

50376
1982
109

50376
1982
109

**THÈSE DE TROISIÈME CYCLE
PHYSIOLOGIE NERVEUSE ET MUSCULAIRE
(PSYCHOPHYSIOLOGIE)**

présentée par

Jean LE BIZEC

**FACILITATIONS D'ORIGINE CUTANÉE
DU RÉFLEXE DE HOFFMANN.**

Etude chez le sujet valide et paraplégique.



Soutenue le 8 novembre 1982

Jury :	MM. J.C. ROY	Président
	J.M. COQUERY	Rapporteur
	E. PERTUZON	Examineurs
	J.P. ROUSSEAU	

S O M M A I R E

	Pages
<u>INTRODUCTION</u>	1
<u>MODIFICATIONS DE L'EXCITABILITE MOTONEURALE</u> <u>APRES UNE STIMULATION CUTANEE</u>	
I- EFFETS D'UNE STIMULATION CUTANEE CONDITIONNANTE SUR L'AMPLITUDE DU REFLEXE DE HOFFMANN	3
II- EVOLUTION DES ENREGISTREMENTS ELECTROMYOGRA- PHIQUES APRES UNE STIMULATION DES FIBRES CUTANEEES DU BAS SEUIL	5
III- EVOLUTION DES ENREGISTREMENTS ELECTROMYOGRA- PHIQUES APRES STIMULATION DES FIBRES NERVEUSES APPARTENANT AU GROUPE DES AFFERENCES DU REFLEXE DE FLEXION	6
IV- REPONSES MUSCULAIRES TARDIVES CONSECUTIVES A UNE PERTURBATION BRUSQUE DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE	8
- Mise en évidence des différentes composantes de la réponse musculaire	8
- Arguments en faveur d'une boucle longue	9
- Récepteurs à l'origine de la réponse réflexe à longue latence	10
- Mise en évidence de la réponse réflexe M2 chez les animaux spinaux	10

	Pages
V- COURBES DE RECUPERATION APRES UNE STIMULATION ELECTRIQUE REFLEXOGENE	10
- Description des effets	11
- Récepteurs à l'origine de la facilitation tardive. Réflexe segmentaire ou boucle longue ?	11
- Comparaison entre la réponse M2 et la facili- tation tardive observée sur la courbe H + H	12
 <u>VOIE SPINO-BULBO-SPINALE ET VOIES PROPRIOSPINALES</u>	
I- VOIE SPINO-BULBO-SPINALE	15
- Mise en évidence	15
- Hypothèse d'une boucle réflexe spino-bulbo- spinale chez l'homme	15
 II- VOIES PROPRIOSPINALES	16
- Mise en évidence d'une voie propriospinale	16
- Le système propriospinal	16
 <u>TECHNIQUES ET METHODES</u>	
I- CONDITIONS D'EXPERIENCE	21
1- Sujets valides	21
2- Sujets paraplégiques et quadriplégiques	21
 II- LES STIMULATIONS	22
- La stimulation cutanée	22
- Placement sélectif de la cathode	23
- La stimulation réflexogène	24

	Pages
III- RECEPTION	24
1- Les électrodes et leur placement	24
2- La chaîne d'amplification	25
3- La mesure de la réponse H	25
IV- EPREUVES COMPLEMENTAIRES AUX TESTS CLINIQUES	25
- Première épreuve complémentaire :	
son + réflexe H	26
- Deuxième épreuve complémentaire :	
"mouvement" + réflexe H	28
<u>FACILITATIONS D'ORIGINE CUTANEE DU REFLEXE D'HOFFMANN</u>	
<u>ETUDE CHEZ LE SUJET VALIDE ET PARAPLEGIQUE.</u>	
I- EFFETS D'UNE STIMULATION CUTANEE DE FAIBLE INTENSITE SUR L'AMPLITUDE DU REFLEXE DE HOFFMANN ENTRE 20 et 120 ms - ETUDE CHEZ LE PARAPLEGIQUE	30
- Protocole expérimental	32
- Résultats	32
- Discussion	39
II- EFFETS SUR LE REFLEXE H D'UNE STIMULATION CUTANEE DE FAIBLE INTENSITE DE LA MAIN IPSILATERALE ET DU PIED CONTRALATERAL	42
1- Stimulation appliquée au niveau de la main, du pied ipsi et du pied contralatéral :	
sujets valides	43
- Protocole expérimental	43
- Résultats	43
- Commentaires	45
2- Courbe de récupération après une stimulation cutanée délivrée au niveau de la main ipsila- térale : sujets valides	46
- Protocole expérimental	46
- Résultats	46
- Commentaires	48

	Pages
3- Effets sur le réflexe H d'une stimulation cutanée contralatérale : sujets à section médullaire complète	48
- Protocole expérimental	48
- Résultats	49
- Commentaires	50
4- Effets sur le réflexe H d'une stimulation cutanée appliquée au niveau de la main : sujet quadriplégique	50
- Protocole expérimental	50
- Résultats	50
- Commentaires	51
Discussion	51
III- EFFETS TARDIFS D'UNE STIMULATION CUTANEE CONDITIONNANTE SUR L'AMPLITUDE DU REFLEXE DE HOFFMANN	52
- Protocole expérimental	53
- Résultats	54
- Discussion	59
<u>DISCUSSION GENERALE</u>	
I- NATURE MEDULLAIRE DE LA FACILITATION OBSERVEE SUR LES TRACES C + H AUX DELAIS 70-90 ms	61
1- Hypothèse d'une intervention des circuits de RENSHAW	62
2- Hypothèse d'une action des afférences cutanées sur les motoneurones spinaux par l'intermédiaire de la boucle gamma	63
3- Action des afférences cutanées sur les mécanismes de l'inhibition présynaptique	64
4- Les voies interneuroniques	64
II- LES REPONSES TARDIVES : C + H, H + H et M2	68
<u>RESUME ET CONCLUSION</u>	71
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	

Monsieur le Professeur J.M. COQUERY m'a accueilli avec une extrême amabilité dans son Laboratoire, me permettant ainsi de réaliser ces recherches. Je ne saurais oublier sa patiente et bienveillante direction. Je suis heureux de lui exprimer ici toute ma gratitude et mon profond respect.

Messieurs les Professeurs E. PERTUZON, J.P. ROUSSEAU et J.C. ROY ont accepté d'examiner et de juger ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma reconnaissance.

Christine DEMAIRE et Jacques HONORE m'ont apporté une constante et amicale collaboration. Sans leurs conseils et critiques, ce travail n'aurait pas pu être réalisé ; j'espère qu'il est digne de leurs compétences.

Monsieur le Docteur WILLOT, Médecin-Chef à l'Hôpital Hélio-marin de BERCK, m'a accueilli avec beaucoup de bienveillance dans son Service ; je l'en remercie vivement.

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont apporté leur aide dans la réalisation de cette thèse, en particulier :

André BOUS qui a souvent remédié aux difficultés d'ordre technique,

Christine COUSSEMAEKER, Marie-Dominique SALOMEZ et Anne SPITAEELS qui ont apporté toute leur attention à la dactylographie,

Monique BECUE qui a réalisé avec beaucoup de soin l'illustration de ce manuscrit.

J'associe à ces remerciements, tous les sujets qui ont accepté de participer à ces expériences.

INTRODUCTION .

=====

Les activités motrices organisées en fonction d'un but sont commandées par des successions d'ordres moteurs destinés aux motoneurons spinaux. Ces programmes, qui permettent la mobilisation active des différentes parties du corps, autorisent des performances motrices extrêmement complexes et diversifiées. Les afférences sensorielles et les circuits réflexes auraient principalement pour objet : d'assister le programme lors de son exécution, de lui servir de guide et parfois de le déclencher. Ceci assurerait au mouvement une flexibilité adaptative et permettrait de comprendre que le plus souvent, l'activité motrice reste efficace malgré les imprévus et les perturbations extérieures qui ne pourraient être anticipés.

En plus des réflexes spinaux, les afférences sensorielles sont à l'origine de réflexes impliquant des structures supra-spinales et agissant en retour sur le niveau spinal. Ces réflexes à boucles longues (Long Loop Reflexes) agiraient en coopération avec les circuits segmentaires et constitueraient des régulations motrices non segmentaires.

En pathologie, lorsque l'expression motrice est perturbée (spasticité, maladie de Parkinson, etc...) ces circuits réflexes supra-segmentaires seraient désorganisés et ne pourraient plus exercer efficacement leur pouvoir de contrôle sur les sorties motrices (SHIMAMURA - 1973, WIESENDANGER - 1978, NEILSON et LANCE - 1978, GRIMM et NASHNER - 1978). Toutefois, d'autres auteurs estiment que l'existence de ces boucles réflexes longues n'est pas établie (HOUK - 1978, TRACEY et al. - 1980).

Si la mise en évidence des modifications de l'excitabilité motoneuronale après stimulation des afférences sensorielles apparaît relativement simple, leur interprétation, en référence à des

circuits neuroniques identifiés, est parfois un sujet de controverse entre les auteurs ; certains faisant appel à des circuits segmentaires, d'autres émettant des hypothèses supra-médullaires.

C'est notamment le cas lorsque l'on s'adresse à la facilitation que présente, 70 à 90 ms après une stimulation des fibres cutanées de bas seuil, un réflexe monosynaptique des membres inférieurs chez l'homme, le réflexe de HOFFMANN ou réflexe H. L'objectif principal du présent travail consiste à éprouver l'hypothèse faisant référence à une boucle supra-spinale.

MODIFICATIONS DE L'EXCITABILITE

MOTONEURONALE APRES UNE

STIMULATION CUTANEE.

Les altérations de l'excitabilité des motoneurones spinaux, consécutives à une stimulation cutanée, peuvent être testées en mesurant les variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques du membre inférieur. Les réflexes, enregistrés au niveau du soléaire, sont mis en évidence, soit par stimulation directe des fibres fusoriales Ia (réflexe de HOFFMANN), soit par percussion du tendon d'Achille (réflexe tendineux ou T). Les modifications de l'excitabilité motoneurale pendant une contraction isométrique volontaire très légère, peuvent également être évaluées en suivant l'évolution des tracés électromyographiques sur les muscles extenseurs et fléchisseurs. Ces différentes techniques ont l'avantage de faire apparaître les influences subliminaires excitatrices ou inhibitrices provoquées par la stimulation cutanée conditionnante.

L'enregistrement électromyographique des réponses flexogènes permet d'étudier l'activité supraliminaire du pool des motoneurones spinaux après une stimulation des fibres cutanées appartenant au groupe des afférences réflexogènes de flexion.

Nous allons présenter brièvement les résultats obtenus au moyen de ces différentes méthodes.

I - EFFETS D'UNE STIMULATION CUTANÉE CONDITIONNANTE SUR L'AMPLITUDE DU RÉFLEXE DE HOFFMANN.

Le réflexe évoqué dans le triceps sural par une stimulation électrique percutanée du nerf sciatique poplité interne, connu sous le nom de réflexe de HOFFMANN (réflexe H), correspond à la réponse myotatique phasique lors de l'étirement du muscle. L'utilisation du réflexe H, pour tester l'excitabilité des motoneurones spinaux, permet d'explorer sur un organisme intact, un réflexe monosynaptique en maîtrisant les paramètres de la stimulation et en contrôlant la stabilité de la volée afférente par une occultation des modulations possibles imputables à l'état de sensibilité des récepteurs fusoriaux (différence essentielle par rapport au réflexe tendineux).

Le réflexe H explore les variations dans l'excitabilité des motoneurones; ces variations dépendent non seulement des influences

qui s'exercent directement mais aussi des influences inhibitrices présynaptiques au niveau des afférences Ia.

En utilisant cette technique, BATHIEN et HUGON (1964), HUGON (1967), DEMAIRE (1980), DELWAIDE et al. (1981-a) ont démontré les effets de la stimulation cutanée sur l'excitabilité des motoneurones spinaux chez l'homme. La stimulation conditionnante, non douloureuse du nerf sural, provoque une facilitation au niveau des motoneurones du soléaire testés par le réflexe H. D'après HUGON (1967), cette facilitation dure plus de 150 ms. Dans ses expériences, HUGON teste principalement les intervalles compris entre 40 et 100 ms après la stimulation surale, entre 100 et 500 ms les délais testés sont trop peu nombreux pour nous permettre d'analyser avec suffisamment de précision la courbe obtenue aux délais tardifs.

Dans un travail récent, DELWAIDE et al. (1981-a) observent pour des stimulations non douloureuses, une première facilitation culminant entre 60 et 80 ms, puis une deuxième facilitation à 150 ms environ. Du côté contralatéral, par rapport à la stimulation cutanée, l'allure de la courbe est similaire à celle du côté ipsilatéral.

Du côté ipsilatéral, pour des stimulations plus intenses, de nature douloureuse, DELWAIDE et al. (1981-a) observent une inhibition, débutant à 20-25 ms, s'accroissant par la suite et revenant au niveau de référence avec une latence de 170 à 500 ms. Sur cette inhibition, l'auteur signale deux pointes facilitatrices (ou dés-inhibitrices) vers 80 ms et vers 140 ms. Du côté contralatéral, DELWAIDE observe une légère facilitation dont la latence correspond à l'inhibition ipsilatérale, sur ce "fond" facilitateur, deux pointes caractéristiques apparaissent toujours à 80 ms et à 140 ms. Au niveau du jambier antérieur, muscle antagoniste du soléaire, DELWAIDE recueille également deux facilitations.

Commentant ses résultats, DELWAIDE suggère l'existence d'une boucle réflexe supra-segmentaire à l'origine des effets similaires facilitateurs retrouvés au niveau du muscle agoniste, antagoniste et contralatéral.

II - EVOLUTION DES ENREGISTREMENTS ELECTROMYOGRAPHIQUES APRES UNE STIMULATION DES FIBRES CUTANÉES DU BAS SEUIL.

Après stimulation électrique de la face plantaire du pied, MEIER-EWERT (1972) observe des facilitations sur les enregistrements électromyographiques intégrés, effectués au niveau des muscles lombaires et thoraciques. D'après MEIER-EWERT, la latence qui est d'autant plus courte que l'on se rapproche de l'extrémité céphalique, constitue un argument en faveur d'une boucle longue. DELWAIDE (1980) après stimulation des fibres de gros calibre du nerf sural et enregistrement de l'activité E.M.G. au niveau des muscles du cou, du muscle deltoïde et du soléaire aboutit aux mêmes conclusions.

Les réponses musculaires réflexes apparaissent du côté ipsi et contralatéral. Cependant, l'amplitude des réponses recueillies du côté ipsilatéral par rapport à la stimulation cutanée est supérieure à celle recueillie du côté contralatéral (DELWAIDE 1980).

En utilisant la même technique, PIESIUR-STREHLOW et MEINCK (1980) étudient les effets d'une stimulation cutanée appliquée au tronc, à la face et au bras sur les motoneurones lombo-sacrés. Au niveau des muscles extenseurs et fléchisseurs étudiés, les tracés E.M.G. révèlent une phase d'inhibition suivie d'une phase de facilitation. Les effets ne sont pas réciproques. La latence de chacune de ces phases est respectivement de 60 ms et de 80 ms environ. Une stimulation de nature douloureuse renforce les effets observés. La stimulation des dermatomes C5 et T10 provoque des effets similaires sur le jambier antérieur et sur les jumeaux. Les latences des réponses musculaires après stimulation cutanée du dermatome T10 sont légèrement plus courtes ou équivalentes à celles obtenues à partir du territoire C5.

L'étude de ces latences permet aux auteurs d'émettre l'hypothèse d'une voie descendante directe propriospinale qui transmettrait aussi bien l'activité réflexe inhibitrice qu'excitatrice.

Nous pouvons remarquer que les différents auteurs aboutissent à des hypothèses opposées. Leurs résultats ne sont cependant pas contradictoires. L'étude de la latence des réponses réflexes observée sur un muscle donné, en fonction de la localisation de la stimulation cutanée est très judicieuse; mais il est nécessaire de rapporter ces latences à la longueur des trajets nerveux à parcourir et non à la distance entre le muscle et l'extrémité céphalique. En tenant compte de cette remarque et en estimant les trajets nerveux, les résultats sont en faveur d'une voie directe propriospinale ascendante et descendante.

III - EVOLUTION DES ENREGISTREMENTS ELECTROMYOGRAPHIQUES APRES STIMULATION DES FIBRES NERVEUSES APPARTENANT AU GROUPE DES AFFERENCES DU REFLEXE DE FLEXION.

Les afférences en provenance de la peau, forment avec les afférences articulaires de haut seuil et les afférences musculaires du groupe II et du groupe III, la classe des afférences du réflexe de flexion (ECCLES et LUNDBERG - 1959; HOLMQUIST et LUNDBERG - 1961).

La stimulation de ces fibres entraîne, par l'intermédiaire d'interneurones médullaires, une inhibition des muscles extenseurs et une facilitation des muscles fléchisseurs. Cette action centrale, peut s'accompagner d'effets contralatéraux inverses et de réactions coordonnées des membres inférieurs pour assurer le retrait par rapport au stimulus douloureux.

Les enregistrements électromyographiques des réponses flexogènes sont décrits comme ayant au moins deux composantes. D'après LLOYD (1943), la première composante correspond à la stimulation des fibres du groupe II, la seconde composante correspond à la stimulation des fibres du groupe III à vitesse de conduction plus lente. PEDERSEN (1954) par contre, pense que le réflexe de flexion résulte du bombardement des motoneurones spinaux par différentes chaînes neuroniques alors que pour HAGBARTH et FINER (1963) la première bouffée d'E.M.G. permet le retrait du membre alors que la seconde serait la conséquence d'un réflexe cérébral venant moduler les caractéristiques des premiers effets.

La réponse flexogène, organisant le retrait du membre stimulé est cependant précédée d'une phase d'inhibition (HAGBARTH et FINER - 1963). Constatant systématiquement cette dépression, KRANZ et al. (1973) suggèrent que cette inhibition précoce d'origine spinale, laisserait le temps aux centres supérieurs d'évaluer le stimulus imprévu et d'y apporter une réponse appropriée.

Cependant, l'observation des deux composantes sur les tracés E.M.G. enregistrés sur des patients spinaux fait penser à une origine médullaire (KUGELBERG et al. 1960 - SHAHANI et YOUNG 1971).

Après stimulation électrique appliquée sur le territoire cutané innervé par le nerf sural, une réponse apparaît sur l'enregistrement électromyographique du muscle court biceps fémoral à une latence de 50 à 80 ms. Elle correspond à une stimulation des fibres cutanées de bas seuil (groupe II). Si l'intensité de la stimulation croît, une deuxième composante apparaît sur le tracé E.M.G. à une latence de 100 à 120 ms. Elle correspond à une stimulation des fibres cutanées du groupe III. La première composante est interprétée par le sujet comme étant de nature tactile, la deuxième composante est de nature nociceptive (HUGON 1967). La même réponse apparaît au niveau des autres muscles fléchisseurs du côté du membre stimulé (BATHIEN et BOURDARIAS-1972). Ces réponses ont les caractéristiques des réflexes polysynaptiques segmentaires (BATHIEN et HUGON - 1964; HUGON et BATHIEN - 1967).

Devant la diversité des réponses musculaires possibles après stimulation des fibres cutanées, nous pouvons admettre l'opinion de HOLMQUIST et de LUNDBERG (1967). Ces derniers suggèrent que les informations cutanées facilitatrices et inhibitrices parviennent à un pool de motoneurones donnés (extenseur ou fléchisseur) à partir d'un même territoire du corps. Il y aurait deux chaînes interneuroniques. La prédominance de l'une de ces voies sur l'autre expliquerait d'après GASSEL (1970) l'inversion possible des réponses. Les effets observés après une stimulation donnée seraient déterminés par la résultante de leur action. Ces chaînes spinales seraient modulées par des influences segmentaires et supra-segmentaires.

Les modifications de l'excitabilité des motoneurones spinaux consécutives à une stimulation cutanée incitent à ne pas négliger la participation éventuelle de ces afférences lors d'expérimentations où leur stimulation involontaire peut altérer les résultats. Ce point doit être envisagé lors d'une perturbation brusque appliquée au segment corporel pendant l'exécution d'une tâche motrice et lors de la facilitation tardive observée lors de l'étude du cycle de récupération après une stimulation réflexogène. Dans ces deux types d'expérimentations, il est difficile de connaître avec précision les afférences stimulées. La latence des phénomènes observés est compatible avec une intervention de circuits, soit segmentaires, soit supra-spinaux.

Nous allons envisager cette alternative, en examinant la participation éventuelle des afférences cutanées dans l'altération des réponses réflexes observées au cours de ces expériences.

IV - REPONSES MUSCULAIRES TARDIVES CONSECUTIVES A UNE PERTURBATION BRUSQUE DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE.

- Mise en évidence des différentes composantes de la réponse musculaire.

Chez l'homme, HAMMOND (1954) démontre l'existence de deux composantes sur le tracé électromyographique du biceps après une extension brusque de l'avant-bras provoquée par une force externe. La deuxième réponse réflexe n'apparaît que si le sujet oppose une résistance active à la perturbation, son amplitude décroît lorsque le sujet n'offre que peu de résistance. Par la suite, plusieurs composantes furent mises en évidence. Par exemple, après une flexion brusque provoquée au niveau du poignet chez l'homme ou chez le singe, nous pouvons observer au niveau de l'enregistrement électromyographique des extenseurs de la main, trois pointes caractéristiques (LEE et TATTON - 1978) :

- La première composante, appelée M1, de courte latence (30 ms environ) correspond à la réponse réflexe monosynaptique.

- La deuxième composante, appelée M2 et la troisième, appelée M3, ne constituent parfois qu'une seule réponse. Elle apparaît similaire à la réponse appelée par d'autres auteurs "réflexe d'étirement fonctionnel" ou F.S.R. (MELVILL-JONES et WATT - 1971). Sa latence comprise entre 60 et 85 ms, est trop précoce pour refléter une réaction volontaire.

- La composante volontaire apparaît aux niveaux des extenseurs du poignet avec une latence de 107 ms environ.

La deuxième composante (M2) n'apparaît qu'au niveau des muscles étirés.

- Arguments en faveur d'une boucle longue.

PHILLIPS (1971) après avoir enregistré au niveau de l'aire corticale 3a, des réponses unitaires consécutives à l'activation des afférences Ia, émet l'hypothèse d'une boucle transcorticale pour rendre compte de cette deuxième composante. Les arguments en faveur de cette boucle sont nombreux :

- En comparant la latence de la composante M2 de différents muscles, il apparaît que cette latence augmente au fur et à mesure que le muscle est éloigné par rapport au cortex.

- Cette composante est modifiée dans son amplitude lorsque le sujet reçoit l'ordre de résister à la perturbation.

- Son amplitude est altérée par des lésions au niveau des colonnes dorsales ou au niveau du cortex sensori-moteur.

L'ablation du cortex moteur abolit la réponse M2 chez le singe.

Malgré de nombreux arguments indirects en sa faveur, l'existence d'une boucle transcorticale à point de départ proprioceptif n'est pas établie de façon péremptoire. En effet, la réponse réflexe à longue latence peut être d'origine spinale. Les influences supra-segmentaires peuvent représenter une activation de base indispensable ou influencer au niveau des interneurons, l'expression des afférences proprioceptives. Ceci pourrait rendre compte du fait que les réponses réflexes tardives ne sont pas mises en évidence sur un muscle complètement relâché (HALLETT et al.-1981).

- Récepteurs à l'origine de la réponse réflexe à longue latence.

Les récepteurs responsables des réflexes M2 seraient les terminaisons primaires des fuseaux neuro-musculaires. Cependant, MERTON (1954) avait remarqué que cette réponse tardive était fortement déprimée par l'anesthésie locale de la surface cutanée de contact. CONRAD et ASCHOFF (1977) constatent que la stimulation cutanée activant les afférences du nerf médian, provoque une réponse dont la latence est similaire à celle de M2 au niveau du muscle. La réponse M2 est diminuée, retardée ou absente chez des sujets atteints d'hémiplégie. Ces faits expérimentaux semblent indiquer une participation des afférences cutanées dans la genèse de la réponse tardive.

- Mise en évidence de la réponse réflexe M2 chez les animaux spinaux.

En utilisant les mêmes protocoles expérimentaux respectivement chez le chat spinal et chez le singe spinal, GHEZ et SHINODA (1978) d'une part et TRACEY et al. (1980) d'autre part, mettent en évidence des composantes M2. Pour ces auteurs, la réponse réflexe tardive est de nature segmentaire.

A cause des différences possibles entre les espèces, BONNET et REQUIN (1982) estiment que les expériences chez le chat et chez le singe ne sont pas probantes et qu'elles ne peuvent, à elles seules, remettre en cause l'existence, jugée par eux très probable, d'une boucle transcorticale chez l'homme.

V - COURBES DE RECUPERATION APRES UNE STIMULATION ELECTRIQUE REFLEXOGENE

L'origine de la facilitation tardive observée lors du cycle de récupération après une stimulation électrique réflexogène est actuellement très discutée. De nombreuses hypothèses ont été avancées; les récepteurs cutanés susceptibles d'être stimulés lors du premier choc électrique pourraient être l'une des composantes à l'origine du relèvement observé sur le tracé des courbes d'excitabilité.

- Description des effets.

Les effets sur le pool des motoneurones spinaux d'une première stimulation électrique du nerf poplité interne sont explorés par une deuxième stimulation (choc test) appliquée sur le même nerf musculaire et progressivement différée par rapport au premier. Les variations (en fonction des délais entre les deux chocs) de l'amplitude de la réponse électromyographique réflexe recueillie à la surface du soléaire, reflétant l'activité du pool des motoneurones spinaux mis en jeu par la volée réflexogène, conduisent au tracé de courbes d'excitabilité. Ces courbes, ainsi obtenues, ont une forme complexe et peuvent être analysées en plusieurs phases :

- Une phase de facilitation précoce (2,5 à 25 ms environ).
- Une phase de dépression des réponses tests entre 25 et 75 ms.
- Une phase de facilitation tardive entre 75 et 300 ms.
- Une phase, après 300 ms, où l'excitabilité revient progressivement à son niveau initial.

- Récepteurs à l'origine de la facilitation tardive. Réflexe segmentaire ou boucle longue ?

PAILLARD (1955), utilisant une stimulation conditionnante supraliminaire pour la réponse H, postule, pour expliquer la facilitation tardive, l'intervention d'influences proprioceptives consécutives à la contraction du muscle soléaire.

TABORIKOVA et SAX (1969) utilisent : comme choc conditionnant une stimulation suffisamment faible pour ne pas faire apparaître une réponse musculaire directe (M) ou une réponse réflexe (H). Cette procédure a l'avantage de ne provoquer aucune contraction au niveau des fibres extra-fusales du soléaire et de ce fait, de ne pas contaminer l'excitabilité centrale des motoneurones spinaux par des afférences provenant de la contraction musculaire ou du mouvement provoqué. Le niveau d'excitabilité à la suite de cette stimulation est testé par une seconde stimulation d'intensité suffisante pour évoquer une réponse réflexe maximale.

En prenant toutes ces précautions, ces auteurs observent néanmoins une facilitation tardive avec un maximum aux environs de 150 ms. Ne pouvant expliquer ce rebond par aucun mécanisme médullaire, TABORIKOVA et SAX émettent l'hypothèse d'une boucle réflexe longue suprasegmentaire (boucle cérébelleuse ou bulbaire).

- Comparaison entre la réponse M2 et la facilitation tardive observée sur la courbe H + H.

Le réflexe conditionnant H stimule les fibres Ia comme est supposée le faire la perturbation brusque imposée à un segment corporel lors d'une contraction maintenue; le choc explorateur doit, lorsque la latence est convenable, explorer l'excitabilité des motoneurones spinaux au moment où normalement apparaissent les réponses M2.

Chez le singe, entraîné à maintenir une activité musculaire au niveau du muscle soléaire afin d'obtenir une réponse H de plus grande amplitude, CHOFFLON et al. (1982) ont étudié l'évolution temporelle des effets d'une première stimulation électrique (H) sur l'amplitude d'une stimulation électrique (H) exploratrice. Sur la courbe de récupération, ils observent une première facilitation (F1) 10 à 20 ms après le premier choc conditionnant. La seconde facilitation, appelée F2, débute avec une latence de 40 ms et présente un maximum entre 60 et 80 ms. Cette facilitation tardive est éliminée par refroidissement du cortex moteur ou par pyramidectomie. Les auteurs estiment que leurs expériences valident l'hypothèse transcorticale de la facilitation tardive observée sur les courbes de récupération H + H, ainsi que l'hypothèse transcorticale de la seconde composante (M2) des réponses musculaires réflexes observée après une perturbation brusque imposant un déplacement d'un segment d'un membre.

Il est pertinent de comparer la courbe de récupération obtenue par la technique H + H et les tracés E.M.G. recueillis lors des mouvements brusques imposés à un membre. Cependant, il faut se rappeler que l'origine Ia de la composante M2 n'est pas clairement établie;

Signalons également que différents auteurs (TAKAMORI - 1967; MASLAND - 1972; TABORIKOVA - 1973; ROBINSON et al. - 1979) n'excluent nullement la possibilité d'une stimulation cutanée des fibres de bas seuil lors de l'expérimentation avec le réflexe H.

De ce fait, il est intéressant de comparer les courbes de récupération obtenues après un premier choc conditionnant mécanique subliminaire (réflexe tendineux ou réflexe T) exploré par un réflexe H avec les courbes de récupération obtenues avec la technique H + H. Les effets de la première stimulation T étant également transmis par les fibres Ia, il est surprenant de constater, sur les courbes ainsi obtenues, une absence de facilitation tardive (KATZ et al. - 1977).

KATZ et al., en comparant les résultats différents enregistrés par deux techniques censées interroger les mêmes voies Ia, estiment que la facilitation tardive est sans doute due à l'excitation des fibres cutanées par la stimulation conditionnante.

L'absence d'une facilitation tardive sur les tracés T + H constitue un bon argument permettant de réfuter une participation des fibres Ia dans la genèse du rebond observé sur les tracés H + H. Cette facilitation tardive est d'ailleurs observée par MASLAND (1972) chez deux sujets quadriplégiques. Cependant, nous ne pouvons considérer ses résultats comme concluants, car dans ses expérimentations MASLAND utilise des intensités liminaires ou maximales comme choc électrique conditionnant. De ce fait, la première stimulation peut faire naître des afférences en provenance des fuseaux neuro-musculaires qui peuvent contribuer à la facilitation tardive.

Nous pouvons nous interroger sur les circuits nerveux susceptibles d'être à l'origine des facilitations observées. La mise en évidence, en neurophysiologie animale, d'une voie spino-bulbo-spinale activée par les afférences cutanées a incité de nombreux auteurs à envisager, chez l'homme, l'existence d'une telle voie dont nous présenterons les caractéristiques. Nous ferons ensuite un rappel physiologique concernant les voies propriospinales; nous pensons, en effet, que l'obtention des réponses réflexes musculaires

à partir de surfaces cutanées différentes, est compatible avec une implication possible du système propriospinal dans la genèse des phénomènes observés.

•

VOIE SPINO-BULBO-SPINALE
=====

ET VOIES PROPRIOSPINALES.
=====

I - VOIE SPINO-BULBO-SPINALE

- Mise en évidence.

En 1963, SHIMAMURA et LIVINGSTON démontrent qu'une stimulation d'une racine dorsale provoque des réponses bilatérales au niveau des muscles fléchisseurs; cette réponse persiste après section intercolliculaire et disparaît après une section spinale haute. Cette réponse dont la latence est plus longue que celle des réflexes monosynaptiques et polysynaptiques emprunte une boucle spino-bulbo-spinale activée par les afférences cutanées et par les afférences musculaires de haut seuil (groupe II et III).

GIAQUINTO et POMPEIANO (1964) mettent en évidence l'effet inhibiteur sur les muscles extenseurs de cette boucle spino-bulbo-spinale (S.B.S.); elle exercerait une action inhibitrice au niveau présynaptique sur les afférences Ia. Les afférences Ia n'ont pas d'action sur la voie S.B.S. (THODEN - 1971).

- Hypothèse d'une boucle réflexe spino-bulbo-spinale chez l'homme.

SHIMAMURA et al. (1964) mettent en évidence, en explorant l'excitabilité des motoneurones du jambier antérieur à l'aide du réflexe de HOFFMANN, une réponse réflexe avec une latence de 65 à 80 ms après stimulation percutanée du nerf tibial postérieur. Ils attribuent cette réponse à une boucle réflexe longue. GASSEL (1970) fait remarquer que de telles réponses tardives au niveau du jambier antérieur sont également observées après stimulation de la surface cutanée plantaire et qu'elles correspondent à des réflexes polysynaptiques.

II - VOIES PROPRIOSPINALES.

- Mise en évidence d'une voie propriospinale.

Des stimulations adéquates d'un nerf afférent provoquent des réponses motrices au niveau des différents segments corporels.

SHERRINGTON (1906) appela réflexes segmentaires, les réponses mises en évidence par un stimulus appliqué au même niveau métamérique et réflexes intersegmentaires, les réponses apparaissant au niveau d'un segment corporel éloigné du segment stimulé.

LLOYD (1942) suggéra l'existence d'une voie descendante propriospinale. Celle-ci expliquerait l'irradiation des réponses, observée sur l'animal spinal ou décérébré, des membres antérieurs vers les membres postérieurs.

GERNANDT et MEGIRIAN (1961) démontrèrent l'existence d'une voie propriospinale ascendante chez le chat décérébré. Le système propriospinal se caractérise par des projections bilatérales avec de nombreux croisements de part et d'autre de la moëlle épinière.

- Le système propriospinal.

Un interneurone médullaire appartient au système propriospinal si son axone passe dans la substance blanche pour entrer en relation avec un autre segment médullaire non adjacent (KOSTYUK et VASILENKO - 1979).

Les interneurons propriospinaux mettent en relation différents segments médullaires, ils occupent la majeure partie de la zone intermédiaire de la moëlle. Zone de convergence pour des afférences d'origines diverses, tant segmentaires, qu'intersegmentaires, les interneurons du système propriospinal servent aussi de relais pour les messages descendants qu'ils intègrent avant de les transmettre aux motoneurons spinaux situés dans la partie ventrale et latérale des cornes antérieures de la substance grise.

Le système propriospinal comprend en fait deux systèmes différents :

Les voies propriospinales courtes :

Elles établissent des relations entre des segments médullaires voisins (distants au maximum de 5 segments). Les interneurones sont situés dans la partie centrale et latérale de la couche V - VII et de la couche VIII de REXED et de la partie ventro-médiane de la couche VII. Leurs axones peuvent passer dans la partie latérale ou ventrale de la substance blanche.

Les axones en provenance de la partie dorso-latérale de la zone intermédiaire de la moëlle projettent ipsilatéralement au niveau des couches V - VII de REXED et servent de relais au système pyramidal croisé latéral ainsi qu'au système rubro-spinal. Ils assurent le contrôle de la motricité distale contralatérale par rapport à l'origine du faisceau pyramidal. Ce système dorso-latéral semble spécialisé dans la transmission des messages supraspinaux et ne paraît pas jouer un rôle important dans le contrôle des afférences segmentaires (KOSTYUK et VASILENKO - 1979).

Les axones en provenance de la partie ventro-médiane projettent bilatéralement au niveau de la couche VII et VIII. La vitesse de conduction dans ces fibres, chez le chat et le singe, est généralement de 35-40 ms, pouvant atteindre 70 ms.

Les voies propriospinales longues :

Ces voies mettent en relation les zones médullaires cervicales et lombo-sacrées. Les interneurones sont concentrés dans la partie ventro-médiane de la zone intermédiaire, leurs axones passent dans la partie ventrale de la substance grise et se terminent bilatéralement au niveau des couches VII et VIII de REXED. La vitesse de conduction dans ces fibres peut atteindre 110-120 ms.

Les axones courts ou longs, originaires de la partie ventro-médiane, servent de relais aux voies descendantes réticulo et vestibulo-spinales et assurent le contrôle de la motricité axiale et proximale. Le système ventro-médian paraît jouer un rôle important dans la coordination entre les membres supérieurs et les membres inférieurs, dans la régulation posturale, ainsi que dans le contrôle de l'activité des interneurones (KOSTUYK et VASILENKO - 1979).

D'après JANKOWSKA et al. (1974) ce système aurait une action monosynaptique sur les motoneurones spinaux et une action facilitatrice ou inhibitrice sur les interneurones médullaires.

ILERT et al. (1976) ont montré que des interneurones propriospinaux cervicaux chez le chat recevaient des messages cutanés ainsi que des influences du noyau rouge et du faisceau pyramidal. Ces interneurones projettent directement sur les motoneurones.

PINTER et al. (1982) suggèrent que les chaînes interneuroniques véhiculant les messages cutanés vers les motoneurones au niveau lombo-sacré reçoivent également des influences propriospinales.

VASILENKO (1975) quant à lui, considère que les interneurones des chaînes segmentaires sont en fait des interneurones appartenant au système propriospinal.

Zone carrefour, les interneurones propriospinaux paraissent jouer un rôle important dans l'organisation, la coordination et la réorganisation fonctionnelle des circuits interneuroniques permettant ainsi une souplesse adaptative au niveau des réponses motrices. Les réflexes segmentaires et les voies cérébro-spinales ne fonctionnent pas indépendamment les uns par rapport aux autres. Les mécanismes spinaux peuvent être contrôlés par les afférences supra-segmentaires (HAGBARTH et KERR -1954; LUNDBERG et al. -1962; HONGO et al. -1969).

De ce fait, la suppression ou la stimulation de l'activité de certaines structures supra-segmentaires peut déprimer ou faciliter l'expression de ces mécanismes.

Le fait qu'il n'y a pas de mécanisme segmentaire connu pouvant rendre compte des modifications de l'excitabilité motoneurale après une stimulation des fibres afférentes, s'il doit inciter à rechercher une intervention des niveaux supra-segmentaires, ne peut en aucun cas être utilisé comme argument en faveur des boucles réflexes longues. Les influences supra-spinales peuvent représenter une activation de base nécessaire ou influencer l'expression des afférences périphériques, comme elles peuvent aussi traduire une modification de l'activité nerveuse supérieure à la suite de la stimulation périphérique.

Par exemple PIESIUR-STREHLOW et MEINCK (1980), en observant l'évolution des enregistrements électromyographiques d'une légère contraction isométrique maintenue volontairement après une stimulation cutanée, ont mis en évidence une phase inhibitrice suivie d'une phase facilitatrice (respectivement à 60 ms et à 80 ms). Lors de la même expérimentation, dans les mêmes conditions de stimulation cutanée l'étude de l'excitabilité des motoneurons spinaux, à l'aide du réflexe de HOFFMANN, ne révèle que la facilitation dont le maximum se situe à 80 ms environ. D'après les auteurs, la différence entre les résultats indique une excitation supraliminaire dans une voie excitatrice et subliminaire dans une voie inhibitrice. Cette dernière pour atteindre le seuil, a besoin d'une activation supplémentaire.

La stimulation des afférences cutanées de bas seuil provoque effectivement aux délais compatibles avec une boucle longue une facilitation des réponses réflexes musculaires. La nature segmentaire ou supraspinale de cette facilitation n'est pas établie.

Notre travail a été entrepris afin d'apporter des éléments de réponse à ce problème et s'organise en trois parties. Dans un premier temps, nous comparons les effets précoces d'une stimulation cutanée du territoire sural sur le réflexe H, enregistré, d'une part chez des patients présentant une section médullaire complète, d'autre part chez des sujets valides; nous nous intéressons, dans un deuxième

temps, aux effets d'une stimulation cutanée appliquée cette fois à la main ipsilatérale ou au pied contralatéral; enfin, nous décrivons l'évolution de cette facilitation cutanée aux délais plus tardifs.

TECHNIQUES ET METHODES.

I- CONDITIONS D'EXPERIENCE

1- Sujets valides

Les sujets qui ont participé aux expériences sont des adultes volontaires des deux sexes. Ils ont tous subi une séance expérimentale préparatoire. Cette dernière avait pour but de préparer les sujets à nos conditions expérimentales et principalement de vaincre l'appréhension des stimulations électriques.

Le sujet est isolé dans une pièce contiguë à celle où se trouve la chaîne de stimulation, la chaîne d'enregistrement et l'expérimentateur.

La position du sujet dans le fauteuil articulé, muni de dispositifs de contention, est conforme aux conditions générales préconisées par HUGON (1973) : tronc légèrement incliné vers l'arrière, angle tronc-cuisse : environ 120° , angle cuisse-jambe : environ 120° .

Dans cette position confortable et stable, le sujet est invité à se détendre au maximum, à relâcher ses muscles. Il lui est recommandé de ne pas faire de mouvement.

Les préparatifs de l'expérience prennent une demi-heure. L'expérience proprement dite dure 3/4 d'heure.

2- Sujets paraplégiques et quadriplégiques

Le sujet est examiné dans son fauteuil roulant. Les pieds reposent complètement sur un bloc de mousse de 20 cm d'épaisseur ; ce bloc de mousse est incliné afin de respecter un angle cuisse-jambe de 120° , de permettre l'extension au niveau de la cheville et le retour automatique du pied lors de la réponse réflexe.

Les préparatifs de l'expérience (installation du sujet, pose des électrodes) prennent environ une demi-heure.

L'expérience proprement dite dure de 30 minutes à 45 minutes.

II- LES STIMULATIONS

Le sujet est soumis à deux stimulations successives : cutanée puis réflexogène. Toutes les deux sont commandées par un même neurostimulateur : type GRASS S 88 pour nos expérimentations chez les sujets à section médullaire complète, type JAM chez les sujets valides.

Dans une de nos expérimentations chez les valides, nous avons construit la séquence de stimulation à l'aide de deux neurostimulateurs programmables de type JAM, afin de disposer de quatre sorties de stimulation (pour la main, pour les chevilles et pour le creux poplité).

Le neurostimulateur est programmé de façon à délivrer un train de chocs dont les paramètres sont constants à l'exception du délai séparant les deux stimulus. La valeur du délai est modifiée par l'expérimentateur en utilisant le module "délai" du neurostimulateur.

Les trains de stimulation sont délivrés toutes les dix secondes chez les valides, et toutes les quinze secondes chez les patients paraplégiques. Ce délai nous permet d'éviter un éventuel effet cumulatif, facilitant ou déprimant les réponses réflexes.

- La stimulation cutanée :

Au niveau du pied, la stimulation cutanée est délivrée sur le bord latéral externe, sur le territoire cutané innervé par le nerf collatéral dorsal externe et interne (nerfs cutaneus dorsalis lateralis), branche du nerf saphène externe (nerf suralis) après son passage rétromalléolaire. Comme beaucoup d'autres auteurs, nous utiliserons l'expression : nerf sural.

Deux électrodes sont appliquées sur la peau, à trois centimètres l'une de l'autre, la cathode en position proximale. Les zones cutanées en contact sont dégraissées à l'acétone afin d'abaisser la résistance électrique de la peau. La stimulation est donnée en courant constant.

La stimulation consiste en chocs électriques rectangulaires de une ms de durée. Les stimulus sont des trains de quatre chocs, la fréquence interne des trains étant de 300 Hz.

Au niveau de la main, chez les sujets valides, la stimulation cutanée est délivrée sur le territoire cutané recouvrant le premier interosseux dorsal. Chez le sujet quadriplégique (niveau C7), la stimulation est délivrée sur la pulpe du V, territoire cutané de niveau métamérique C8.

Chez les sujets valides, nous mesurons, pour chaque emplacement, le seuil absolu de perception du stimulus cutané par la méthode des limites. L'intensité utilisée, durant l'expérimentation est égale à deux fois le seuil de perception.

Chez les sujets atteints d'une section médullaire complète, l'intensité moyenne de la stimulation de la main et du pied lors des enregistrements des effets cutanés sur le réflexe est de 2,5 mA

- Placement sélectif de la cathode :

Chez les valides, avec une intensité égale à deux fois le seuil de perception (soit une intensité de 1,5 à 3 mA) nous recherchons un emplacement sur la peau provoquant une sensation non douloureuse avec sensation de projection vers le bord latéral externe du pied et vers les orteils (territoire d'origine du nerf sural). Dans ces conditions, nous observons une facilitation du réflexe H avec un délai de 80 ms.

Chez les paraplégiques, pour trouver un emplacement similaire, nous explorons avec une intensité moyenne de 2 à 3 mA des points sur la peau situés à 1 cm environ en dessous et en avant de la malléole externe et nous observons lors de quelques essais, suivant les 3 ou 4 points stimulés, les effets sur le réflexe H délivré 80 ms plus tard. La stimulation cutanée ne devait pas entraîner d'activité musculaire réflexe au niveau du jambier antérieur afin d'éviter une perturbation des résultats par les effets d'un muscle antagoniste du soléaire. L'intensité utilisée était toujours nettement inférieure à l'intensité seuil nécessaire pour entraîner la

contraction réflexe du jambier antérieur. Chez tous nos sujets, nous avons recherché ce seuil ; il est très inférieur à l'intensité seuil des valides. Nos résultats concordent avec ceux de BATHIEN et al. (1970) obtenus en étudiant le côté lésé des hémiplésiques.

- La stimulation réflexogène

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

La stimulation électrique percutanée est appliquée au nerf sciatique poplité interne 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, enduite de pâte conductrice, est placée au creux poplité.

L'anode est posée sur la peau, préalablement dégraissée, couvrant le tendon quadricipital.

L'intensité de la stimulation utilisée lors de notre expérimentation fait apparaître une réponse réflexe égale à 50 % de la réponse H maximale. Le réflexe est dans ces conditions un test aussi bien sensible aux facilitations qu'aux dépressions éventuelles (COQUERY - 1962).

III- RECEPTION

1- Les électrodes et leur placement :

La réponse du muscle soléaire est recueillie grâce à deux électrodes de surface disposées dans l'axe du tendon achilléen. Les deux électrodes creuses, type "Beckman", dont l'intérieur est empli de pâte conductrice, sont placées à 3 cm l'une de l'autre, la plus proximale étant placée à 3 cm environ au-dessous du point de jonction inférieur des muscles jumeaux. La peau est préalablement dégraissée à l'acétone.

2- La chaîne d'amplification :

L'amplification est réalisée avec un pré-amplificateur GRASS P 5516 (bande passante 3 à 3000 Hz) et la visualisation est assurée par un oscilloscope cathodique à mémoire (TEKTRONIC D13).

3- La mesure de la réponse H :

La surface de l'électromyogramme, paramètre représentatif du nombre de motoneurones mis en jeu par la volée réflexogène est quantifiée par intégration (intégration à Pips) pendant une fenêtre temporelle encadrant exactement la réponse réflexe. 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.

IV- EPREUVES COMPLEMENTAIRES AUX TESTS CLINIQUES

Seuls ont été retenus pour nos expérimentations, les patients ne présentant aucun signe de connexion entre les segments sus- et sous-jacents à la lésion lors des épreuves cliniques et neurophysiologiques.

Chez nos sujets, la lésion était située entre C7 et D11, c'est-à-dire nettement plus élevée que le niveau de métamérisation du réflexe H (S1), du nerf sciatique (L4, L5, S1, S2, S3) et des réflexes cutanés plantaires (L5 - S1) (MAURY - 1981).

Les explorations complémentaires aux tests cliniques nous apparaissent comme indispensables car même dans les lésions médullaires très sévères, les voies descendantes résiduelles peuvent modifier l'activité des interneurones et des voies propriospinales (FAGANEL - 1977).

Nos sujets ont tous été sélectionnés cliniquement comme porteurs d'une lésion médullaire complète, consécutive à un traumatisme. La date de l'accident remonte à plus d'un an. Les paraplégiques et quadriplégiques retenus sont des patients stabilisés, spasmodiques.

Comme il est actuellement très difficile, voire impossible d'affirmer le caractère complet d'une atteinte médullaire en se fondant sur les tests cliniques sensori-moteurs, nous avons, pour tenter de confirmer le caractère complet de la lésion, utilisé deux épreuves complémentaires permettant d'obtenir des renseignements sur la fonction de conduction nerveuse entre les centres supérieurs et la zone sous-lésionnelle. Nous n'avons pas retenu comme épreuve complémentaire, l'étude de l'effet de la manoeuvre de JENDRASSIK sur le réflexe H :

- à cause de l'effort demandé aux sujets paraplégiques souvent sensibles aux sollicitations cardio-vasculaires
- à cause d'une action peu importante sur le réflexe H variable suivant la composante étudiée (KAWAMURA - 1975, DELWAIDE - 1981-b)
- à cause surtout d'une diffusion possible de la contraction des muscles du tronc et des membres supérieurs vers les muscles du membre inférieur. Des contractions déclenchées par des muscles qui ont une innervation sus-lésionnelle et un point d'insertion sous lésionnel comme le trapèze, le grand dorsal et les abdominaux peuvent diffuser le long des chaînes musculaires et venir contaminer la réponse H enregistrée.

Auparavant, nous avons dû sélectionner les patients présentant le réflexe H. Sur 16 paraplégiques spasmodiques examinés, 5 ont été écartés : 2 chez lesquels le réflexe H n'a pu être obtenu, 3 qui présentaient soit des contractions parasites, soit une réponse réflexe insignifiante.

- Première épreuve complémentaire : son + réflexe H

L'exploration de l'excitabilité des motoneurones spinaux à l'aide du réflexe H ou du réflexe tendineux après un stimulus sonore bref et intense, révèle une augmentation d'amplitude des réflexes. La latence de la réponse est de 80 ms environ, le

point maximal de facilitation étant atteint entre 110 et 130 ms. La durée moyenne de cette facilitation est de 200 ms (PAILLARD - 1955, ROSSIGNOL - 1976). Un phénomène d'habituation apparaît généralement après une dizaine d'essais. Néanmoins, les réflexes demeurent au-dessus de la référence de contrôle même après 60 stimulus (ROSSIGNOL et MELVILL-JONES - 1976). PAILLARD (1955) rapporte cette réponse aux effets d'une élévation du niveau d'activité centrale. Pour maîtriser les paramètres de la stimulation sonore, nous avons, au préalable, étudié les effets sur une population de valides (7 sujets). Les caractéristiques suivantes ont été retenues :

- . Durée du stimulus sonore : 20 ms
- . Fréquence interne des trains de chocs ; d'une durée de 1 ms : 300 Hz
- . Intensité du courant délivré au casque d'écoute : 8 mA
- . Impédance du casque d'écoute : 600 ohms
- . Délais entre le stimulus sonore conditionnant et le réflexe H : 120 ms

- Procédure utilisée : Toutes les 10 à 15 secondes, un réflexe H était délivré au sujet. Ce réflexe était précédé ou non (d'une manière aléatoire) d'un stimulus sonore transmis au sujet par l'intermédiaire d'un casque stéréophonique. Le stimulus sonore et le stimulus électrique sont délivrés par le même neurostimulateur. Nous avons enregistré 12 réponses réflexes conditionnées que nous avons comparées aux 12 réponses de contrôle. La valeur du réflexe H test est de 50 % de la valeur de H maximal.

- Résultats chez les valides :

120 ms après le stimulus sonore, nous notons une facilitation du réflexe H de contrôle chez tous les sujets. L'augmentation d'amplitude est variable selon les sujets, elle est comprise entre

15,7 % et 51,3 % et présente une valeur moyenne de 24,9 % par rapport à la réponse réflexe H maximale.

Nous avons généralement observé une légère habitude de la réponse musculaire.

- Résultats chez les sujets à section médullaire :

Pour tenter de confirmer le caractère complet de la lésion médullaire, nous avons utilisé les mêmes conditions expérimentales chez les paraplégiques et quadriplégiques. Tous les patients ont été testés. Comme la présence possible d'une habitude ne pouvait être rejetée, nous avons étudié particulièrement les premiers essais en les considérant comme les plus pertinents. C'est ainsi que nous n'avons pas retenu un patient présentant une augmentation du réflexe H du côté gauche de 9,3 % lors des 3 premiers essais. Chez ce sujet, lors des essais suivants, les réponses réflexes conditionnées étaient déprimées (sujet N.L., tétraplégique).

Un autre patient n'a pas été retenu, il présentait lors des 10 premiers essais, une dépression moyenne de 6,1 %, toujours par rapport à la réponse rapportée à H maximal, ceci du côté gauche ; du côté du membre inférieur droit, aucune facilitation n'a été observée (sujet P.A., tétraplégique).

- Deuxième épreuve complémentaire : "mouvement" + réflexe H

Lors de l'exécution d'un mouvement d'extension du pied, le réflexe H explorant l'excitabilité des noyaux moteurs du muscle soléaire présente une facilitation très marquée (PAILLARD - 1955, COQUERY et COULMANCE - 1971).

Une fois le sujet installé, nous avons donné la consigne suivante au patient paraplégique : "au signal, vous pensez à étendre votre pied ; essayez de pousser sur la mousse avec votre pointe de

pied. Vous le faites jusqu'au signal d'arrêt. Ne crispez pas le haut du corps". L'exercice dure de 3 à 5 secondes. Durant ce laps de temps, un réflexe H était délivré (réflexe test). Il était comparé par la suite avec un réflexe H de contrôle (valeur 50 % de H maximal environ).

Les deux patients ayant présenté des modifications de l'excitabilité motoneuronale consécutives à un son bref et intense furent les seuls sujets à présenter une facilitation lors du deuxième test.

Le patient N.L. présente lors des 10 essais une facilitation moyenne des réponses réflexes de 26,8 %

Le patient P.A. présente quant à lui, une facilitation moyenne de 8 % du côté de la jambe droite. Aucune facilitation n'a pu être mise en évidence du côté gauche.

FACILITATIONS D'ORIGINE CUTANEE

DU REFLEXE de HOFFMANN.

ETUDE CHEZ LE SUJET VALIDE ET PARAPLEGIQUE.

I- EFFETS D'UNE STIMULATION CUTANEE DE FAIBLE INTENSITE SUR L'AMPLI-
TUDE DU REFLEXE DE HOFFMANN ENTRE 20 ET 120 ms. - ETUDE CHEZ LE
PARAPLEGIQUE.

Chez les sujets valides, en explorant à des délais très rapprochés, les effets d'une stimulation surale non douloureuse sur le réflexe H, DEMAIRE (1980) cerne avec précision le décours temporel de la courbe de récupération entre 10 et 110 ms. Elle fait trois constatations à l'examen de la courbe obtenue :

- Pour les délais compris entre 10 et 50 ms, elle note une dépression de l'ordre de 1 % de la réponse réflexe. La valeur moyenne obtenue est significative à $p < .05$. Cette dépression est variable selon les sujets : elle peut atteindre jusqu'à 5 % de la réponse H maximale.

- Inversement, pour les délais compris entre 70 et 90 ms, elle observe une facilitation marquée de l'ordre de 7 % de l'amplitude du réflexe maximum.

- Pour les délais supérieurs à 100 ms, les effets de la stimulation conditionnante s'atténuent.

La figure -1- illustre l'ensemble des résultats obtenus par DEMAIRE (1980).

L'origine segmentaire ou supra-segmentaire de la facilitation cutanée observée à 70-90 ms n'est actuellement pas démontrée. Selon HUGON (1967) elle serait médullaire. DELWAIDE et al. (1981-a) par contre, suggèrent une boucle longue. Pour essayer de résoudre ce problème, nous avons exploré aux délais 20 à 120 ms, chez des patients à section médullaire complète, les effets d'une stimulation cutanée surale de faible intensité sur le réflexe de HOFFMANN.

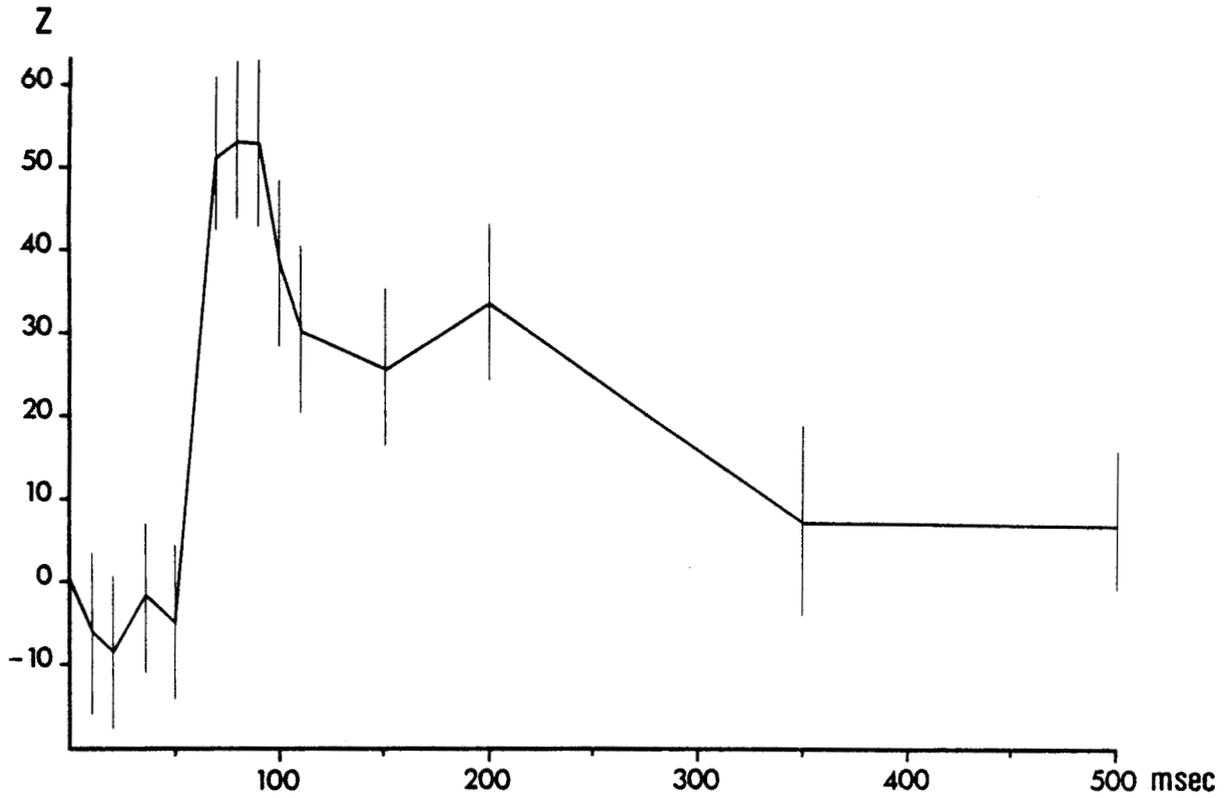


Figure 1

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

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

- Protocole expérimental :

Neuf sujets adultes des deux sexes ont participé à nos expériences :

- . 7 sont paraplégiques
- . 2 sont quadriplégiques.

Le tableau -I- indique les caractéristiques des sujets.

Six délais entre la stimulation cutanée et la stimulation réflexogène H sont testés au cours de la séance : 20 - 50 - 70 - 80 - 100 - 120 ms.

Nous enregistrons une mesure par délai et par série. Nous recueillons une réponse H non précédée d'une stimulation cutanée lors de chaque série ; elle nous servira de référence par rapport aux valeurs obtenues pour la réponse réflexe conditionnée (C + H).

Dans un ordre pseudo-aléatoire, nous commençons la série suivante à un délai différent. Après 7 séries, chaque délai a été exploré en premier lors d'une série. Sept séries constituent un bloc de mesures.

Nous avons enregistré 21 mesures par délai chez cinq sujets, 14 mesures par délai chez trois sujets, et 18 mesures par délai chez un sujet.

- Résultats :

Pour chaque sujet, les réponses recueillies sont exprimées en pourcentage de la réponse réflexe H maximale.

En un premier temps, nous avons, pour chaque sujet et chaque condition expérimentale, calculé la moyenne de toutes les données recueillies. Ces moyennes ont été soumises à une analyse de variance à deux facteurs (sujet, condition de stimulation) (tableau -II-). La méthode des couples a été utilisée pour les comparaisons partielles. La figure -2- résume les résultats recueillis sur l'ensemble des sujets. Les courbes individuelles sont données dans la figure -3-.

Tableau I

NOM	AGE	DATE DU TRAUMATISME	NIVEAU MEDULLAIRE	REFLEXE H COTE EXPLORE	DATE DE L'EXPERIENCE
B.D	42	Septembre 1978	D7	Droite	17/02/1982
B.H	23	5/06/1979	D10	Gauche	15/02/1982
B.K	29	25/06/1980	D6	Gauche	15/02/1982
T.A	43	8/02/1981	D11	Droite	22/02/1982
L.E	38	8/02/1977	D4 sensitif C7 moteur	Droite	5/03/1982
D.E	55	1973	D	Gauche	19/02/1982
H.X	57	20/07/1980	D6	Gauche	19/02/1982
Y.S	41	24/11/1976	D8	Gauche	19/02/1982
R.E	33	10/09/1980	C7	Droite	26/02/1982

Caractéristiques des sujets paraplégiques.

Tableau II

Source	Somme des carrés des écarts	ddl	CM	F
Entre sujets	1 803 884	8	225 485,5	
Entre conditions	128 047,2	6	21 341,2	8.07
Résiduelle	126 919,8	48	2 644,2	
Total	2 058 851	62		

Analyse de variance : sujet x condition de stimulation.

Résultats obtenus chez les sujets paraplégiques.



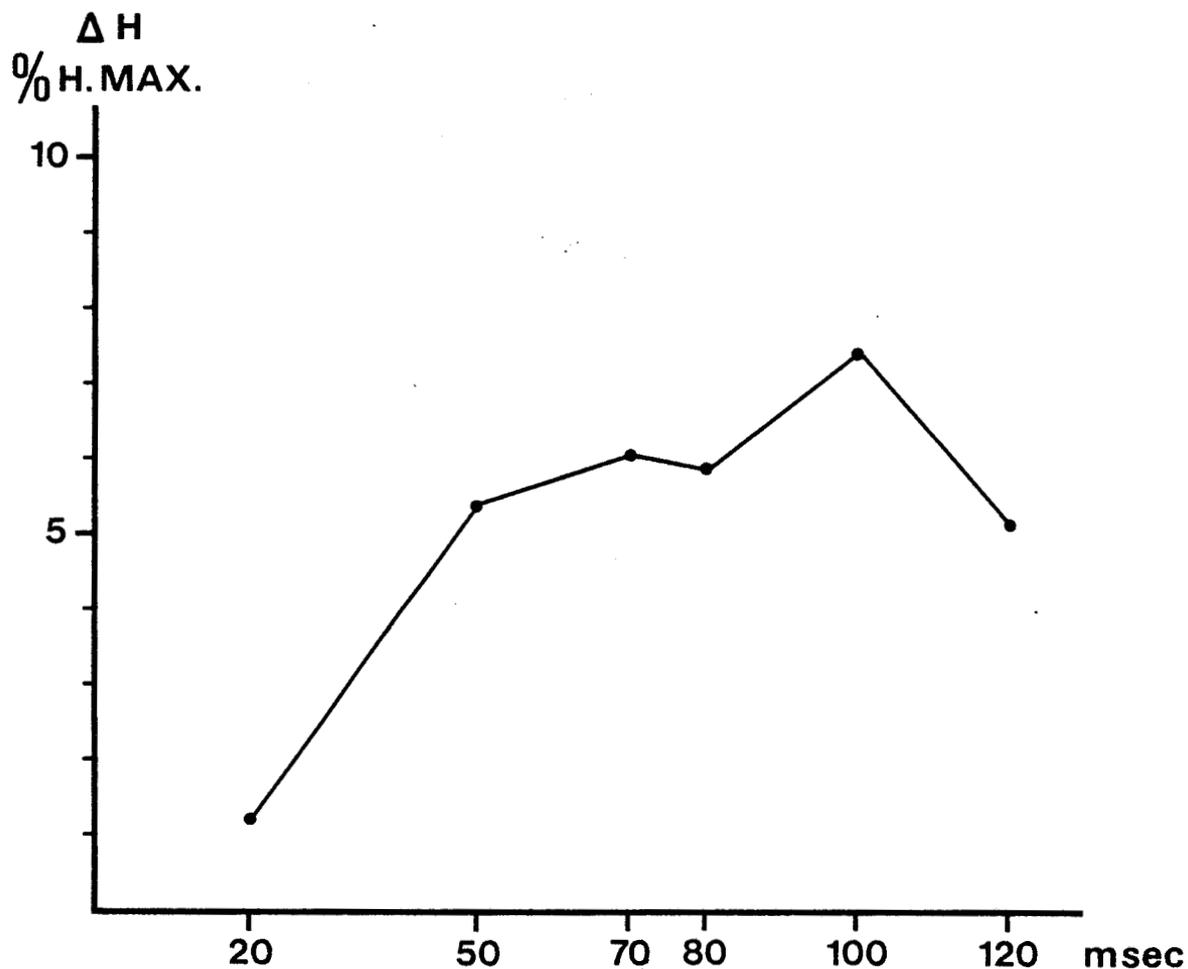


Figure 2

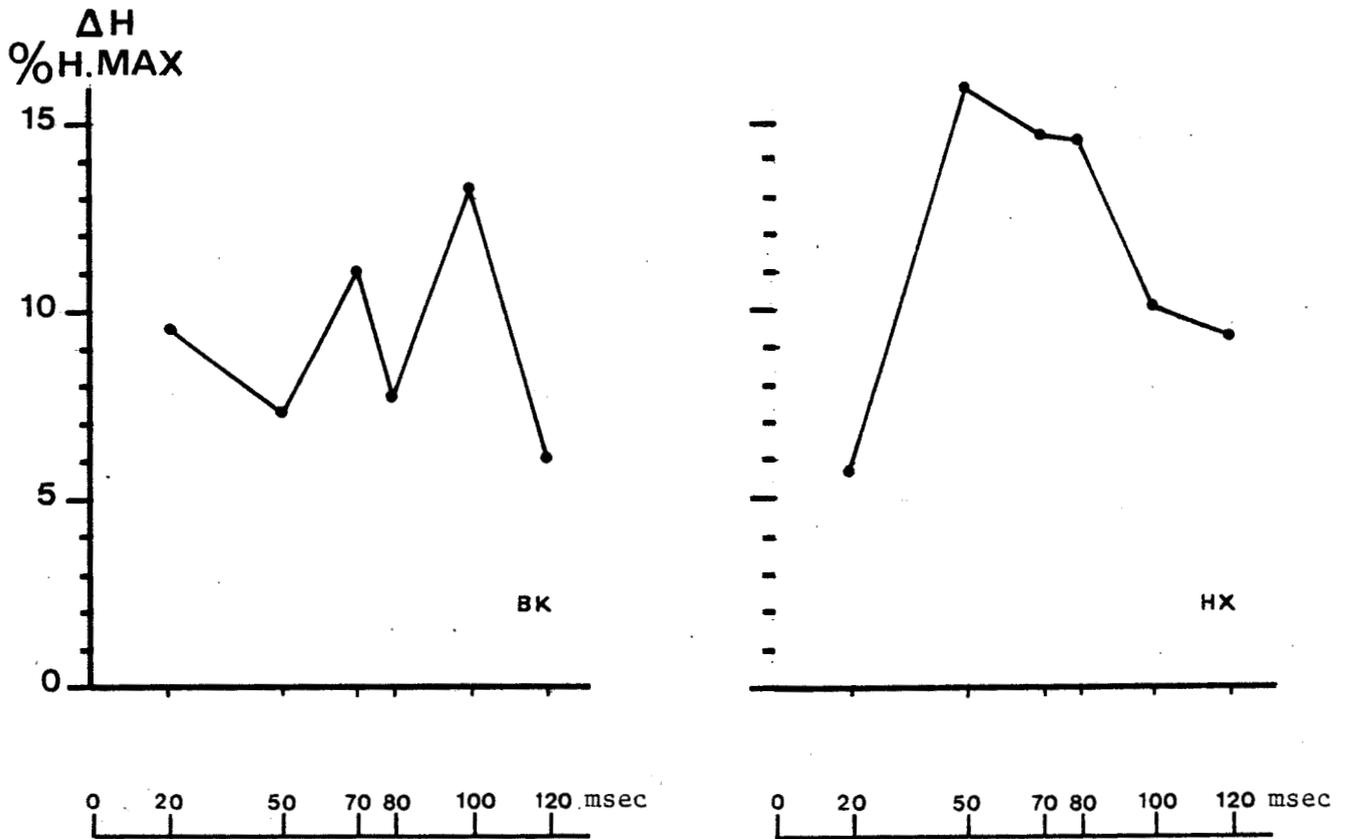
Effets d'une stimulation surale sur le réflexe de Hoffman en fonction des délais entre la stimulation conditionnante et réflexogène : résultats moyens recueillis chez 9 sujets paraplégiques complets.

L'augmentation du réflexe constatée pour les délais de 50 à 120 msec est significative. La différence entre les délais 100 et 120 msec l'est également.

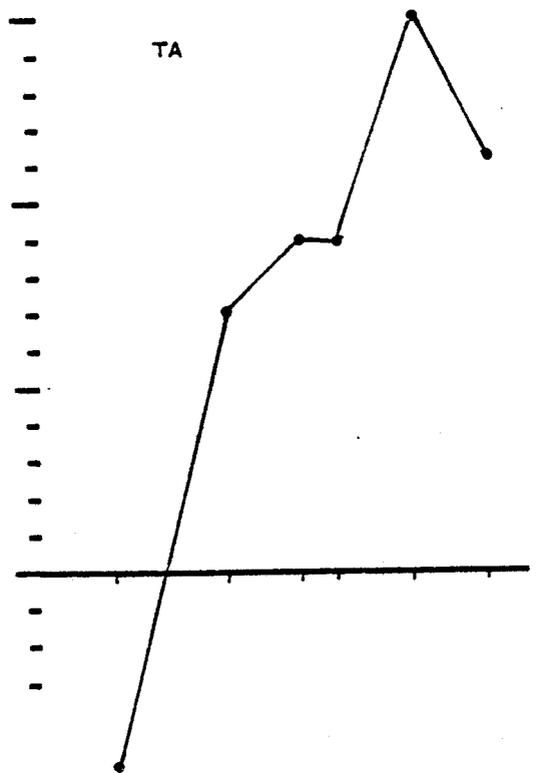
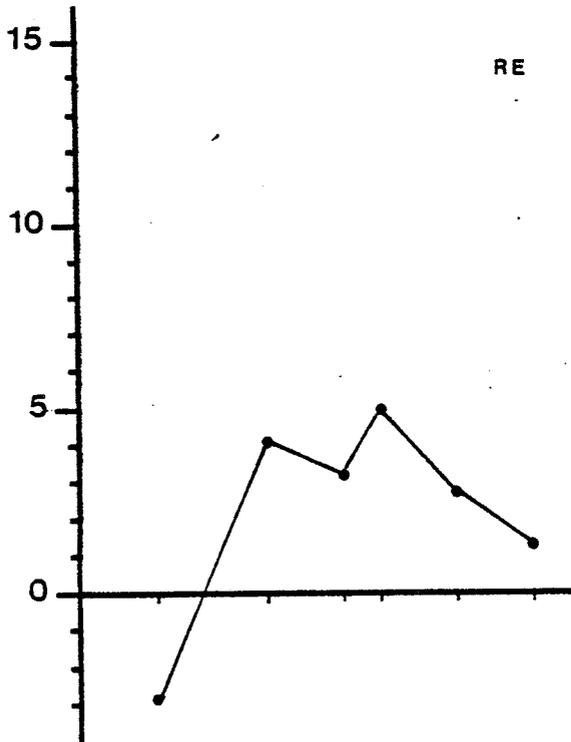
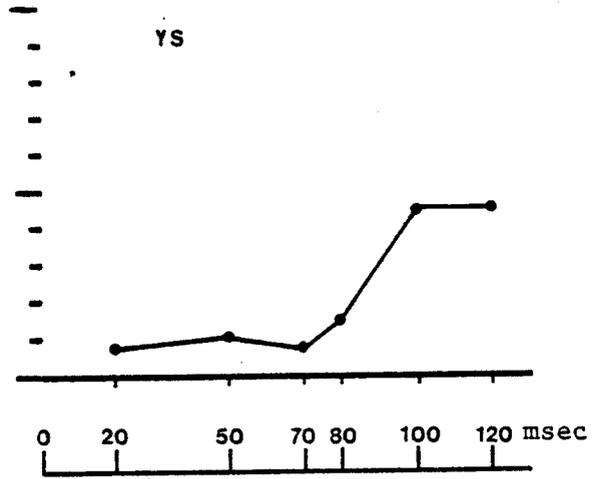
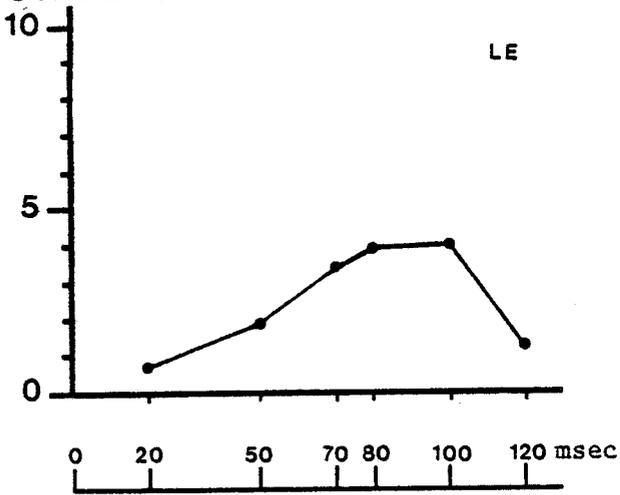
Figure 3

Effets d'une stimulation cutanée conditionnante sur l'amplitude de la réponse réflexe H, en fonction du délai séparant les deux stimulations : courbes individuelles des 9 sujets paraplégiques complets.

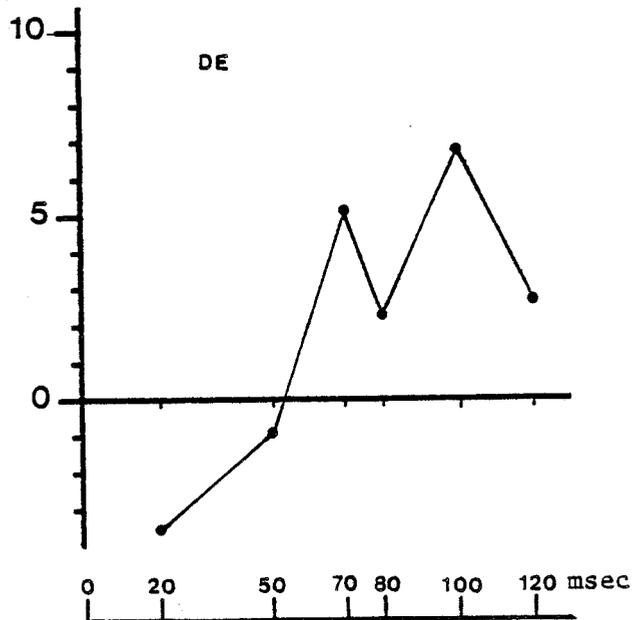
Tous les sujets présentent une facilitation du réflexe aux délais compris entre 70 et 120 msec. On remarquera la grande variabilité des effets de la stimulation cutanée aux délais précoces.



ΔH
% H. MAX



ΔH
% H. MAX



L'analyse de variance indique un effet significatif du facteur "condition de stimulation" ($F_{6/48} = 8,07, p < .001$). Les comparaisons partielles effectuées montrent une facilitation très nette des réflexes enregistrés de 50 à 120 ms ($t > 3,27$ ddl 8, $p < .02$ pour tous ces délais). Cette facilitation atteint 7,4 % de la valeur maximale du réflexe au délai 100 ms et la diminution de cet effet, observée entre 100 et 120 ms est significative ($p < .02$). De plus, pour chacun des 9 sujets, les moyennes des réflexes enregistrés à chacun des délais compris entre 70 et 120 ms se situent toutes au-dessus du niveau de référence (figure -3-).

L'analyse précédente montre que la facilitation existe bien chez les paraplégiques. Nous allons maintenant examiner son évolution temporelle ainsi que sa variabilité interindividuelle aux différents délais. Cet examen nécessite une restructuration du protocole des données en un plan d'analyse à trois dimensions (bloc, sujet, condition) ; seuls les deux premiers blocs sont pris en compte, afin de répondre à l'impératif technique d'égalité des effectifs.

On aboutit à la conclusion, d'une part, que le décours de la facilitation ne change pas d'un bloc à l'autre (interaction bloc x condition : $F_{6/48} = 1,27, N.S.$), d'autre part, que ce décours varie selon les sujets (interaction sujet x condition : $F_{48/756} = 1,72, p < .01$). Cette variabilité peut avoir deux origines qui sont facilement identifiables à la lecture des courbes individuelles (figure -3-) :

- . le niveau de facilitation varie nettement d'un sujet à l'autre

- . on observe une variabilité accrue des réponses aux délais précoces : à 20 ms, 3 sujets sont au-dessous du niveau de référence, 3 sujets sont au-dessus et 3 autres sujets en sont très proches.

Pour tester la mise en jeu de ces deux sources de variations, l'étude statistique a été affinée. Une analyse partielle préalable montre que la facilitation est constante aux délais 70, 80 et 100 ms ($F_{2/16} = 1,99$, N.S.) et que les sujets ne diffèrent pas sur ce point (interaction sujet x délai : $F_{16/324} = 1,20$, N.S.). Nous avons alors pris la moyenne des valeurs enregistrées à ces trois délais comme témoin du niveau individuel de facilitation. La variabilité interindividuelle de ce niveau a ensuite été testée et s'est révélée significative ($F_{8/216} = 2,67$, $p < .01$). Enfin, par rapport à ce niveau de facilitation, l'effet de la stimulation cutanée aux délais les plus brefs (20 et 50 ms) n'est pas le même pour tous les sujets ($F_{16/324} = 2,05$, $p < .025$).

En résumé, cette expérience montre que :

- il existe une facilitation cutanée du réflexe H chez le sujet paraplégique
- cette facilitation n'évolue pas significativement au cours de la séance
- son amplitude est différente selon les sujets
- on note une variation interindividuelle des effets de la stimulation cutanée aux délais très précoces de 20 et 50 ms.

- Discussion :

L'allure de la courbe d'excitabilité des motoneurones explorés par le réflexe H chez les sujets à section médullaire complète, après stimulation des fibres cutanées de bas seuil, est sensiblement comparable à celle que décrivent HUGON (1967), HUGON et BATHIEN (1967) et DEMAIRE (1980) chez des sujets valides.

L'amplitude de la facilitation, entre les délais 70 et 100 ms est du même ordre que celle retrouvée par DEMAIRE (1980).

Ce résultat nous semble important car les paramètres de stimulation utilisés par cet auteur sont identiques aux nôtres. Toutefois, nous pouvons noter une différence entre les résultats obtenus chez les valides et chez les paraplégiques : en regroupant les résultats obtenus aux délais compris entre 20 et 50 ms, DEMAIRE (1980) observe une dépression significative à $p < .05$. Cette dépression, variable selon les sujets, peut atteindre jusqu'à 5 % de la réponse maximale. Chez les paraplégiques, nous ne retrouvons pas de dépression à 20 ms, celle-ci peut seulement être suspectée chez 3 patients (sujet R.E., T.A., D.E., figure -3-). Ces effets dépressifs précoces mis en évidence chez les valides et susceptibles d'être présents chez quelques paraplégiques, pourraient correspondre aux effets observés par ROSENBERG (1970) après stimulation des fibres cutanées de bas seuil chez le chat. Ces fibres, contrairement aux fibres plus fines, ne projettent pas du côté contralatéral et dépriment les motoneurones des muscles extenseurs. Les observations de ROSENBERG précisent les résultats de LUNDBERG (1969). Ce dernier estime que les interneurones dans lesquels sont recueillis des potentiels post-synaptiques inhibiteurs ne font pas partie de la chaîne segmentaire répondant au groupe des afférences flexogènes ; ces interneurones seraient inhibés par une voie spéciale activée uniquement par les afférences cutanées de bas seuil. Chez les valides, lorsque la stimulation du nerf sural est plus intense et devient douloureuse, une inhibition marquée apparaît aux délais 50-80 ms (HUGON - 1967, CASTAIGNE et al. - 1973, PIERROT-DESEILLIGNY et al. - 1973, DELWAIDE et al. - 1981-a). Cette inhibition que nous distinguons de l'inhibition décrite par DEMAIRE (1980), s'explique par l'activation de la chaîne inhibitrice mise en jeu par les afférences cutanées appartenant au groupe flexogène (F.R.A.). Il s'agit d'une inhibition des motoneurones alpha du soléaire (ECCLES et LUNDBERG - 1959) et d'après les travaux de BURKE et al. (1970) elle porte surtout sur les motoneurones alpha toniques.

Cette inhibition ipsilatérale du soléaire, s'accompagne d'une facilitation controlatérale et respecte les lois de l'innervation croisée (HUGON - 1967). Les effets observés chez l'homme sont similaires aux réponses mises en évidence chez le chat, par ROSENBERG (1970). D'après les travaux réalisés sur l'animal, la chaîne inhibitrice comprend trois interneurons (ECCLES et LUNDBERG - 1959, LUNDBERG - 1969, PINTER et al. - 1982). Cette chaîne inhibitrice est distincte de la chaîne excitatrice (ENGBERG et al. - 1968).

Le dernier interneurone de cette chaîne inhibitrice pourrait être l'interneurone Ia. Celui-ci est en effet stimulé par les afférences primaires par voie polysynaptique (FEDINA et HULTBORN - 1972). Les centres supra-segmentaires facilitent les I.P.S.P. au niveau de l'interneurone Ia (LUNDBERG et al. - 1962, HONGO et al. - 1969). Chez les paraplégiques où l'influence supraspinale est levée, l'inhibition réciproque est absente (DIMITRIJEVIC et NATHAN - 1967). LACERT et al. (1974), LACERT et al. (1975) observent, malgré des stimulations intenses une facilitation à 70 ms chez des sujets paraplégiques complets. De même, MORIN (1972) n'observe aucune inhibition à 70 ms du côté lésé chez les hémiparaplégiques atteints au niveau du lobule paracentral, et ceci, malgré des stimulations très intenses.

En faisant référence à ces travaux (MORIN - 1972, LACERT et al. - 1974) nous pouvons donc supposer, comme le font PIESIUR-STREHLOW et MEINCK (1980) que la voie inhibitrice segmentaire pour les motoneurons du soléaire a besoin d'une facilitation supraspinale pour s'exprimer. Ceci est en accord avec les données de la physiologie animale qui montre que le faisceau rubro-spinal et le faisceau pyramidal facilitent l'expression de la voie inhibitrice (PINTER et al. - 1982).

Chez les paraplégiques, les effets des afférences cutanées ne permettent peut être pas à l'interneurone Ia de décharger et d'inhiber de ce fait les motoneurons du soléaire.

Après stimulation percutanée des fibres de bas seuil du nerf sural, la facilitation des réponses apparaît de façon très

significative chez des sujets paraplégiques complets. Comme l'allure et le degré de facilitation sont comparables aux résultats observés chez les valides, il nous semble possible de conclure que chez ces derniers, la facilitation qui culmine entre 70 et 90 ms est bien un phénomène spinal.

Il reste à préciser la nature segmentaire ou intersegmentaire de cette facilitation.

II- EFFETS SUR LE REFLEXE H D'UNE STIMULATION CUTANEE DE FAIBLE INTENSITE DE LA MAIN IPSILATERALE ET DU PIED CONTRALATERAL.

A la suite d'une stimulation nociceptive appliquée sur le territoire cutané du nerf sural, HUGON (1967) observe, avec une latence de 100 à 120 ms, une inhibition du réflexe H du côté ipsilatéral et une facilitation du côté contralatéral. Il ne décèle aucun effet croisé consécutif à la stimulation non douloureuse du nerf sural.

DELWAIDE et al. (1981-a) en étudiant les effets d'une stimulation surale d'intensité croissante, observent pour des intensités faibles, deux maxima de facilitation (à 60-80 ms pour le 1er, à 150 ms pour le 2ème) similaires du côté ipsi et contralatéral.

Quatre-vingts ms après une stimulation cutanée, nous avons, au cours d'une première expérience chez le sujet valide, procédé à l'enregistrement des effets ipsi et contralatéraux afin d'en déterminer l'importance relative. La possibilité d'obtenir une facilitation prenant son origine au niveau de la main ipsilatérale a été testée au cours de la même expérience. Le décours temporel des effets d'une stimulation cutanée de la main a été examiné lors d'une seconde manipulation.

Les effets des mêmes stimulations ont été parallèlement testés chez quelques sujets spinaux.

1- Stimulation appliquée au niveau de la main, du pied ipsi et du pied contralatéral : sujets valides

- Protocole expérimental :

Douze sujets des deux sexes se sont prêtés à nos expériences.

Dans un ordre pseudo-aléatoire, le sujet reçoit toutes les 10 secondes une stimulation cutanée de nature tactile sur le bord externe du pied ipsilatéral par rapport au réflexe H, sur le bord externe du pied contralatéral ou au niveau de la main ipsilatérale (sur le territoire cutané recouvrant le 1er interosseux dorsal). La stimulation réflexogène (réflexe H) est délivrée 80 ms après le début de la salve cutanée.

Lors de chaque série, nous enregistrons un réflexe H, non conditionné, qui nous servira de référence.

Pour chaque condition expérimentale, nous enregistrons 24 mesures par sujet, soit 3 blocs de 8 mesures.

- Résultats :

Le tableau -III- récapitule l'ensemble des résultats exprimés en pourcentage de la réponse H maximale et la figure -4- en donne une illustration graphique.

Une première analyse de variance à trois facteurs croisés (bloc, condition, sujet) indique :

. un effet du facteur condition de stimulation ($F_{3/33} = 32,43, p < .001$)

. une homogénéité des réponses des sujets dans les différentes conditions testées (interaction sujet x condition : $F_{33/1008} < 1, N.S.$)

. une variabilité de l'effet des conditions de stimulations suivant les blocs (interaction bloc x condition : $F_{6/66} = 3,40, p < .01$).

Tableau III

Site stimulé	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	Facilitation moyenne
Pied ipsilatéral	6,2 %	4 %	7,7 %	6 %
Pied contralatéral	2,6 %	2 %	5 %	3,2 %
Main ipsilatérale	3 %	1,2 %	0,8 %	1,7 %

Evolution temporelle de la facilitation cutanée (ΔH en pourcentage de la réponse réflexe H maximale) en fonction du site stimulé : sujets valides.

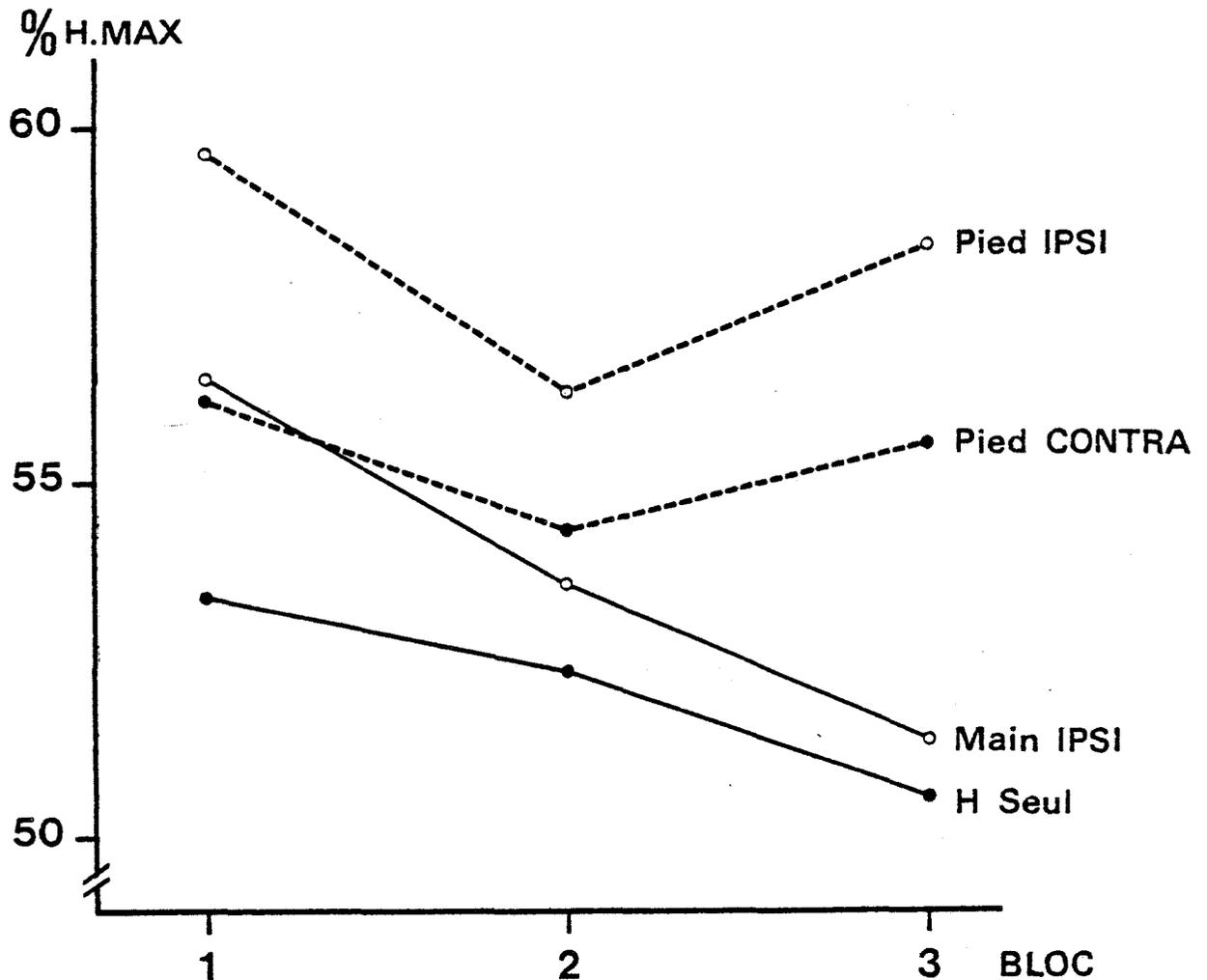


Figure 4

Evolution temporelle des réponses réflexes en fonction du site stimulé : résultats obtenus chez les sujets valides.

L'évolution parallèle des réponses recueillies après stimulation des pieds contraste avec celle obtenue après stimulation de la main.



Des analyses plus fines permettent de préciser que :

- chacune des conditions de stimulations diffère significativement des autres ($F_{1/11} > 7,33$, $p < .025$ dans tous les cas).

La facilitation (ΔH) du pied ipsilatéral atteint 6 %, celle du pied contra- 3,2 % et celle de la main 1,7 %.

- l'évolution temporelle de la facilitation n'est pas la même suivant que la stimulation cutanée est délivrée au niveau des pieds d'une part et de la main d'autre part.

Interactions partielles bloc x condition :

- . pied ipsi, pied contra $F_{2/22} < 1$, N.S.
- . pied ipsi, main $F_{2/22} = 6,50$, $p < .01$
- . pied contra, main $F_{2/22} = 6,22$, $p < .01$.

En effet, la facilitation aurait tendance à diminuer lorsqu'il s'agit de la main, ce qui n'est pas le cas lorsqu'il s'agit des membres inférieurs. Cette diminution n'atteint toutefois pas le seuil de signification.

- Commentaires :

Après stimulation surale du côté controlatéral, DELWAIDE et al. (1981-a) mettent en évidence une facilitation motoneurale. Nous avons, lors de notre expérimentation, précisé l'importance relative de cette facilitation en la comparant à celle obtenue du côté ipsilatéral.

Une stimulation cutanée de faible intensité appliquée au niveau de la main ipsilatérale facilite également les motoneurones spinaux du muscle soléaire. Ces résultats démontrent que les effets cutanés ne se réduisent pas à une action au niveau segmentaire bien que l'on ne puisse pas à partir des données obtenues chez des sujets valides préciser la nature médullaire ou supra-médullaire des circuits impliqués.

2- Courbe de récupération après une stimulation cutanée délivrée au niveau de la main ipsilatérale : sujets valides

Ayant constaté une facilitation motoneuronale 80 ms après une stimulation cutanée non douloureuse appliquée au niveau de la main sur le territoire recouvrant le 1er interosseux dorsal, nous avons examiné le décours temporel des effets d'une telle stimulation.

- Protocole expérimental :

Onze sujets des deux sexes ont participé à nos expériences. Nous avons exploré les délais suivants : 20 - 50 - 70 - 80 - 100 et 120 ms.

Nous enregistrons une réponse par délai et par série. Nous recueillons une mesure du réflexe H sans stimulation cutanée conditionnante lors de chaque série.

Dans un ordre pseudo-aléatoire, nous commençons la série suivante à un délai différent. Après 7 séries constituant un bloc de réponses, chaque délai a été exploré en premier.

Nous avons enregistré 21 mesures par délai et par sujet.

- Résultats :

Pour chaque sujet, les réponses recueillies sont rapportées à la réponse réflexe H maximale. La figure -5- présente l'ensemble des résultats en fonction des délais.

Nous avons effectué une analyse de variance à 3 facteurs croisés (bloc, condition, sujet). Cette analyse n'indique aucune différence significative entre les conditions de stimulation ($F_{6/60} : 1,10$, N.S.).

On n'enregistre donc pas de facilitation cutanée et ceci quel que soit le délai examiné.

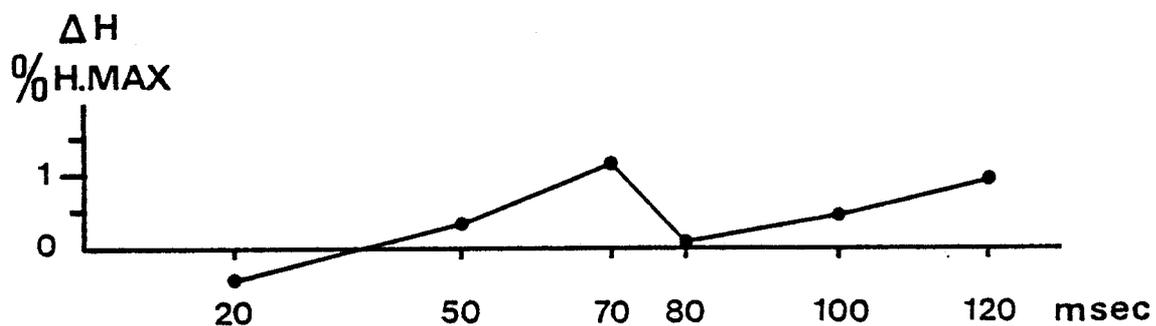


Figure 5

Courbe de récupération après une stimulation cutanée délivrée au niveau de la main ipsilatérale : sujets valides.

L'analyse de variance ne fait apparaître aucun effet significatif de la stimulation cutanée sur le réflexe H aux différents délais testés.

- Commentaires :

Ces résultats ne confirment pas la facilitation des motoneurones spinaux constatée lors de l'expérimentation précédente après stimulation appliquée au niveau de la main : la facilitation, alors observée, avait tendance à diminuer.

Nous pensons qu'une éventuelle habitude pourrait rendre compte de la divergence entre les résultats, d'autant plus qu'un seul bloc de mesures, recouvrant l'ensemble des délais, comporte 42 réponses conditionnées (C + H) contre 8 lors de l'expérience précédente. Pour cette raison, nous avons effectué une nouvelle analyse en ne considérant que les 6 premières séries de mesures : les résultats ne révélant aucune évolution temporelle des réponses, l'hypothèse d'habitude n'est donc pas démontrée.

3- Effets sur le réflexe H d'une stimulation cutanée contralatérale : sujets à section médullaire complète

D'après DELWAIDE et al. (1981-a) le fait qu'après une stimulation cutanée des fibres tactiles du nerf sural, on observe une facilitation aussi bien du côté ipsilatéral que contralatéral, serait un argument en faveur d'une boucle suprasegmentaire, les effets segmentaires croisés étant supposés inverses. La latence de cette facilitation est compatible avec un effet supraspinal.

Afin de tester cette hypothèse, nous avons exploré sur un sujet paraplégique et sur un sujet quadriplégique, les effets d'une stimulation cutanée surale sur le réflexe H au délai 80 ms. Les paramètres de stimulation sont identiques à ceux utilisés chez les valides.

- Protocole expérimental :

. sujet paraplégique de niveau D6

Pour nous assurer de la similitude des stimulations cutanées du côté ipsi- et contralatéral par rapport à la jambe testée, nous avons placé les électrodes de stimulation cutanée sur le bord latéral du pied droit et nous avons fixé les

électrodes de stimulation réflexogène au niveau du creux poplité, sur la jambe droite et sur la jambe gauche.

En utilisant un ordre pseudo-aléatoire, nous avons enregistré 20 réponses réflexogènes non précédées de stimulation cutanée, 20 réponses conditionnées du côté ipsilatéral et 20 réponses conditionnées du côté controlatéral.

. sujet quadriplégique de niveau C7

Devant l'impossibilité d'appliquer un stimulus réflexogène au niveau du creux poplité de la jambe gauche (présence d'une phlébite) nous avons stimulé le bord latéral du pied gauche et délivré le réflexe H au niveau du creux poplité de la jambe droite. De ce fait, nous n'avons pu comparer les côtés ipsi et contralatéral.

Nous avons dû interrompre l'expérience au bout de 7 réponses contrôles et 7 réponses conditionnées (C + H).

- Résultats :

. sujet paraplégique :

Le réflexe H enregistré du côté ipsilatéral est facilité de manière significative à $p < .001$ (t de Student pour échantillons de faible effectif). L'amplitude moyenne de la facilitation est de 6,1% par rapport à la réponse H maximale.

Le réflexe H enregistré du côté controlatéral est également facilité de manière significative à $p < .01$. L'amplitude moyenne de la facilitation est de 9,3% par rapport à la réponse H maximale.

. sujet quadriplégique :

L'augmentation d'amplitude de la réponse de 8,4% par rapport à la réponse H maximale n'est pas significative à $p \leq .05$.



- Commentaires :

Nos résultats démontrent que la stimulation cutanée contralatérale facilite le réflexe H chez un sujet paraplégique complet. De ce fait, nous pouvons considérer que les effets facilitateurs bilatéraux ne constituent absolument pas un argument en faveur des boucles réflexes supraspinales.

4- Effets sur le réflexe H d'une stimulation cutanée appliquée au niveau de la main : sujet quadriplégique.

Les afférences cutanées, stimulées par un choc électrique appliqué au niveau de la main, pourraient être à l'origine de réflexes impliquant les structures supra-spinales et agissant en retour sur le niveau spinal. Nous avons voulu éprouver cette hypothèse en stimulant le territoire cutané de la main, territoire de niveau métamérique sous lésionnel, chez un sujet quadriplégique (niveau C7).

- Protocole expérimental :

La stimulation cutanée est délivrée sur la pulpe du V^eème doigt, territoire de niveau métamérique C8.

Dans un ordre pseudo-aléatoire, nous enregistrons soit une réponse réflexe de référence, soit une réponse réflexe précédée d'une stimulation cutanée. Le délai entre la stimulation cutanée et le réflexe H est fixé à 80 ms.

Nous avons enregistré 24 réponses de référence et 24 réponses précédées d'une stimulation cutanée.

- Résultats :

En comparant les deux conditions expérimentales, chacune comprenant 24 mesures, nous ne décelons aucune différence significative à $p \leq .05$ (t de Student pour échantillons de faible effectif).

Afin de déceler une éventuelle évolution temporelle nous avons regroupé les résultats par bloc. Le premier bloc comprend

les 8 premières mesures effectuées dans chaque condition expérimentale, le deuxième bloc comprend les 8 suivantes et le troisième bloc les 8 dernières. Nous constatons alors que les mesures du premier bloc présentent une différence significative. L'amplitude moyenne de cette facilitation est égale à 2,8% de la réponse H maximale. Lors du deuxième et du troisième bloc, les différences ne sont plus significatives.

- Commentaires :

Nos résultats, considérés avec prudence du fait qu'il s'agit d'une observation unique et d'effets peu marqués, renforcent néanmoins l'idée d'un effet transmis directement vers les motoneurones spinaux.

Discussion :

La stimulation des fibres cutanées de bas seuil du nerf sural entraîne, chez les valides et chez le sujet paraplégique une facilitation controlatérale du réflexe H, au délai 80 ms. Ceci nous permet d'exclure pour expliquer ce phénomène, l'intervention d'une boucle réflexe longue supra-médullaire.

La facilitation observée à 80 ms chez les valides, après stimulation cutanée appliquée au niveau de la main pourrait correspondre au relèvement d'excitabilité signalé par PIESIUR-STREHLOW et MEINCK (1980); MEINCK et al. (1981), au niveau des motoneurones lombo-sacrés après stimulation de différentes surfaces cutanées du corps (dont le membre supérieur). Après étude de la latence des effets en fonction des parties corporelles stimulées, les auteurs suggèrent une action transmise par la voie propriospinale.

Les différences entre l'évolution temporelle des réponses en fonction du site stimulé nous font suspecter une habitude au niveau de la main. Les résultats obtenus par d'autres auteurs, à l'aide de techniques différentes ne nous permettent pas de conclure : très souvent le nombre de réponses après stimulation cutanée est très limité (6 à 9 dans les expériences de PIESIUR-STREHLOW et MEINCK - 1980) ou bien la stimulation cutanée est très intense,

de nature douloureuse (GASSEL et OTT - 1973). Pourtant, des altérations progressives de l'amplitude des réponses consécutives à des stimulations cutanées ont déjà été mises en évidence. Par exemple, chez des chats spinaux, BUCHWALD et al. (1965) étudient les phénomènes d'habituation au niveau des réflexes de flexion. En stimulant au niveau des récepteurs cutanés, ces auteurs observent une habituation comparable à celle obtenue après stimulation électrique des fibres nerveuses d'origine cutanée. Ceci leur permet d'éliminer le rôle que pourrait jouer une adaptation au niveau des récepteurs. WICKELGREN (1967) observe également une réduction progressive des réponses réflexes au niveau des motoneurones spinaux innervant le muscle soléaire après stimulation cutanée chez le chat spinal.

Tous ces auteurs excluent l'hypothèse d'une déplétion au niveau des transmetteurs synaptiques; en effet, l'habituation est plus rapide lorsque la stimulation est faible.

Des habituations, au niveau des réflexes de flexion, ont également été mises en évidence après stimulation cutanée chez des paraplégiques complets (DIMITRIJEVIC et NATHAN - 1970).

Signalons que l'intensité utilisée lors de nos expérimentations, pour stimuler la surface cutanée au niveau de la main est très faible (toujours inférieure à 1 mA), elle est nettement inférieure à l'intensité utilisée pour stimuler le nerf sural (environ 2,5 mA).

III- EFFETS TARDIFS D'UNE STIMULATION CUTANÉE CONDITIONNANTE SUR L'AMPLITUDE DU RÉFLEXE DE HOFFMANN.

L'observation de la courbe des résultats obtenus par DEMAIRE (1980) révèle un redressement non significatif de l'amplitude du réflexe H pour un délai égal à 200 ms. DELWAIDE et al. (1981-a) quant à eux, observent une première facilitation avec un maximum entre 60 et 80 ms puis une deuxième facilitation à 150 ms environ.

Chez les auteurs cités, le nombre de délais examinés après 200 ms est trop limité pour cerner avec précision les effets tardifs d'une stimulation cutanée. Pour les mettre en évidence, nous avons étudié des délais plus rapprochés chez des sujets valides.

Nous avons ensuite étudié ces effets tardifs chez 4 sujets paraplégiques complets. Pour ces derniers, les séances ne peuvent être trop longues, aussi bien le nombre de délais explorés chez ces patients a-t-il été réduit.

- Protocole expérimental :

. Sujets valides :

L'intervalle entre le choc cutané et la stimulation réflexogène varie de 80 à 500 ms, selon 14 délais répartis au hasard dans une série. A chaque délai, nous recueillons un bloc de trois mesures; après une série de trois mesures couvrant l'ensemble des délais, nous commençons une nouvelle série à un délai décalé par rapport à la série précédente en sorte que la série des délais est explorée au cours de l'expérience selon un plan en carré latin.

Lors de chaque série, nous enregistrons 2 blocs de 3 mesures du réflexe H sans stimulation cutanée conditionnante. Ces réponses nous serviront de référence par rapport aux valeurs C + H.

Dix sujets ont subi 7 séries de 3 mesures par délai, soit 21 mesures pour un délai et 42 mesures pour le réflexe H de référence.

Deux sujets ont subi 6 séries de 3 mesures par délai, soit 18 mesures pour un délai et 36 mesures pour le réflexe H de référence.

. sujets paraplégiques :

Quatre sujets paraplégiques complets ont participé à nos expériences.

Dans un ordre pseudo-aléatoire nous avons exploré les délais suivants : 10 - 50 - 100 - 150 - 200 - 300 - 500 ms. Nous enregistrons une mesure par délai et par série. Lors de chaque série couvrant l'ensemble des délais , nous enregistrons une réponse réflexe H non précédée d'une stimulation cutanée. La stimulation cutanée conditionnante et la stimulation réflexogène sont appliquées du même côté sur le membre inférieur.

Nous avons enregistré 16 mesures par délai chez 2 sujets et 8 mesures par délai chez 2 autres sujets.

- Résultats :

. sujets valides :

Nous avons calculé la moyenne, la variance et l'écart-type par sujet et par délai.

Afin de permettre la sommation des résultats individuels, nous avons exprimé les résultats en notes réduites en utilisant comme référence la moyenne et l'écart-type des réponses réflexes H non précédées d'une stimulation cutanée.

Dans le tableau -IV -, nous avons regroupé l'essentiel des résultats : moyennes réduites des réponses H conditionnées et erreur-standard. Les variations des réponses H conditionnées sont exprimées en pourcentage des réponses H maximales que nous avons recueillies au début et à la fin de chaque expérience selon la formule suivante :

$$\Delta H = \frac{H \text{ conditionné} - H \text{ non conditionné}}{H \text{ maximal}} \times 100$$

La courbe obtenue à partir de ces résultats montre des différences significatives ($\bar{\alpha} p \leq .05$ au t de Student pour comparaison entre les moyennes obtenues à chaque délai) entre les réponses réflexes obtenues après stimulation du nerf sural (figure -6-).

Tableau IV

Délai	Moyenne réduite Mi.	Erreur-Standard	Pourcentage de H maximum
80	0,6550	0,1443	5,22
100	0,3481	0,1320	2,48
120	0,2890	0,1403	2,18
140	0,2668	0,1453	2,14
160	0,2048	0,1237	2
180	0,3897	0,1334	3,18
200	0,2972	0,1383	2,32
220	0,3247	0,1690	2,83
240	0,2808	0,1580	2,43
260	0,1717	0,1540	1,50
280	0,4360	0,1760	3,57
300	0,3738	0,2259	2,68
350	0,1651	0,1557	1,55
500	0,0309	0,1598	0,7

Variations de la réponse H sous l'effet d'une stimulation du nerf sural

(résultats de 12 sujets valides)



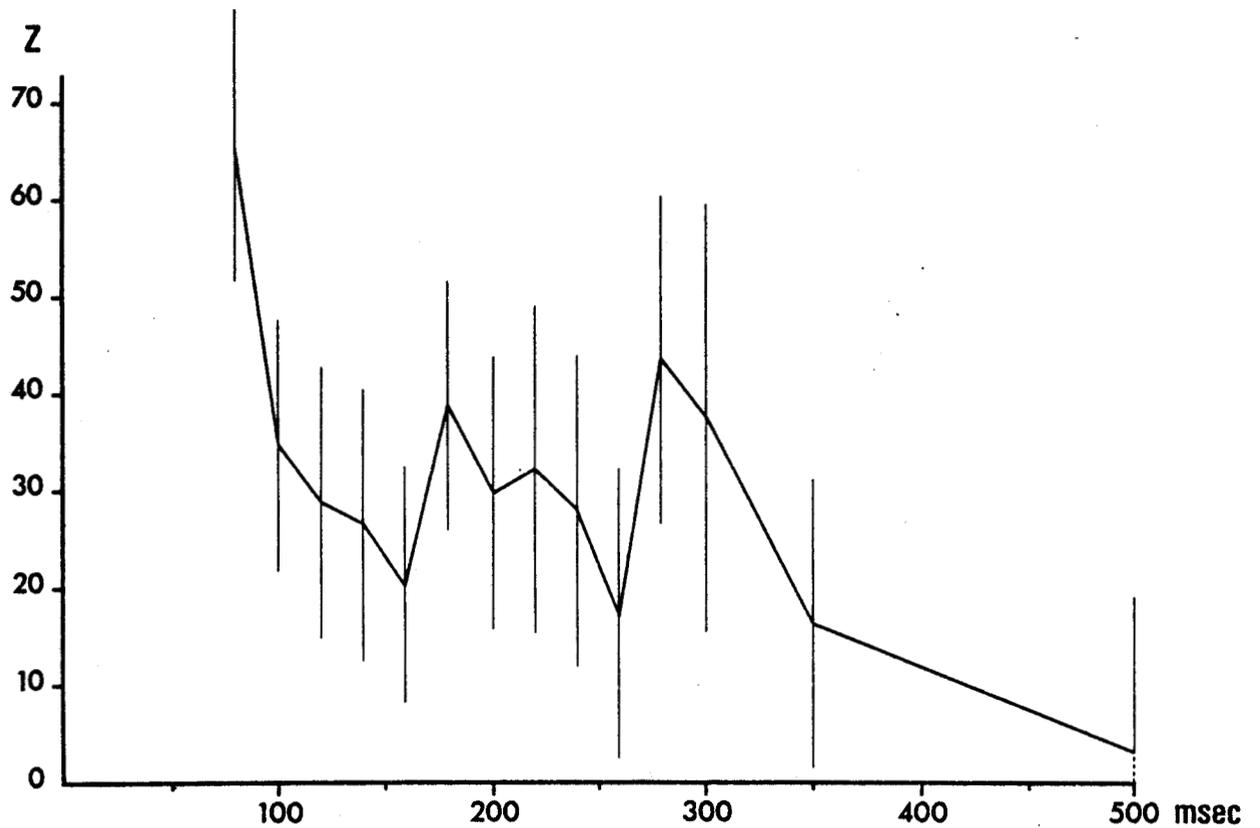


Figure 6

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 chez les sujets valides.

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



On observe notamment :

- . Une dépression significative aux points : 100 - 120 - 140 - 160 par rapport au point 80, point d'amplitude maximale de la courbe C + H.
- . Un relèvement significatif au point 180 par rapport au point 160.
- . Une dépression significative entre le point 180 et le point 260.
- . Un relèvement significatif au point 280 par rapport au point 260.
- . Une dépression significative entre le point 280 et les points 350 et 500.

A partir de ces résultats, nous pouvons dégager l'allure générale de la courbe entre les délais 80 et 500 ms. Après une facilitation marquée à 80 ms, le retour vers le niveau de référence (à 500 ms) est perturbé par "une double facilitation tardive" à 180 ms et à 280 ms.

L'examen des courbes individuelles comparées à la courbe moyenne des 12 sujets, nous incite cependant à formuler quelques remarques. La facilitation tardive, variable en amplitude suivant les individus, n'apparaît pas au délai 180 ms avec la précision que pourrait laisser supposer le tracé de la courbe moyenne. Celle-ci regroupant l'ensemble des résultats si elle permet de réduire les influences non contrôlées, ne doit cependant pas nous faire oublier la variabilité en amplitude et en latence du phénomène étudié.

. sujets paraplégiques :

Le nombre limité de mesures par délai et le nombre restreint de sujets testés nous interdisent toute analyse précise.

La sommation des résultats effacerait les caractéristiques des réponses de chaque sujet, c'est pourquoi nous préférons discuter à partir de courbes individuelles (figure -7-).

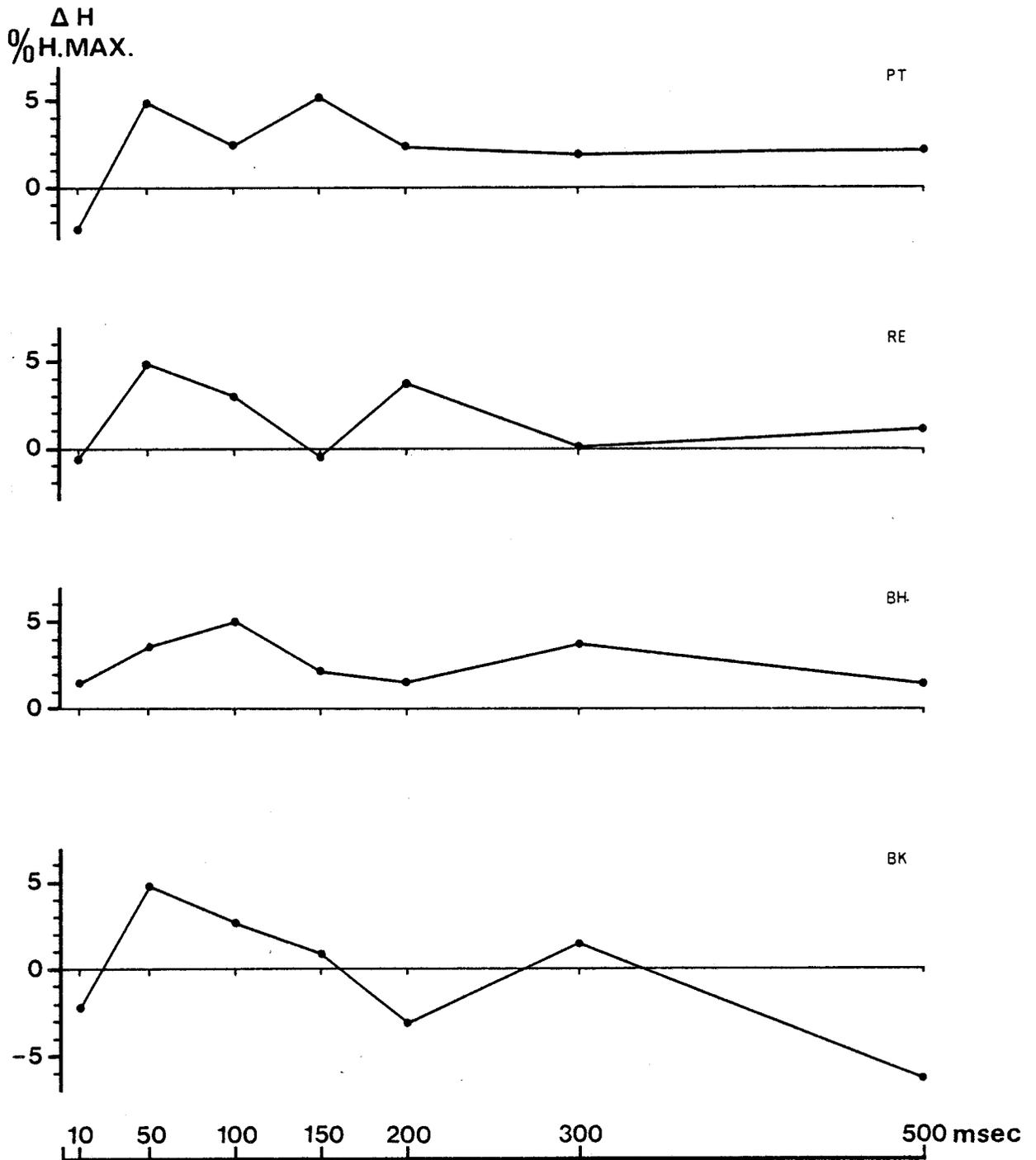


Figure 7

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 chez 4 sujets paraplégiques complets.



Aux délais 50-100 ms, le relèvement de la courbe d'excitabilité est constant chez les 4 paraplégiques; les résultats sont analogues à ceux observés lors de l'expérimentation effectuée chez les paraplégiques, aux délais 20 à 120 ms.

Chez tous les sujets, le retour vers le niveau de référence est altéré par une 2^{ème} facilitation. Celle-ci apparaît à des délais variables suivant les sujets, atteignant son amplitude maximale vers 150 ms chez un sujet (P.T.), elle culmine à 300 ms chez un autre sujet (B.H.).

Les délais explorés ne sont pas suffisamment rapprochés pour faire apparaître d'éventuelles facilitations de durée brève.

- Discussion :

Chez les sujets valides, GASSEL et OTT (1970) ont testé les effets d'une stimulation cutanée sur le réflexe T du soléaire. Ils observent une double facilitation. Pour ces auteurs, le premier relèvement qui apparaît vers 100 ms serait dû aux effets des afférences cutanées du groupe II, le deuxième, signalé entre 150 et 250 ms, serait engendré par les fibres cutanées du groupe III; ils n'excluent nullement l'intervention possible d'une boucle spino-bulbo-spinale. DELWAIDE et al. (1981-a) pour rendre compte de la facilitation observée à 150 ms sur les tracés C + H suggèrent la participation d'une boucle réflexe longue.

D'après nos résultats, toujours chez des sujets valides après une stimulation cutanée non douloureuse, le retour au niveau initial serait perturbé par deux phases de facilitation. Ceci nous conduit à envisager un phénomène oscillatoire au niveau du système neuro-musculaire. Les sources d'un tel mécanisme rythmique peuvent être recherchées, soit au niveau d'une possible perturbation de la boucle gamma, soit au niveau des centres supra-médullaires (boucles longues), soit au niveau d'une activité oscillatoire au niveau des interneurons médullaires.

Les résultats, certes limités, obtenus chez des sujets paraplégiques, nous incitent à rejeter l'origine supra-médullaire des facilitations tardives.

DISCUSSION GENERALE.

Notre travail a pour objectif principal d'aborder le problème de l'origine médullaire ou supramédullaire de la facilitation observée aux délais 70-90 ms après une stimulation cutanée de faible intensité appliquée sur le territoire innervé par le nerf sural. Nous étudions en outre les effets tardifs d'une telle stimulation. Les résultats obtenus après stimulation cutanée délivrée au niveau de la main précisent la nature segmentaire ou intersegmentaire des effets.

Après avoir discuté de la nature médullaire des effets, nous nous intéresserons plus particulièrement au problème soulevé par les facilitations tardives apparues après stimulation cutanée ; puis nous essaierons d'entrevoir les rapports pouvant exister entre ces facilitations enregistrées dans les courbes C + H avec celle de la courbe H + H et la réponse réflexe M2.

I- NATURE MEDULLAIRE DE LA FACILITATION OBSERVEE SUR LES TRACES

C + H AUX DELAIS 70-90 ms

Les résultats établissent clairement que la facilitation surale du réflexe de HOFFMANN, enregistrée du côté ipsilatéral, est présente chez des sujets dont la moëlle est totalement isolée des centres supraspinaux. Cet accroissement d'excitabilité est un phénomène constant puisque nous l'avons observé sur chacun des 9 sujets, et important puisque sa valeur moyenne entre 50 et 120 ms est égale à 5,9 % de H maximal, ce qui représente un accroissement de 11,9 % de la valeur du réflexe de référence. De telles valeurs sont très proches de celles enregistrées par DEMAIRE (1980) sur des sujets valides et les délais auxquels se manifeste ce phénomène sont compatibles avec les résultats décrits par HUGON (1967), DELWAIDE et al. (1981-a).

Ces résultats nous amènent à conclure que la facilitation cutanée enregistrée chez des sujets valides aux mêmes délais est bien un phénomène spinal.

D'après DELWAIDE et al. (1981-a), l'allure de la courbe d'excitabilité observée après stimulation surale du côté contralatéral est similaire à celle obtenue du côté ipsilatéral. Nous avons mis en évidence une amplitude moindre du côté contralatéral. Cette facilitation est retrouvée chez un sujet à section médullaire complète. Nos résultats indiquent également que des effets intersegmentaires facilitent les motoneurones spinaux au délai 80 ms.

Des effets similaires au niveau des motoneurones du soléaire, provenant de différents points du corps doivent être véhiculés par une voie commune jusqu'au niveau segmentaire. Les caractéristiques de la voie propriospinale sont compatibles avec une telle fonction.

Les mécanismes segmentaires pouvant altérer l'excitabilité du pool des motoneurones spinaux interrogé par le réflexe H peuvent être recherchés au niveau des circuits de RENSHAW, de la boucle gamma, des possibilités d'inhibition présynaptique et des circuits interneuroniques.

1- Hypothèse d'une intervention des circuits de RENSHAW

Les fibres musculaires du soléaire, dont nous enregistrons l'activité, sont innervées principalement par les motoneurones alpha toniques. Ces derniers, lors de leur activité, subissent un contrôle rétro-actif inhibiteur par l'intermédiaire des cellules de RENSHAW. Comme la stimulation cutanée est infraliminaire pour tout réflexe dans le soléaire, nous ne pouvons invoquer une action du circuit de RENSHAW consécutive à une activité des motoneurones alpha toniques. Cette action récurrente serait d'ailleurs freinatrice.

Chez le sujet valide, les afférences cutanées ont une action facilitatrice sur les cellules de RENSHAW (RYALL et PIERCEY - 1971), elle se traduit par une inhibition des motoneurones alpha,

gamma et de l'interneurone Ia. D'après VEALE et al. (1973), l'effet global aboutit à un effet régulateur entre les agonistes et les antagonistes, jouant un rôle important dans la stabilisation de l'attitude. Les cellules de RENSHAW en inhibant l'interneurone Ia permettent aux muscles antagonistes de réagir rapidement en cas de déséquilibre.

Nous ne pensons pas que l'activité des cellules de RENSHAW qui, dans certaines conditions, assure une balance régulatrice entre l'excitabilité des agonistes et des antagonistes puisse rendre compte de la facilitation (ou d'un accroissement de cette facilitation) observée chez les valides. En effet cette facilitation est également observée chez des sujets spastiques qui ne présentent plus de modulation de l'inhibition récurrente (VEALE et al. - 1973, CASTAIGNE et al. - 1978).

2- Hypothèse d'une action des afférences cutanées sur les motoneurones spinaux par l'intermédiaire de la boucle gamma

D'après DELWAIDE et al. (1981-a), les afférences cutanées d'origine surale arrivent au niveau de la moëlle 18,1 ms après la stimulation. Envisageant une action des afférences cutanées sur la boucle gamma, HUGON (1967) fait référence aux travaux de HAGBARTH (1952), de ELDRED et HAGBARTH (1954). Ces auteurs soulignent la grande sensibilité des motoneurones gamma à la stimulation cutanée.

Pour APPELBERG et al. (1977) les afférences cutanées auraient une action facilitatrice sur les motoneurones gamma dynamiques. Dans ces conditions, les effets exercés en retour sur les motoneurones alpha par l'intermédiaire des fibres Ia se feraient sentir environ 50-60 ms après le choc cutané. Comme la stimulation H teste les motoneurones avec une latence de 15 ms, nous pouvons estimer que les effets facilitateurs provoqués par la boucle gamma devraient apparaître au niveau des courbes C + H lorsque la stimulation cutanée précède le réflexe H de 35 à 45 ms. Ceci paraît

compatible avec les résultats obtenus. Cependant, du fait des effets inhibiteurs des afférences Ia sur les muscles antagonistes, ce mécanisme ne semble pas pouvoir expliquer les effets facilitateurs observés au niveau du soléaire ipsilatéral, controlatéral et sur le jambier antérieur (DELWAIDE et al. - 1981-a).

3- Action des afférences cutanées sur les mécanismes de l'inhibition présynaptique

Le réflexe H explore l'excitabilité de l'arc monosynaptique ; les variations d'amplitude observées peuvent être attribuées, d'une part aux variations de l'excitabilité des motoneurones spinaux, d'autre part aux influences s'exerçant au niveau présynaptique sur les afférences Ia. Chez les sujets valides, un interneurone, sous contrôle supraspinal serait responsable de l'inhibition présynaptique. Chez les sujets spastiques, cet interneurone, privé de l'influence des centres supérieurs, serait moins actif et de ce fait, il y aurait une levée importante de l'inhibition présynaptique. Celle-ci serait en partie responsable de l'hyperréflexie observée chez les sujets spastiques (DELWAIDE - 1973).

Une action dépressive sur les mécanismes de l'inhibition présynaptique à partir des afférences cutanées de bas seuil a déjà été proposée par LUND, LUNDBERG et VYCKLICKY (1965), elle pourrait expliquer, chez les personnes valides, une augmentation de l'efficacité de la stimulation électrique test ; chez les paraplégiques, cette levée de l'inhibition présynaptique due à la perte de l'influence supra-spinale est permanente. Elle ne peut rendre compte de la facilitation.

4- Les voies interneuroniques

Les travaux de LUNDBERG (1969) et de ROSENBERG (1970) sans remettre en cause les effets flexogènes des messages cutanés, ont mis en évidence des effets facilitateurs au niveau des motoneurones

des extenseurs. Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse de ECCLES et LUNDBERG (1959), HOLMQUIST et LUNDBERG (1961). Ces auteurs suggèrent qu'un pool de motoneurones peut recevoir à partir des mêmes afférences cutanées des influences facilitatrices et inhibitrices.

Récemment PINTER et al. (1982) en enregistrant les potentiels post-synaptiques des motoneurones alpha du gastrocnémien chez le chat, après stimulation des fibres cutanées de bas seuil du nerf sural, observent également ces deux types d'effets. Cependant, la plupart des motoneurones sont facilités. ROSENBERG (1970) en étudiant le même muscle, aboutit à la conclusion inverse.

La latence des effets facilitateurs est compatible avec une voie trisynaptique, en accord avec les travaux de LUNDBERG (1969). Une chaîne segmentaire, composée de trois interneurones, conduirait les effets inhibiteurs aux motoneurones spinaux (ROSENBERG - 1970, PINTER et al. - 1982).

Ces résultats confirment l'existence d'au moins deux chaînes interneuroniques conduisant les messages cutanés de bas seuil vers les motoneurones spinaux des muscles extenseurs. Certains motoneurones recevraient des influences excitatrices et inhibitrices, d'autres ne recevraient qu'un seul type d'influence.

Du point de vue fonctionnel, nous pouvons distinguer des effets facilitateurs et des effets inhibiteurs. Cependant, l'influence respective de ces effets cutanés est sensiblement différente au niveau d'un pool moteur suivant le type de motoneurones recrutés. La distribution des afférences cutanées n'est pas uniforme au niveau des motoneurones (ROSENBERG - 1970) ; la nature et l'importance des connexions entre les afférences cutanées et les motoneurones varient selon les unités motrices explorées. Après stimulation des fibres cutanées de bas seuil les motoneurones phasiques innervant les fibres musculaires à contraction rapide (type F : fast twitch ; type FR : fast resistant, suivant

la classification de BURKE - 1968) sont nettement plus facilités que les motoneurones alpha toniques innervant les fibres à contraction lente (type S : slow twitch ; BURKE - 1967).

Les motoneurones alpha toniques ont peu ou pas de connexions avec le dernier interneurone de la chaîne excitatrice. Par contre, les effets inhibiteurs sont très marqués au niveau de ces motoneurones (BURKE et al. - 1970). Cet ordre de recrutement au niveau d'un pool de motoneurones est en contradiction avec la loi d'HENNEMAN qui stipule que les motoneurones du noyau moteur sont recrutés d'après leur seuil d'excitabilité lui-même fonction de leur taille. Ce bouleversement de l'ordre de recrutement par les afférences cutanées, avec possibilité d'un contrôle séparé pour les motoneurones toniques et pour les phasiques a été mis en évidence par KANDA et al. (1977) ; ces derniers montrent qu'une facilitation des motoneurones alpha toniques provoquée par un étirement brusque peut être inhibée par une stimulation cutanée délivrée au niveau de la cheville ; au même instant les motoneurones alpha phasiques sont excités.

Le muscle soléaire, dont nous enregistrons l'activité électromyographique, est constitué d'environ 75 % de fibres musculaires à secousses lentes (type S) de type tonique et de 25 % de fibres musculaires à secousses rapides (type F et FR). Le réflexe H explore l'arc monosynaptique et de ce fait teste principalement les motoneurones alpha toniques, plus sensibles aux afférences Ia (le recrutement par les afférences Ia obéit à la loi d'HENNEMAN, bien entendu lorsque le réflexe n'est pas précédé d'un stimulus conditionnant cutané).

La présence, au niveau segmentaire, d'une chaîne interneuronique excitatrice pourrait rendre compte des effets facilitateurs observés au niveau des motoneurones spinaux après stimulation cutanée des fibres de bas seuil. Cette chaîne exercerait son influence en premier lieu au niveau des motoneurones alpha phasiques. Du point de vue fonctionnel, cette modification de l'excitabilité, favoriserait le recrutement des unités motrices phasiques lors des mouvements rapides et balistiques.

Chez l'animal, cette chaîne semble activée exclusivement par les afférences cutanées (LUNDBERG - 1969). Les centres supra-spinaux ont une action facilitatrice au niveau des interneurons formant la voie excitatrice (PINTER et al. - 1982). Les voies supraspinales (faisceau pyramidal et voie rubro-spinale surtout) paraissent emprunter les chaînes internunciales, excitatrice et inhibitrice, pour exercer un contrôle différencié sur les unités motrices rapides et lentes. Cette altération de l'ordre normal de recrutement permettrait une meilleure synchronisation lors de l'activité motrice.

La voie internunciale inhibitrice nécessite une stimulation cutanée légèrement plus intense (PINTER et al. - 1982), elle est activée par des afférences cutanées de bas seuil et de haut seuil (HONGO et al. - 1969) et subit une dépression tonique de la part de la voie réticulo-spinale. Cette inhibition s'exerce d'après ENGBERG et al. (1968) sur le premier interneurone de la chaîne segmentaire. Cette voie serait responsable de l'inhibition observée chez les valides à 50-80 ms après une stimulation de nature douloureuse.

Nous considérons les chaînes interneuroniques comme les derniers relais aboutissant au pool des motoneurons spinaux. Cependant, les effets tant contralatéraux qu'intersegmentaires doivent emprunter d'autres voies avant d'influencer ces chaînes internunciales. Ne pouvant faire référence à des structures supra-spinales, nous avons émis l'hypothèse d'une intervention du système propriospinal. Le détour par ce système permettrait de mieux comprendre le long délai nécessaire à l'expression des altérations de l'excitabilité motoneuronale. Nous pouvons estimer un délai au niveau spinal de 65 à 75 ms avant d'observer l'effet facilitateur maximal. Ce délai important est difficilement compatible avec un système segmentaire à trois interneurons, même si nous tenons compte des effets réverbérants possibles, des vitesses de conduction différentes au niveau des fibres cutanées et de la sommation

temporelle des effets. Le détour par le système propriospinal aurait l'avantage de permettre une intégration entre les informations provenant de sources différentes (centrales, intersegmentaires, périphériques). Ceci pourrait expliquer les variations observées au niveau des réponses réflexes suivant le contexte dans lequel ils sont étudiés. Par exemple, chez les sujets valides, la modulation interneuronale réalisée par l'intermédiaire de la voie propriospinale permet ou non l'accès des afférences périphériques vers les motoneurones. Ce contrôle est essentiel dans l'activité motrice. SCHOMBURG et al. (1981) montrent que des stimulations cutanées portées sur les pattes antérieures d'un chat spinal, évoquent au niveau des réflexes spinaux lombo-sacrés des facilitations ou des inhibitions qui sont dépendantes de la phase du cycle de la marche et indépendantes par rapport à la surface cutanée stimulée. Généralement des E.P.S.P. sont facilités au niveau des motoneurones recrutés lors de la phase active de la marche alors que des I.P.S.P. sont plus prononcés au niveau des motoneurones lors de la phase passive. Ces résultats suggèrent une assistance motrice de la part des afférences cutanées qui ne peut se réaliser que par l'intermédiaire de chaînes segmentaires ayant des effets opposés au niveau des motoneurones spinaux. D'après SCHOMBURG et al. (1981) l'accès alternatif vers la voie inhibitrice ou facilitatrice, en relation avec la phase active ou passive du cycle de la marche chez le chat spinal serait réalisé par le programme locomoteur spinal.

II- LES REponses TARDIVES : C + H, H + H et M2

Dans toutes nos expérimentations, l'intensité de la stimulation étant faible (inférieure à 3 mA), nous estimons avoir stimulé uniquement des fibres cutanées de gros calibre (fibres II). Les travaux de BOUREAU et al. (1978) ont montré que les fibres du groupe III ne sont mises en jeu que pour des intensités de l'ordre

35 à 50 mA. De ce fait, nous n'acceptons pas l'hypothèse de GASSEL et OTT (1970) attribuant les effets tardifs facilitateurs aux fibres du groupe III. Nos résultats obtenus aux délais tardifs chez les paraplégiques ne paraissent pas en faveur d'une boucle réflexe longue. Nous ne pouvons, par contre, à partir de nos résultats réfuter une perturbation de l'activité au niveau de la boucle gamma. Le choc cutané peut stimuler les motoneurones gamma plus petits et plus excitables que les motoneurones alpha, et en conséquence entraîner des modifications dans l'activité des récepteurs fusoriaux et dans les effets qu'ils exercent sur les motoneurones spinaux. Les décharges fusoriales sont particulièrement élevées lors de la phase de relaxation qui suit une contraction réflexe (SZUMSKI - 1974). La stimulation des motoneurones gamma, si elle n'entraîne pas de variation de tension détectable dans le muscle correspondant, provoque cependant une augmentation des influx véhiculés par les fibres afférentes des fuseaux neuromusculaires et de ce fait provoque une facilitation au niveau des motoneurones alpha. Nous avons déjà signalé les observations de DELWAIDE et al. (1981-a) qui décrivent au niveau de deux muscles antagonistes, le jambier antérieur et le soléaire, les mêmes effets facilitateurs à 150 ms. Ceci ne paraît pas compatible avec un effet des afférences Ia sur les motoneurones alpha, ces afférences exerçant une action inhibitrice sur les motoneurones antagonistes.

Les afférences cutanées pourraient activer une boucle réflexe au niveau des voies propriospinales, boucle qui serait susceptible d'engendrer une activité oscillatoire. Cette hypothèse a déjà été envisagée par STRASSBURG et al. (1980) pour rendre compte de la facilitation tardive observée sur les courbes H + H : le premier choc électrique peut activer des fibres cutanées de gros calibre et provoquer ainsi une facilitation tardive. D'après CRAYTON et RUED (1980), les tracés H + H ont une configuration plus complexe que celle généralement décrite ; ils observent des oscillations, variables suivant les sujets, avant le retour vers

le niveau de référence. Chez les spastiques, la phase de facilitation est plus précoce et plus ample que la normale ; pour STRASSBURG et al. (1980) une désinhibition tonique du système propriospinal pourrait expliquer ce fait. Ce relèvement observé en pathologie, sur les tracés H + H, contraste avec les réponses M2 recueillies chez des sujets atteints de lésions cérébrales. Pendant la phase aiguë, consécutive au traumatisme, les réponses M2 et les réflexes tendineux sont abolis ; après stabilisation les réponses M2 et T apparaissent simultanément (LEE et TATTON - 1978).

Ces résultats seraient en faveur d'une participation du système fusimoteur dans la genèse de la réponse M2. L'amplitude de cette composante est déprimée par anesthésie locale de la peau, de ce fait une coopération entre les afférences musculaires et cutanées a été postulée. GHEZ et SHINODA (1978) émettent l'hypothèse d'une action directe des afférences de type II du fuseau neuro-musculaire sur les motoneurones spinaux ou d'une manière indirecte en activant les motoneurones gamma dynamiques. Cette dernière éventualité avait déjà été suggérée par APPELBERG et al. (1977). Des convergences sur des interneurons communs entre les afférences musculaires du groupe II et les afférences cutanées ont été signalées (KNIFFKI et al. - 1981). Ces influences agiraient par l'intermédiaire de la boucle gamma. Ceci pourrait rendre compte du fait que, contrairement aux facilitations cutanées, la réponse M2 n'apparaît qu'au niveau du muscle perturbé.

RESUME ET CONCLUSION.

Notre travail a pour objectif principal de déterminer la nature spinale ou supra-spinale de la facilitation de l'arc monosynaptique observée 70 à 90 ms après une stimulation de faible intensité appliquée sur le territoire cutané du nerf sural.

L'examen chez des patients présentant des lésions médullaires complètes des modifications que ces afférences cutanées entraînent sur le réflexe de HOFFMANN nous a permis de retrouver une facilitation très significative. Cet accroissement d'excitabilité est un phénomène constant manifesté par chacun des 9 sujets et dont l'ampleur et le décours temporels sont comparables à ce que l'on observe chez les sujets valides; il nous semble donc possible de conclure que chez ces derniers, la facilitation qui culmine entre 70 et 90 ms est bien un phénomène spinal.

Chez les 12 sujets valides examinés, cette facilitation est également présente après stimulation surale délivrée sur le pied contralatéral à la stimulation réflexogène; toutefois l'accroissement d'amplitude est en moyenne plus marqué du côté ipsilatéral que du côté contralatéral (6% de la réponse H maximale contre 3,2%). Ces effets bilatéraux sont également enregistrés chez des sujets spinaux.

Afin de préciser la nature segmentaire ou intersegmentaire des phénomènes observés, des stimulations cutanées de faible intensité ont été appliquées au niveau de la main chez les sujets valides et chez un sujet quadriplégique. On retrouve là encore des effets facilitateurs du réflexe de HOFFMANN, bien que les résultats ne soient pas homogènes et doivent être considérés avec prudence, ils renforcent néanmoins l'idée d'un effet sur les motoneurones spinaux qui n'emprunterait que des voies intraspinales.

L'étude des effets tardifs, chez les sujets tant valides que paraplégiques, suggère que la facilitation observée vers 70-90 ms est suivie d'au moins une autre phase facilitatrice.

L'ensemble des résultats observés nous conduisent à envisager une mise en jeu du système propriospinal par les afférences cutanées, ce qui pourrait rendre compte de la latence des phénomènes observés, de leur caractère bilatéral et de la composante oscillatoire enregistrée aux délais plus tardifs.

L'enregistrement de plusieurs phases de facilitation aux délais tardifs entre la stimulation cutanée et la stimulation réflexogène permet d'éclairer le rôle éventuel des afférences cutanées dans la genèse du rebond observé sur les tracés H + H et leur participation dans l'élaboration d'une réponse M2 après perturbation de la contraction musculaire. De plus, les résultats recueillis après stimulation cutanée chez les paraplégiques, suggèrent que l'explication des effets tardifs ne doit pas nécessairement faire référence aux structures supérieures.

BIBLIOGRAPHIE

- APPELBERG, B., JOHANSSON, H. and KALISTRATOV, G. (1977)
The influence of group II muscle afferents and low threshold skin afferents on dynamic fusimotor neurones to the triceps surae of the cat. *Brain Res.*, 132, 153-158.
- BATHIEN, N., BOURDARIAS, H., SINGER, B. et MAHOUDEAU, D. (1970)
Analyse électrophysiologique du réflexe cutané de défense du membre inférieur : approche d'une interprétation du signe de Babinski. *Rev. Neurol.* (Paris), 123, 418-423.
- BATHIEN, N. and BOURDARIAS, H. (1972)
Lower limb cutaneous reflexes in hemiplegia. *Brain*, 95, 447-456.
- BATHIEN, N. et HUGON, M. (1964)
Etude, chez l'homme, de la dépression d'un réflexe monosynaptique par stimulation d'un nerf cutané. *J. Physiol.* (Paris), 56, 285-286.
- BONNET, M. and REQUIN, J. (1982)
Long loop and spinal reflexes in man during preparation for intended directional hand movements. *J. Neurosci.*, 2, 90-96.
- 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.
- BUCHWALD, J., HALAS, E. and SCHRAMM, S. (1965)
Progressive changes in efferent unit responses to repeated cutaneous stimulation in spinal cat. *J. Neurophysiol.*, 28, 200-215.
- BURKE, R. (1967)
Motor unit types of cat triceps surae muscle. *J. Physiol.* (London), 193, 141-160.

- BURKE, R. (1968)
Firing patterns of gastrocnemius motor units in the decerebrate cat. *J. Physiol.* (London), 196, 631-654.
- BURKE, R., JANKOWSKA, E. and BAUGGENCATE, 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., PIERROT-DESEILLIGNY, E., BUSSEL, B., TRUELLE, J. 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., PIERROT-DESEILLIGNY, E., BUSSEL, B. et KATZ, A. (1978)
Modifications de l'inhibition récurrente de Renshaw induites par la station debout chez le sujet normal et le spastique. *Rev. Neurol.* (Paris), 134, 85-92.
- CHOFFLON, M., LACHAT, J. and RUEGG (1982)
A transcortical loop demonstrated by stimulation of low-threshold muscle afferents in the awake monkey. *J. Physiol.* (London), 323, 393-402.
- COQUERY, J.M. (1962)
Les variations "spontanées" du réflexe de Hoffmann. Thèse de Doctorat de IIIe cycle, Aix-Marseille.
- COQUERY, J.M. et COULMANCE, M. (1971)
Variations d'amplitude des réflexes monosynaptiques avant un mouvement volontaire. *Physiol. Behav.*, 6, 65-69.
- CONRAD, B. and ASCHOFF, J. (1977)
Effects of voluntary isometric and isotonic activity on late transcortical reflex components in normal subjects and hemiparetic patients. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 42, 107-116.
- CRAYTON, J. and RUED, R. (1980)
An oscillatory component of the H-reflex. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 43, 239-242.
- DELWAIDE, P., TOULOUSE, P. and CRENNNA, P. (1980)
Hypothetical role of long-loop reflex pathways. *Appl. Neurophysiol.*, 44, 171-176.

- DELWAIDE, P., CRENNNA, P. and FLERON, M. (1981 a)
Cutaneous nerve stimulation and motoneuronal excitability :
I. Soleus and tibialis anterior excitability after ipsilateral
and contralateral sural nerve stimulation. *J. Neurol. Neurosurg.
Psychiat.*, 44, 699-707.
- DELWAIDE, P. and TOULOUSE, P. (1981 b)
Facilitation of monosynaptic reflexes by voluntary contraction of
muscles in remote parts of the body. Mechanisms involved in the
Jendrassik manoeuvre. *Brain*, 104, 701-719.
- DELWAIDE, P. (1973)
Human monosynaptic reflexes and presynaptic inhibition. In
J.E. Desmedt (Ed.), *New Developments in Electromyography and
Clinical Neurophysiology*, vol. 3. Bâle : Karger, pp. 508-522.
- DEMAIRE, C. (1980)
*Evolution de la facilitation cutanée du réflexe de Hoffmann avant
un mouvement balistique ou ajusté.* Thèse de IIIe cycle, Université
de Lille I, 98 + IX pp.
- DIMITRIJEVIC, M. and NATHAN, P. (1967)
Studies of spasticity in man. 2. Analysis of stretch reflexes in
spasticity. *Brain*, 90, 333-358.
- DIMITRIJEVIC, M. and NATHAN, P. (1970)
Studies of spasticity in man. 4. Changes in flexion reflex with
repetitive cutaneous stimulation in spinal man. *Brain*, 93,
743-748.
- ECCLES, R. and LUNDBERG, A. (1959)
Synaptic actions in motoneurons by afferents which may evoke the
flexion reflex. *Arch. Ital. Biol.*, 97, 199-221.
- ENGBERG, I., LUNDBERG, A. and RYALL, R. (1968)
Reticulospinal inhibition of transmission in reflex pathways.
J. Physiol. (London), 194, 201-223.
- FAGANEL, J. (1977)
Studies of the propriospinal interneurone system in man. *Electro-
encephal. clin. Neurophysiol.*, 43, 609.
- FEDINA, L. and HULTBORN, H. (1972)
Facilitation from ipsilateral primary afferents of interneuronal
transmission in the Ia inhibitory pathway to motoneurons. *Acta
Physiol. Scand.*, 94, 198-221.

- GASSEL, 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. and OTT, K. (1970)
Local sign and late effects on motoneuron excitability of cutaneous stimulation in man. *Brain*, 93, 95-106.
- GASSEL, M. and OTT, K. (1973)
Patterns of reflex excitability change after widespread cutaneous stimulation in man. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 36, 282-287.
- GERNANDT, B. and MEGIRIAN, D. (1961)
Ascending propriospinal mechanisms. *J. Neurophysiol.*, 24, 364-376.
- GHEZ, C. and SHINODA, Y. (1978)
Spinal mechanisms of the functional stretch reflex. *Exp. Brain Res.*, 32, 55-68.
- GIAQUENTO, S. and POMPEIANO, O. (1964)
Inhibition of proprioceptive spinal reflexes induced by cutaneous afferent volleys in unrestrained cats. *Arch. ital. Biol.*, 102, 393-417.
- GRIMM, R. and NASHNER, L. (1978)
Long loop dyscontrol. In J.E. Desmedt (Ed.), *Cerebral motor control in man : long loop mechanisms*. Bâle : Karger, pp. 70-84.
- HAGBARTH, K. and FINER, B. (1963)
The plasticity of human withdrawal reflexes to noxious skin stimuli in lower limb. *Prog. Brain Res.*, 1, 65-78.
- HAGBARTH, K. and KERR, D. (1954)
Central influences on spinal afferent conduction. *J. Neurophysiol.*, 17, 295-307.
- HALLETT, M., BIELAWSKI, M. and MARSDEN, C. (1981)
Behavior of the long-latency stretch reflex prior to voluntary movement. *Brain Res.*, 219, 178-185.
- HAMMOND, P. (1954)
Involuntary activity in biceps following the sudden application of velocity to the abducted forearm. *J. Physiol. (London)*, 127, 23-25.
- HERMAN, R. (1970)
The myotatic reflex. Clinico-physiological aspects of spasticity and contracture. *Brain*, 93, 273-312.

- HOLMQUIST, B. and LUNDBERG, A. (1961)
Differential supraspinal control of synaptic actions evoked by volleys in the flexion reflex afferents in alpha motoneurons. *Acta Physiol. Scand.*, 54, suppl. 136, 1-51.
- HONGO, T., JANKOWSKA, E. and LUNDBERG, A. (1969)
The rubrospinal tract. II. Effects on interneurons. *Exp. Brain Res.*, 15, 54-78.
- HOUK, J. (1978)
Participation of reflex mechanisms and reaction-time processes in the compensatory adjustments to mechanical disturbances.
In J.E. Desmedt (Ed.), *Cerebral motor control in man : long loop mechanisms*. Bâle ; Karger, pp. 193-215.
- HUGON, M. (1967)
Réflexes polysynaptiques cutanés et commandes volontaires. Thèse d'Etat, Paris.
- HUGON, M. (1973)
Methodology of the Hoffmann reflex in man. In J.E. Desmedt (Ed.), *New developments in electromyography and clinical neurophysiology*, vol. 3. Bâle : Karger, pp. 277-293.
- 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.
- ILES, J. (1977)
Responses in human pretibial muscles to sudden stretch and to nerve stimulation. *Exp. Brain Res.*, 30, 451-470.
- ILLERT, M., LUNDBERG, A. and TANAKA, T. (1976)
Integration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat. I. Pyramidal effects on motoneurons. *Exp. Brain Res.*, 26, 509-519.
- ILLERT, M., LUNDBERG, A., PADEL, Y. and TANAKA, R. (1978)
Integration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat. 5. Properties of and monosynaptic excitatory convergence on C3-C4 propriospinal neurones. *Brain Res.*, 33, 101-130.
- JANKOWSKA E., LUNDBERG, A., ROBERTS, W. and STUART, D. (1974)
A long propriospinal system with direct effect on motoneurons and on interneurons in the cat lumbosacral cord. *Exp. Brain Res.*, 21, 169-194.
- KANDA, K., BURKE, R. and WALMSLEY, B. (1977)
Differential control of fast and slow twitch motor units in the decerebrate cat. *Exp. Brain Res.*, 29, 57-74.

- KATZ, R., MORIN, C., PIERROT-DESEILLIGNY, E. and HIBINO, R. (1977)
Conditioning of H reflex by a preceding subthreshold tendon reflex stimulus. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 40, 575-580.
- 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.
- KNIFFKI, K., SCHOMBURG, E. and STEFFENS, H. (1981)
Convergence in segmental reflex pathways from fine muscle afferents and cutaneous or group II muscle afferents to α -motoneurons. *Brain Res.*, 218, 342-346.
- KOSTYUK, P. and VASILENKO, D.A. (1978)
Propriospinal neurones as a relay system for transmission of cortico-spinal influences. *J. Physiol. (Paris)*, 74, 247-250.
- KOSTYUK, P. and VASILENKO, D.A. (1979)
Spinal interneurons. *Ann. Rev. Physiol.*, 41, 115-126.
- KRANZ, H., ADORJANI, C. and BAUMGARTNER, G. (1973)
The effect of nociceptive cutaneous stimuli on human motoneurons. *Brain*, 96, 571-590.
- KUGELBERG, E., EKLUND, K. and GRIMBY, L. (1960)
An electromyographic study of the nociceptive reflexes of the lower limb. Mechanism of the plantar responses. *Brain*, 83, 394-410.
- LACERT, P., COTE, P. et LOMBARD, M. (1974)
Etude réflexologique des syndromes cliniques de section médullaire. *Rev. EEG Neurophysiol. Clin.*, 4, 596-600.
- LACERT, P., TARDIEU, C. et GROSSIORD, A. (1975)
Approche électrologique de la réflexivité des paraplégiques. *Ann. Med. Phys.*, 18, 57-66.
- LACHAT, J., RUEGG, D. and WIESENDANGER, M. (1977)
Transcortical facilitation of the H reflex in monkeys. *Experientia*, 33, 781.
- LEE, R. and TATTON, W. (1978)
Long loop reflexes in man : clinical applications. In J.E. Desmedt (Ed.), *Cerebral motor control in man : long loop mechanisms*. Bâle : Karger, pp. 320-333.
- LLOYD, D. (1942)
Mediation of descending long spinal reflex activity. *J. Neurophysiol.*, 5, 435-458.

- NEILSON, P. and LANCE, J. (1978)
Reflex transmission characteristic during voluntary activity in normal man and patients with movements disorders. In J.E. Desmedt (Ed.), *Cerebral motor control in man : long loop mechanisms*. Bâle : Karger, pp. 263-299.
- PAILLARD, J. (1955)
Réflexes et régulations d'origine proprioceptive chez l'homme. Paris : Arnette, 293 p.
- PEDERSEN, E. (1954)
Studies on the central pathway of the flexion reflex in man and animal and changes in the reflex threshold and the circulation after spinal transection. *Acta Psychiat. Neuro. Scand.*, suppl. 88, 1-81.
- PIERROT-DESEILLIGNY, E., BUSSEL, B. and MORIN, C. (1973)
Supraspinal control of the changes induced in H-reflex by cutaneous stimulation, as studied in normal and spastic man. In J.E. Desmedt (Ed.), *New developments in electromyography and clinical neurophysiology*, vol. 3. Bâle : Karger, pp. 550-555.
- PHILLIPS, C., POWELL, T. and WIESENDANGER, M. (1971)
Projection from low-threshold muscle afferents of hand and forearm to area 3a of baboon's cortex. *J. Physiol.* (London), 217, 419-446.
- PIESIUR-STREHLOW, B. and MEINCK, H. (1980)
Response patterns of human lumbo-sacral motoneurone pools to distant somatosensory stimuli. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 48, 673-682.
- PINTER, M., BURKE, R., O'DONOVAN, M. and DUM, R. (1982)
Supraspinal facilitation of cutaneous polysynaptic EPSPs in cat medial gastrocnemius motoneurons. *Exp. Brain Res.*, 45, 133-143.
- ROBINSON, K., McILWAIN, J. and HAYES, K. (1979)
Effects of H-reflex conditioning upon the contralateral alpha motoneuron pool. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 46, 65-71.
- ROSENBERG, M. (1970)
Synaptic connexions of alpha extensor motoneurons with ipsilateral and contralateral cutaneous nerves. *J. Physiol.* (London), 207, 231-255.
- ROSSIGNOL, S. and MELVILL-JONES, G. (1976)
Audio-spinal influence in man studied by the H-reflex and its possible role on rhythmic movements synchronized to sound. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 41, 83-92.

- LLOYD, D. (1943)
Reflex action in relation to pattern and peripheral source of afferent stimulation. *J. Neurophysiol.*, 6, 111-119.
- LUND, S., LUNDBERG, A. and VYKLICKY, L. (1965)
Inhibitory action from the flexor reflex afferents on transmission to Ia afferents. *Acta Physiol. Scand.*, 64, 345-355.
- LUNDBERG, A., NORRSELL, U. and VOORHOEVE, P. (1962)
Pyramidal effects on lumbo-sacral interneurons activated by somatic afferents. *Acta Physiol. Scand.*, 56, 220-229.
- 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, pp. 231-265.
- MASLAND, W. (1972)
Facilitation during the H-reflex recovery cycle. *Arch. Neurol.*, 56, 313-319.
- MAURY, M. (1981)
La Paraplégie. Flammarion Médecine-sciences, Paris, 733 p.
- MEIER-EWERT, K., HÜMME, U. and DAHM, J. (1972)
New evidence favouring long loop reflexes in man. *Arch. Psychiat. Nervenkr.*, 215, 121-128.
- MEINCK, H. and PIESIUR-STREHLOW, B. (1981)
Reflexes evoked in leg muscles from arm afferents : a proprio-spinal pathway in man ? *Exp. Brain Res.*, 43, 78-86.
- MELVILL-JONES, G. and WATT, D. (1971)
Muscular control of landing from unexpected falls in man. *J. Physiol.* (London), 219, 729-737.
- MERTON, P. (1974)
The properties of the human muscle servo. *Brain Res.*, 71, 475-478.
- MORIN, C. (1972)
Etude de l'influence de stimulations cutanées douloureuses sur le réflexe de Hoffmann chez l'hémiplégique. Thèse Médecine, Université Paris VI, Paris, 75 pp.

- RYALL, R. and PIERCEY, M. (1971)
Excitation and inhibition of renshaw cells by impulses in peripheral afferent nerve fibers. *J. Neurophysiol.*, 34, 242-251.
- SCHOMBURG, E., BEHRENDTS, H. and STEFFENS, H. (1981)
Changes in segmental and propriospinal reflex pathways during spinal locomotion. In A. Taylor and A. Prochazka (Eds.), *Muscle receptors and movement*. London : Macmillan.
- SHAHANI, B. and YOUNG, R. (1971)
Human flexor reflexes. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 34, 616-627.
- SHERRINGTON, C. (1906)
The integrative action of the nervous system. New Haven : Yale University Press.
- SHIMAMURA, M. (1973)
Neural mechanisms of the startle reflex in cerebral palsy, with special reference to its relationship with spino-bulbo-spinal reflexes. In J.E. Desmedt (Ed.), *New developments in electromyography and clinical neurophysiology*, vol. 3. Bâle : Karger, pp. 761-766.
- SHIMAMURA, M. and LIVINGSTON, R. (1963)
Longitudinal conduction systems serving spinal and brain-stem coordination. *J. Neurophysiol.*, 26, 258-272.
- SHIMAMURA, M., MORI, S., MATSUSHIMA, S. and FUJIMORI, B. (1964)
On the spino-bulbo-spinal reflex in dogs, monkeys and man. *Japan. J. Physiol.*, 14, 411-421.
- SIMON, J. (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.
- STRASSBURG, H., OEPEN, G. and THODEN, U. (1980)
The late facilitation in H-reflex recovery cycles in different pyramidal lesions. *Arch. Psychiat. Nervenkr.*, 228, 197-204.
- SZUMSKI, A. (1974)
Activity of muscle spindles during muscle twitch and clonus in normal and spastic human subjects. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 37, 589-597.
- TABORIKOVA, H. (1973)
Supraspinal influences on H reflexes. In J.E. Desmedt (Ed.), *New developments in electromyography and clinical neurophysiology*, vol. 3, Bâle : Karger, pp. 328-335.

- TABORIKOVA, H. and SAX, D. (1969)
Conditioning of H-reflexes by a preceding subthreshold H-reflex stimulus. *Brain*, 92, 203-212.
- TAKAMORI, M. (1967)
H reflex study in upper motoneuron diseases. *Neurology*, 17, 32-40.
- THODEN, U., MAGHERINI, P. and POMPEIANO, O. (1971)
Proprioceptive influence on supraspinal descending inhibitory mechanisms. *Arch. Ital. Biol.*, 109, 130-149.
- TRACEY, D., WALMSLEY, B. and BRINKMAN, J. (1980)
"Long-loop" reflexes can be obtained in spinal monkeys. *Neurosci. Lett.*, 18, 59-65.
- VASILENKO, D. (1975)
Propriospinal pathways in the ventral funicles of the cat spinal cord : their effects on lombosacral motoneurons. *Brain Res.*, 93, 502-506.
- VEALE, J., REES, S. and MARK, R. (1973)
Renshaw cell activity in normal and spastic man. In J.E. Desmedt (Ed.), *New developments in electromyography and clinical neurophysiology*, vol. 3. Bâle : Karger, pp. 523-537.
- WICKELGREN, B. (1967)
Habituation of spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.*, 30, 1404-1423.
- WIESENDANGER, M. (1978)
Programmation centrale et contrôle réflexe des mouvements. In H. Hécaen et M. Jeannerod (Eds.), *Du contrôle moteur à l'organisation du geste*. Paris, pp. 52-72.
- YAP, C. (1967)
Spinal segmental and long-loop reflexes on spinal motoneurone excitability in spasticity and rigidity. *Brain*, 90, 887-896.

