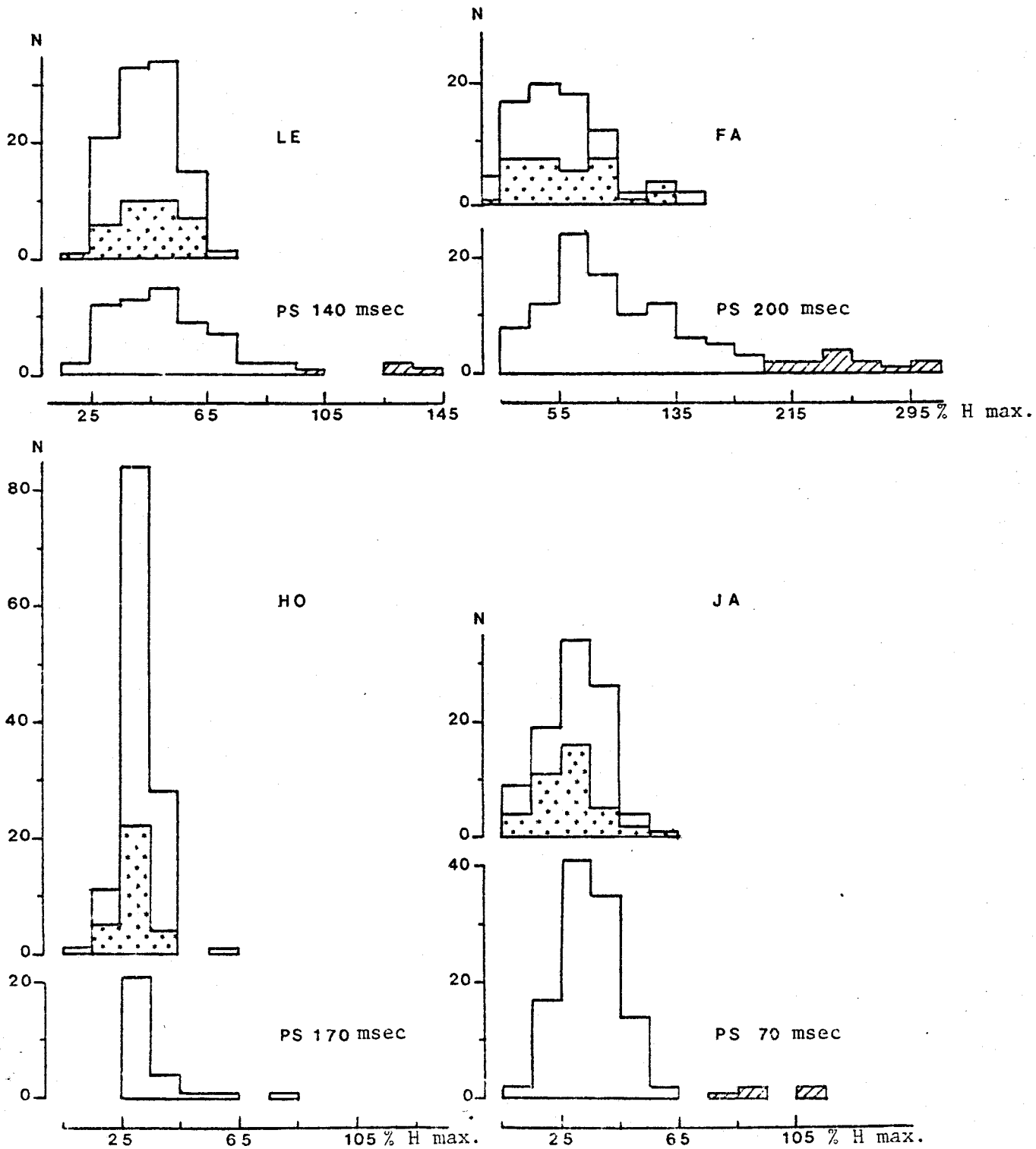


Figure 15

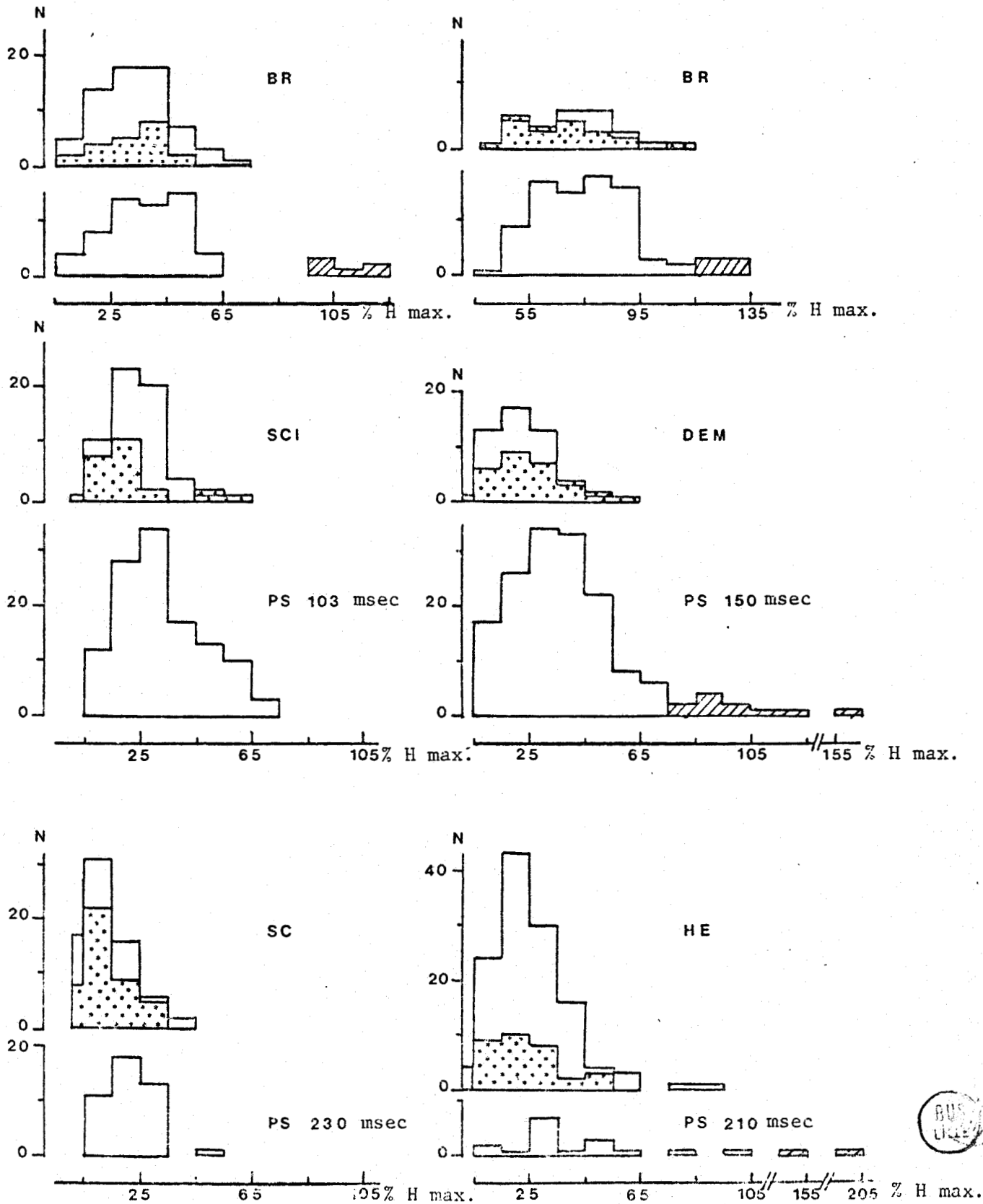
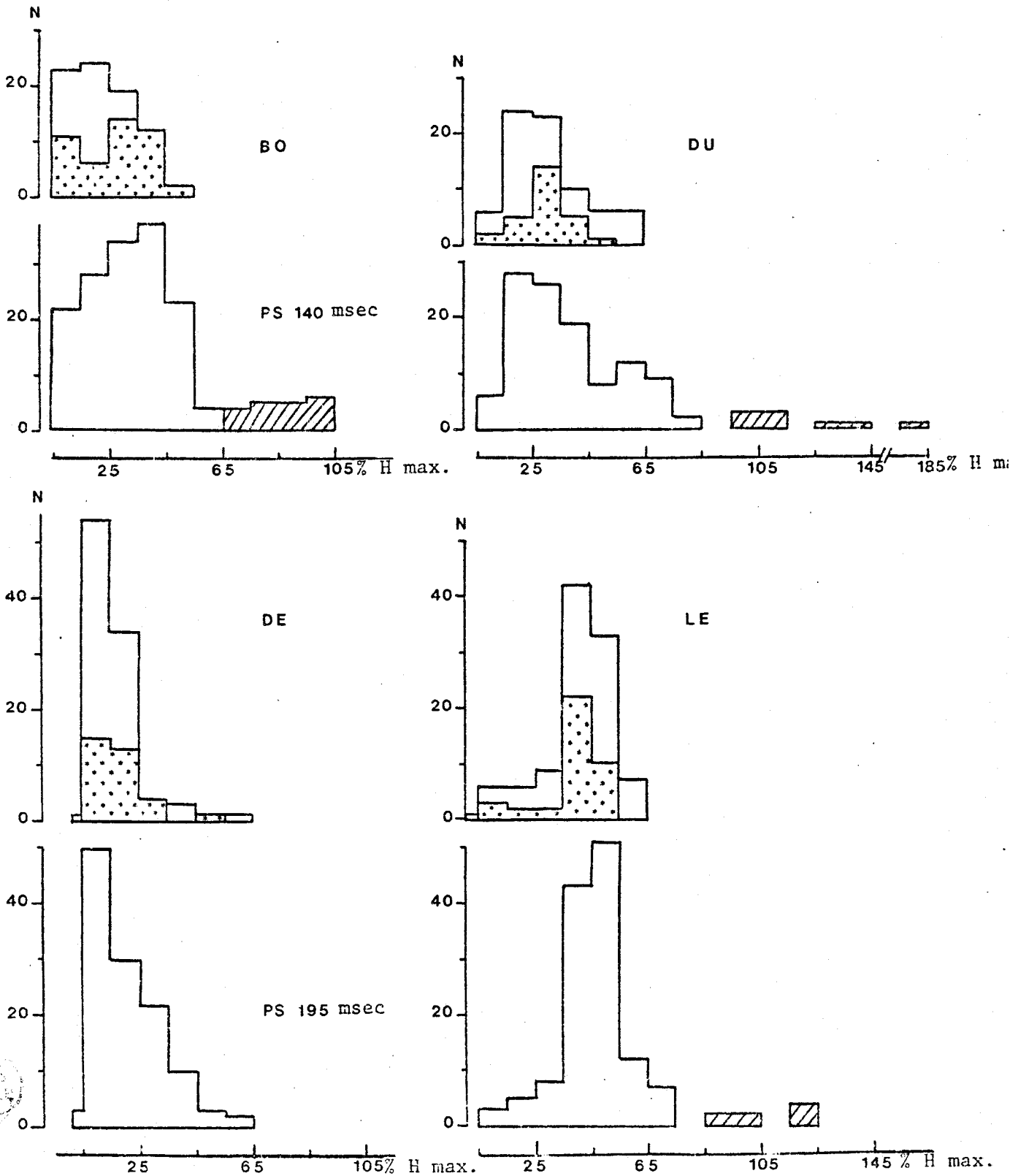




Figure 15



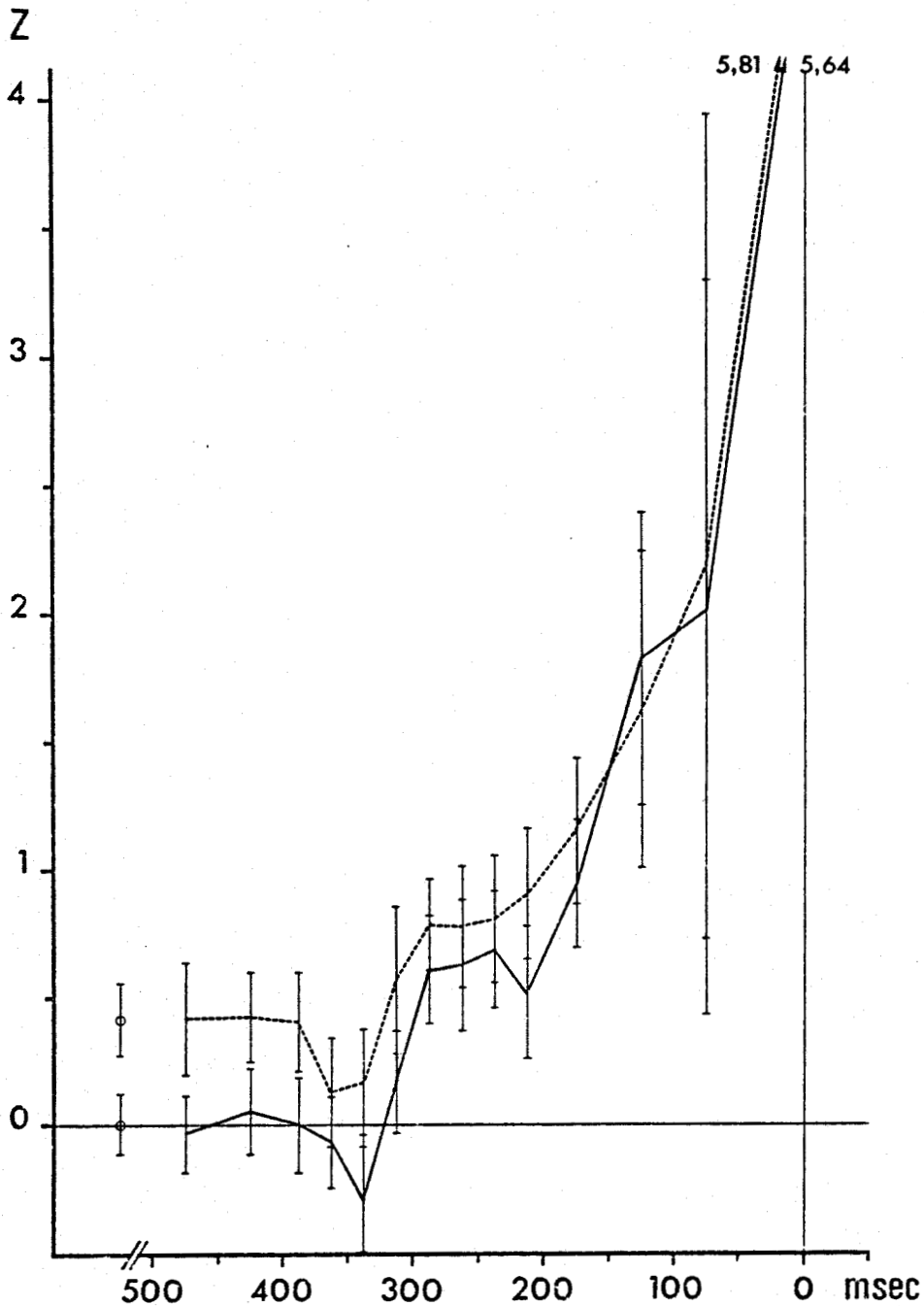


Figure 16

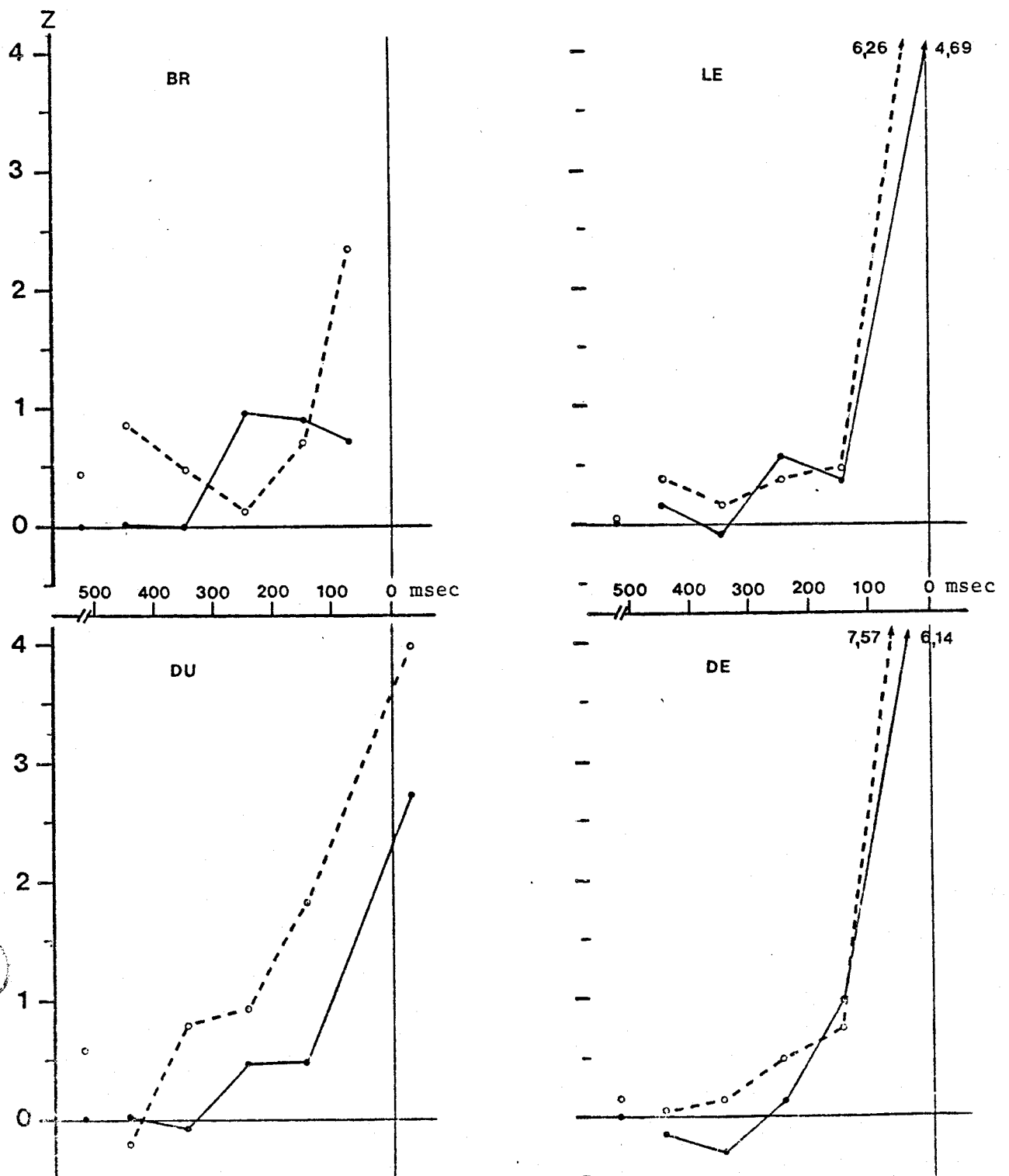
Evolution moyenne de l'amplitude du réflexe H, seul (trait plein) et précédé d'une stimulation cutanée (tracé pointillé), durant les 500 msec qui précèdent un mouvement ajusté. (Données corrigées).

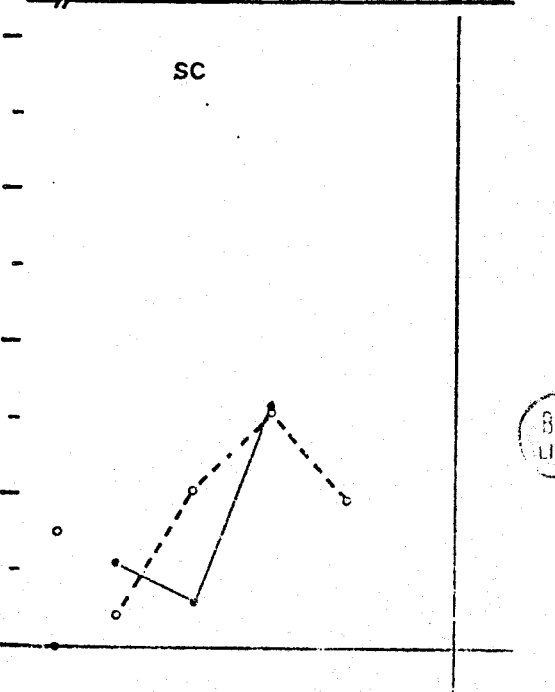
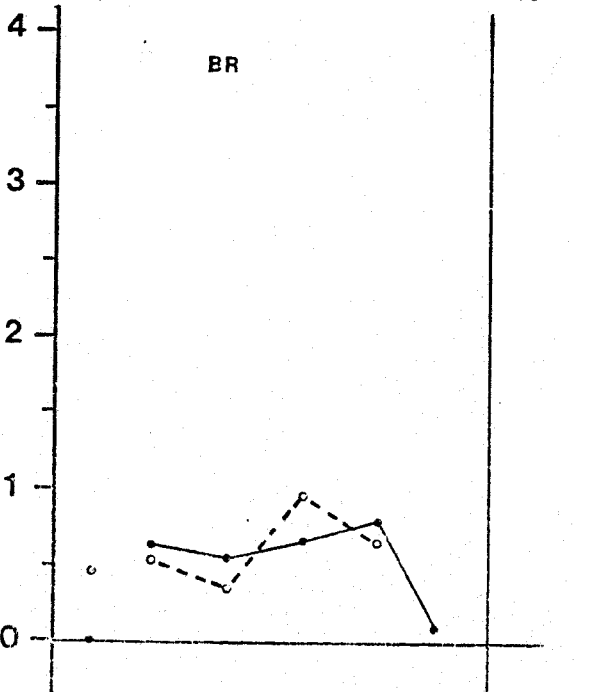
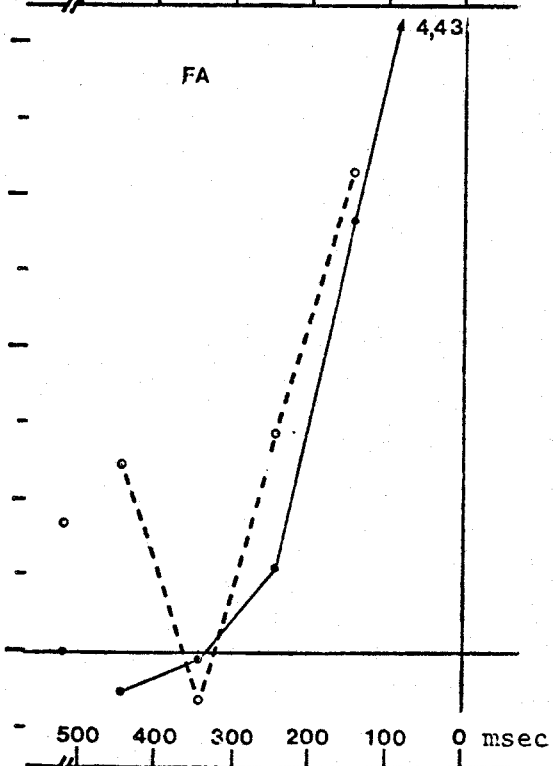
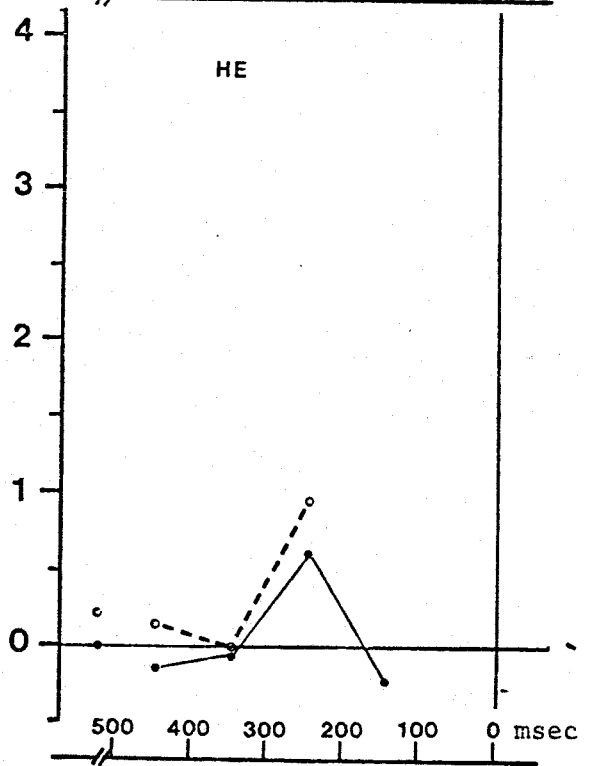
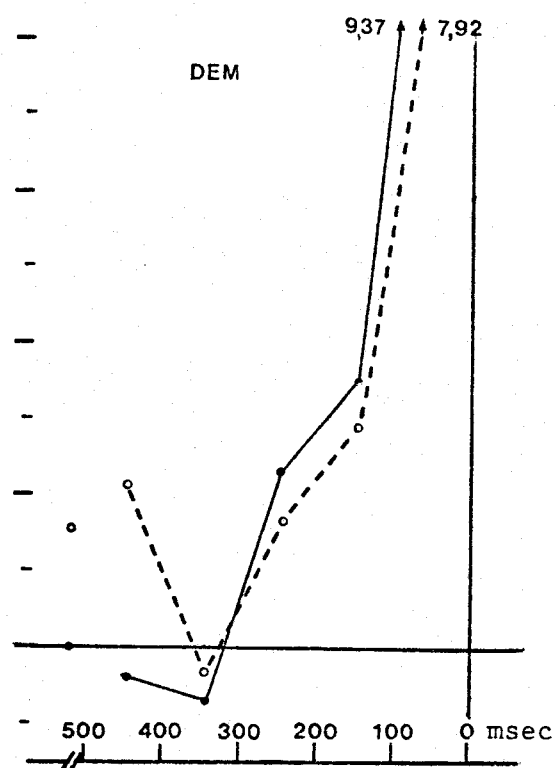
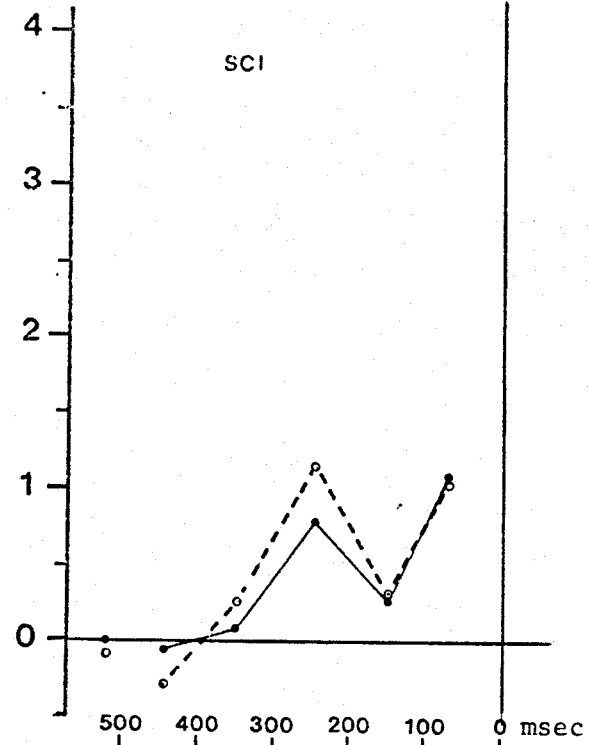
Les barres verticales indiquent les limites de confiance à  $P = .05$ . On notera la dépression des réflexes de 375 à 325 msec et la réduction de la facilitation cutanée aux délais plus proches du début de l'EMG.

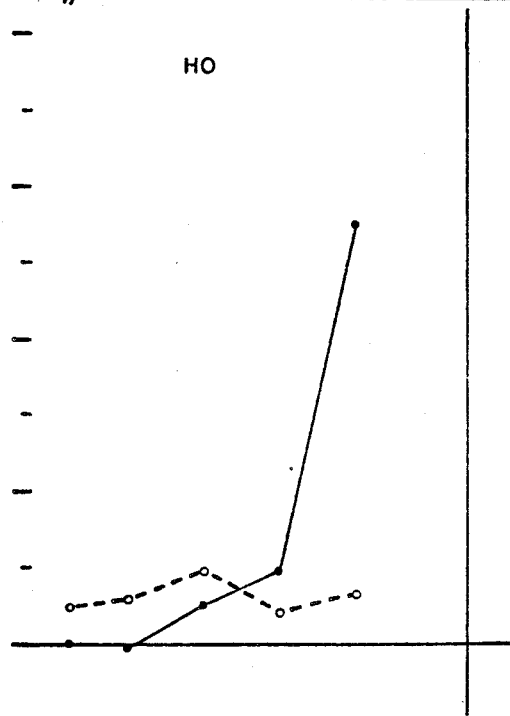
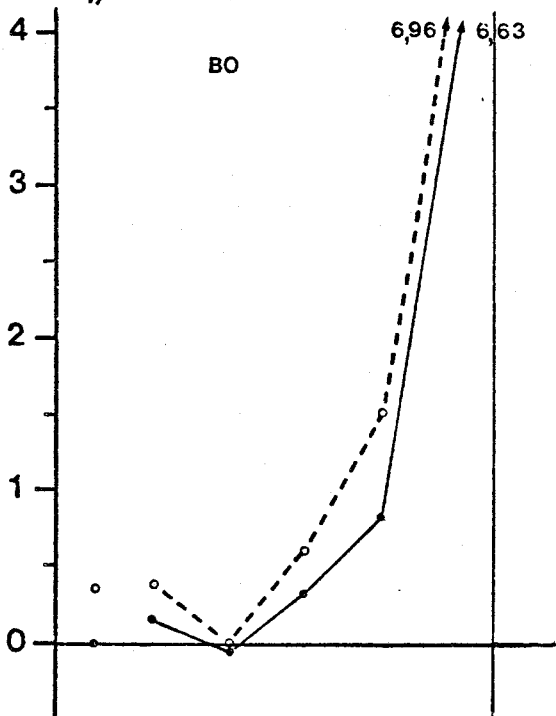
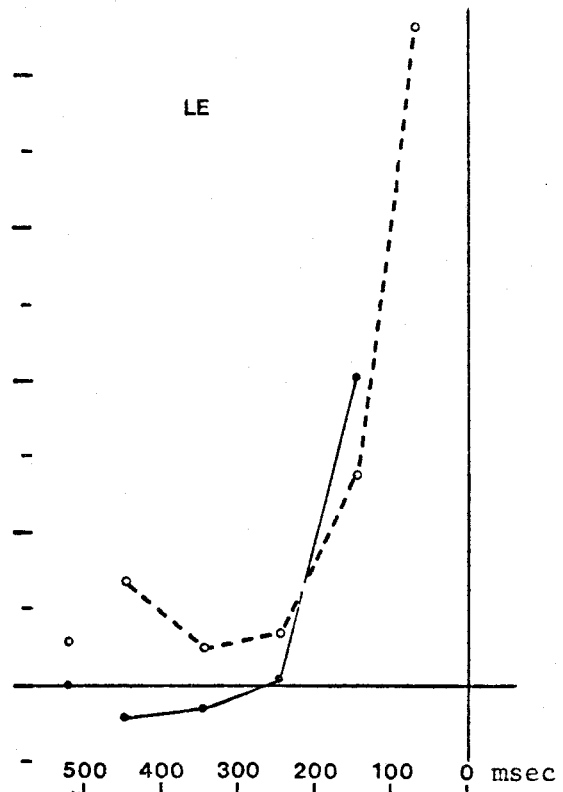
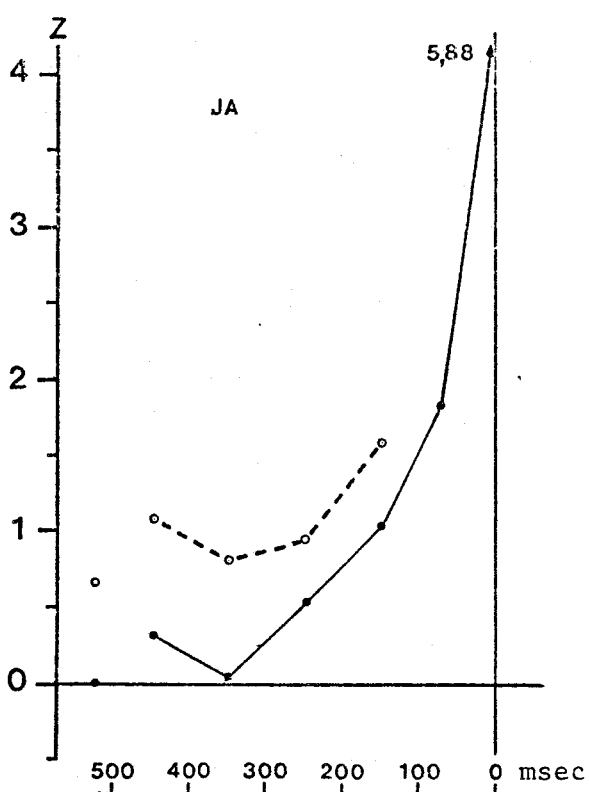
Figure 17

Evolution de l'amplitude du réflexe H seul (trait plein) et précédé d'une stimulation cutanée (tracé pointillé) durant les 500 msec qui précèdent un mouvement balistique.

(Données corrigées - Courbes individuelles).







les histogrammes (Figure 15) sont exclues du traitement. En outre, chez 10 sujets, des mesures de la période de silence ont été effectuées pendant des contractions équivalentes à celles qui sont développées au début de l'ajustement. Les valeurs moyennes en sont également indiquées dans la figure 15.

Les données individuelles corrigées sont illustrées dans la figure 17 et l'ensemble des résultats est présenté figure 16.

Ces résultats, obtenus après une étape de correction qui, bien que théoriquement justifiée, n'en est pas moins effectuée avec une part d'arbitraire, nous semblent donner une image correcte du phénomène. C'est donc, à partir de ces données qu'ont été effectués les traitements statistiques. La facilitation cutanée est de 4,40 % de la réponse réflexe maximale. La valeur moyenne de référence du réflexe est de 30,34 % de H max., la facilitation atteint donc à ce niveau 14,5 % du réflexe. Les intervalles de classe ont été choisis de façon à ce que les effectifs soient comparables d'un délai à l'autre. Les valeurs obtenues de 100 à 0 msec sont exclues du traitement, leurs amplitudes étant trop fortes et l'effectif total trop faible.

L'analyse de variance globale (Tableau VIII) indique que :

- a) la facilitation cutanée est très significative ( $F(1,2442) = 25,46$ ,  $p < .001$ ).
- b) le facteur délais est également très significatif ( $F(11,2442) = 31,07$ ,  $p < .001$ ) et son évolution linéaire ( $F(1,2442) = 251,66$ ,  $p < .001$ ) représente 74 % de la variation totale due à ce facteur. D'autres composantes systématiques permettent aussi de décrire l'évolution temporelle du réflexe puisque les déviations de la linéarités sont hautement significatives ( $F(10,2442) = 9,01$ ,  $p < .001$ ).
- c) l'interaction totale, calculée entre le facteur "conditions" et le facteur "délais" non ordonné, n'est pas significative, mais la différence entre les pentes des deux courbes, cutanée



Analyses de variance effectuées sur les résultats obtenus  
avant un mouvement ajusté.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	38,00	1	38,00	25,46 < .001
DELAIS				
. Pente globale	375,48	1	375,48	251,66 < .001
. Déviations de la linéarité	134,40	10	13,44	9,01 < .001
. Total	509,88	11	46,35	31,07 < .001
INTERACTION				
. Différences entre pentes individuelles	9,45	1	9,45	6,33 < .025
. Déviation de la linéarité	9,06	10	.91	0,61 NS
. Total	18,51	11	1,68	1,13 NS
INTRACASE	3643	2442	1,49	
TOTAL	4800,41	2465		

Tableau VIII

*Analyse de variance globale : conditions de stimulation x délais.*

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	37,66	1	37,66	24,55 < .001
DELAIS	295,13	1	295,13	192,39 < .001
INTERACTION	8,71	1	8,71	5,68 < .025
INTRACASE	3776,43	2462	1,53	
TOTAL	4800,40	2465		

Tableau IX

*Conditions de stimulation x délais regroupés en deux classes :  
500 à 300 msec et 300 à 100 msec.*

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	56,66	1	56,66	59,40 < .001
DELAIS	13,32	1	13,32	13,96 < .001
INTERACTION	0,32	1	0,32	0,32 NS
INTRACASE	1404,56	1472	0,95	
TOTAL	1504,05	1475		

Tableau X

Conditions de stimulation x délais : groupe témoin et période 375 à 325 msec.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	50,33	1	50,33	40,59 < .001
DELAIS	128,44	1	128,44	103,58 < .001
INTERACTION	5,73	1	5,73	4,62 < .05
INTRACASE	2552,05	2053	1,24	
TOTAL	3124,79	2056		

Tableau XI

Conditions de stimulation x délais : groupe témoin et période 300 à 200 msec.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
CONDITIONS	42,09	1	42,09	26,96 < .001
DELAIS	293,84	1	293,84	188,24 < .001
INTERACTION	6,12	1	6,12	3,92 < .05
INTRACASE	2196,28	1407	1,56	
TOTAL	2827,08	1500		

Tableau XII

Conditions de stimulation x délais : groupe témoin et période 200 à 100 msec.





et non cutanée est significative ( $F(1,2442) = 6,33, p < .025$ ). Ceci signifie que l'évolution temporelle du réflexe seul et celle du réflexe précédé d'une stimulation cutanée ne sont pas parallèles et que le rapprochement de deux courbes est essentiellement linéaire.

La seconde analyse de variance compare les réflexes recueillis de 500 à 300 msec à ceux qui ont été enregistrés de 299 à 100 msec. La première partie de la courbe est caractérisée par une influence nulle ou dépressive (période 375 à 325 msec) des commandes supraspinales sur le réflexe. La seconde partie traduit la facilitation générale des réflexes due à l'arrivée des commandes volontaires. Les facteurs conditions et délais sont hautement significatifs (Tableau IX) ( $F(1,2462) = 24,55, p < .001$  ;  $F(1,2462) = 192,39, p < .001$ ) et l'interaction entre ces deux parties de la courbe est significative à  $p < .025$  ( $F(1,2462) = 5,675$ ). La facilitation du réflexe monosynaptique avant le début d'un mouvement ajusté s'accompagne donc d'un contrôle dépresseur spécifique des voies cutanées.

Afin de pouvoir préciser les relations temporelles liant les variations du réflexe à la dépression de la facilitation cutanée, nous avons procédé à des comparaisons entre un groupe témoin et des groupes successifs de réflexes. Le groupe témoin est constitué du groupe de référence et des réflexes recueillis de 500 à 375 msec, période pendant laquelle les réponses ne varient pas de leur niveau de référence. Une première analyse de variance effectuée entre le groupe témoin et la période 375-325 msec où le réflexe est déprimé montre (Tableau X) que l'inhibition des réflexes est très significative ( $F(1,1472) = 13,96, p < .001$ ), tandis que l'interaction ne l'est pas du tout ( $F(1,1472) = 0,33$ ). Par contre, cette interaction se manifeste dès que le relèvement de la courbe devient significatif (Tableaux XI et XII), c'est-à-dire à partir de 275 msec avant le début du mouvement.

Analyses de variance globale : type de mouvement préparé x délais.

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
MOUVEMENTS	103,36	1	103,36	74,63 < .001
DELAIS	253,99	7	36,29	26,20 < .001
INTERACTION	76,29	7	10,90	7,87 < .001
INTRACASE	3484,46	2515	1,39	
TOTAL	4050,44	2530		

Tableau XIII

*H seul.*

Sources de variation	Somme des carrés	ddl	CM	F
MOUVEMENTS	37,86	1	37,86	26,74 < .001
DELAIS	69,83	7	9,98	7,04 < .001
INTERACTION	63,09	7	9,01	6,36 < .001
INTRACASE	3264,43	2306	1,42	
TOTAL	4199,51	2321		

Tableau XIV

*H précédé d'une stimulation cutanée.*



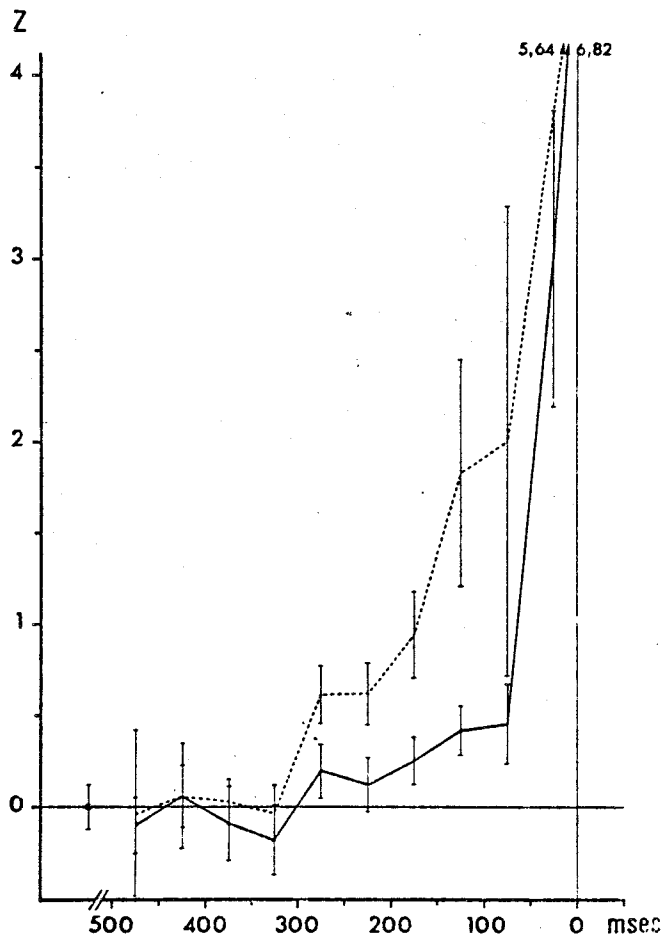


Figure 18

Evolution de l'amplitude du réflexe de Hoffmann durant les 500 msec qui précèdent deux types de mouvements.

Tracé plein : mouvement balistique

Tracé pointillé : mouvement ajusté

Les barres verticales indiquent les limites de confiance à  $P = .05$ .

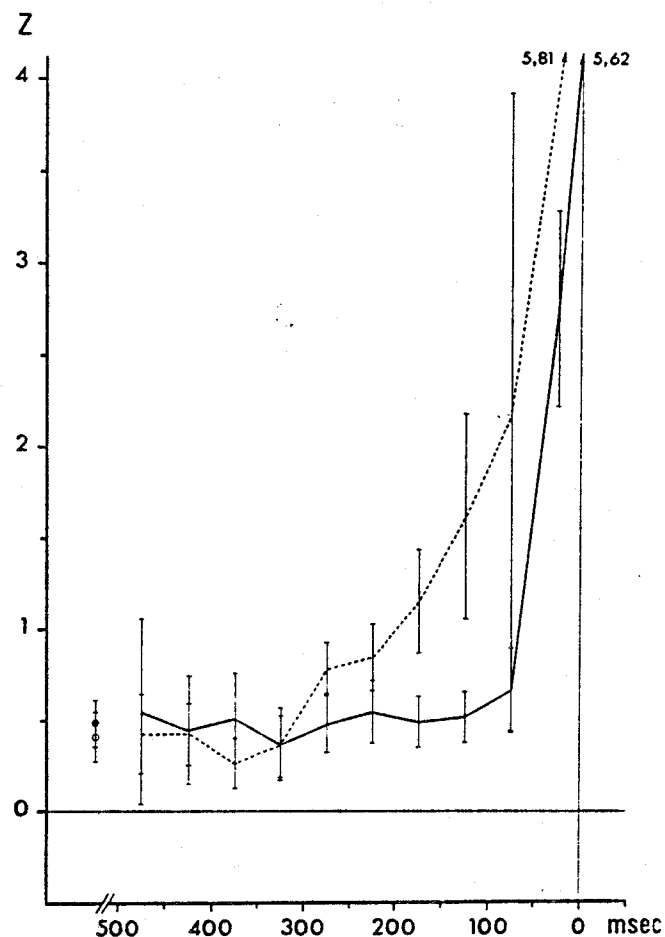


Figure 19

Evolution de l'amplitude du réflexe H conditionné par une stimulation cutanée durant les 500 msec qui précèdent deux types de mouvements.

Tracé plein : mouvement balistique

Tracé pointillé : mouvement ajusté



EVOLUTION DE L'AMPLITUDE DU REFLEXE MONOSYNAPTIQUE DURANT LES 500 MSEC

QUI PRECEDENT LE DEBUT DE L'EMG EN FONCTION DU TYPE DE MOUVEMENT EFFECTUE

Les figures 18 et 19 montrent pour chaque condition de stimulation, réflexe H seul ou précédé d'une stimulation cutanée, l'évolution de la réponse selon que le type de mouvement programmé est balistique ou ajusté. Les analyses de variance (Tableaux XIII et XIV) sont effectuées par la méthode des moindres carrés sur des classes régulièrement espacées, de 500 msec à 100 msec avant le début de l'EMG. Elles mettent en évidence des différences très significatives entre les deux conditions expérimentales ( $F(1,2515) = 74,63, p < .001$  ;  $F(1,2306) = 26,74, p < .001$ ). L'interaction entre ces conditions et le délai est également significative, ce qui signifie que la différence entre la préparation au mouvement balistique et au mouvement ajusté ne se distingue pas seulement par une différence de niveau mais aussi par une différence de pente. La facilitation du réflexe monosynaptique qui précède un mouvement ajusté est à la fois plus précoce (275 msec au lieu de 175 msec) et plus forte que celle qui précède un mouvement balistique. On peut remarquer que la facilitation cutanée de base est un peu plus faible dans l'expérience effectuée sur un mouvement ajusté. Ceci est à attribuer à des variations interindividuelles et explique sans doute le fait que la dépression de la facilitation cutanée (ou l'interaction) soit légèrement moins significative dans cette expérience.

## DISCUSSION

Les résultats que nous avons obtenus sont à considérer sous deux aspects : le contrôle des afférences cutanées avant le mouvement et l'évolution de l'excitabilité spinale suivant la nature du mouvement programmé.

CONTROLE DES AFFERENCES CUTANÉES AVANT LE DEBUT D'UN MOUVEMENT  
 =====

*Valeur moyenne de la facilitation cutanée de référence*

L'amplitude moyenne de la facilitation cutanée de référence atteint, suivant l'expérience, 6,8 % et 4,5 % de la réponse réflexe maximale. Ces valeurs sont analogues à celles que nous avons enregistrées sur des sujets différents au cours des manipulations relatées dans la première partie. L'effet initial sur lequel nous avons travaillé est relativement peu important et l'obtention d'une modulation significative de cette variation valide donc l'utilisation de cette technique.

*Signification de la diminution de la facilitation cutanée avant le mouvement*

La démonstration que, de 15 % à 85 % de la réponse réflexe maximale, la facilitation cutanée est indépendante de l'amplitude initiale de la réponse monosynaptique nous assure que sa diminution avant le mouvement est bien due à une dépression des afférences cutanées segmentaires. L'origine de cette dépression est évidemment centrale puisqu'aucune activité électromyographique, susceptible de provoquer des inhibitions d'origine périphérique, n'est encore enregistrée.

Bien que ces expériences ne testent directement que les afférences cutanées responsables de la facilitation segmentaire, les preuves anatomiques d'une communauté primitive entre la voie segmentaire et la voie ascendante longue sont suffisamment nombreuses (Ramon y Cajal,

1909 ; Brown *et al.*, 1977 ; Rastad *et al.*, 1977) pour que l'on puisse considérer nos résultats comme le reflet du contrôle supraspinal exercé sur l'ensemble des afférences cutanées.

*Simultanéité entre la dépression des afférences cutanées et la facilitation de l'excitabilité motoneuronale*

Le fait, qu'au cours des deux expériences on ait enregistré une simultanéité entre la facilitation des motoneurones et la dépression des influences cutanées est à considérer comme un argument en faveur des théories développées par Wall (1967) et par Tsumoto *et al.* (1975) sur le contrôle pyramidal des afférences cutanées et proprioceptives. L'augmentation de l'activité centrale précédant le début d'un mouvement s'accompagnerait d'un renforcement de l'inhibition des interneurones cutanés et d'une facilitation des messages proprioceptifs et articulaires. Bien que nous ne disposions pas d'un test direct des afférences proprioceptives, nos résultats indiquent clairement l'existence d'un synchronisme entre le relèvement de l'excitabilité spinale, propre à chaque type de mouvement, et la diminution de la facilitation surale, témoin d'une réduction des afférences cutanées.

CONTROLE PROPRIOCEPTIF DU MOUVEMENT ET VARIATIONS DE L'EXCITABILITE  
 =====  
 SPINALE AVANT LE DEBUT DE L'ELECTROMYOGRAMME  
 =====

Jusqu'à présent, l'étude des modifications de l'activité des motoneurones n'a été faite qu'avant une brusque contraction volontaire. Nos résultats offrent la possibilité de comparer cette modulation supraspinale suivant que le mouvement programmé requiert un contrôle proprioceptif faible ou important (Desmedt et Godaux, 1978) et ceci dans des conditions expérimentales comparables.

*Limitations méthodologiques de l'expérience*

Les tâches demandées au sujet se rapprochent de l'exécution d'un temps de réaction sans autre signal préparatoire que la périodicité des essais. Elles en diffèrent toutefois quelque peu dans la

mesure où la consigne donnée au sujet n'est pas de réagir aussi vite que possible dès l'apparition du signal de réponse : dans le cas du mouvement balistique, il doit effectuer une brusque contraction stoppant le chronomètre sur une position déterminée ; dans le cas du mouvement ajusté, sa tâche est de suivre une trace visuelle telle que le déplacement commence une seconde après le départ du balayage. Dans cette dernière condition expérimentale, l'angle et la vitesse du déplacement sont tous deux imposés au sujet. Il est certain que l'examen d'une période de 500 msec avant le début de l'EMG, choisie arbitrairement de façon à enregistrer sûrement les phénomènes pré moteurs significatifs d'un mouvement ajusté, pourra révéler également des modulations de l'excitabilité spinale appartenant plutôt à ce que nous avons décrit sous le nom de phase préparatoire du mouvement.

*Etude de la dépression du réflexe durant la première partie de la courbe*

Il est à remarquer que, dans chacune des expériences, 500 msec avant le début du myogramme, le niveau moyen du réflexe seul, comme celui du réflexe précédé d'une stimulation cutanée, ne diffèrent pas des valeurs de référence. Seuls Coquery et Coulmance (1971) effectuent des enregistrements durant une période analogue et ils constatent une dépression, faible, mais généralisée des réflexes. Pierrot-Deseilligny *et al.* (1971) étudient les 170 msec qui précèdent le début du mouvement et observent une dépression plus ponctuelle de la réponse H, de 120 à 80 msec avant l'EMG. Nos résultats ne révèlent de diminution significative que lors d'un mouvement ajusté. Cette dépression est ponctuelle et bien qu'elle ne soit pas enregistrée à la même date que celle de Pierrot-Deseilligny *et al.* (1971) (de 375 à 325 msec), dans notre cas aussi elle se situe juste avant le relèvement final de l'excitabilité des motoneurones. La courbe de nos résultats, dans la condition balistique (Figure 12) montre une évolution analogue, ce qui intervient en faveur de la généralité du phénomène. Il est alors tentant de lui attribuer la signification que Pierrot-Deseilligny *et al.* (1971) lui donnent en s'appuyant sur l'étude de la variabilité du

réflexe : cette dépression témoignerait du renforcement de l'inhibition présynaptique sur la voie Ia du réflexe qui jouerait ainsi le rôle d'un "frein segmentaire", libérant immédiatement le motoneurone des afférences parasites tout en accentuant sa disponibilité aux influences centrales. Il est à noter que cette dépression des réflexes est antérieure à l'inhibition significative des afférences cutanées ; elle pourrait constituer le reflet de phénomènes préparatoires centraux qui interviendraient juste avant la mise en place du contrôle spécifique des afférences.

*Augmentation progressive de l'amplitude du réflexe*

La phase ascendante finale des réflexes diffère notablement selon la nature du mouvement qui va suivre. Ces différences ne sont toutefois pas inattendues si l'on se réfère aux enregistrements unitaires des structures motrices cérébrales effectués avant ces deux types de mouvements ; mais leur expression se trouve compliquée, au niveau spinal, par l'intervention de modifications importantes du cycle d'excitabilité du réflexe avant un mouvement ajusté.

- Evolution comparée de la facilitation du réflexe avant un mouvement balistique et ajusté

Les travaux de Fromm et Evarts (1977) et de Evarts et Fromm (1977) montrent que la décharge précentrale associée à un mouvement fin est à la fois plus intense et plus précoce que celle qui précède un mouvement balistique. Cet accroissement d'activité est spécifiquement lié, selon ces auteurs, à la mise en jeu supplémentaire d'unités neuroniques très sensibles aux changements d'origine périphérique. Nos résultats mettent en évidence une évolution comparable au niveau spinal : le relèvement d'excitabilité des motoneurones commence plus tôt et accuse une pente plus abrupte avant un mouvement ajusté. Cette augmentation peut avoir deux sources : un accroissement direct de l'excitabilité des motoneurones et une facilitation ou une désinhibition présynaptique des afférences Ia. L'augmentation du volume des afférences proprioceptives constatée au niveau central ainsi que des preuves plus ou moins directes (Pierrot-Deseilligny *et al.*, 1971 ; Gottlieb et



Agarwal, 1978) d'une augmentation des afférences Ia juste avant le début du mouvement viennent à l'appui d'une mise en jeu conjointe de ces types d'actions. Ces résultats ne laissent toutefois pas de soulever un paradoxe : comment se fait-il qu'une décharge centrale accrue, un taux d'excitabilité motoneuronal élevé ne produisent qu'un faible EMG alors qu'un taux d'activité neuronique faible et un relèvement d'excitabilité spinal modeste sont suivis d'une intense activité électromyographique ? Siegel (1979) tente de résoudre ce paradoxe en invoquant l'intervention d'unités "exceptionnelles" dont le taux de décharge serait liée à la précision d'une contraction et non à sa force. Chacun sait, en effet, que n'importe quelle moyenne est d'autant plus précise qu'elle porte sur un nombre de mesures individuelles plus important. L'augmentation de la décharge précentrale serait ainsi liée à la mise en jeu d'un plus grand nombre d'unités "exceptionnelles" dont le rôle ne serait pas de produire une force définie mais de maintenir les variations de la force désirée dans des limites les plus étroites possibles. Outre le fait que l'existence de ces unités est encore hypothétique, reste le délicat problème de savoir comment le cerveau calcule une moyenne, ce qui nécessite une division. En tout état de cause, l'accroissement des rétroactions proprioceptives semble être l'explication la plus plausible des phénomènes observés.

- Période de silence et modifications du cycle d'excitabilité avant le début d'un mouvement ajusté

Les mécanismes responsables de la période de silence, bien qu'étudiés depuis longtemps ne sont pas encore complètement élucidés.

Dès 1955, Paillard mentionne les diverses théories explicatives de ce phénomène. Il constate que la période de silence s'inscrit durant la phase III du cycle d'excitabilité du réflexe, testé suivant la technique du double choc. Cette période d'hypoexcitabilité se termine par un rebond facilitateur, la phase IV, qui peut parfois même entraîner la décharge spontanée de quelques unités motrices (Roll *et al.*, 1972). En outre, la période de silence est d'autant plus longue que

l'activité tonique de base est faible et le réflexe important. Plusieurs facteurs peuvent concourir à la production de ce phénomène.

- L'activité inhibitrice des interneurons de Renshaw. Il est certain que la décharge des motoneurons produite par la stimulation réflexogène entraîne la mise en jeu des cellules inhibitrices de Renshaw (Pierrot-Deseilligny et Bussel, 1975). Toutefois cette activité est réduite lors d'une contraction volontaire du muscle soléaire (Pierrot-Deseilligny *et al.*, 1977). L'activation artificielle des voies corticospinales au niveau de la capsule interne entraîne par ailleurs une inhibition des cellules de Renshaw (Koehler *et al.*, 1978). Il ne semble donc pas que l'inhibition récurrente joue un rôle important dans la genèse de la période de silence, elle ne peut en outre rendre compte de l'allongement considérable de celle-ci durant un mouvement fin.

- L'action conjuguée de l'inhibition produite par les organes tendineux de Golgi (Ib) et de l'inexcitabilité momentanée des fuseaux neuromusculaires contribue très certainement au silence électromyographique qui suit le réflexe. Une brusque contraction phasique, comme une réponse monosynaptique d'amplitude élevée, entraîne une pause de l'activité fusoriale (Gottlieb et Agarwal, 1978 ; Burke *et al.*, 1978) suivie d'un rebond post-inhibiteur. On peut alors supposer deux explications à la très courte durée de la période de silence au début d'un mouvement balistique : la décharge fusoriale serait, d'une part, suffisamment faible pour que son interruption ne diminue pas notablement le taux d'activité des motoneurons et la commande centrale serait, d'autre part, suffisamment forte pour qu'une pause de l'activité afférente Ia n'entraîne tout au plus qu'une diminution de l'activité électromyographique. Inversement, la longue période de silence enregistrée lors d'un mouvement fin serait due au rôle important de l'activité fusoriale durant ce type de mouvement : l'activité électromyographique faible, témoignant d'un taux d'activité peu élevé des motoneurons serait en grande partie entretenue par l'activité Ia ; lors de la cessation de celle-ci, on enregistrerait alors un silence électromyographique total.

Ceci devrait nous faire attribuer l'important relèvement de l'excitabilité motoneuronale avant un mouvement ajusté à une facilitation ou une désinhibition présynaptique de la voie Ia. Cette hypothèse est d'ailleurs corroborée par deux faits : d'une part l'enregistrement d'un taux élevé de la décharge fusoriale durant des mouvements lents (Burke *et al.*, 1978), d'autre part la constatation que nous avons faite d'un rebond d'activité électromyographique environ 200 à 250 msec après le réflexe dans des conditions de préparation à un mouvement ajusté. Ce rebond, que l'on peut qualifier de post-inhibiteur, a été enregistré chez quelques sujets que nous avons dû éliminer et témoignerait de la reprise d'activité des fuseaux, que l'on peut alors considérer comme très actifs avant un mouvement fin.

- Nous envisagerons enfin un dernier facteur dont l'importance, mise à jour récemment, n'est pas négligeable. Marsden (1973), après s'être assuré de la réelle mise en jeu des fuseaux neuromusculaires durant le mouvement, constate qu'une anesthésie de la peau entraîne la disparition de la période de silence et du réflexe d'étirement. Il en conclut que la perte de l'information afférente en provenance de la peau et des articulations affecte profondément le système fusorial qui devient quasiment inopérant. Ceci est à rapprocher d'une observation déjà ancienne effectuée par Hugon (1967) : une stimulation de la peau entraîne des périodes de silence de l'activité électromyographique qui interviennent à des latences analogues à celles des réflexes extéroceptifs RA II et RA III. En outre, ces périodes de silence disparaissent lors d'une activation volontaire forte tandis que les réflexes monosynaptiques des mêmes muscles sont facilités.

Il faut conclure de ces observations que l'efficacité des messages fusoriaux est conditionnée par l'activité des voies cutanées et que celle-ci est à son tour contrôlée par les commandes supraspinales.

RESUME ET CONCLUSION

-----

Le travail que nous rapportons ici a été entrepris avec le double objectif de mettre en évidence la présence d'un contrôle inhibiteur des afférences cutanées avant le mouvement et d'évaluer l'importance des premières modifications de l'excitabilité spinale en fonction du mouvement programmé.

Les variations d'excitabilité des motoneurones sont testées à l'aide de la technique du réflexe de Hoffmann. L'enregistrement de l'évolution de la facilitation du réflexe par les afférences surales de bas seuil permet d'apprécier le contrôle qui s'exerce sur les afférences cutanées.

Dans une première étape méthodologique nous montrons que la facilitation maximale du réflexe est obtenue pour une excitation cutanée précédant de 70 à 90 msec la stimulation réflexogène. Cette facilitation est stable lorsque la réponse monosynaptique croît de 15 % à 85 % de la réponse H maximale.

Le décours des variations d'amplitude du réflexe seul et précédé d'une stimulation cutanée est ensuite enregistré pendant les 500 msec qui précèdent un mouvement balistique et ajusté. Ces deux types de mouvements se distinguent essentiellement par l'importance relative des afférences proprioceptives qui accompagnent leur exécution : faible ou inexistante au cours d'un mouvement balistique, elle devient prépondérante au cours d'un mouvement fin.

Les résultats montrent que, quel que soit le mouvement préparé, la dépression des afférences cutanées est synchrone du relèvement de l'excitabilité des motoneurones qui traduit l'arrivée des commandes volontaires au niveau spinal. Ce relèvement d'amplitude du réflexe H est à la fois plus marqué et plus précoce avant un mouvement ajusté. Ces résultats sont interprétés dans le cadre des théories de Wall (1967) et de Tsumoto *et al.* (1975) qui attribuent aux structures centrales la possibilité d'effectuer une commutation entre les afférences cutanées et proprioceptives : avant le début d'un mouvement, les afférences

cutanées seraient déprimées au profit d'une facilitation des messages d'origine proprioceptive. L'important accroissement des réflexes avant le début d'un mouvement ajusté est à rapprocher de l'intense activité unitaire centrale enregistrée chez le singe par Fromm et Evarts et Evarts et Fromm (1977) avant un mouvement fin. Il semble que cette très nette facilitation des réflexes soit due en grande partie à l'augmentation des afférences Ia.

Les arguments qui nous font supposer une participation accrue des afférences Ia dans la facilitation du réflexe avant un mouvement fin sont toutefois indirects et il serait souhaitable de pouvoir tester directement l'excitabilité du système fusorial dans de telles conditions expérimentales.

Nous avons interprété la réduction des afférences cutanées avant le mouvement comme l'exclusion d'influences peu ou pas pertinentes au profit d'un accroissement sensible des messages proprioceptifs. Dans le cas où les messages cutanés se verraient attribuer un rôle identique à celui de l'information visuelle dans notre expérience et deviendraient ainsi pertinents, que peut-on attendre de l'évolution de la facilitation cutanée du réflexe ? Selon l'hypothèse que nous avons développée la réduction des afférences cutanées pourrait être annulée ou tout au moins atténuée.

Une interprétation différente de la dépression des afférences cutanées est toutefois possible. Gordon et Jukes (1964) ont, en effet, émis l'idée que, loin d'entraîner une détérioration de l'information cutanée, la dépression des afférences cutanées permettrait d'augmenter le rapport signal/bruit de l'activité sensorielle, améliorant ainsi la transmission d'afférences sélectionnées. Seule l'expérimentation permettra donc de trancher entre ces deux hypothèses.

## BIBLIOGRAPHIE

- BEAUBATON, D., TROUCHE, E., AMATO, G. and GRANGETTO, A. (1978)  
Dentate cooling in monkeys performing a visuo-motor pointing task. *Neurosci. Lett.*, 8, 225-229.
- BOUREAU, F., WILLER, J.C. et ALBE-FESSARD, D. (1978)  
Détermination chez l'homme du rôle des fibres myélinisées de différents diamètres dans la mise en jeu d'un réflexe nociceptif de flexion et de la sensation douloureuse qui l'accompagne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 286, 1375-1378.
- BROWN, A.G., ROSE, P.K. and SNOW, P.J. (1977)  
The morphology of spinocervical tract neurones revealed by intracellular injection of horseradish peroxidase. *J. Physiol.*, 270, 747-764.
- BRUNIA, C.H.M. and VUISTER, F.M. (1979)  
Spinal reflexes as indicator of motor preparation in man. *Physiol. Psychol.*, 7, 377-380.
- BURKE, D., HAGBARTH, K.E. and LÖFSTEDT, L. (1978)  
Muscle spindle responses in man to changes in load during accurate position maintenance. *J. Physiol.*, London, 276, 159-164.
- BURKE, R.E., JANKOWSKA, E. and BRUGGENCATE, G. (1970)  
A comparison of peripheral and rubrospinal synaptic input to slow and fast twitch motor units of triceps surae. *J. Physiol.*, London, 207, 709-732.
- CASTAIGNE, P., CATHALA, H.P., PIERROT-DESEILLIGNY, E., BUSSEL, B., TRUELLE, J.L. et DELOCHE, G. (1973)  
Influence de stimulations cutanées d'intensité variable sur l'amplitude et la variabilité du réflexe H chez l'homme normal. *Rev. EEG Neurophysiol.*, 3, 193-201.
- CASTAIGNE, P., HELD, J.P., CATHALA, H.P., PIERROT-DESEILLIGNY, E. et LACERT, P. (1972)  
Etude par le réflexe monosynaptique de la préparation au mouvement chez le sujet normal et le spastique. *Rev. Neurol.*, 126, 321-328.

- CIANCIA, F., MAITTE, M. and COQUERY, J.M. (1980)  
Reduction during movement of the evoked potentials recorded along the extralemniscal pathways of the cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 48, 197-202.
- COQUERY, J.M. (1962)  
Les variations "spontanées" du réflexe de Hoffmann. Thèse de 3ème cycle, Marseille.
- COQUERY, J.M. (1969)  
Attitude préparatoire et variations de l'excitabilité spinale induites par un son. *Physiol. Behav.*, 4, 297-302.
- COQUERY, J.M. (1972 a)  
Le rôle de l'activité cardiovasculaire et motrice dans l'intégration sensorielle. Thèse d'Etat, Marseille.
- COQUERY, J.M. (1972 b)  
Fonctions motrices et contrôle des messages sensoriels d'origine somatique. *J. Physiol.*, Paris, 64, 533-560.
- COQUERY, J.M. et COULMANCE, M. (1971)  
Variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques avant un mouvement volontaire. *Physiol. Behav.*, 6, 65-69.
- COQUERY, J.M., COULMANCE, M. et LERON, M.C. (1972)  
Modifications des potentiels évoqués corticaux somesthésiques durant des mouvements actifs et passifs chez l'homme. *Electroencephal. clin. Neurophysiol.*, 33, 269-276.
- COQUERY, J.M., MALCUIT, G. et COULMANCE, M. (1971)  
Altérations de la perception d'un stimulus somesthésique durant un mouvement volontaire. *C.R. Soc. Biol.*, 165, 1946-1951.
- COQUERY, J.M. et VITTON, N. (1972)  
Altérations des potentiels évoqués sur le cortex somesthésique du chat durant un mouvement conditionné. *Physiol. Behav.*, 8, 963-967.
- COULTER, J.D. (1974)  
Sensory transmission through lemniscal pathway during voluntary movement in the cat. *J. Neurophysiol.*, 37, 831-845.
- DESMEDT, J.E. and GODAUX, E. (1978)  
Ballistic skilled movements : load compensation and patterning of the motor commands. In J.E. Desmedt (Ed.), Cerebral motor control in Man : long loop mechanisms. Bâle : Karger, 21-55.



- DYHRE-POULSEN, P. (1978)  
 Perception of tactile stimuli before ballistic and during tracking movements. In G. Gordon (Ed.), Active Touch. The mechanism of recognition of objects by manipulation : a multi-disciplinary approach. Oxford : Pergamon Press, 171-176.
- EVARTS, E.V. (1973)  
 Motor cortex-reflexes associated with learned movement. *Science*, 179, 501-503.
- EVARTS, E.V. (1978)  
 Mediation of quick motor responses by motor cortex pyramidal tract neurons in the monkey. *Neuroscience*, 3, 95-98.
- EVARTS, E.V. and FROMM, C. (1977)  
 Sensory responses in motor cortex neurons during precise motor control. *Neurosci. Lett.*, 5, 267-272.
- EVARTS, E.V. and TANJI, J. (1974)  
 Gating of motor cortex reflexes by prior instruction. *Brain Res.*, 71, 479-494.
- FAVERGE, J.M. (1972)  
Méthodes statistiques en psychologie appliquée. Tome II. Paris : P.U.F.
- FOREMAN, R.D., SCHMIDT, R.F. and WILLIS, W.D. (1977)  
 Convergence of muscle and cutaneous input onto primate spinothalamic tract neurons. *Brain Res.*, 124, 555-560.
- FRANK, K. and FUORTES, M.G.F. (1956)  
 Unitary activity of spinal interneurons of cats. *J. Physiol.*, London, 131, 424-435.
- FROMM, C. and EVARTS, E.V. (1977)  
 Relation of motor cortex neurons to precisely controlled and ballistic movements. *Neurosci. Lett.*, 5, 259-265.
- GANTCHEV, G.N. (1978)  
 Neuronal activity in the sensorimotor cortex of monkey related to the preparation for performing movement. *Activ. Nerv. Sup.*, 20, 195-202.
- GASSEL, M.M. (1970)  
 A critical review of evidence concerning long-loop reflexes excited by muscle afferents in man. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 33, 358-362.

- GASSEL, M.M. and OTT, K.H. (1970)  
Local sign and late effects on motoneuron excitability of cutaneous stimulation in man. *Brain*, 93, 95-106.
- GERILOWSKY, L.W. and TZEKOV, T. (1972)  
Amplitude changes of the H-Reflex during a fixed waiting period when the tested muscle is agonist, antagonist or does not take part in the movement. *Agressologie*, 13, 31-35.
- GHEZ, C. and LENZI, G.L. (1971)  
Modulation of sensory transmission in cat lemniscal system during voluntary movement. *Pflügers Arch.*, 323, 273-278.
- GHEZ, C. and PISA, M. (1972)  
Inhibition of afferent transmission in cuneate nucleus during voluntary movement in the cat. *Brain Res.*, 40, 145-151.
- GORDON, G. and JUKES, M.G.M. (1964)  
Descending influences on the exteroceptive organization of the cat's gracile nucleus. *J. Physiol.*, London, 173, 291-319.
- GOTTLIEB, G.L. and AGARWAL, G. (1978)  
Stretch and Hoffmann reflexes during phasic voluntary contractions of the human soleus muscle. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 44, 553-561.
- GRIMBY, L. (1963)  
Normal plantar response : integration of flexor and extensor reflex components. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 26, 39-50.
- HAGBARTH, K.E. (1960)  
Spinal withdrawal reflexes in the human lower limbs. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 23, 222-227.
- HAGBARTH, K.E. and KERR, D.I.B. (1954)  
Central influences on spinal afferent conduction. *J. Neurophysiol.*, 17, 295-307.
- HALLETT, M. and MARSDEN, C.D. (1979)  
Ballistic flexion movements of the human thumb. *J. Physiol.*, London, 294, 33-50.
- HASHIMOTO, S., GEMBA, H. and SASAKI, K. (1979)  
Analysis of slow cortical potentials preceding self-paced hand movements in the monkey. *Exp. Neurol.*, 65, 218-229.
- HAYES, K.C. and CLARKE, A.M. (1978)  
Learning effects in human muscular responses to proprioceptive stimuli. *Physiol. Behav.*, 21, 57-63.
- HUGON, M. (1967)  
Réflexes polysynaptiques cutanés et commandes volontaires.  
Thèse d'Etat, Paris.

- HUGON, M. (1973 a)  
Methodology of the Hoffmann reflex in man. In J.E. Desmedt (Ed.), New developments in electromyography and clinical neurophysiology, vol. 3. Bâle : Karger, 277-293.
- HUGON, M. (1973 b)  
Exteroceptive reflexes to stimulation of the sural nerve in normal man. In J.E. Desmedt (Ed.), New developments in electromyography and clinical neurophysiology, vol. 3. Bâle : Karger, 713-729.
- HUGON, M. et BATHIEN, N. (1967)  
Influence de la stimulation du nerf sural sur divers réflexes monosynaptiques de l'homme. *J. Physiol.*, Paris, 59, 244.
- HYVARINEN, J. (1978)  
Fonctions du cortex pariétal d'association chez le singe. Implications cliniques possibles chez l'homme. In H. Hécaen et M. Jeannerod (Eds.), Du contrôle moteur à l'organisation du geste. Paris : Masson, 290-312.
- KASPRZAK, H., MANN, M.D. and TAPPER, D.N. (1970)  
Pyramidal modulation of responses of spinal neurons to natural stimulation of cutaneous receptors. *Brain Res.*, 24, 121-124.
- KATO, M. and TANJI, J. (1972)  
Cortical motor potentials accompanying volitionally controlled single motor unit discharges in human finger muscles. *Brain Res.*, 47, 103-111.
- KAWAMURA, T. and WATANABE, S. (1975)  
Timing as a prominent factor of the jendrassik manoeuvre on the H reflex. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 38, 508-516.
- KEARNEY, R.E. and CHAN, C.W.Y. (1979)  
Reflex response of human arm muscles to cutaneous stimulation of the foot. *Brain Res.*, 170, 214-217.
- KOEHLER, W., WINDHORST, U., SCHMIDT, J., MEYER-LOHMANN, J. and HENATSCH, H.D. (1978)  
Diverging influences on renshaw cell responses and monosynaptic reflexes from stimulation of capsula interna. *Neurosci. Lett.*, 8, 35-39.
- KOLMODIN, G.M. and SKOGLUND, C.R. (1960)  
Analysis of spinal interneurons activated by tactile and nociceptive stimulation. *Acta Physiol. Scand.*, 50, 337-355.

- KOTS, Y.M. (1969)  
Supraspinal control of the segmental centres of muscle antagonists in man. I. Reflex excitability of the motor neurones of muscle antagonists in the period of organization of voluntary movement. *Biofizika*, 14, 167-172.
- KUBOTA, K. and HAMADA, I. (1979)  
Preparatory activity of monkey pyramidal tract neurons related to quick movement onset during visual tracking performance. *Brain Res.*, 186, 435-439.
- LEBIZEC, J. (1979)  
Effets d'une stimulation cutanée conditionnante sur l'amplitude du réflexe de Hoffmann. D.E.A. de Physiologie nerveuse et musculaire, Lille, 33 p.
- LEIDERMAN, P.H. and SHAPIRO, D. (1962)  
Application of a time series statistic to physiology and psychology. *Science*, 138, 141-142.
- LUNDBERG, A. (1967)  
The supraspinal control of transmission in spinal reflex pathways. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, suppl. 25, 35-46.
- LUNDBERG, A. (1969)  
Convergence of excitatory and inhibitory action on interneurons of the spinal cord. In M.A. Brazier (Ed.), The Interneuron. University of California Press, 231-265.
- MAGHERINI, P.C., THODEN, U. and POMPEIANO, O. (1971)  
Spino-bulbo-spinal reflex inhibition of monosynaptic extensor reflexes of hindlimb in cats. *Arch. Ital. Biol.*, 109, 110-129.
- MARSDEN, C.D. (1973)  
Servo control, the stretch reflex and movement in man. In J.E. Desmedt (Ed.), New developments in electromyography and clinical neurophysiology, vol. 3. Bâle : Karger, 375-382.
- MASLAND, W.S. (1972)  
Facilitation during the H-reflex recovery cycle. *Arch. Neurol.*, 56, 313-319.
- MICHIE, P.T., CLARKE, A.M., SINDEN, J.D. and GLUE, L.C.T. (1975)  
Lateral facilitation of Hoffmann-reflexes prior to voluntary movement in a choice reaction time task. *Appl. Neurophysiol.*, 38, 191-196.

- NEAFSEY, E.J., HULL, C.D. and BUCHWALD, N.A. (1978 a)  
Preparation for movement in the cat : I. Unit activity in the cerebral cortex. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 44, 706-713.
- NEAFSEY, E.J., HULL, C.D. and BUCHWALD, N.A. (1978 b)  
Preparation for movement in the cat : II. Unit activity in the basal ganglia and thalamus. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 44, 714-723.
- PAILLARD, J. (1955)  
Réflexes et régulations d'origine proprioceptives chez l'homme.  
Paris : Arnette.
- PFURTSCHELLER, G. and ARANIBAR, A. (1979)  
Evaluation of event related desynchronization (ERD) preceding and following voluntary self-paced movement. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 46, 138-146.
- PIERROT-DESEILLIGNY, E. and BUSSEL, B. (1973)  
A comparison of H-reflex at the onset of a voluntary movement or a polysynaptic reflex. *Brain Res.*, 60, 482-484.
- PIERROT-DESEILLIGNY, E. and BUSSEL, B. (1975)  
Evidence for recurrent inhibition by motoneurons in human subjects. *Brain Res.*, 88, 105-108.
- PIERROT-DESEILLIGNY, E., BUSSEL, B., SIDERI, G., CATHALA, H.P. and CASTAIGNE, P. (1973)  
Effect of voluntary contraction on H-reflex changes induced by cutaneous stimulation in normal man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 34, 185-192.
- PIERROT-DESEILLIGNY, E., LACERT, P. et CATHALA, H.P. (1971)  
Amplitude et variabilité des réflexes monosynaptiques avant un mouvement volontaire. *Physiol. Behav.*, 7, 495-508.
- PIERROT-DESEILLIGNY, E., MORIN, C., KATZ, R. and BUSSEL, B. (1977)  
Influence of voluntary movement and posture on recurrent inhibition in human subjects. *Brain Res.*, 124, 427-436.
- RAMON Y CAJAL, S. (1909)  
Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés, vol. 1.  
Paris : Maloine.
- RASTAD, J., JANKOWSKA, E. and WESTMAN, J. (1977)  
Arborization of initial axon collaterals of spinocervical tract cells stained intracellularly with horseradish peroxidase. *Brain Res.*, 135, 1-10.

- REQUIN, J. (sous presse)  
La préparation à l'activité motrice : vers une convergence des problématiques psychologique et neurobiologique. In J. Réquin (Ed.), Anticipation et Comportement. Paris : Editions du C.N.R.S.,
- REQUIN, J. and PAILLARD, J. (1969)  
Depression of spinal monosynaptic reflexes as a specific aspect of preparatory motor set in visual reaction time. Communication at the Symposium : visual information processing and control of motor activity. Sofia.
- ROBSON, D.S. (1959)  
A simple method for constructing orthogonal polynomials when the independent variable is unequally spaced. *Biometrics*, 15, 187-191.
- ROLL, J.P., BONNET, M. and HUGON, M. (1972)  
Comparative study of proprioceptive reflexes in man and baboon (*Papio papio*). *Med. Primatol.*, part. II, 305-314.
- ROSENBERG, M.E. (1970)  
Synaptic connexions of alpha extensor motoneurons with ipsilateral and contralateral cutaneous nerves. *J. Physiol.*, London, 207, 231-255.
- RUDOMIN, P. and DUTTON, H. (1967)  
Effects of presynaptic and postsynaptic inhibition on the variability of the monosynaptic reflex. *Nature*, 216, 292-293.
- RUDOMIN, P. and DUTTON, H. (1969 a)  
Effects of conditioning afferent volleys on variability of monosynaptic responses of extensor motoneurons. *J. Neurophysiol.*, 32, 140-157.
- RUDOMIN, P. and DUTTON, H. (1969 b)  
Effects of muscle and cutaneous afferent nerve volleys on excitability fluctuations of Ia terminals. *J. Neurophysiol.*, 32, 158-169.
- RUDOMIN, P., DUTTON, H. and VALDIOSERA, R. (1968)  
The effects of afferent volleys on the correlation between monosynaptically activated motoneurons. *Brain Res.*, 9, 156-160.
- RUDOMIN, P., NUNEZ, R. and MADRID, J. (1975)  
Modulation of synaptic effectiveness of Ia and descending fibers in cat spinal cord. *J. Neurophysiol.*, 38, 1181-1195.

- RUDOMIN, P., NUNEZ, R., MADRID, J. and BURKE, R.E. (1974)  
Primary afferent hyperpolarization and presynaptic facilitation of Ia afferent terminals induced by large cutaneous fibers. *J. Neurophysiol.*, 37, 413-429.
- SASAKI, K., GEMBA, H., HASHIMOTO, S. and MIZUNO, N. (1979)  
Influences of cerebellar hemispherectomy on slow potentials in the motor cortex preceding self-paced hand movements in the monkey. *Neurosci. Lett.*, 15, 23-28.
- SEMJEN, A., BONNET, M. and REQUIN, J. (1973)  
Relation between the time-course of Hoffmann-reflexes and the foreperiod duration in a reaction time task. *Physiol. Behav.*, 10, 1041-1050.
- SHIBASAKI, H., SHIMA, F. and KUROIWA, Y. (1978)  
Clinical studies of the movement related cortical potential (MP) and the relationship between the dentatorubrothalamic pathway and readiness potential (RP). *J. Neurol.*, 219, 15-25.
- SHIMAMURA, M., MORI, S. and YAMAUCHI, T. (1967)  
Effects of spino-bulbo-spinal reflex volleys on extensor motoneurons of hindlimb in cats. *J. Neurophysiol.*, 30, 319-332.
- SIEGEL, A. (1979)  
On a possible neural mechanism underlying a finding by Evarts and Fromm. *Neurosci. Lett.*, 14, 219-221.
- SIMON, J.N. (1962)  
Dispositif de contention des électrodes de stimulation pour l'étude du réflexe de Hoffmann chez l'homme. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, suppl. 22, 174-176.
- SIMOYAMA, M. and TANAKA, R. (1974)  
Reciprocal Ia inhibition at the onset of voluntary movements in man. *Brain Res.*, 82, 334-337.
- SMITH, A.M., MASSION, J., GAHERY, Y. and ROUMIEU, J. (1978)  
Unitary activity of ventrolateral nucleus during placing movement and associated postural adjustment. *Brain Res.*, 149, 329-346.
- TABORIKOVA, H. and SAX, D.S. (1969)  
Conditioning of H-reflexes by a preceding subthreshold H-reflex stimulus. *Brain*, 92, 203-212.
- TAYLOR, M.J. (1978)  
Bereitschaftspotential during the acquisition of a skilled motor task. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 45, 568-576.

THACH, W.T. (1978)

Correlation of neural discharge with pattern and force of muscular activity, joint position, and direction of intended next movement in motor cortex and cerebellum. *J. Neurophysiol.*, 41, 654-676.

TOWE, A.L. (1973)

Somatosensory cortex : descending influences on ascending systems. In A. Iggo (Ed.), Handbook of sensory physiology, vol. II, Berlin : Springer-Verlag, 701-718.

TSUMOTO, T., NAKAMURA, S. and IWAMA, K. (1975)

Pyramidal tract control over cutaneous and kinesthetic sensory transmission in the cat thalamus. *Exp. Brain Res.*, 22, 281-294.

WALL, P.D. (1967)

The laminar organization of dorsal horn and effects of descending impulses. *J. Physiol.*, London, 188, 403-423.

WINER, B.J. (1971)

Statistical principles in experimental design. International student edition, McGraw-Hill.

