

N° d'ordre : 991

50376
1982
209

50376
1982
209

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THÈSE DE TROISIÈME CYCLE

PHYSIOLOGIE ANIMALE

(PSYCHOPHYSIOLOGIE)

présentée par

Michèle MAITTE-JANSSOONE



**ÉTUDE DE LA TRANSMISSION DE VOLÉES CUTANÉES
DURANT LE MOUVEMENT ET L'ATTENTION
CHEZ LE CHAT.**

Soutenue le 8 Décembre 1982 devant la Commission d'examen

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

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

B.U. LILLE 1



0 030 122509 9

ERRATA
=====

Page 4, ligne 29 :

. au lieu de "synaptiquement, lire" monosynaptiquement".

Page 9, ligne 30 :

. au lieu de "qu'affecte", lire "qui affecte".

Page 12, ligne 14 :

. au lieu de "2 secondes", lire "2,5 secondes".

Page 14, ligne 7 :

. au lieu de "parasites", lire "parasitées".

Page 20, ligne 22 :

. au lieu de "sommeil paradoxal (SP)", lire "sommeil paradoxal".

Page 21, ligne 5 :

. au lieu de "la veille et le SP", lire "la veille et le sommeil paradoxal".

Page 28, ligne 27 :

. au lieu de "coprs", lire "corps".

Page 29, ligne 18 :

. au lieu de "produit", lire "produits".

Page 34, ligne 20 :

. au lieu de "et la mangeoire", lire "et à la mangeoire".

Page 37, ligne 7 :

. au lieu de "test du X2", lire "test du chi-deux (X2)".

Page 43, ligne 9 :

. au lieu de "signifiant", lire "significatif".

Page 52, ligne 6 :

. au lieu de "292 ms", lire "392 ms".

ERRATA

p. 29, ligne 11 du dernier paragraphe :

. lire "bulbaire" au lieu de "de la moelle".

p. 30, ligne 2 :

. lire "périphérique" au lieu de "spinal"

SOMMAIRE

	Pages
PREMIÈRE PARTIE	
<u>INTRODUCTION</u>	1
LE CONTRÔLE DES VOIES SENSORIELLES	1
INHIBITION LATERALE	1
CONTROLE SUPRASPINAL DES AFFERENCES SOMATIQUES	2
Le contrôle supraspinal des afférences somatiques dans les voies lemniscales	2
. <i>au niveau du premier relais</i>	2
. <i>au niveau du relais thalamique</i>	4
Le contrôle supraspinal des afférences somatiques dans les voies extralemniscales	5
. <i>au niveau médullaire</i>	5
. <i>au niveau thalamique</i>	7
Conclusion	8
MODULATION DES AFFÉRENCES SOMATIQUES PENDANT LE MOUVEMENT CHEZ L'ANIMAL	8
<u>METHODES ET TECHNIQUES</u>	11
REPERAGE DES COORDONNEES STEREOTAXIQUES	11
TECHNIQUE DE CONDITIONNEMENT	12
PROGRAMMATION - ENREGISTREMENT - DEPOUILLEMENT DES DONNEES	12
TECHNIQUE OPERATOIRE	13
TECHNIQUE D'ENREGISTREMENT	13
TECHNIQUE HISTOLOGIQUE	14
TRAITEMENT DES RESULTATS	14
ESTIMATION DES RESULTATS	15

	Pages
<u>RESULTATS</u>	16
MORPHOLOGIE - LATENCE - AMPLITUDE DES ONDES ENREGISTREES	16
. <i>Au niveau bulbaire</i>	16
. <i>Au niveau thalamique</i>	16
. <i>Au niveau cortical</i>	17
. <i>Comparaison entre les structures extralemniscales</i>	17
 <u>DISCUSSION</u>	 18
MORPHOLOGIE - LATENCE - ORIGINE DES ONDES	18
. <i>Dans le NGC</i>	18
. <i>Dans le CM</i>	18
. <i>Dans le GSA</i>	19
DEPRESSION DES PE PENDANT LE MOUVEMENT	20
. <i>Au niveau bulbaire</i>	20
. <i>Au niveau thalamique</i>	21
. <i>Au niveau cortical</i>	21
NATURE DU MOUVEMENT CONDITIONNE	22
LA SITUATION DE REPOS	22
 DEUXIEME PARTIE 	
<u>INTRODUCTION</u>	24
LE FILTRAGE DES AFFERENCES SENSORIELLES : DONNEES DE LA PSYCHOLOGIE EXPERIMENTALE	25
MODIFICATION DES AFFERENCES SENSORIELLES DURANT L'ATTENTION : ASPECTS NEUROPHYSIOLOGIQUES	27
 <u>METHODES ET TECHNIQUES</u>	 31
LA SITUATION DE TEMPS DE REACTION	31
LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL ET SON CONDITIONNEMENT	31
IMPLANTATION DES ELECTRODES	33
RETABLISSEMENT DU CRITERE DE CONDITIONNEMENT POST OPERATOIRE	34

	Pages
ENREGISTREMENT DES PE	34
LA SEANCE DE CONTROLE	36
TRAITEMENT DES RESULTATS	36
. <i>Séance de contrôle</i>	36
. <i>Séance test</i>	37
. <i>Traitement statistique des résultats</i>	38
TECHNIQUES HISTOLOGIQUES	39
<u>RESULTATS</u>	40
HISTOLOGIE - CHATS - STRUCTURES RETENUES	40
MORPHOLOGIE - LATENCE - AMPLITUDE DES ONDES RECUEILLIES DANS LES DIFFERENTES STRUCTURES AU COURS DE LA PERIODE PREPARATOIRE	40
. <i>Au niveau du GSA</i>	40
. <i>Au niveau de la CI</i>	41
. <i>Au niveau du CM</i>	41
. <i>Au niveau du lemnisque médian</i>	41
EVOLUTION DE LA DEPRESSION EN FONCTION DE LA DATE DU TEST DANS LA PP	42
. <i>Au niveau du lemnisque médian</i>	42
. <i>Dans la capsule interne</i>	42
. <i>Au niveau du CM</i>	42
. <i>Au niveau cortical</i>	43
MODULATION DES PE DANS LA PP EN FONCTION DU NIVEAU DE PERFORMANCE	43
RESULTATS DE LA SEANCE DE CONTROLE	44
<u>DISCUSSION</u>	46
RAPPEL DES RESULTATS ET VALIDITE	46
NATURE DE LA TACHE	47
NATURE DE LA DEPRESSION DES PE	48
. <i>Rôle du mouvement d'extension</i>	48
. <i>Influence du mouvement de flexion qui marque la fin de l'essai</i>	49
VARIATION DES PE ET ATTENTION	51
<u>RESUME ET CONCLUSION</u>	53
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	I à IX

En présentant ce travail je souhaite remercier tout particulièrement M. le Professeur Coquery qui en a assuré la direction, m'a fait bénéficier de toute sa compétence et a permis la programmation informatique de ces recherches. Je lui sais gré en outre de la patience et de la disponibilité dont il fit preuve à tous moments ainsi que des critiques éclairées et bienveillantes qu'il m'a prodiguées lors de la rédaction de ce texte.

M. les Professeurs E. Pertuzon, J.C Roy et J.P. Rousseau ont accepté de juger et examiner mon travail et je les en remercie vivement.

Qu'il me soit aussi permis d'exprimer toute ma gratitude à M. le Professeur Bloch qui m'accueillit et guida mes premiers pas dans la recherche en psychophysiologie.

Les expériences présentées dans ces pages ont été réalisées en étroite collaboration avec Francine Ciancia qui a partagé durant ces années les joies et les soucis de ce travail. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde sympathie.

J'ai toujours trouvé une aide précieuse auprès de tous les personnels du laboratoire, en particulier André Bous qui a réalisé une partie de l'appareillage électronique que j'ai utilisé et qui m'a toujours aidé lorsqu'un incident technique entravait le déroulement des expériences. Christine Coussemaeker a apporté tous ses soins à la dactylographie de ce texte. Monique Bécu a réalisé le travail d'histologie et a apporté toute sa compétence à l'illustration de ce mémoire. René Coisne a contribué à la réalisation du travail d'ajustage et de façonnage de certaines pièces de l'appareillage. Alain Bradefer, Claudine Baert, Serge Lefevre se sont successivement occupés des animaux. Que tous soient ici remerciés.

Je remercie également tous les autres collègues enseignants et chercheurs du laboratoire pour la sympathie qu'ils m'ont toujours témoignée.

PREMIERE PARTIE

INTRODUCTION

LE CONTRÔLE DES VOIES SENSORIELLES

Ce travail a pour objet les variations de la transmission de messages somesthésiques pendant le mouvement et pendant la période préparatoire (PP) à un temps de réaction (TR). Il se fonde sur l'existence d'un contrôle des voies sensorielles qui peut s'exercer par deux mécanismes, l'inhibition latérale d'une part et/ou le contrôle supraspinal d'autre part, ces deux mécanismes étant eux-mêmes sans doute en interaction.

Dans un premier temps, nous allons définir l'inhibition latérale et décrire brièvement quelques expériences s'y rapportant. En second lieu, nous envisagerons le contrôle supraspinal des entrées sensorielles dans les voies somesthésiques. Il est à noter que les nombreuses études électrophysiologiques faites dans ce domaine utilisent soit l'enregistrement des potentiels évoqués (PE), soit celui de l'activité unitaire.

INHIBITION LATÉRALE

Certaines cellules nerveuses situées soit au niveau des premiers relais, soit au relais thalamique des voies lemniscales, soit au niveau cortical, ont un champ excitateur entouré ou flanqué d'un champ inhibiteur. Une stimulation portée dans le champ inhibiteur, diminue ou même suspend la réponse à la stimulation du champ excitateur central. Ceci constitue le phénomène d'inhibition latérale.

Mountcastle et Powell (1959) le mettent en évidence chez le singe. Ces auteurs enregistrent la fréquence de décharge d'une cellule corticale de l'aire post-centrale activée par une stimulation d'une zone cutanée de la face interne de l'avant-bras. Si en même temps est appliquée une stimulation sur une zone cutanée externe de l'avant-bras, alors, la cellule testée ne répond plus. Mallart *et al.* (1961) rapportent le même phénomène pour des cellules du thalamus ventro-postéro-latéral (VPL) chez le chat anesthésié au chloralose. De même, Gordon et Jukes (1964) montrent qu'une cellule du noyau gracilis du chat mise en jeu par stimulation d'une griffe est inhibée par stimulation répétitive d'une zone cutanée voisine. Plus récemment, l'inhibition latérale a été à nouveau décrite par Jänig *et al.* pour les cellules du relais thalamique (Jänig *et al.*, 1974).

CONTROLE SUPRASPINAL DES AFFERENCES SOMATIQUES

Depuis les premières expériences de Hagbarth et Kerr (1954), de Lindblom et Ottoson (1956), d'Hernandez-Péon *et al.* (1956), l'existence d'un contrôle supraspinal des afférences somatiques a été mise en évidence à de nombreuses reprises aussi bien dans le système lemniscal qu'extralemniscal (cf. revue in Coquery, 1972 a).

LE CONTROLE SUPRASPINAL DES AFFERENCES SOMATIQUES DANS LES VOIES LEMNISCALES

• au niveau du premier relais

Le contrôle supraspinal des afférences somatiques lemniscales peut s'exercer par stimulation des aires corticales somatomotrices et de la formation réticulée.

- influence du système pyramidal

Dans la corne dorsale de la moelle, au niveau de la couche IV de Rexed, chez l'animal spinal, Wall (1967) montre que l'activité cel-

lulaire spontanée ou évoquée est plus importante que chez l'animal décérébré. Par contre aucun changement d'activité n'est révélé par stimulation du tractus pyramidal. Les expériences de Fetz (1968) montrent, au contraire, que dans la couche IV les réponses à des stimulations périphériques sont inhibées par stimulation du tractus pyramidal. Ceci témoigne en faveur du contrôle descendant inhibiteur. Les conclusions de Maillard *et al.* (1971) vont également dans ce sens. Plus récemment, Brown *et al.* (1977) retrouvent les effets inhibiteurs au niveau de la voie spinocervicale. Ils montrent, chez le chat anesthésié au chloralose, une inhibition de la décharge dans les axones du faisceau spino-cervical par stimulation du cortex somatique (SI et SII), ce qui plaide pour l'existence du contrôle descendant inhibiteur. Coulter et Jones (1977), chez le singe, précisent les différentes régions de terminaison des projections corticospinales par lesquelles peut s'exprimer le contrôle descendant. Les auteurs montrent que les aires 3b, 1 et 2 projettent largement sur la corne dorsale. Les aires 3a et 4 projettent à la base de la corne dorsale, sur la substance intermédiaire et la corne ventrale latérale.

La stimulation du cortex sensorimoteur déprime la transmission des messages dans le noyau gracilis du chat (Hernandez-Péon *et al.*, 1956), module les potentiels dans les noyaux des colonnes dorsales (NCD) (Magni *et al.*, 1959) et facilite ou inhibe les neurones des NCD (Towe et Jabbur, 1961). Gordon et Miller (1969) précisent que l'aire 3a est à l'origine des fibres cortico-nucléaires ayant pour cible les NCD. Ainsi, les fibres efférentes corticales peuvent constituer une boucle de rétroaction négative. En effet une cellule du NCD excite la cellule corticale qui projette en retour sur elle. Selon Gordon, le rôle des influences corticifuges s'exerçant sur les premiers relais lemniscaux serait d'accentuer le contraste produit par l'inhibition afférente et d'augmenter le rapport signal/bruit de l'activité sensorielle. Enfin, Towe (1973) montre que l'ampleur des effets du contrôle supraspinal n'est pas la même chez le chat ou le singe au premier relais des voies lemniscales.

Au total, nous pouvons conclure que les modulations exercées par les régions hautes sur les afférences cutanées sont principalement dépressives au niveau des premiers relais des trajets centripètes des voies lemniscales.

- influences inhibitrices extrapyramidales

Les influences inhibitrices s'exerçant sur les NCD peuvent emprunter un trajet extrapyramidal. Scherrer et Hernandez-Péon (1958) stimulent la formation réticulée pontique et mésencéphalique et abolissent ainsi l'onde post-synaptique de la réponse des NCD à une stimulation périphérique. De même Cesa-Bianchi et Sotgiu (1969) montrent que la stimulation de la formation réticulée peut exciter ou inhiber les neurones dans les noyaux des colonnes dorsales. Plus récemment, Brown *et al.* (1973) montrent que la stimulation des fibres descendant dans le faisceau réticulaire ventral produit une inhibition des cellules du premier relais de la voie spinocervicale. De fait, des projections du noyau réticulaire gigantocellulaire sont décrites au niveau du noyau cuneatus (Sotgiu et Marignelli, 1976 ; Sotgiu et Marini, 1977). Ainsi, l'inhibition de la transmission dans les NCD, après stimulation de différentes structures cérébrales, peut être véhiculée par la formation réticulée (Sotgiu et Cesa-Bianchi, 1972 ; Jabbur *et al.*, 1977).

• au niveau du relais thalamique

La transmission des messages d'origine somatique dans le noyau ventropostérieur latéral du thalamus (VPL) est contrôlée par des influences toniques provenant de la formation réticulée (King *et al.*, 1957). De plus, un contrôle inhibiteur déclenché par stimulation corticale a également été décrit (Iwama et Yamamoto, 1961). Par contre, Shimazu *et al.* (1965) montrent que la stimulation du cortex péricrucial excite synaptiquement une partie des neurones du complexe ventrobasal. Cette excitation transiterait par les collatérales des fibres pyramidales (Clare *et al.*, 1964). Par ailleurs, Andersen *et al.* (1967),

utilisant des préparations anesthésiées au Nembutal révèlent eux aussi des influences facilitatrices exercées par le cortex sensorimoteur. Cependant, l'emploi du Nembutal rend improbable la détection des phénomènes inhibiteurs présynaptiques (Wall, 1964). En 1975, Tsumoto *et al.* étudient de façon détaillée le contrôle du tractus pyramidal sur les neurones du thalamus ventrobasal du chat. Ils montrent que l'effet prédominant est facilitateur sur les cellules mises en jeu par la sensibilité kinesthésique, par contre des effets inhibiteurs sont relevés dans les cellules activées par stimulation cutanée. Les auteurs suggèrent que le contrôle exercé par le tractus pyramidal pourrait changer l'état fonctionnel des cellules de relais, ouvrant le passage aux informations kinesthésiques avant que le membre ne soit mis en mouvement.

LE CONTROLE SUPRASPINAL DES AFFERENCES SOMATIQUES DANS LES VOIES EXTRALEMNISCALES

• au niveau médullaire

Les premiers relais des voies extralemniscales sont soumis à des influences modulatrices issues principalement du cortex sensorimoteur et de la formation réticulée du tronc cérébral. Ces influences corticifuges sont soit facilitatrices, soit, le plus souvent, inhibitrices. Ainsi, Hagbarth et Kerr (1954) observent que la stimulation des diverses structures centrales, dont le cortex moteur et le cortex sensoriel primaire, entraîne une dépression profonde des volées relayées dans les colonnes ventrales de la moelle chez le chat curarisé ou anesthésié. Les mêmes phénomènes sont observés par Wall (1967). Il étudie, au niveau lombaire, les champs récepteurs des cellules des couches V et VI qui sont à l'origine des faisceaux extralemniscaux. Après blocage des influx issus du tronc cérébral, chez l'animal décérébré, la taille des champs récepteurs s'agrandit et le seuil de réponse à une stimulation cutanée périphérique diminue. Ceci atteste l'existence d'influences descendantes toniques qui réduisent le champ récepteur de ces cellules et augmentent le seuil des réponses.

Outre le tronc cérébral, le cortex sensorimoteur peut lui aussi participer au contrôle des relais spinaux. L'auteur rapporte en effet que la stimulation du tractus pyramidal entraîne le plus souvent une réduction du champ récepteur ainsi qu'une augmentation du seuil des réponses et une diminution de l'activité des cellules des couches V et VI. En même temps qu'elles modifient la taille du champ récepteur et la réactivité des neurones de relais, les afférences issues du tronc cérébral inhibent les réponses des cellules de la couche VI aux messages cutanés et facilitent au contraire la réponse aux afférences articulaires. Ceci permet d'envisager l'existence d'un tri opéré sur les afférences extralemniscales par des influx descendants.

Cependant Fetz (1968) montre que la stimulation du faisceau pyramidal active la plupart des cellules de la couche VI et inhibe une minorité d'entre elles, ce qui semble mettre en doute les effets inhibiteurs du contrôle descendant.

Chez le singe, Coulter *et al.* (1974) montrent que la stimulation du cortex sensorimoteur modifie l'activité des neurones à adaptation rapide, dans la voie spinothalamique. Par contre, elle ne modifie pas celle des neurones activés par des stimuli intenses. Il semble que les effets du contrôle descendant dépendent des neurones sur lesquels il agit.

Par ailleurs, des stimulations appliquées dans la zone du raphé inhibent les décharges produites dans les cellules spinothalamiques par stimulation électrique de la peau. Ces effets inhibiteurs sont éliminés par section des faisceaux dorsolatéraux. Or, une voie descendante qui prend origine dans le raphé et aboutit dans les couches I et II des cornes dorsales de la moelle et également dans les couches V et VII a été mise en évidence par injection de leucine tritiée, chez le singe (Basbaum *et al.*, 1978). Cette voie peut véhiculer les effets inhibiteurs dont nous venons de faire état.

Les terminaisons des axones dont les corps cellulaires sont dans le noyau réticulaire gigantocellulaire se font dans les couches VII et VIII des cornes dorsales chez le singe (Castiglioni *et al.*, 1978). Ceci peut être rapproché du travail de Haber *et al.* (1978). Ces auteurs montrent que par stimulation dans ce noyau, des effets excitateurs ou inhibiteurs peuvent être révélés dans les neurones spinothalamiques dont les décharges sont déclenchées par stimulations appliquées sur le nerf sural chez le singe. Ainsi, dès leur entrée dans la moelle, les afférences cutanées qui transitent dans les voies spinothalamiques subissent un contrôle d'origine supraspinal, soit excitateur, soit inhibiteur.

• *au niveau thalamique*

Meulders *et al.* (1963) mettent en évidence l'influence inhibitrice tonique du néocortex. En effet, après ablation du télencéphale, les PE dans le CM sont considérablement augmentés. Meulders (1962), Meulders *et al.* (1963) estiment que cette inhibition a un caractère diffus. Cependant Guilbaud *et al.* (1970, 1972) démontrent la spécificité du contrôle corticifuge. Cette étude porte sur les influences des différents cortex primaires sur les cellules de relais du centre médian (CM). Les enregistrements sont fait avant et après ablation corticale. Les auteurs peuvent conclure que les cortex primaires contrôlent les modalités sensorielles qui leur sont spécifiques. Un tel contrôle, apparent au niveau d'une structure présentant un fort degré de convergence topique et modalitaire, devrait s'exercer avant que la convergence ne soit réalisée (Albe-Fessard et Gillet, 1961), c'est-à-dire sur les terminaisons présynaptiques. Wall (1973) réaffirme la réalité du contrôle supraspinal des entrées somatiques et notamment cutanées. Il fait cependant remarquer que le débat reste ouvert sur le mécanisme de ce contrôle, sur l'importance respective des effets pré et post-synaptiques, sur les conditions dans lesquelles ce contrôle s'exprime.

Par ailleurs, Feltz *et al.* (1967) montrent que les structures striaires interviennent pour inhiber les réponses d'origine somatique

évoqués dans le CM. Des stimulations appliquées au noyau caudé inhibent de façon prolongée (250 à 300 ms) la réponse évoquée dans le CM par une stimulation électrique appliquée sur la patte antérieure chez le chat.

Au total, les voies extralemniscales de la sensibilité somatique sont elles aussi soumises à un contrôle supraspinal. Ce contrôle est surtout inhibiteur et se manifeste de façon tonique. Les mécanismes d'inhibition présynaptique permettent d'envisager que des contrôles puissent s'exercer spécifiquement sur une modalité donnée ou sur une région déterminée du corps.

CONCLUSION

Les travaux dont nous venons de faire état portant sur le contrôle des voies somatiques ont été effectués dans des conditions statiques, sur des préparations immobilisées ou anesthésiées. Dans ces conditions, ils attestent la dépendance du flux cutané ascendant par rapport aux diverses structures motrices. Nous pouvons nous demander ce qu'il advient du fonctionnement des voies sensorielles lors d'activités motrices intégrées à des comportements biologiquement signifiants ?

MODULATION DES AFFERENCES SOMATIQUES PENDANT LE MOUVEMENT CHEZ L'ANIMAL

Chez le chat chronique, la volée cutanée en provenance du membre impliqué dans l'exécution du mouvement conditionné est déprimée aux différents relais des voies lemniscales. Une telle dépression est démontrée par l'enregistrement des potentiels évoqués au niveau cortical. Ainsi, Trouche *et al.* (1963), chez le chat, Ricci et Valassi (1968), chez le singe, trouvent une dépression des PE corticaux au niveau des aires somatiques spécifiques lors du mouvement. Coquery et Vitton (1972) étudient les PE corticaux durant le mouvement chez le chat. Les potentiels sont déclenchés soit par stimulation électrique

transcutanée de la patte mobilisée soit par stimulation directe des relais thalamiques correspondants. Les réponses évoquées sur le cortex somesthésique sont déprimées quand elles sont déclenchées par stimulation de la patte mobilisée, alors que si les réponses sont déclenchées par la stimulation du VPL, elles ne sont en moyenne que très légèrement diminuées au cours du mouvement. Ainsi, quand la participation des voies extralemniscales et des premiers relais lemniscaux est exclue, la dépression des PE somesthésiques au niveau cortical s'en trouve moins marquée. Chapin et Woodward (1981) enregistrent les cellules du cortex somatosensoriel (SI) du rat et montrent que le mouvement par lui-même est associé avec une puissante réduction des entrées cutanées en provenance de leur champ récepteur. Des situations de contrôle au cours desquelles la dimension éveil a été différenciée de l'activité motrice ont été étudiées. Elles amènent les auteurs à conclure que ce sont les mouvements plutôt que les états de veille et d'attention qui sont à l'origine de la diminution de l'activité des cellules corticales.

Des contrôles inhibiteurs sont également démontrés lors du mouvement au niveau des différents relais des voies lemniscaux. Ainsi, chez le chat, la volée transmise par le noyau de Burdach et déclenchée par stimulation de la peau ou d'un nerf cutané est réduite lors d'un mouvement naturel ou conditionné du membre stimulé (Ghez et Lenzi, 1971 ; Ghez et Pisa, 1972 ; Coulter, 1974 ; Coquery, 1978 b). Cette dépression est corrélée à la vitesse d'exécution du mouvement (Ghez et Pisa, 1972). La diminution des PE lemniscaux qu'on observe pendant la marche et les mouvements d'exploration est également notée 100 à 150 ms avant le début de l'électromyogramme. Elle n'apparaît pas lors de déplacements passifs du membre ni lors des ajustements posturaux. Ceci suggère que les mouvements actifs sont accompagnés de changement dans la transmission sensorielle qui ne sont pas d'origine périphérique. Toutefois, bien que cette dépression qu'affecte essentiellement les volées cutanées issues du membre mobilisé, semble due aux commandes motrices, on peut noter que les PE lemniscaux sont très légèrement

réduits après la présentation d'un son. Cet effet présente un phénomène d'habituation. Ce résultat est en accord avec l'idée selon laquelle la modulation des entrées sensorielles a une origine au niveau des centres qui régissent les états de vigilance et d'attention. Toutefois des mouvements incontrôlés des oreilles pourraient être à l'origine de ces modulations (Coulter, 1974).

Dans les radiations somatiques, la diminution des PE est moins marquée lors du mouvement qu'elle ne l'est au niveau du premier relais ou au niveau cortical (Coquery, 1978 b).

Au total, des contrôles s'exercent pendant l'activité motrice, aux différents niveaux des voies et modulent la transmission des messages cutanés. Si l'on se réfère aux expériences précitées, Wall (1967), Guilbaud et Ménétrey (1970), Guilbaud *et al.* (1972) et compte tenu du contrôle exercé par les structures motrices sur les afférences cutanées dans le système extralémniscal, nous pouvons faire l'hypothèse que les voies non spécifiques sont, elles aussi, soumises à de semblables modulations lors de l'exécution d'un mouvement. C'est ce que nous avons examiné au niveau du noyau gigantocellulaire (NGC), lieu d'arrivée du faisceau spinoréticulaire (Rossi et Brodal, 1957), du noyau thalamique centre médian (CM), région de passage, sinon relais des fibres réticulothalamiques (Albe-Fessard et Tyc-Dumont, 1976), du gyrus suprasylvien antérieur (GSA), aire convergente hétérotopique somatique (Albe-Fessard et Besson, 1973).

METHODES ET TECHNIQUES

REPERAGE DES COORDONNEES STEREOTAXIQUES

Dans une série d'expériences préliminaires, le travail a consisté à repérer les coordonnées stéréotaxiques du gyrus suprasylvien antérieur (GSA) du centre médian (CM) et du noyau gigantocellulaire (NGC) qui permettent l'enregistrement des PE les plus amples lors d'une stimulation de la patte contralatérale. Cette recherche, effectuée sur quatre chats anesthésiés au chloralose, nous a conduit à choisir les coordonnées suivantes (Snider et Niemer, 1961).

NGC	P = 7	L = 1,5	H = - 7
CM	A = 7	L = 3	H = + 1,5
GSA	A = 10 à 14	L = 10	

Les électrodes d'enregistrement sont du type bipolaire concentrique. Le tube extérieur, de 6/10e de mm, est en acier inoxydable. Le fil interne est en palladium-argent vernis (2/10e mm) ; il est fixé par de la résine Araldite. Un fil de dérivation est soudé sur le tube. L'ensemble est recouvert de trois couches de vernis appliquées successivement. Après chaque couche, l'électrode est mise à sécher à 80°C pendant 24 heures. La pointe des électrodes (fil interne) est décapée et affinée à la pierre d'Arkansas. A l'extrémité inférieure du tube, un anneau de vernis est enlevé.

Ces électrodes sont descendues à 10° dans le plan frontal A7 pour le CM, à 20° dans le plan sagittal L1,5 pour le NGC.

TECHNIQUE DE CONDITIONNEMENT

Cinq chats préalablement assoiffés ont été entraînés deux fois par jour dans une cage de conditionnement. Après le son S^+ (2000 Hz) ils doivent appuyer sur une pédale pour obtenir du lait. Quand les animaux ont atteint un critère de conditionnement de 80 % de réponse, un son de 500 Hz (S^-) de même durée est introduit. Il n'est jamais suivi du renforcement. L'animal doit apprendre à rester immobile à la présentation du S^- . Les présentations de S^+ et S^- sont alternées. Après l'atteinte du critère de discrimination fixé à 80 %, lors de deux séances consécutives les chats sont opérés. L'animal ne reçoit pas d'autre boisson que celle qu'il obtient lors des essais renforcés.

PROGRAMMATION - ENREGISTREMENT - DEPOUILLEMENT DES DONNEES

Un programmeur constitué de modules logiques permet de délivrer le lait par ouverture d'une électrovanne 2 secondes après l'appui sur la pédale suivant S^+ .

Les sons produits par le programmeur sont déclenchés manuellement. Ceci permet de ne les faire entendre que si l'animal est immobile. Si immédiatement après le son S^- l'animal n'est pas resté immobile, l'essai est annulé. Un signal d'annulation sera stocké sur la bande magnétique. Les stimulations électriques sont délivrées par un stimulateur Grass déclenché par le programmeur. Elles sont appliquées sur la peau de l'avant-bras par l'intermédiaire d'une unité d'isolement. La programmation est telle que les chocs cutanés sont délivrés 500 ms après le début de S^- d'une part et déclenchés par l'appui sur la pédale qui suit le S^+ d'autre part. Un enregistreur magnétique (Schlumberger) permet l'enregistrement après amplification des PE correspondant aux structures testées. Il stocke également les signaux correspondant aux sons, le signal d'annulation, et celui de fin d'enregistrement.

Le dépouillement des données se fait ultérieurement par lecture des bandes magnétiques. Le moyennage des PE est réalisé par un analyseur multicanaux (Intertechnique Didac 800). Une table traçante (Iffelec) reliée à la sortie du Didac permet de recueillir sur papier les PE moyens.

TECHNIQUE OPERATOIRE

Les animaux sont anesthésiés par injection intrapéritonéale de chloralose 50 mg/kg. Des électrodes bipolaires concentriques sont implantées à demeure, stéréotaxiquement du côté controlatéral à la patte mobilisée dans le NGC et le CM. Les électrodes corticales sont constituées de deux boules d'argent. Elles sont déposées sur le GSA (A = 10 à 14 L = 10). Une troisième électrode en argent est déposée sur le cortex. Elle sera reliée à la masse des appareils et sert de référence. Les fils interne et externe des électrodes profondes ainsi que les trois électrodes d'argent sont soudés sur une prise femelle à 8 broches. L'ensemble est maintenu sur l'os du crâne par de la résine acrylique.

TECHNIQUE D'ENREGISTREMENT

Après récupération post opératoire, les chats sont assoiffés et remis dans la cage de conditionnement. Ils sont entraînés à nouveau jusqu'à l'atteinte du critère de 80 % de discrimination.

Lors des séances expérimentales suivantes, les animaux sont stimulés, au moyen de deux cupules d'argent remplies de pâte conductrice. Elles sont appliquées sur la peau de l'avant-bras mobilisé lors du mouvement d'appui sur la pédale. Le stimulus est constitué d'une salve d'une durée de 1,2 ms. Elle comprend trois chocs rectangulaires de 0,2 ms, espacés de 0,3 ms. L'intensité de la stimulation cutanée est choisie juste en-dessous de celle qui provoque chez l'animal un léger mouvement de la patte. Les chocs cutanés sont délivrés 500 ms

après le début du son S⁻ d'une part et déclenchés par l'appui sur la pédale qui suit le son S⁺ d'autre part.

Les électrodes d'enregistrement sont reliées par un câble souple aux entrées des amplificateurs. Leurs sorties sont reliées à l'entrée de l'enregistreur magnétique. Les PE recueillis, amplifiés, sont enregistrés sur bande magnétique (bande passante 1 à 1000 Hz). L'élimination des réponses évoquées parasites nous a conduit à retenir une trentaine de PE pour chaque séance, dans la situation de repos et au cours du mouvement. Les PE moyennés correspondant aux deux situations expérimentales sont comparés dans chacune des structures testées.

TECHNIQUE HISTOLOGIQUE

A la fin de l'expérience, les chats sont sacrifiés. Après perfusion, par voie carotidienne de formol salé (10 %), les cerveaux fixés sont extraits. Des coupes sériées nous permettent de repérer les électrodes profondes (technique dérivée de celle décrite par Siegel, 1968). Nous avons effectué cette vérification chez tous les chats et constaté le placement correct des électrodes.

TRAITEMENT DES RESULTATS

Nous évaluons après chaque séance expérimentale la différence d'amplitude des potentiels évoqués recueillis pendant le mouvement et pendant le repos de l'animal. Cette différence est ensuite exprimée en pourcentage de l'amplitude des PE enregistrés au repos. Ainsi, un pourcentage négatif correspond à une diminution des PE pendant le mouvement, un pourcentage positif à une augmentation. Pour chaque chat, nous évaluons la médiane (M_i) des pourcentages de variation des potentiels enregistrés aux trois niveaux, lors de chaque session expérimentale. Puis une médiane générale (M_g) est calculée en rassemblant toutes les sessions expérimentales des cinq chats.

ESTIMATION DES RESULTATS

Nous avons utilisé un test statistique non paramétrique, le T de Wilcoxon pour échantillons appariés (test bilatéral). Le seuil de signification choisi est $\alpha < .05$.

Ce test a été utilisé pour :

- comparer au niveau de chaque structure l'amplitude des PE recueillis dans les conditions de mouvement ou de repos.
- estimer l'effet du mouvement sur les différentes ondes recueillies au niveau d'une même structure.
- voir si la transmission des afférences cutanées durant le mouvement subit des modulations spécifiques aux différents relais des voies extralemniscales.

Les statistiques non paramétriques ont été choisies du fait qu'elles n'exigent pas d'hypothèse sur la normalité de la population parente. Elles nous permettent d'utiliser les données expérimentales ordonnées par rang.

Dans chaque structure, une comparaison des amplitudes des PE durant le mouvement et le repos a été établie, pour l'ensemble des chats et pour chaque chat. Chaque jour, les amplitudes des PE sont exprimées en pourcentage de l'amplitude des potentiels enregistrés en situation de repos. L'hypothèse nulle que nous avons testée est la suivante : les pourcentages d'amplitude des PE sont équivalents durant le mouvement et le repos.

Dans une structure donnée, les variations d'amplitude que manifestent, durant le mouvement, les différentes ondes du PE ont été analysées et comparées. L'hypothèse nulle testée est que ces variations sont égales pour les ondes précoces et pour les ondes tardives des PE.

Enfin, les différentes structures enregistrées ont été comparées entre elles du point de vue des variations d'amplitude présentées par les PE au cours des conditions de repos et d'activité.

RESULTATS

La vérification histologique sur les cerveaux des animaux nous a permis de constater que les électrodes étaient correctement implantées dans les deux structures choisies et sur le GSA.

MORPHOLOGIE - LATENCE - AMPLITUDE DES ONDES ENREGISTREES

Les résultats généraux que nous allons décrire peuvent se retrouver au niveau individuel (tableau I).

• *Au niveau bulbaire*

Les PE recueillis pendant le mouvement ou pendant le repos présentent deux composantes : une composante initiale brève de durée 11 à 12 ms qui culmine en moyenne à 8 ms après le début de la stimulation cutanée, une composante tardive et lente qui culmine à 20 - 30 ms. Pendant le mouvement d'appui, la composante tardive est déprimée significativement ($Mg = -18,3\%$ $Z = -2,85$ $p < .01$). La composante précoce n'est pas significativement réduite ($Mg = -10,9\%$ $Z = -1,5$).

• *Au niveau thalamique*

Les PE enregistrés dans le centre médian du thalamus sont monophasiques ou polyphasiques, selon les animaux. Nous n'avons pris en compte dans nos dépouillements que la composante stable qui se retrouve chez tous les chats à 10 - 11 ms de latence en moyenne. Cette

Chat n° Structures		Mi					Mg
		1	2	3	4	5	Ensemble des chats
NGC	Onde précoce	n = 10 NS + 6.8	n = 10 ** - 17.7	n = 8 NS + 9.3	n = 7 NS - 29.3	n = 10 NS - 7.4	n = 45 NS - 10.9 (- 22.9 ; + 8.4)
	Onde tardive		n = 9 NS - 4.5	n = 8 NS - 18.2	n = 7 * - 41.0	n = 8 NS - 9.9	n = 32 ** - 18.3 (- 36.6 ; 0)
CM		n = 9 NS 0	n = 9 * - 29.4	n = 8 * - 11.4	n = 7 * - 44.8	n = 10 ** - 54.6	n = 43 ** - 25.7 (- 50.4 ; - 2.9)
GSA	Onde précoce	n = 7 * - 30.0	n = 9 * - 31.0	n = 8 NS - 0.7	n = 7 NS + 28.5	n = 10 ** - 32.0	n = 41 * - 15.7 (- 33.4 ; - 0.4)
	Onde tardive	n = 7 * - 39.6	n = 9 NS + 10.4	n = 8 ** - 36.6	n = 7 * - 45.0	n = 10 ** - 35.0	n = 41 *** - 32.1 (- 39.2 ; - 22.5)

Tableau I : Médianes individuelles (Mi) et globales (Mg) des pourcentages de variation des potentiels évoqués pendant le mouvement dans les structures extralemnisciales.

T de Wilcoxon $\alpha < .05$ (test bilatéral)

NS = non significatif ; * $.01 < p < .05$; ** $.001 < p < .01$; *** $p < .001$

n = nombre de sessions expérimentales

Les nombres entre parenthèses indiquent les quartiles inférieurs et supérieurs.

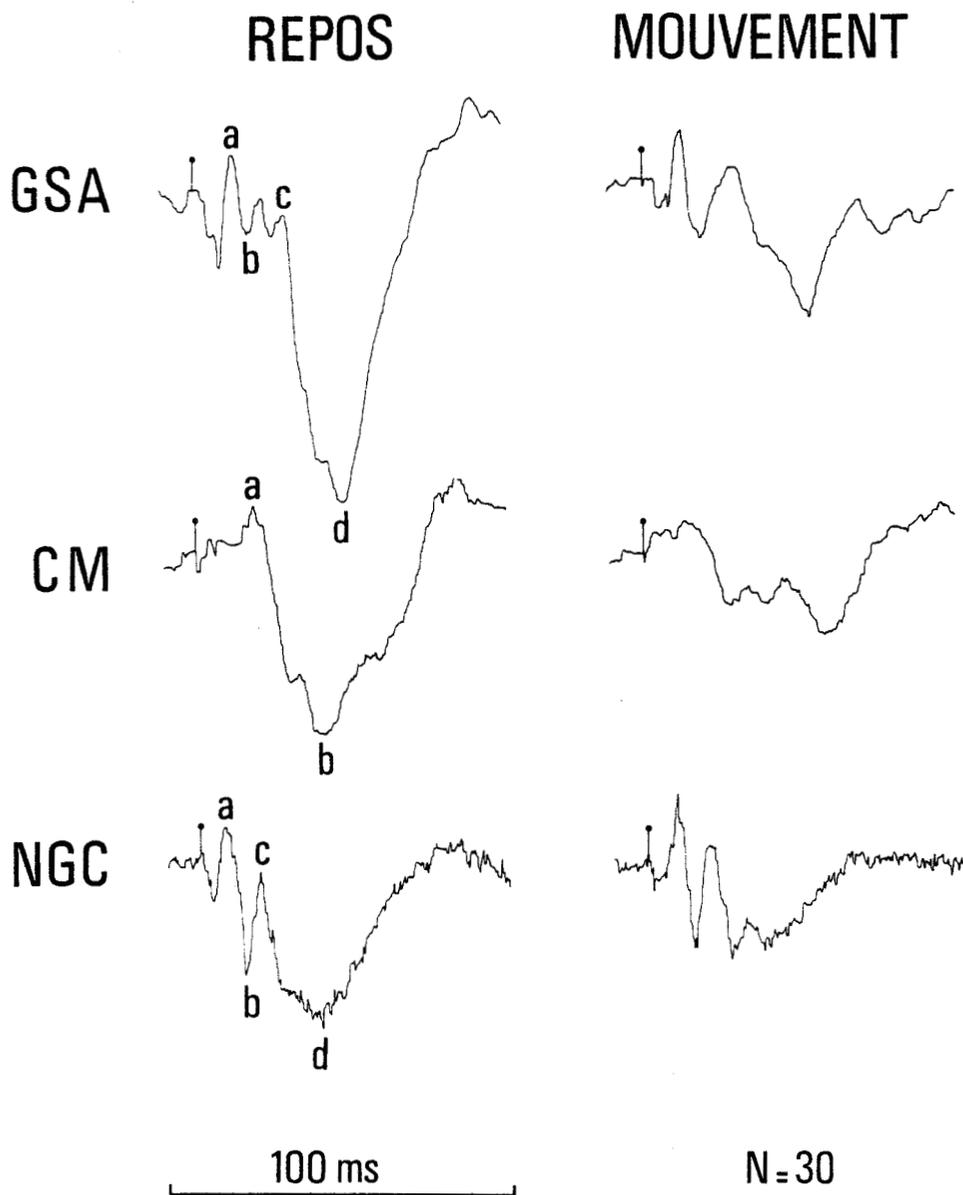


Figure 1

Potentiels évoqués recueillis à trois niveaux des voies extralemniscales.

Chaque trace est la moyenne des 30 réponses évoquées par stimulation de l'avant-bras et recueillies dans le noyau gigantocellulaire (NGC), dans le centre médian (CM), et sur le gyrus suprasylvien antérieur (GSA). L'amplitude des composantes suivantes des ondes enregistrées est comparée durant le repos et le mouvement : NGC et GSA : a-b, composante précoce ; c-d, composante tardive. CM : a-b.



composante est la seule recueillie chez 2 animaux (figure 1). Elle est la première du PE complexe enregistré chez les 3 autres. Pendant le mouvement, cette onde est fortement et significativement déprimée ($Mg = -25,7\%$ $Z = -4,5$ $p < .01$).

• *Au niveau cortical*

Les potentiels évoqués sur le GSA présentent comme les PE bulbaires deux composantes. La composante précoce culmine à 10 - 11 ms après le début des chocs, sa durée est de 10 ms. La composante tardive culmine à 43 - 44 ms. Ces deux composantes du PE cortical sont déprimées significativement pendant le mouvement :

- $Mg = -15,7\%$ ($Z = -2,40$ $p < .05$) pour la composante initiale
- $Mg = -32,14\%$ ($Z = -4,78$ $p < .001$) pour la composante tardive

On notera en outre que la dépression concomitante du mouvement est significativement plus importante pour la partie tardive du PE ($Z = -2,28$ $p < .05$).

• *Comparaison entre les structures extralemniscales*

Une comparaison des dépressions observées dans les différentes structures et pour les différentes composantes ne nous est apparue possible que dans le cas où ces dépressions atteignent le seuil de signification statistique.

La comparaison de l'onde thalamique et de l'onde corticale tardive, composante des PE dont la comparaison avec l'onde thalamique est justifiée selon Poliakova (1972), ne fait pas ressortir de différence significative. Le CM et le GSA ne semblent donc pas être modulés différemment pendant le mouvement. Par contre, la comparaison des composantes tardives des PE bulbaires et corticaux fait apparaître que la dépression de la partie tardive du PE somesthésique est plus importante au niveau cortical qu'au niveau bulbaire ($Z = -2,09$ $p < .05$).

Au total, même si les comparaisons effectuées ont été obligatoirement restreintes, il reste possible de dire que la dépression de la volée extralemniscale va croissant du NGC au GSA.

DISCUSSION

MORPHOLOGIE - LATENCE - ORIGINE DES ONDES

• *Dans le NGC*

Les PE enregistrés dans le NGC durant le mouvement ou le repos présentent deux composantes. Ceci est en accord avec les résultats de Ménétrey (1972). L'auteur enregistre dans le NGC les réponses évoquées par une stimulation périphérique. Les latences des ondes qu'il enregistre, ainsi que celles des PE enregistrés par Fields *et al.* (1975) 5 à 8 heures après l'anesthésie initiale, sont du même ordre que les latences que nous rapportons (6-7 ms). L'origine des deux ondes enregistrées au niveau du NGC n'a pas fait l'objet de recherches systématiques.

• *Dans le CM*

Tant du point de vue de leur morphologie que de leur latence les PE que nous enregistrons dans le CM (10-11 ms) sont en accord avec les enregistrements publiés par Albe-Fessard et Besson (1973). L'origine de l'arrivée sensorielle au CM provient d'une part de la réticulée bulbaire (Bowsher *et al.*, 1968), d'autre part du faisceau paléospinothalamique (Albe-Fessard et Besson, 1973). Bowsher, stimulant la réticulée bulbaire, mesure la latence des ondes recueillies dans le NGC et le CM. La différence des latences qu'il mesure (2 ms) est moins grande que celle que nous avons nous-même enregistrée entre les arrivées sensorielles à ces deux niveaux (4,5 ms). Il faut toute-

fois remarquer que les PE thalamiques que Bowsher recueille ne proviennent que de la seule mise en jeu du faisceau spinoréticulothalamique, tandis que, stimulant à la périphérie, les PE que nous enregistrons dans le CM sont le résultat de la mise en jeu conjointe du faisceau spinoréticulothalamique et du faisceau paléospinothalamique. Or McGuinness *et al.* (1976) ont montré que l'arrivée réticulaire au CM est très faible. Ils contredisent l'idée selon laquelle les réponses polysensorielles au CM sont véhiculées principalement par la voie spinoréticulothalamique à laquelle Bowsher (1966) et Bowsher *et al.* (1968) attribuaient une trop grande importance. D'autre part, ces divergences de latence sont peut-être imputables aussi au fait que les animaux sur lesquels travaillent Bowsher *et al.* (1968) sont anesthésiés. Bowsher lui-même (1971) pense que le décalage de latence constaté entre les enregistrements d'animaux en préparation chronique ou en préparation aiguë serait une conséquence du choc post-opératoire que subissent ces derniers.

• *Dans le GSA*

Les deux composantes du PE cutané que nous enregistrons au niveau du cortex non spécifique ont fait l'objet d'une étude détaillée par Poliakova (1972). Cet auteur, stimulant la patte avant du chat, recueille sur le GSA une onde précoce et une onde tardive. Les latences des réponses que nous recueillons au niveau cortical, dans nos conditions expérimentales, sont comparables aux latences publiées par Poliakova travaillant sur animal non anesthésié. Recherchant l'origine des ondes enregistrées sur le GSA, Poliakova attribue l'onde précoce du PE cortical à l'activation propre des cellules corticales lors d'une arrivée sensorielle spécifique en provenance du noyau ventropostérieur du thalamus. En effet, l'onde disparaît après coagulation de cette zone. Elle est la seule enregistrée lors d'une anesthésie au Nembutal ce qui rend probable son appartenance au système lemniscal. Elle est également produite par une stimulation du noyau ventropostérieur du thalamus. L'onde tardive, qui disparaît sous Nembutal, peut être attri-

buée aux influx provenant des noyaux non spécifiques ; elle coïncide avec la décharge des neurones corticaux polysensoriels. Ainsi, à l'onde précoce enregistrée sur le GSA, nous pouvons attribuer une origine spécifique tandis que l'origine de l'onde tardive peut être considérée comme non spécifique.

DEPRESSION DES PE PENDANT LE MOUVEMENT

Lors d'un mouvement conditionné d'appui sur une pédale, la transmission des messages cutanés dans la voie extralemniscale du chat est réduite : l'amplitude des PE enregistrée dans le NGC, dans le CM, et dans le GSA décroît. Cette diminution d'amplitude est statistiquement significative au niveau cortical (ondes précoce et tardive) et au niveau thalamique. Au niveau bulbaire, l'onde tardive seule est déprimée significativement.

• Au niveau bulbaire

Les effets différentiels du mouvement sur les ondes précoces et tardives nous semblent pouvoir être rapprochés de la modulation différente des deux composantes du PE cutané observé par Ménétrey (1972) au cours du cycle veille-sommeil après ablation du cortex péricrucial. L'auteur remarque qu'après ablation corticale, l'amplitude de la composante précoce ne diminue plus alors que la composante tardive est encore "parfois plus ou moins réduite" au cours de la veille et du sommeil paradoxal (SP).

Ainsi dans nos expériences comme dans les travaux de Ménétrey (1972), tout se passe comme si les deux ondes enregistrées au même niveau du NGC témoignaient de deux systèmes distincts différemment sensibles aux contrôles moteurs supraspinaux.

• *Au niveau thalamique*

Les réponses évoquées dans le CM sont significativement déprimées durant le mouvement. Ces données sont à mettre en relation avec les résultats de Guilbaud *et al.* (1972) qui mettent en évidence chez le chat chronique, pendant la veille et le SP, une influence inhibitrice du cortex péri-crucial sur les afférences cutanées recueillies dans le CM. Dans la mesure où le CM entretient des connexions directes avec le cortex somatique primaire (Macchi *et al.*, 1977), on peut penser que cette diminution des volées transmises par le thalamus non spécifique contribue à la diminution des PE enregistrés dans le cortex spécifique durant le mouvement conditionné chez le chat (Coquery et Vitton, 1972).

• *Au niveau cortical*

La volée afférente somesthésique est significativement déprimée, tant dans sa partie précoce que tardive. La dépression de la composante précoce va dans le sens des résultats de Tsumoto *et al.* (1975) qui mettent en évidence, après stimulation du tractus pyramidal, une inhibition des réponses unitaires évoquées dans le thalamus ventro-basal du chat, par une stimulation cutanée.

Nos résultats mettent également l'accent sur la dépression significativement moins importante de la composante précoce. Si nous admettons avec Poliakova (1972) que la composante précoce du potentiel recueilli sur le GSA reflète l'arrivée d'influx transmis par les relais thalamiques spécifiques, la moindre dépression de cette composante précoce témoigne d'une susceptibilité différente des voies lemniscales et extralemniscales aux influences exercées par les centres. Cette idée semble se trouver appuyée par la comparaison des résultats présentés par Coquery (1978b) et de nos propres résultats. A la sortie du VPL, l'auteur montre une dépression des PE de -6,9% tandis que la dépression des PE que nous enregistrons dans le thalamus non spécifique est de -25,7%. Au total nos hypothèses sont confirmées, les influx descendants impliqués dans l'organisation du mouvement contribuent à

déprimer les entrées sensorielles cutanées dans la voie extralemnisc-cale pendant un mouvement balistique d'extension de la patte chez le chat. Ces modulations des afférences cutanées sont plus marquées dans le système extralemniscal que dans le système lemniscal ; ceci pourrait rendre compte de la dépression importante des PE corticaux enregistrée sur le cortex spécifique.

NATURE DU MOUVEMENT CONDITIONNE

Le mouvement conditionné exécuté par nos chats est une pression rapide sur un levier apparaissant après un signal. Il a les caractéristiques d'un mouvement balistique. Or c'est aussi durant un mouvement balistique que Ghez et Pisa (1972), Coulter (1974), et Coquery (1978 b) observent une réduction de la volée afférente lemnisc-cale. On peut concevoir que la réduction de la volée afférente prenant place aussi bien dans les voies spécifiques que non spécifiques peut faciliter la transmission des afférences plus pertinentes pour ce type de mouvement, particulièrement les entrées kinesthésiques. Il semble en effet que la modulation qu'affecte la voie sensorielle dépende du type de mouvement réalisé (Fromm et Evarts, 1977, 1978).

LA SITUATION DE REPOS

En ce qui concerne la situation de repos, nous devons nous souvenir que le plan expérimental utilisé comporte un signal S^- auquel l'animal doit rester immobile et un signal S^+ auquel il doit répondre en appuyant sur le levier. La présentation alternée des deux stimulus peut nous amener à concevoir ce protocole expérimental comme s'il s'agissait de celui d'un temps de réaction : le signal préparatoire (SP) étant le S^- et le S^+ étant le signal de réponse (SR), avec un intervalle variable entre SP et SR. Le test cutané se trouve dans la période préparatoire, 500 ms après le SP (ou S^-) et le test qui suit

SR (ou S⁺) arrive pendant la réponse motrice. Nous pouvons donc considérer que la situation dite de "repos" n'est pas simple. Il s'agit d'un animal impliqué dans une tâche de détection d'un signal auditif. La situation de repos est plutôt une situation d'attente du signal sonore de réponse. Dès lors nous voyons que la dimension attentive du comportement peut être retenue dans la situation dite de repos. Si bien que la comparaison que nous avons faite pourrait être interprétée comme une comparaison entre comportement moteur et immobilité attentive. Il apparaît donc souhaitable d'entreprendre une étude systématique de la transmission d'une volée cutanée durant l'immobilité attentive. C'est ce que nous avons fait dans la seconde partie de ce travail qui examine le décours de potentiels évoqués cutanés au cours de la période préparatoire à un temps de réaction.

DEUXIEME PARTIE

INTRODUCTION

La deuxième partie de ce travail concerne l'étude des mécanismes nerveux qui sous-tendent le comportement d'attention, dans lequel on peut envisager l'intervention des contrôles supraspinaux sur les entrées sensorielles. Une définition de l'attention nous est donnée par Piéron dans son Vocabulaire de la Psychologie (1963) : "Ce mot du langage commun s'applique en psychologie à une orientation mentale élective comportant un accroissement d'efficience dans un certain mode d'activité avec inhibition des activités concurrentes". Nous pouvons ainsi nous demander quelles sont les conditions qui entraînent une efficience accrue et l'inhibition des activités concurrentes, c'est-à-dire la sélectivité dans le comportement attentif. L'ensemble des informations que nous fournit le milieu ne peut être appréhendé dans sa totalité. Seuls certains indices dans l'environnement sont captés et analysés. Cette sélectivité pourrait s'exercer sur les messages sensoriels. Ainsi dans une tâche comportant la détection d'un message sensoriel cutané, la fonction sélective durant l'attention pourrait contribuer à faciliter la transmission des messages du même type et à inhiber ceux des autres modalités sensorielles. Ce sont ces enseignements que nous apportent les données de la psychologie expérimentale.

LE FILTRAGE DES AFFERENCES SENSORIELLES : DONNEES DE LA PSYCHOLOGIE EXPERIMENTALE

Cherry (1953) part de l'observation courante que dans une réunion, nous percevons ce que dit notre interlocuteur mais ignorons le contenu des propos tenus par d'autres au même moment et dans le même lieu. L'auteur systématise ce modèle de la "cocktail party" et propose une tâche d'écoute dichotique dans laquelle des messages différents sont présentés simultanément à chaque oreille. La tâche consiste à répéter sans délai les messages arrivant à l'une ou l'autre oreille. Les sujets s'avèrent incapables de répéter le moindre élément du discours présenté à l'oreille non pertinente. En 1957, Broadbent propose que les entrées sensorielles vers lesquelles l'attention n'est pas dirigée sont sélectivement bloquées. C'est le célèbre modèle de filtre périphérique. Pourtant dans les expériences d'écoute dichotique de Moray (1959) où l'attention porte sur les messages qui arrivent à une seule oreille, les sujets reconnaissent leur nom dans le canal à ignorer. Deutsch et Deutsch (1963) rejettent l'hypothèse de Broadbent ; pour eux les messages ne sont ni bloqués, ni atténués, mais sont transmis au plus haut niveau où ils sont analysés. Une théorie moins radicalement opposée est énoncée en 1969 par A. Treisman. Elle propose une atténuation plutôt qu'un blocage périphérique des messages rejetés ; l'analyse sémantique des messages atténués reste donc possible, ce qui rend compte des résultats de Moray. Corteen et Wood (1972) adoptent le point de vue de Deutsch et Deutsch. Ils associent des mots à une stimulation électrique qui déclenche une réponse électrodermale (RED). Par la suite ces mots sont inclus avec d'autres dans une liste présentée pendant une épreuve d'écoute dichotique, lors du test, les sujets ne reconnaissent pas les mots, mais produisent cependant une RED quand ils leur sont présentés. Cette étude semble montrer que le matériel est analysé bien qu'il ne soit pas reconnu consciemment.

Kahneman (1973) critique le modèle du "cocktail party" de Cherry : il ne s'applique, dit-il, qu'à l'attention auditive. Etudiant l'attention visuelle, Kahneman démontre l'effet stimulus-suffixe. Un sujet lit une liste de six ou sept chiffres suivis de zéros qu'il doit ignorer ; il se souvient des nombres beaucoup moins bien s'ils lui sont présentés suivis de zéros. Kahneman en conclut que l'attention agit en effectuant un regroupement perceptif des éléments du stimulus. En 1976, Neisser propose une théorie active de l'attention. Pour cueillir une pomme sur un arbre, dit-il, on ne doit pas filtrer toutes les autres, simplement, on ne doit pas les cueillir. Cet auteur étudie l'attention dans une tâche visuelle. Il réalise des enregistrements vidéo de deux types de jeux différents : un jeu de balle et un jeu de mains. Puis il réalise un enregistrement mixte dans lequel un jeu est superposé à l'autre. C'est ce troisième enregistrement que voient les sujets. Ils doivent appuyer sur une clé quand ils décèlent les éléments-cibles d'un jeu. Cette tâche est bien maîtrisée sauf quand les sujets ont à répondre aux éléments-cibles de l'ensemble des jeux. Ces résultats l'amènent à la conclusion suivante : nous choisissons ce que nous voulons voir en anticipant l'information structurée que la perception nous fournira ; quant à l'information inattendue, elle n'est pas captée.

Au total, les données accumulées en psychologie expérimentale depuis la parution du modèle de Broadbent ne permettent plus de soutenir l'idée du filtrage périphérique intégral des entrées sensorielles dans l'attention sélective. Il faudrait plutôt situer dans les différents niveaux d'intégration sensorielle, les lieux d'action des mécanismes mis en jeu durant l'attention. Le tri et l'analyse des afférences sensorielles pourraient s'effectuer aux différentes étapes de leur trajet ascendant. Coquery (1978 a) envisage les programmes moteurs dans leur expression neurophysiologique, autant comme un contrôle des voies centripètes que comme une modulation des centres moteurs. Il envisage leur participation au traitement des afférences sensorielles durant l'attention. La notion de programme moteur se trouverait alors élargie à celle de programme d'analyse. Cette idée est à rapprocher de

celle de Wall (1970) pour qui le rôle du système lemniscal serait de déclencher des programmes d'analyse des messages centripètes véhiculés par les voies extralemniscales. Ainsi, durant l'attention comme durant le mouvement, des modulations des afférences sensorielles pourraient être détectées aux différents niveaux de leurs trajets ascendants comme semblent d'ailleurs l'indiquer un certain nombre de données de la neurophysiologie.

MODIFICATION DES AFFERENCES SENSORIELLES DURANT L'ATTENTION : ASPECTS NEUROPHYSIOLOGIQUES

En 1959, Hernandez-Péon fait le point sur les variations que l'attention peut entraîner dans les enregistrements électrophysiologiques des voies sensorielles. Dans le noyau cochléaire et le cortex auditif, la taille des PE auditifs augmente quand le chat semble attentif au stimulus testé dans une procédure de conditionnement pavlovien (Hernandez-Péon *et al.*, 1957). Au contraire, si l'attention de l'animal est attirée par la vue d'une souris ou que le chat renifle l'odeur de poisson ou encore s'il vient de recevoir un choc électrique douloureux sur la patte, les PE auditifs cochléaires et corticaux diminuent d'amplitude (Hernandez-Péon *et al.*, 1956). Toutefois, les changements de position de la tête peuvent entraîner une moindre efficacité du stimulus sonore et expliquer les variations observées. Tel n'est plus le cas quand la stimulation est appliquée à la patte et que l'on teste les volées cutanées transmises par les colonnes latérales de la moelle, c'est-à-dire par les voies extralemniscales : Brust-Carmona et Hernandez-Péon (1959) continuent d'observer dans ces conditions une réduction des volées ascendantes lorsque l'attention de l'animal est détournée par la vue d'une souris ou l'odeur de sardines. Dans le travail présenté par Albe-Fessard *et al.* (1961) chez le chat, dans lequel les enregistrements permanents du gyrus suprasylvien médian permettent d'objectiver les états d'attention, les résultats permettent de conclure que les PE déclenchés par stimulation du nerf radial superficiel

diminuent pour les enregistrements faits dans le CM, le gyrus supra-sylvien marginal et antérieur et dans les noyaux associatifs entourant le VPL. Par contre quand les PE sont recueillis dans le VPL, quel que soit l'état d'attention, l'amplitude de l'onde reste constante et grandit même parfois chez le chat attentif. Allant dans le même sens, Wall *et al.* (1967) décrivent une augmentation de l'activité unitaire des cellules de la couche IV de Rexed dans la corne dorsale de la moelle après stimulation de leur champ récepteur, si l'animal tourne la tête vers la région stimulée. Les auteurs suggèrent que la réponse unitaire augmente quand l'attention de l'animal est dirigée vers le champ récepteur.

Dans ces différents travaux, il est difficile de dire si les modulations observées dans les voies sensorielles sont bien dues à des phénomènes d'attention et non pas aux activités motrices mises en jeu quand par exemple l'animal est attiré par la vue d'une souris ou qu'il tourne la tête vers le champ récepteur testé.

Pourtant, lors d'une intervention stéréotaxique chez l'homme, Jouvét *et al.* (1959) rapportent que les PE recueillis dans le thalamus, au niveau du VPL et déclenchés par de légères percussions de la face, sont augmentés quand il est demandé au patient de bien faire attention et de compter mentalement les coups.

Dans des expériences plus récentes, d'autres protocoles expérimentaux sont utilisés. Horn et Wiesenfeld (1974) étudient la transmission dans les voies visuelles du chat au cours d'une tâche d'attention focalisée. Des potentiels évoqués visuels sont déclenchés par stimulation du tractus optique et enregistrés sur le cortex visuel et dans le corps genouillé latéral durant la PP à un TR. Le signal de réponse peut être auditif ou visuel. Les résultats ne montrent aucun changement dans les PE au niveau du corps genouillé latéral, que l'attention soit portée vers des stimulus auditifs ou visuels, ni aucune modification au niveau des PE corticaux, quand la tâche implique la détection du signal visuel. Seule une diminution de la composante tardive des PE visuels corticaux est notée quand la tâche consiste à détecter un signal auditif. Ces modulations ne semblent pas être corrélées à des réajustements posturaux. Les auteurs pensent que les modi-

fications observées peuvent être attribuées à un phénomène d'attention. Desmedt et Debecker (1979), chez l'homme, ne décèlent aucun changement dans les composantes précoces des PE corticaux somesthésiques ou auditifs censées refléter la transmission dans les relais bulbaires des voies spécifiques, selon que l'attention est ou n'est pas portée sur la modalité sensorielle testée.

Au total, Näätänen et Michie (1979), passant en revue la littérature sur les effets de l'attention sur les composantes précoces des potentiels évoqués, concluent qu'il n'y a aucun fait en faveur de l'hypothèse du filtrage neuronique sélectif, ni au niveau périphérique, ni au niveau central, sur lequel le phénomène d'attention sélective pourrait être fondé. Allant dans le même sens, Chapin et Woodward (1981) ne parviennent pas à démontrer au niveau du cortex SI du rat des changements d'activité unitaire durant l'immobilité attentive, alors que le mouvement s'accompagne d'une réduction importante des réponses corticales.

Pourtant, Hyvarinen *et al.* (1980), chez le singe, dans une recherche qui porte sur les effets généralisés de l'attention produit par l'anticipation d'un stimulus vibratoire pertinent, mettent en évidence l'effet du comportement attentif dans 16 % des neurones interrogés au niveau du cortex somatosensoriel ; 80 % des neurones de SI restent toutefois non affectés. Les neurones qui sont modulés par le comportement attentif présentent alors une augmentation de leur décharge. Ces neurones se distribuent dans les différentes couches corticales qui reçoivent des afférences non spécifiques. Au niveau périphérique, Dubner *et al.* (1981), dans les neurones de la corne dorsale de la moelle chez le singe, lors d'une tâche de discrimination thermique, constatent que des modulations apparaissent en relation avec la tâche et indépendamment des paramètres de stimulation employés. Les variations liées à la tâche ne sont pas en relation avec les mouvements des membres ou de la face. Les auteurs proposent que les réponses liées à la tâche pourraient refléter l'évaluation des signaux sensoriels pré-

sentant une importance pour que soit réalisée avec succès la tâche proposée à l'animal. C'est aussi au niveau spinal que Honoré *et al.* (sous presse) montrent dans un travail effectué chez le sujet humain que l'orientation spatiale de l'attention s'accompagne de contrôles descendants affectant de façon spécifique les circuits spinaux mis en jeu par des messages cutanés. Ils notent que la facilitation du réflexe H provoquée par une stimulation électrique modérée du nerf sural est plus faible quand l'attention est focalisée sur ce stimulus que lorsqu'elle se porte sur le même champ cutané de la jambe contralatérale.

Bien que la question demeure l'objet de vives controverses, il semble que nous puissions parler de modulation ou de contrôle des afférences sensorielles durant le comportement attentif. C'est à ce problème que s'adressent les expériences qui suivent et qui analysent le fonctionnement des voies de la sensibilité somatique, chez le chat vigile et attentif. L'attention de l'animal a été manipulée dans un protocole de temps de réaction à une stimulation vibratoire appliquée sur la patte qui reçoit les stimulations cutanées test.

Nous avons tenté de répondre aux questions suivantes : la transmission des messages cutanés s'améliore-t-elle ou se détériore-t-elle aux différents étages des voies de la sensibilité somatique durant la PP au TR ? Si de telles modulations des voies sensorielles afférentes sont démontrées pendant le comportement attentif, contribuent-elles à permettre à l'organisme de réaliser l'objectif de ses actions ? Durant le comportement attentif, les mécanismes qui y sont mis en oeuvre pourraient être qualifiés de préparatoires, si intervenant avant le déroulement de l'activité motrice, ils conduisent à l'effectuer plus rapidement.

Pour répondre à ces questions, nous avons recherché d'éventuelles modifications dans les voies sensorielles cutanées pendant une tâche d'attention portée aux voies impliquées dans le test. Nous avons également examiné si ces modifications étaient corrélées à la performance réalisée lors de l'exécution de la tâche.

METHODES ET TECHNIQUES

LA SITUATION DE TEMPS DE REACTION

Dans les expériences qui suivent, le chat déclenche lui-même une période préparatoire (PP) à l'issue de laquelle un signal vibratoire est délivré sous la pelote plantaire. L'animal doit y répondre le plus rapidement possible en fléchissant la patte. La consigne de rapidité est transmise par conditionnement. Dans le plan expérimental que nous avons choisi, la PP est fixe, la probabilité d'apparition du SR est fixe, ce signal ne comporte aucun degré d'incertitude. De cette façon, l'attention de l'animal est standardisée. Pour tester si le comportement de l'animal est bien focalisé sur la détection du signal vibratoire, nous avons réalisé une séance de contrôle dans laquelle, pendant un certain temps, le SR n'est plus délivré. Nous devions alors observer une détérioration de la performance.

LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL ET SON CONDITIONNEMENT

Quatre chats, T, N, O, D, préalablement privés de boisson, ont été conditionnés à poser la patte sur une plate-forme située dans la partie antérieure gauche d'une cage à conditionnement (figure 2). Le placement de la patte déclenche une cellule photoélectrique située dans les parois de la plate-forme. Celle-ci est constituée d'une niche en altuglass dont le fond plat (5 x 5 cm) affleure le plancher de la cage. Ses parois verticales ont une hauteur de 2,5 cm. Le chat doit maintenir la patte dans la niche pendant 1,5 seconde. A la fin de cette période, la plate-forme vibre à la fréquence de 30 Hz. La vibration est produite par

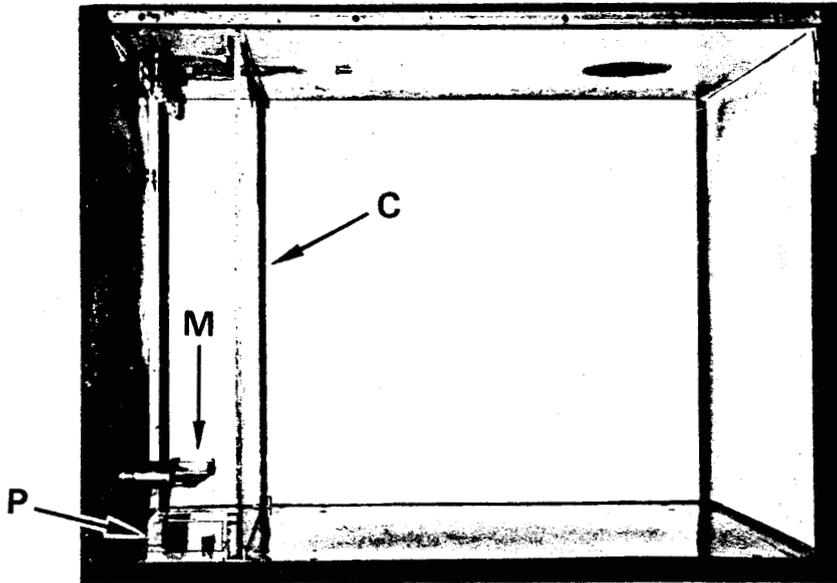


Figure 2

Cage de conditionnement.

Dans la cage, une cloison (C) amovible délimite un compartiment (à droite sur la photo) où sont enregistrés des potentiels évoqués au cours de la situation de référence. Quand la cloison est enlevée, le chat a accès à la plate-forme (P) et à la mangeoire (M).



un excitateur (LDS 201) relié à la sortie amplifiée d'un générateur basse fréquence (PW₁ telec). Le chat doit répondre à la vibration en effectuant un mouvement de retrait de la patte dans un temps de réaction, ce qui interrompt la cellule photo-électrique et arrête la vibration. Le temps de réaction (TR) est mesuré en appréciant la durée du signal vibratoire. Si les limites du TR sont comprises entre 130 et 600 ms et si le chat attend avant de remettre la patte dans la niche, il reçoit du lait dans la mangeoire située devant lui, trois secondes après la fin du TR. Il ne peut déclencher un nouvel essai que deux secondes après l'ouverture de l'électrovanne distribuant le lait. Chaque séance quotidienne de conditionnement dure une demi-heure. Elle est pilotée automatiquement par ordinateur (PDP 11/34). Les séances se poursuivent jusqu'à l'atteinte deux jours de suite du critère de conditionnement fixé à 80 % de TR compris dans les limites imposées. Pour réaliser ce conditionnement une procédure de conditionnement par récurrence a été adoptée. A chaque séance de conditionnement, le renforcement est l'administration de lait.

Les chats sont assoiffés en restreignant leur alimentation à des croquettes. La programmation des différentes séquences du conditionnement est réalisée dans cette phase par l'emploi de modules logiques permettant le réglage manuel des paramètres temporels. Le chat apprend d'abord à retirer la patte après l'avoir posée dans la cupule. Il obtient alors le lait sans délai. Dans la seconde étape, le chat n'obtient le lait qu'après une attente de trois secondes. Dans la troisième étape, l'animal doit en outre respecter un délai de deux secondes entre chaque essai. Dans la quatrième étape, il n'est autorisé à retirer la patte que si la cupule vibre. Le délai entre le début de l'essai et l'arrivée de la vibration est allongé par pas de 500 ms. Trois délais sont utilisés 500, 1000, 1500 ms. Chaque étape de conditionnement prend fin quand environ 20 essais renforcés ont été obtenus à chacune d'elles. Une dernière consigne est alors apprise : retirer la patte le plus vite possible au signal vibratoire. Les TR sont indiqués à chaque essai sur un chronoscope et relevés manuellement. Pour

que le comportement de l'animal soit dirigé sur la détection du SR, la limite supérieure du temps de réponse autorisé, après le signal vibratoire, sera réduite progressivement. A chaque séance nous calculons la moyenne et l'écart-type des TR. A la séance suivante, la limite supérieure admise pour le TR est égale à la valeur moyenne augmentée de l'écart-type de la séance précédente. Le renforcement est modulé en fonction de la performance réalisée : si, lors d'un essai, le TR est compris entre la valeur moyenne de la séance précédente diminuée de l'écart-type et la limite supérieure, le chat reçoit une simple ration de lait. Si la performance (TR) est comprise entre 130 ms et la valeur moyenne diminuée de l'écart-type, le chat reçoit alors une double ration. Quand à deux séances consécutives, la moyenne des TR est stable et que le pourcentage de conditionnement est de 80 %, on arrête le conditionnement.

IMPLANTATION DES ELECTRODES

Les chats sont opérés sous anesthésie au chloralose. Les électrodes bipolaires concentriques sont implantées stéréotaxiquement et sous contrôle électrophysiologique. Elles sont du même type que dans l'expérience précédente, la seule différence étant que chacune est solidaire d'un connecteur femelle à deux broches. Elles sont placées respectivement dans le lemnisque médian (LM), le centre médian du thalamus (CM) et les radiations somatiques (CI). Les coordonnées retenues sont pour le LM (L = 3,5 ; P = 1 ; H = -5 à -7), pour le CM (L = 3 ; A = 7 ; H = +1 à +2), pour la CI (L = 10 ; A = 16,5 ; H = +8,5). Deux électrodes constituées de boules d'argent sont posées sur le cortex au niveau du GSA (L = 9 à 10 ; A = 10 à 14). Une troisième électrode en argent est placée sur la partie antérieure du crâne. Elle sert de référence et est reliée à la masse des appareils. Les électrodes d'argent sont soudées à une prise femelle à trois broches. Les quatre prises sont incluses dans de la résine acrylique coulée sur l'os du crâne.

RETABLISSEMENT DU CRITERE DE CONDITIONNEMENT POST OPERATOIRE

Quinze jours après l'opération, les animaux sont à nouveau privés de boisson et alimentés par de la nourriture sèche. Ils sont soumis à des séances quotidiennes de conditionnement. Les électrodes constituées de deux cupules d'argent remplies de pâte conductrice sont appliquées sur la peau de la patte impliquée lors du mouvement d'appui. A ce stade, le pilotage de chaque séance de conditionnement se fait par ordinateur (Digital PDP 11/34). Les séances se déroulent alors en deux temps. Dans un premier temps, la cage de conditionnement est séparée en deux compartiments : un compartiment d'attente est ménagé par la mise en place d'une paroi coulissante qui isole la zone où se trouve la plateforme vibrante et la mangeoire. L'animal est alors mis, au début des séances, dans cette partie de la cage. Il doit apprendre à y rester immobile, assis en sphinx. Il reçoit de temps en temps de légères stimulations électriques sur la patte. Les paramètres de stimulation sont les mêmes que dans l'expérience précédente. A la fin de cette phase qui dure environ un quart d'heure, la paroi coulissante est enlevée.

Dans une seconde période, l'animal a alors accès à la plateforme et la mangeoire. Pendant trente minutes environ, il peut alors exécuter des essais à l'issue desquels il obtient du lait si la performance a été correcte. Les séances se poursuivent jusqu'à l'obtention du critère de conditionnement suivant : deux jours de suite, 80 % de TR à la vibration compris dans les limites de 130 à 600 ms.

ENREGISTREMENT DES PE

Chaque jour, l'animal est soumis à une séance de conditionnement. Les réponses évoquées par les stimulations électriques cutanées délivrées sur la patte mobilisée sont enregistrées sur bande magnétique après amplification (bande passante 1 à 1000 Hz). Trente PE de contrôle sont enregistrés dans la première partie de la séance, quand l'animal

est dans le compartiment d'attente. Dans la deuxième partie de la séance, seuls sont validés les essais pour lesquels trois conditions sont respectées : 1) les TR sont compris entre 130 et 600 ms ; 2) un délai de deux secondes entre ouverture de l'électrovanne et pose de la patte est respecté ; 3) l'essai qui précède a été correctement exécuté. La séance s'arrête quand 100 essais validés ont été réalisés. Des PE test sont enregistrés durant ces 100 essais. Les cinq cents premières millisecondes de la période préparatoire, d'une durée totale de 1,5 sec, ne sont pas prises en compte. La seconde qui reste est divisée en 10 classes de 100 ms. Une seule stimulation est délivrée à chaque essai. Elle survient aléatoirement au milieu d'une des dix classes définies ci-dessus. Si un essai est erroné, il est répété avec les mêmes paramètres temporels jusqu'à réalisation d'une performance correcte. La programmation des stimulations est telle que chaque classe est testée dix fois au cours des 100 essais comptabilisés. Dans un bloc de 10 essais, les classes sont dans un ordre aléatoire. Le stockage des données sur ordinateur se fait ultérieurement par lecture des bandes magnétiques.

L'enregistreur magnétique comporte 6 pistes. Quatre sont utilisées pour enregistrer les variations électriques des quatre structures testées. La numérisation se fait de façon séquentielle sur les quatre pistes. Chaque voie est échantillonnée à la cadence de 4 kHz. La durée totale d'analyse que nous voulons conserver n'est pas la même pour toutes les structures. Nous ne conservons les quatre échantillons par milliseconde que pour le lemnisque. Pour les autres structures, nous ne gardons qu'un échantillon sur deux. La numérisation est déclenchée par un signal situé sur la cinquième piste des bandes magnétiques. Ce signal précède de 25 ms l'artefact de stimulation. Un signal indique également si l'excitateur est en marche. Il permet d'apprécier la durée de fonctionnement du vibreur, ce qui mesure le TR. Un autre signal indique les réponses anticipées. Sur la sixième piste, un signal valide les essais renforcés, un autre indique la fin de la session.

Dix séances d'enregistrement sont réalisées pour chaque chat et sont dépouillées ultérieurement. Les performances réalisées (TR en ms) sont données à l'issue de chaque séance par l'imprimante.

LA SEANCE DE CONTROLE

Cette séance doit nous permettre de dire si les animaux répondent après qu'un certain temps se soit écoulé (conditionnement au temps) ou s'ils réagissent bien à la présentation d'un signal. Autrement dit, la détection du signal vibratoire est-elle nécessaire pour la réalisation de la tâche ? Pour répondre à cette question, une séance supplémentaire de conditionnement est réalisée. L'animal est mis dans le compartiment d'attente où il reçoit trente stimulations alors qu'il est assis en sphinx mobile. La paroi coulissante est alors retirée et le chat a accès à la plate-forme et à la mangeoire. Il exécute les essais comme dans les autres séances et reçoit alors des stimulations cutanées électriques, dans les mêmes conditions, ainsi que du lait. Au bout de trente essais renforcés, le vibreur n'est plus déclenché. Si le chat retire la patte dans le même intervalle de temps que précédemment (130 à 600 ms après le début virtuel de la vibration), il reçoit du lait. Il peut faire des essais dans ces conditions durant une demi-heure. Nous remettons alors le vibreur en marche. L'animal termine la séance pour obtenir au total 100 essais validés. Les performances du chat sont recueillies sur l'imprimante (TR en ms) à l'issue de la séance.

TRAITEMENT DES RESULTATS

• *Séance de contrôle*

L'analyse de la séance de contrôle a été faite à partir des mesures des TR. La performance a été appréciée par le pourcentage de conditionnement atteint (nombre des essais renforcés par rapport au nombre total d'essais) : dans la première partie de la séance ; quand la vibration a été supprimée ; après la remise en marche du vibreur.

Pour chaque chat, afin d'apprécier statistiquement les différences observées dans ces trois périodes, nous avons calculé le nombre total d'essais à exécuter pour obtenir un même nombre d'essais renforcés soit n_1 , n_2 , n_3 . Si le signal vibratoire n'avait pas d'effet, sa suppression n'entraînerait aucun changement ; ces trois valeurs trouvées ne différeraient pas significativement de l'effectif théorique $n_1 + n_2 + n_3$, hypothèse testée par le test du X^2 avec $\alpha = .05$.

3

• *Séances test*

L'analyse des résultats a été réalisée automatiquement sur PDP 11/34. Le programme est tel que chaque jour, pour chaque structure, dans la situation test, les potentiels correspondant à chaque classe ont été moyennés. Un nombre équivalent de potentiels l'ont été également dans la situation de référence. Nous avons mesuré l'amplitude d'une onde caractéristique de ces potentiels évoqués moyens (PE). L'amplitude des PE des classes test a été exprimée en pourcentage des PE enregistrés dans la situation de référence. Ainsi un pourcentage inférieur à 100 correspond à une diminution d'amplitude des PE dans les classes test par rapport à la situation de référence. Un pourcentage supérieur à 100 correspond à une augmentation. Nous avons calculé, pour chaque structure, la médiane de ces pourcentages dans les classes test pour tous les chats (M_g) et pour chaque chat (M_i). Ce traitement a été réalisé sur les résultats globaux sans tenir compte de la performance réalisée dans les TR. Il a également été appliqué aux résultats partagés en fonction de la performance. Cette partition a été réalisée en regroupant pour chaque délai testé, et dans chaque structure, les PE correspondant, d'une part aux trois TR les plus longs et d'autre part, aux trois TR les plus courts.

• *Traitement statistique des résultats*

Les résultats ont été traités par des tests statistiques non paramétriques, plus adaptés à des échantillons de faible effectif, présentant une distribution quelconque.

Nous avons comparé les résultats (Mg) obtenus dans l'ensemble des classes test, par rapport à la classe de référence à l'aide du T de Wilcoxon ($\alpha < .05$). Cette étude a été effectuée dans chaque structure et sur l'ensemble des chats. La même comparaison a été établie pour chaque chat.

Nous avons recherché une corrélation entre les Mg des pourcentages d'amplitude des PE dans la PP par rapport à la situation de référence et le moment où les PE sont enregistrés dans la période testée. Sur l'ensemble des chats, pour chaque structure, cette étude a été faite par le calcul du coefficient de corrélation par rang de Spearman. Sa significativité a été testée au seuil $\alpha < .05$. La même analyse a également été effectuée pour chaque chat. Toute cette étude statistique a été effectuée sans tenir compte, dans un premier temps, de la qualité de la performance. Elle a ensuite été faite sur les résultats répartis en fonction de la mesure du TR.

Une analyse statistique de la variation d'amplitude des PE cutanés selon la qualité de la performance et la variable temporelle ordonnée a également été entreprise. Cette analyse a été faite pour chaque structure et sur l'ensemble des chats. Nous calculons à chaque délai la différence des Mg des variations des PE, estimés sur les résultats dichotomisés en fonction de la performance. Si les PE évoluent différemment dans la PP selon la qualité de la performance, alors, les différences estimées doivent être modulées en fonction de leur date dans la PP. Nous avons recherché si ces différences sont corrélées avec le décours de la PP. Pour ce faire, nous appliquons le test ρ de Spearman en ordonnant les délais et en attribuant un rang aux différences des Mg. Ceci doit nous permettre de voir si nous avons une interaction entre les délais ordonnés et la qualité de la performance.

TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les animaux anesthésiés au Nembutal sont perfusés au formol salé à 10 %. L'injection intracardiaque de formol salé se fait directement dans le ventricule gauche, après section de l'oreillette droite. Après rinçage complet par perfusion de 5 litres de formol, les électrodes sont retirées et le cerveau est prélevé. L'emplacement des électrodes corticales est repéré in situ. Des coupes du cerveau sont effectuées ultérieurement au microtome à congélation. Elles sont photographiées et la comparaison avec l'atlas permet de vérifier la localisation de la pointe des électrodes profondes.

RESULTATS

HISTOLOGIE - CHATS - STRUCTURES RETENUES

Après vérification histologique, nous avons éliminé du dépouillement, pour les ondes du GSA, le chat D chez lequel les électrodes étaient placées sur le cortex somesthésique primaire (SI). A cette exception près, l'emplacement des électrodes dans les différentes structures s'est révélé correct pour les 4 chats.

Les enregistrements ont été effectués pour 2 chats sans cage de Faraday. Compte tenu du parasitage qu'ils présentaient, il s'est avéré impossible de garder les enregistrements du lemnisque des chats T et O. Pour cette même raison, nous avons dû éliminer certains enregistrements qu'un bruit de fond trop intense rendait inutilisables. Le nombre total de séances retenues est de 28 dans le GSA, 36 dans la CI, 18 dans le lemnisque médian et 36 dans le CM.

MORPHOLOGIE - LATENCE - AMPLITUDE DES ONDES RECUEILLIES DANS LES DIFFERENTES STRUCTURES AU COURS DE LA PERIODE PREPARATOIRE

• *Au niveau du GSA*

Les ondes que nous enregistrons sont identiques à celles que nous avons décrites dans le chapitre précédent (figure 3). Nous avons ici encore dépouillé deux ondes, qui culminent respectivement à 10 - 11 ms pour l'onde précoce, à 43 - 44 ms pour l'onde tardive. La première composante du PE cortical est déprimée pour l'ensemble des

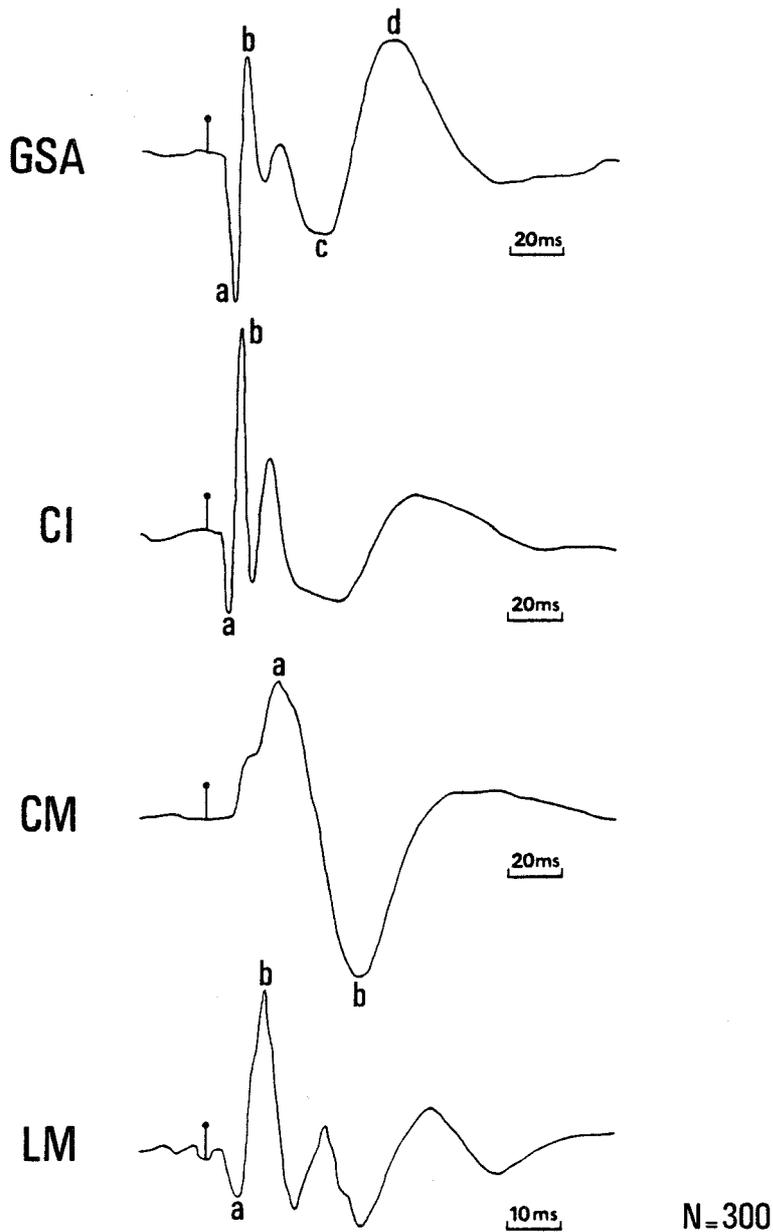


Figure 3

Potentiels évoqués cutanés moyens enregistrés dans la situation de référence.

Chaque courbe est la moyenne de 300 potentiels recueillis au cours de 10 séances expérimentales dans le gyrus suprasylvien antérieur (GSA), la capsule interne (CI), le centre médian (CM), le lemnisque médian (LM).

Les ondes suivantes ont été retenues pour les mesures :

GSA : a - b, composante précoce

c - d, composante tardive

CI : a - b

CM : a - b

LM : a - b



Notez que l'échelle des temps pour le LM est deux fois plus courte que celle des autres structures.

délais testés et pour l'ensemble des chats. Cette dépression varie de - 35% à - 25% (figure 4). L'onde corticale tardive est également déprimée pendant toute la durée testée. Cette dépression varie de - 30% à - 18% selon les moments dans la PP. La dépression des ondes précoce et tardive des PE corticaux est présente chez les trois chats analysés (figure 5).

• *Au niveau de la CI*

Les enregistrements présentent une onde précoce culminant à 8 ms et une onde tardive moins stable. Nous n'avons dépouillé que l'onde précoce qui témoigne de la volée postthalamique. Cette onde subit au cours de la période préparatoire une dépression allant de - 50% à - 42%. Cette dépression se retrouve chez chacun des 4 chats étudiés.

• *Au niveau du CM*

L'onde stable que nous avons dépouillée a, comme dans notre précédent travail, une latence de 10-11 ms. Elle est la seule rencontrée chez 3 chats et la première du PE composite trouvé chez le chat 0. Les résultats globaux montrent là encore une dépression des PE à tous les délais de la PP, allant de - 35% à - 18%. Cette diminution des PE thalamiques est significative chez 2 chats, N et T.

• *Au niveau du Lemnisque médian*

L'onde que nous avons dépouillée culmine à 5-7 ms. Cette latence est compatible avec les enregistrements lemniscaux présentés par Coulter (1974). Pour l'ensemble des chats nous assistons, pour l'ensemble des délais, à une dépression de la volée lemniscale allant de - 42% à - 28% selon la position du test dans la PP. Cette dépression est présente pour les deux chats retenus.

Si l'on compare les enregistrements effectués à trois relais successifs des voies lemniscales (lemnisque médian, capsule interne, onde précoce du GSA), on observe que la dépression des PE est plus marquée dans les radiations somatiques que dans le lemnisque ($p < .001$) et que dans l'onde précoce du GSA ($p < .001$). Dans le système extra-

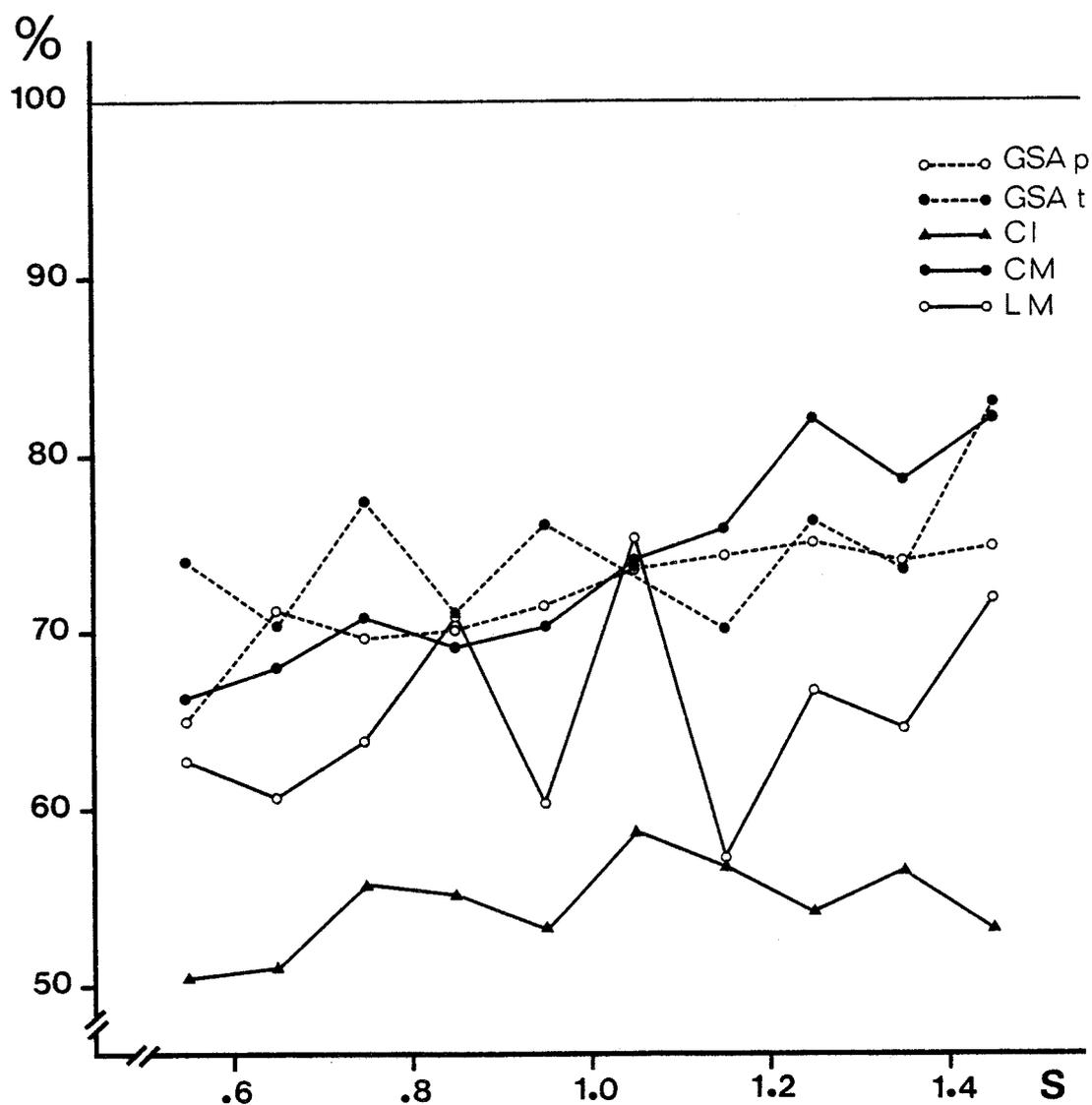


Figure 4

Variations d'amplitude des potentiels évoqués cutanés durant la période préparatoire au temps de réaction ; ensemble des chats.

Les variations sont exprimées en pourcentage des potentiels de référence.

GSA p : onde précoce corticale
 GSA t : onde tardive corticale
 CI : capsule interne
 CM : centre médian
 LM : lemnisque médian



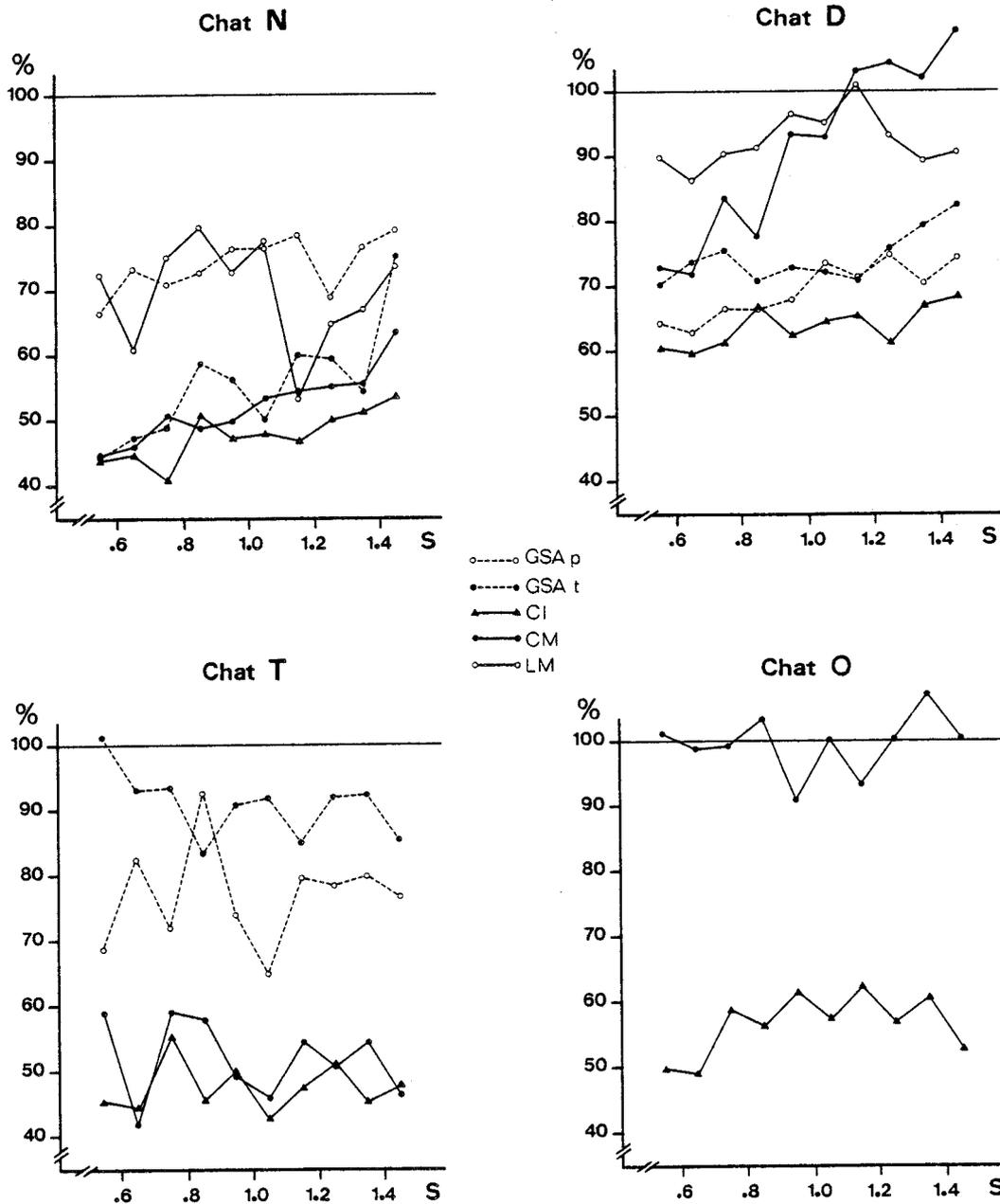


Figure 5

Variations d'amplitude des potentiels évoqués cutanés durant la période préparatoire au temps de réaction ; résultats individuels.

Les variations sont exprimées en pourcentage des potentiels de référence.

GSA p : onde précoce corticale
 GSA t : onde tardive corticale
 CI : capsule interne
 CM : centre médian
 LM : lemnisque médian



lemniscal, on ne constate pas de différence entre la dépression de l'onde recueillie dans le CM et d'onde tardive du GSA.

Au total, sur l'ensemble des chats, la dépression des PE cutanés durant la PP au TR, dans toutes les structures testées et pour toutes les ondes dépouillées, apparaît nettement ($p < .001$). Des dépressions encore plus importantes des entrées sensorielles semblent exister au niveau de la capsule interne, c'est-à-dire à la sortie du VPL.

EVOLUTION DE LA DEPRESSION EN FONCTION DE LA DATE DU TEST DANS LA PP (tableau II)

Cette étude concerne les variations d'amplitude des PE quels que soient les TR réalisés.

- *Au niveau du lemnisque médian*

La dépression des PE lemniscaux ne présente pas de variation significative avec l'approche du signal de réponse ($\rho = +0,39$ NS). Aucun des deux chats (N et D) ne montre de changement dans l'amplitude de la dépression des PE durant la PP (N : $\rho = -0,10$ NS ; D : $\rho = +0,31$ NS).

- *Dans la capsule interne*

Les résultats d'ensemble ne montrent pas de modulation de la dépression des PE au cours de la PP ($\rho = +0,34$ NS). Pourtant une atténuation de la dépression des PE cutanés à l'approche du signal vibratoire est néanmoins présente chez deux chats, N et D (N : $\rho = +0,83$ $p < .01$; D : $\rho = +0,73$ $p < .05$). Pour les deux autres E et O, elle n'est pas démontrée (T : $\rho = +0,13$ NS ; O : $\rho = +0,38$ NS).

- *Au niveau du CM*

L'amplitude de la dépression des PE diminue quand on se rapproche de l'arrivée du signal vibratoire de réponse ($\rho = +0,95$ $p < .01$) sur l'ensemble des chats. La dépression des PE thalamiques s'atténue

Tableau II

Chats		N	D	T	O	TOUS CHATS
Structures						
GSA	onde précoce	+ 0,65 *	+ 0,87 **	+ 0,14 NS		+ 0,91 **
	onde tardive	+ 0,79 *	+ 0,65 *	- 0,50 NS		+ 0,22 NS
	CI	+ 0,83 **	+ 0,73 *	+ 0,13 NS	+ 0,38 NS	+ 0,34 NS
	CM	+ 0,96 **	+ 0,92 **	- 0,27 NS	+ 0,13 NS	+ 0,95 **
	LM	- 0,10 NS	+ 0,31 NS			+ 0,39 NS

Corrélation par rang (ρ de Spearman) entre la dépression des potentiels évoqués et leur position dans la période préparatoire.

** .001 < p < .01

* .01 < p < .05

NS : non significatif



dans la PP chez deux des quatre chats testés (D : $\rho = +0,92$ $p < .01$; N : $\rho = +0,96$ $p < .01$). Elle demeure non modulée chez les deux autres chats (T : $\rho = -0,27$ NS ; O : $\rho = +0,13$ NS).

• *Au niveau cortical*

Pour l'ensemble des chats, nous assistons à une réduction progressive de la dépression de l'onde corticale précoce quand les moments testés sont de plus en plus proches du signal de réponse ($\rho = +0,91$ $p < .01$). Si l'on examine les résultats individuels, ce phénomène n'est statistiquement significatif que chez les chats N et D (N : $\rho = +0,79$ $p < .05$; D : $\rho = +0,65$ $p < .05$) ; chez le chat T, l'onde corticale précoce reste stable tout au long de la PP. En ce qui concerne l'onde tardive, les résultats moyens ne révèlent pas de modulation de la dépression durant la PP ($\rho = +0,22$ NS), bien qu'elle apparaisse de façon significative dans les résultats individuels des chats N et D (N : $\rho = +0,79$ $p < .05$; D : $\rho = +0,65$ $p < .05$).

En résumé, les PE cutanés recueillis au niveau cortical et thalamique semblent de moins en moins déprimés avec l'approche du signal vibratoire de réponse. Ailleurs, cette modulation de l'amplitude des PE dans la PP n'est pas démontrée. Rappelons que ces résultats ne tiennent pas compte de la qualité de la performance. Ce sont les derniers résultats que nous allons présenter.

MODULATION DES PE DANS LA PP EN FONCTION DU NIVEAU DE PERFORMANCE
(Figure 6 - Tableau III)

Pour examiner quel est le décours des PE dans la PP selon que les TR sont lents ou rapides, nous avons établi une partition dans les résultats selon ces performances. Ainsi, quand les TR sont les plus longs, seule l'onde précoce du GSA présente une atténuation de la dépression des PE durant la PP au TR ($\rho = +0,66$ $p < .05$). Dans les autres structures, cette évolution n'est pas démontrée : le ρ de Spearman a

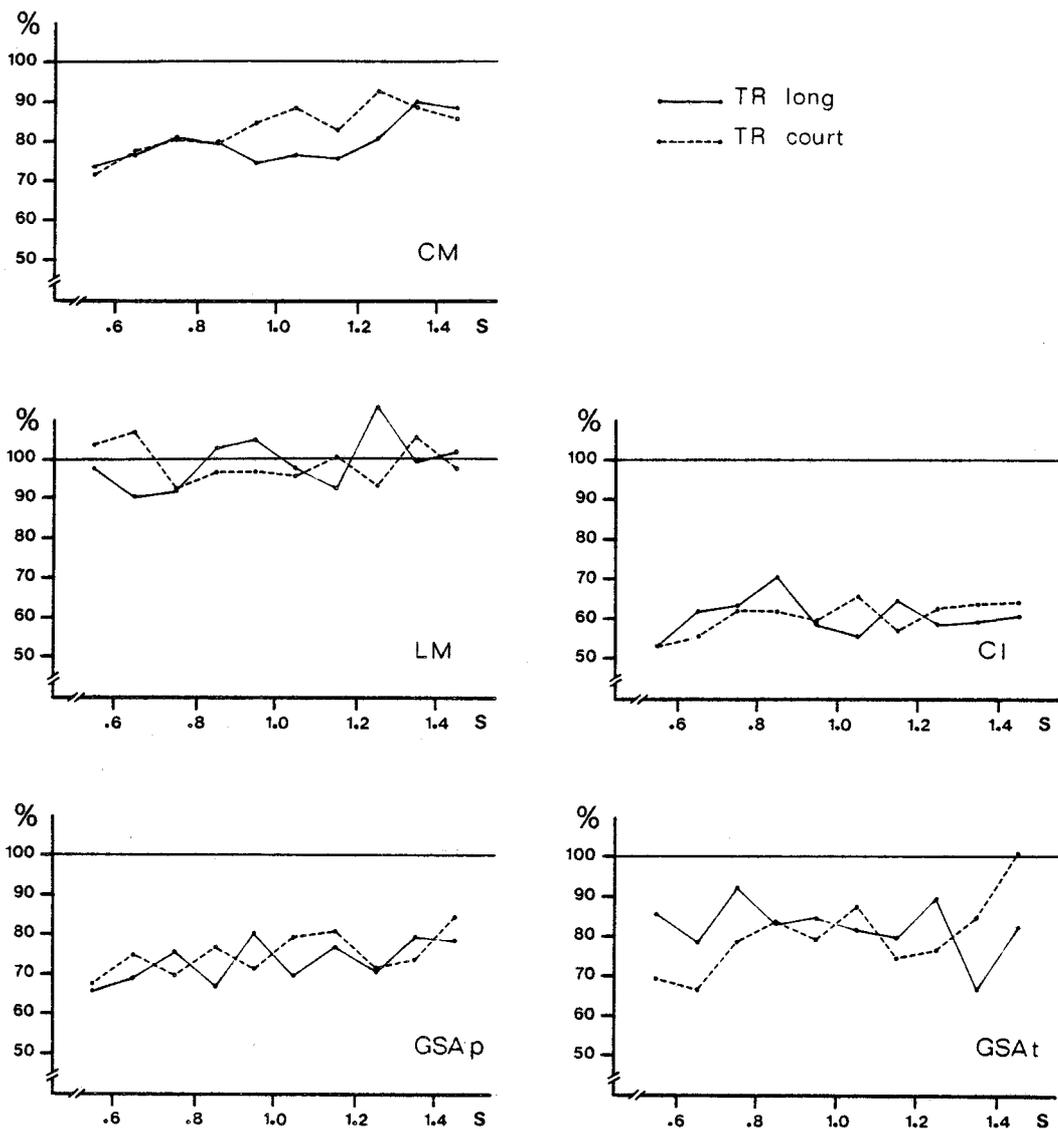


Figure 6

Variations d'amplitude des potentiels évoqués cutanés durant la période préparatoire selon la performance au temps de réaction ; ensemble des chats.

Les variations sont exprimées en pourcentage des potentiels de référence.

GSA p : onde précoce corticale
 GSA t : onde tardive corticale
 CM : centre médian
 CI : capsule interne
 LM : lemnisque médian

Tracé plein : variations des potentiels précédant les temps de réaction les plus longs.

Tracé pointillé : variations des potentiels précédant les temps de réaction les plus courts.



Tableau III

Structures Chats		GSA		CI	CM	LM
		Onde précoce	Onde tardive			
N	C	+ 0,29	+ 0,52	+ 0,55	+ 0,62	- 0,06
	L	+ 0,63	- 0,29	+ 0,33	+ 0,79 *	+ 0,02
D	C	+ 0,89 **	+ 0,74 *	+ 0,17	+ 0,81**	- 0,51
	L	+ 0,84 **	- 0,45	+ 0,47	+ 0,78 *	+ 0,30
T	C	+ 0,40	- 0,22	+ 0,51	+ 0,25	
	L	+ 0,19	- 0,24	+ 0,14	- 0,10	
O	C			- 0,20	+ 0,21	
	L			- 0,07	- 0,10	
TOUS CHATS	C	+ 0,58	+ 0,65 *	+ 0,72 *	+ 0,86**	- 0,07
	L	+ 0,66 *	- 0,30	+ 0,02	+ 0,62	+ 0,50
	C - L	- 0,02	+ 0,73 **	+ 0,52	+ 0,02	- 0,36

Corrélation par rang (ρ de Spearman) entre la dépression des potentiels évoqués et leur position dans la période préparatoire. Les potentiels évoqués ont été dichotomisés en fonction du niveau de performance :

C concerne les potentiels précédant les TR les plus courts.

L concerne les potentiels précédant les TR les plus longs.

C - L concerne les différences des potentiels précédant les TR les plus courts et les plus longs.

** .001 < p < .01 * .01 < p < .05



pour valeur : - 0,50 , + 0,62 , + 0,02 , - 0,30 , respectivement dans le lemnisque médian, dans le CM, dans la CI, dans l'onde tardive du GSA, où les résultats restent non significatifs. Par contre, quand les TR sont les plus courts, nos résultats montrent que la dépression des PE est de moins en moins marquée avec l'approche du signal de réponse. Cette diminution de la dépression est clairement démontrée dans le CM ($\rho = + 0,86$ $p < .05$, dans la CI ($\rho = + 0,72$ $p < .05$), pour l'onde tardive du GSA ($\rho = + 0,64$ $p < .05$), alors que pour l'onde précoce du GSA et dans le lemnisque médian, elle n'est pas mise en évidence.

Une dernière analyse des données a été faite pour voir si l'évolution des PE dans la PP est la même selon que les TR sont longs ou courts. Pour cela, nous examinons le décours dans la PP des différences d'amplitude des PE correspondant aux TR brefs ou longs. Cette étude montre au niveau cortical (onde tardive) une interaction entre les délais ordonnés et la qualité de la performance. Ce qui indique que la variation d'amplitude des PE n'est pas la même quand les TR sont courts ou longs. Ainsi, pour l'onde tardive du GSA ($\rho = + 0,73$) cette interaction est significative à $p < .01$, pour l'onde précoce $\rho = - 0,02$, elle est non significative, de même que dans le CM ($\rho = + 0,02$), dans la CI ($\rho = + 0,52$) et dans le lemnisque ($\rho = - 0,36$).

Au total, la dépression des PE est de moins en moins marquée dans le CM, la CI, dans l'onde tardive du GSA quand les TR sont les plus courts. De plus, dans l'onde tardive du GSA, l'évolution des différences d'amplitude des PE n'est pas la même selon la qualité de la performance.

RESULTATS DE LA SEANCE DE CONTROLE

Quand la vibration n'est plus présentée, au terme de la PP, tous les chats présentent une baisse de performance (Chat T : $X^2 < .05$; chat N : $X^2 < .01$; chat O : $X^2 < .001$; chat D : $X^2 < .001$). En moyenne

pour l'ensemble des chats, le pourcentage des essais renforcés sur l'ensemble des essais est de 78,4 % au début de la séance, alors qu'il n'est que de 46,7 % quand le signal de réponse est enlevé. Ce pourcentage des réponses correctes redevient égal à 78 % à la fin de la séance quand le signal vibratoire est remis en marche.

DISCUSSION

RAPPEL DES RESULTATS ET VALIDITE

Nos résultats montrent à tous les niveaux testés, une dépression des potentiels évoqués dans la période qui précède le signal de réponse. De plus cette diminution des PE s'estompe au fur et à mesure que l'arrivée de la vibration approche. Cela apparaît nettement dans les périodes qui sont suivies des réponses motrices les plus rapides, pour le CM, la CI et le GSA (onde précoce et onde tardive). Dans nos expériences, la réduction de l'atténuation de la volée afférente peut être corrélée avec la performance au TR, indice classiquement retenu pour mesurer le degré de l'attention. Nous sommes donc conduits à attribuer à un processus d'attention les modulations observées.

Certains aspects des résultats incitent toutefois à la prudence, dans les conclusions qu'on pourrait en tirer. Dans le lemning médian, les enregistrements analysés concernent deux animaux seulement. Cet effectif réduit explique peut-être que la diminution de la dépression des PE n'y soit pas démontrée. Pour ce qui est des ondes corticales, les enregistrements dont nous avons pu tenir compte ne proviennent que de trois chats (les électrodes du chat 0 se trouvant sur SI). De plus, l'interprétation des variations observées est difficile, les relations entre les ondes et l'activité unitaire n'étant pas déterminées de façon précise, au moins pour les enregistrements de structures cellulaires. Si parfois, l'augmentation d'amplitude des PE enregistrés peut correspondre à une activité accrue, Thompson (1969) a montré que

pendant le comportement d'attention, les dépressions des potentiels recueillis sur le cortex associatif du chat lors de la présentation de stimulus nouveaux étaient accompagnées d'une augmentation du niveau d'activité des décharges neuroniques.

Compte tenu de ces réserves, il n'en demeure pas moins que, durant la PP, on observe des modulations de la transmission dans les voies sensorielles cutanées : la réduction des afférences que l'on constate au premier relais s'accroît significativement après le thalamus spécifique. La signification des diminutions des réponses évoquées corticales reste à préciser.

NATURE DE LA TACHE

La tâche qu'exécutent les chats consiste à répondre au signal impératif par un mouvement de flexion de la patte dans un TR pour obtenir du lait. Les résultats de la séance de contrôle font apparaître qu'il s'agit d'une réponse au signal vibratoire et non d'un conditionnement au temps : en effet quand le SR est supprimé on note une diminution significative du nombre d'essais permettant d'obtenir du lait. S'il s'agissait d'un conditionnement temporel, les animaux maintiendraient leur performance même en l'absence du SR. Sur ce point nos résultats contredisent ceux de Macar et Vitton (1980) qui, chez des chats bien entraînés, ne révèlent pas de différence notable dans la distribution des TR, après suppression du signal de réponse. Il faut remarquer qu'à la différence du protocole expérimental de Macar et Vitton, où le commencement de la PP est signalé par un son, c'est, dans nos expériences, le chat lui-même qui détermine le début de la période. La baisse de performance de nos chats est liée à la suppression du signal impératif. En effet dans la dernière partie de la séance de contrôle, quand le signal vibratoire est à nouveau présenté, les performances retrouvent leur niveau initial. Nous pouvons donc en conclure que dans l'exécution de la tâche, le comportement du chat est celui d'un animal dont l'attention est focalisée sur la détection du SR.

NATURE DE LA DEPRESSION DES PE

Nous avons montré dans la première partie de ce travail les effets dépresseurs du mouvement sur des messages cutanés. Si l'on considère que la PP démarre après une extension de la patte et se termine par une réponse motrice de flexion, on peut se demander quelle est la part du mouvement dans la dépression des PE que nous observons durant ce comportement d'attention.

. Rôle du mouvement d'extension

Lors d'un mouvement d'extension, une dépression des PE s'installe dans les voies spécifiques (Ghez et Pisa, 1972 ; Coulter, 1974 ; Coquery, 1978 b) et dans les voies non spécifiques comme nous l'avons montré précédemment. On pourrait envisager que la dépression observée entre 500 ms et 1500 ms après le début de la PP soit encore la conséquence du mouvement qui vient d'être fait. Dans ce cas, les PE devraient subir dans la PP, les mêmes modulations que celles qu'entraîne le mouvement d'extension. En particulier, nous devrions trouver dans les voies lemniscales, les PE les moins déprimés au niveau de la capsule interne (Coquery, 1978). Or dans nos résultats, c'est à ce niveau que nous enregistrons significativement la plus forte diminution des PE dans les voies spécifiques ce qui met en doute l'explication envisagée. De plus, la période testée dure 1 seconde et débute 500 ms après le mouvement d'extension de la patte ; on constate que les PE sont déprimés durant toute cette période. Or Smith (1979), chez le singe, lors d'un mouvement maintenu de préhension, précise que les modifications d'activité des neurones de l'aire motrice supplémentaire ne se manifestent au plus tôt que 300 ms avant l'EMG des muscles de l'avant-bras et cessent au plus tard 500 ms après le début du mouvement. Enfin Coquery (1972 b) indique que la dépression des PE cutanés qu'il enregistre chez le chat pendant le mouvement "ne paraît pas due à un changement de posture car on ne l'observe plus dès que l'animal maintient la posture d'appui sur la pédale".

Il semble donc que les dépressions des PE enregistrées pendant la PP ne soient pas uniquement dues au mouvement balistique qui la déclenche.

- *Influence du mouvement de flexion qui marque la fin de l'essai*

De la même façon nous pouvons nous demander si le mouvement de flexion de la patte qui suit l'arrivée du signal vibratoire, peut contribuer à mettre en place les dépressions que nous observons dans la PP.

Dans une épreuve de TR chez le singe, Evarts (1966) étudie les relations temporelles entre les modifications des décharges enregistrées dans les neurones du tractus pyramidal (PTN) et l'exécution d'un mouvement conditionné de la main en réponse à un stimulus lumineux. L'analyse des résultats indique que les latences minimum des décharges des PTN sont de 120 ms après le signal de réponse et qu'elles sont associées d'une part à des latences de 170 ms d'activité électrique du muscle impliqué dans la réponse et d'autre part à des temps de réaction de 220 ms.

Dans nos expériences, les TR sont en moyenne de 378 ms ($\sigma = 46$), si l'on se réfère aux expériences mentionnées ci-dessus, les décharges motrices peuvent apparaître 100 ms avant le TR, c'est-à-dire 278 ms environ après le signal de réponse. Dans la période étudiée, le dernier délai testé est 50 ms avant le SR, les décharges motrices mises en jeu par l'exécution du mouvement de flexion ne sont donc pas responsables des modifications des PE enregistrées durant la période testée.

Peut-on par contre relier les modifications des PE que nous décrivons à la préparation au mouvement de flexion ? Neafsey *et al.* (1978) enregistrent avant le mouvement des variations d'activité unitaire dans le globus pallidus et le noyau entopédonculaire plus de 500 ms avant le mouvement de flexion de la patte chez le chat. Au même moment, dans le cortex moteur péricrucial médian et les noyaux tha-



lamiques VL - VA, des variations d'activité sont également relevées. Les auteurs pensent que ces modifications sont liées à la préparation au mouvement. De même, les modifications d'amplitude des PE que nous enregistrons dans la PP pourraient être préparatoires au mouvement. Chez le singe, Tanji et Evarts (1976) montrent que, selon l'ordre donné (pousser ou tirer), des modifications spécifiques apparaissent dans l'activité des neurones du cortex moteur 200 à 300 ms après que la consigne ait été délivrée et persistent pendant les 1 à 5 secondes d'attente du signal de réponse, en l'absence de toute activité musculaire. Dans nos expériences, on peut concevoir qu'en posant la patte sur la plate-forme, le chat se donne lui-même cette consigne d'action apprise par conditionnement et dont parlent Tanji et Evarts : les programmes d'action se mettent en place et seront exécutés ultérieurement. Les modifications que nous observons dans les PE pourraient alors refléter la mise en place de ces programmes.

Cependant, dans la tâche qui doit être exécutée par nos chats, un signal doit être détecté avant l'exécution du mouvement de flexion. Et l'on peut aussi se demander quelle est la part de l'attention portée sur la détection du signal vibratoire dans les variations des PE cutanés au cours de la période testée. Dans nos résultats, la comparaison des PE a été faite entre deux situations : d'une part dans la PP au TR, d'autre part dans une situation dite de référence où l'animal est assis, immobile, surveillant l'environnement, dans un état comportemental que l'on peut qualifier d'attention diffuse. C'est entre cet état et celui d'attention focalisée que nous constatons une dépression des PE cutanés. A la différence des résultats présentés par Chapin et Woodward (1981) qui ne notent de diminution dans l'activité des cellules au niveau de SI qu'en relation avec le mouvement, c'est entre deux situations où l'animal est immobile que nous observons des dépressions dans les PE d'origine cutanée. Dans les expériences présentées par ces auteurs, les rats immobiles sont figés. Ce comportement est induit par l'expérimentateur qui laisse le rat se blottir dans un coin de la cage et l'y maintient ensuite serré dans sa main.

Ces rats n'ont rien à détecter, il s'agit en quelque sorte d'une immobilité passive, tandis que nos chats doivent percevoir un signal. Ainsi, dans nos expériences, il nous semble possible d'attribuer les modifications des PE que nous observons au comportement d'attente du signal vibratoire qui précède le mouvement de flexion.

VARIATION DES PE ET ATTENTION

Les variations des PE que nous enregistrons peuvent être envisagées comme le résultat de la mise en place d'un phénomène de filtrage des entrées cutanées lié au comportement d'attention. Si l'on admet que des augmentations de PE peuvent correspondre à une amélioration de la transmission de la volée sensorielle afférente testée et si l'on se réfère à la définition donnée par Piéron (1963), alors l'attention portée spécifiquement vers la modalité cutanée devrait s'accompagner, au fur et à mesure qu'approche le signal, d'une augmentation des PE de la même modalité. Selon le degré de l'attention se traduisant, dans nos expériences, par la performance au TR, les augmentations de PE devraient être plus ou moins marquées dans la PP : une meilleure attention qui correspond à des temps de réponse rapides, devrait être accompagnée d'une augmentation relative des PE cutanés avant l'arrivée du signal vibratoire. Par contre des modifications différentes devraient être notées dans le cas où les réponses motrices ont été plus lentes et l'attention moins efficace.

Nos résultats confirment en partie ces prédictions, c'est effectivement avant des TR rapides que nous avons une diminution de l'atténuation des PE cutanés dans le CM, la CI et dans le GSA, c'est-à-dire une augmentation des réponses évoquées cutanées pendant les PP qui précèdent les réponses rapides. De plus, le décours de l'onde tardive du PE cortical est différent selon que les TR sont longs ou courts. Cependant, pour l'onde précoce du GSA et pour les PE enregistrés aux niveaux sous corticaux des voies spécifiques et non spécifiques, des différences dans l'évolution des PE somesthésiques qui précède les TR

brefs ou lents ne sont pas démontrées. On peut se demander si les TR qualifiés de brefs ou lents sont suffisamment différents les uns des autres pour permettre la mise en évidence de toutes les interactions recherchées : nos animaux étant bien conditionnés, la distribution des TR ne présente qu'une faible dispersion ; pour les TR courts elle va de 219 ms à 374 ms et de 292 ms à 525 ms pour les TR longs.

Les résultats que nous venons de rapporter peuvent être rapprochés de ceux de Robinson et Golberg (1978) qui notent au niveau du cortex pariétal, un accroissement d'activité quand le singe sélectionne dans l'environnement un stimulus visuel vers lequel il porte son attention. Nos résultats semblent pouvoir être expliqués de la même façon. Toutefois cette conclusion selon laquelle la diminution de l'atténuation des PE est liée au fait que l'attention se tourne vers la même modalité sensorielle que celle sur laquelle porte le test devra à nouveau être précisée. En effet, dans nos expériences, c'est vers la détection d'un stimulus cutané mécanique, le signal vibratoire, qu'est dirigé le comportement d'attention de l'animal, c'est également le canal cutané qui est l'objet du test, mais deux sous modalités sensorielles peuvent être mises en jeu, l'une par le signal vibratoire, l'autre par le stimulus électrique. On peut alors s'interroger sur la spécificité des phénomènes enregistrés. C'est pourquoi nous nous proposons dans des expériences ultérieures de remplacer le stimulus électrique par un stimulus mécanique. Dans ces conditions, le test et le SR seront de même nature. Les phénomènes pourront être décrits en termes d'attention sélective, moyennant deux conditions : 1) qu'on les observe quand le test est un stimulus mécanique et que l'attention est dirigée vers un signal vibratoire ; 2) qu'ils disparaissent quand nous remplaçons le signal vibratoire par un son auquel le chat doit répondre par un mouvement de flexion dans un TR pour obtenir du lait.

En conclusion, l'interprétation des modifications observées entre la situation de référence et la période que nous avons testée doit être clarifiée. Il ne nous semble pas possible de faire complètement la part de la préparation au mouvement et celle de l'attention sélective dans les variations des PE observés, compte tenu du plan expérimental que nous avons choisi.

RESUME ET CONCLUSION

Ce travail porte sur la transmission de volées cutanées durant le mouvement et l'attention chez le chat.

Dans la première partie, les résultats montrent que dans le noyau gigantocellulaire, le centre médian et sur le gyrus suprasylvien antérieur, les potentiels évoqués somesthésiques déclenchés par stimulation de la patte mobilisée sont réduits au cours d'un mouvement d'appui sur une pédale ; cette dépression va croissant du bulbe au cortex. Au niveau bulbaire, seule l'onde tardive du potentiel évoqué est déprimée. Sur le gyrus suprasylvien antérieur, l'onde précoce, d'origine spécifique, est moins déprimée que l'onde tardive non spécifique, ce qui semble montrer que le mouvement exerce des modulations différentes sur les systèmes spécifiques et non spécifiques.

L'existence d'une voie directe entre le centre médian et le cortex somatosensoriel nous amène à envisager que la puissante réduction de la volée cutanée au niveau du centre médian contribue à la dépression des potentiels évoqués enregistrés sur le cortex somesthésique spécifique.

La deuxième partie concerne l'étude de la transmission de volées cutanées durant une situation de temps de réaction chez le chat. Les potentiels évoqués par stimulation électrique de la peau de l'avant-bras sont recueillis dans le lemnisque médian, le centre médian, la capsule interne et sur le gyrus suprasylvien antérieur durant la seconde qui précède un signal vibratoire appliqué sous la patte utilisée pour la réponse, une flexion la plus rapide possible.

Dans ces conditions, les potentiels évoqués cutanés sont réduits aux quatre endroits testés pendant la période préparatoire au temps de réaction. La réduction la plus marquée est dans la capsule interne. Ces diminutions des potentiels évoqués ne nous semblent pas dues au mouvement de positionnement de la patte qu'exécute le chat au début de l'essai.

La réduction des potentiels évoqués cutanés s'estompe dans le centre médian, la capsule interne et sur le gyrus suprasylvien antérieur avec l'approche du signal de réponse. Cette diminution de l'atténuation des potentiels évoqués apparaît le plus souvent avant les temps de réaction les plus courts. Au total, la transmission de la volée afférente dans les voies somesthésiques est modulée durant la période préparatoire à un temps de réaction. Ces modulations sont corrélées avec la rapidité de la réponse, ce qui nous incite à attribuer les modulations observées à un phénomène d'attention dirigée vers la modalité cutanée.

Cependant, une interprétation des résultats en termes de préparation au mouvement de flexion peut également être envisagée sans qu'il soit possible de faire un choix décisif entre ces deux explications. L'hypothèse d'attention sélective émise devra être testée à nouveau. Des modifications au protocole expérimental sont proposées pour préciser le caractère spécifique ou non des modulations de la transmission sensorielle dans cette situation de temps de réaction.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBE-FESSARD, D. and BESSON, J.M. (1973)
 Convergent thalamic and cortical projection - The non specific system. In A. Iggo (Ed.), *Handbook of sensory physiology*, vol. II : *Somato-sensory system*. Berlin : Springer-Verlag, pp. 489-560.
- ALBE-FESSARD, D. et GILETT, E. (1961)
 Convergences d'afférences d'origines corticale et périphérique vers le centre médian du chat anesthésié ou éveillé. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 13, 257-269.
- ALBE-FESSARD, D., MALLART, A. et ALEONARD, P. (1961)
 Réduction au cours du comportement attentif de l'amplitude des réponses évoquées dans le centre médian du thalamus chez le chat éveillé libre, porteur d'électrodes à demeure. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 252, 187-189.
- ALBE-FESSARD, D. et TYC-DUMONT, S. (1976)
 Fonctions somato-sensibles. In C. Kayser (Ed.), *Physiologie*, tome II : *Système nerveux. Muscle*. Paris : Flammarion, pp. 429-493.
- ANDERSEN, P., JUNGE, K. and SVEEN, O. (1967)
 Cortico-thalamic facilitation of somatosensory impulses. *Nature*, 214, 1011-1012.
- BASBAUM, A.I., CLARITON, C.H. and FIELDS, H.L. (1978)
 Three bulbospinal pathways from the rostral medulla of the cat : an autoradiographic study of pain modulating systems. *J. Comp. Neurol.*, 178, 209-224.
- BOWSER, D. (1966)
 Some afferent and efferent connections of the parafascicular centre median complex. In D.P. Purpura and M.D. Yahr (Eds.), *The Thalamus*. New York - London : Columbia Univ. Press, pp. 99-108.
- BOWSER, D., MALLART, A., PETIT, D. and ALBE-FESSARD, D. (1968)
 A bulbar relay to the centre median. *J. Neurophysiol.*, 31, 288-300.

- BOWSHER, D. (1971)
Properties of ventrobasal thalamic neurons in cat following interruption of specific afferent pathways. *Arch. Ital. Biol.*, 109, 59-74.
- BROADBENT, D.E. (1957)
A mechanical model for human attention and immediate memory. *Psychol. Rev.*, 64, 204-215.
- BROWN, A.G., KIRK, E.J. and MARTIN, H.F. (1973)
Descending and segmental inhibition of transmission through the spinocervical tract. *J. Physiol.* (London), 230, 689-705.
- BROWN, A.G., COULTER, J.D., ROSE, P.K., SHART, A.D. and SNOW, J.P. (1977)
Inhibition of spino-cervical tract discharges from localized areas of the sensorimotor cortex in the cat. *J. Physiol.* (London), 264, 1-16.
- BRUST-CARMONA, H. and HERNANDEZ-PEON, R. (1959)
Sensory transmission in the spinal cord during attention and tactile habituation. *Abstr. Communications XXI International Congress of Physiological Sciences*, p. 44.
- CASTIGLIANI, A.J., GALLAWAY, M.C. and COULTER, J.D. (1978)
Spinal projections from the midbrain in monkey. *J. Comp. Neurol.*, 178, 329-346.
- CESA-BIANCHI, M.G. and SOTGIU, M.L. (1969)
Control by brain stem reticular formation of sensory transmission in burdach nucleus. Analysis of single units. *Brain Res.*, 13, 129-139.
- CHAPIN, J.K. and WOODWARD, D.J. (1981)
Modulation of sensory responsiveness of single somatosensory cortical cells during movement and arousal behaviors. *Exp. Neurol.*, 72, 164-178.
- CHERRY, E.C. (1953)
Some experiments on the recognition of speech with one or with two ears. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 25, 975-979.
- CLARE, M.H., LANDAU, W.M. and BISHOP, G.H. (1964)
Electrophysiological evidence of a collateral pathway from the pyramidal tract to the thalamus in the cat. *Exp. Neurol.*, 9, 262-267.
- COQUERY, J.M. (1972 a)
Fonctions motrices et contrôle des messages sensoriels d'origine somatique. *J. Physiol.* (Paris), 64, 533-560.

- COQUERY, J.M. (1972 b)
Le rôle de l'activité cardiovasculaire et motrice dans l'intégration sensorielle. Thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles, Aix-Marseille II, 100 p.
- COQUERY, J.M. (1978 a)
 Selective attention as a motor program. In J. Réquin (Ed.), *Attention and Performance VII*. Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates, pp. 505-514.
- COQUERY, J.M. (1978 b)
 Rôle of active movement in control of afferent input from skin in cat and man. In G. Gordon (Ed.), *Active Touch*. Oxford : Pergamon, pp. 161-169.
- COQUERY, J.M. et VITTON, N. (1972)
 Altération des potentiels évoqués sur le cortex somesthésique du chat durant un mouvement conditionné. *Physiol. Behav.*, 8, 963-967.
- CORTEEN, R.S. and WOOD, B. (1972)
 Autonomic responses to shock-associated words in an "unattended channel". *J. Exp. Psychol.*, 94, 308-313.
- COULTER, J.D. (1974)
 Sensory transmission through lemniscal pathway during voluntary movement in the cat. *J. Neurophysiol.*, 37, 831-845.
- COULTER, J.D. and JONES, E.G. (1977)
 Differential distribution of corticospinal projections from individual cytoarchitectonic fields in the monkey. *Brain Res.*, 65, 351-356.
- COULTER, J.D., MAUNZ, R.A. and WILLIS, W.D. (1974)
 Effects of stimulation of sensorimotor cortex on primate spinothalamic neurons. *Brain Res.*, 65, 351-356.
- DESMEDT, J.E. and DEBECKER, J. (1979)
 Wave form and neural mechanisms of the decision P350 elicited without prestimulus CNV or readiness potential in random sequences of near-threshold auditory clicks and finger stimuli. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 47, 648-670.
- DEUTSCH, J.D. and DEUTSCH, D. (1963)
 Attention : some theoretical considerations. *Psychol. Rev.*, 70, 80-90.
- DUBNER, R., HOFFMAN, D.S. and HAYES, R.L. (1981)
 Neuronal activity in medullary dorsal horn of awake monkey trained in a thermal discrimination task. III. Task-related responses and their functional role. *J. Neurophysiol.*, 46, 444-464.

- EVARTS, E.V. (1966)
Pyramidal tract activity associated with a conditioned hand movements in the monkey. *J. Neurophysiol.*, 29, 1011-1027.
- FELTZ, P., KRAUTHAMER, G. and ALBE-FESSARD, D. (1967)
Neurons of the medial diencephalon. I. Somatosensory responses and caudate inhibition. *J. Neurophysiol.*, 30, 55-80.
- FETZ, E.E. (1968)
Pyramidal tract effects on interneurons in the cat lumbar dorsal horn. *J. Neurophysiol.*, 31, 69-80.
- FIELDS, H.L., WAGNER, G.M. and ANDERSON, S.D. (1975)
Some properties of spinal neurons projecting to the medial brain stem reticular formation. *Exp. Neurol.*, 47, 118-134.
- FROMM, C. and EVARTS, E.V. (1977)
Sensory responses in motor cortex during precise motor control. *Neurosci. Lett.*, 5, 267-272.
- FROMM, C. and EVARTS, E.V. (1978)
Motor cortex response to kinesthetic inputs during postural stability, precise fine movement and ballistic movements in the conscious monkey. In G. Gordon (Ed.), *Active Touch*. Oxford : Pergamon, pp. 105-118.
- GHEZ, C. and LENZI, G.L. (1971)
Modulation of sensory transmission in cat lemniscal system during voluntary movement. *Eur. J. Physiol.*, 323, 272-278.
- GHEZ, C. and PISA, M. (1972)
Inhibition of afferent transmission in cuneate nucleus during voluntary movement in the cat. *Brain Res.*, 40, 145-151.
- GORDON, G. and JUKES, M.G.N. (1964)
Descending influences on the exteroceptive organisation of the cat's gracile nucleus. *J. Physiol.* (London), 173, 291-319.
- GORDON, G. and MILLER, P. (1969)
Identification of cortical cells projecting to the dorsal column nuclei of the cat. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 54, 85-98.
- GUILBAUD, G. et MENETREY, D. (1970)
Rôle joué par les voies et aires de projection lemniscales dans le contrôle des afférences extralemniscales au cours du sommeil naturel chez le chat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 29, 295-302.

- GUILBAUD, G., MENETREY, D. and OLIVERAS, J.L. (1972)
Control exerted during sleep by primary cortical areas upon different sensory afferents. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 33, 15-21.
- HABER, L.H., MARTIN, R.F., CHOTT, A.B. and WILLIS, W.D. (1978)
Effects of stimulation in nucleus reticularis gigantocellularis on the activity of spinothalamic tract neurons in the monkey. *Brain Res.*, 153, 163-168.
- HAGBARTH, K.E. and KERR, D.I.B. (1954)
Central influences on spinal afferent conduction. *J. Neurophysiol.*, 17, 295-307.
- HERNANDEZ-PEON, R. (1959)
Centrifugal control of sensory inflow to the brain and sensory perception. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 5, 279.
- HERNANDEZ-PEON, R., JOUVET, M. and SCHERRER, H. (1957)
Auditory potentials of the cochlear nucleus during acoustic habituation. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 3, 114-116.
- HERNANDEZ-PEON, R., SCHERRER, H. and JOUVET, M. (1956)
Modification of electric activity in cochlear nucleus during attention in unanesthetised cats. *Science*, 123, 331-332.
- HERNANDEZ-PEON, R., SCHERRER, H. and VELASCO, M. (1956)
Central influences on afferent conduction in the somatic and visual pathways. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 2, 8-22.
- HONORE, J., DEMAIRE, C. and COQUERY, J.M. (sous presse)
Selective attention and spinal circuits. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*
- HORN, G. and WIESENFELD, Z. (1974)
Attention in the cat : electrophysiological and behavioural studies. *Exp. Brain Res.*, 21, 67-82.
- HYVARINEN, J., PORANEN, A. and JOKINEN, Y. (1980)
Influence of attentive behavior on neuronal responses to vibration in primary somatosensory cortex of the monkey. *J. Neurophysiol.*, 43, 870-883.
- IWAMA, K. and YAMAMOTO, C. (1961)
Impulse transmission of thalamic somatosensory relay nuclei as modified by electrical stimulation of the cerebral cortex. *Jap. J. Physiol.*, 11, 169-182.

- JABBUR, S.J., HARIK, S.I. and HUSH, J.A. (1977)
Caudate influence on transmission in the cuneate nucleus. *Brain Res.*, 120, 559-563.
- JÄNIG, W., SHOULTZ, T. and SPENCER, W.A. (1974)
Temporal and spatial spread of excitation and inhibition in cutaneo-thalamic relay neurones. In Proc. I.U.P.S., XXVI Int. Congr. Physiol. Sc., New Delhi, vol. XI, 513 p.
- JOUVET, M., SCHOTT, B., COURJON, J. et ALLEGRE, G. (1953)
Documents neurophysiologiques relatifs aux mécanismes de l'attente chez l'homme. *Rev. Neurol.*, 100, 437-450.
- KAHNEMAN, D. (1973)
Attention and Effort. Englewood Cliffs : Prentice Hall, 246 p.
- KING, E.E., NAQUET, R. and MAGOUN, H.W. (1957)
Alteration in somatic afferent transmission through the thalamus by central mechanism and barbiturates. *J. Pharmacol. Exp. Therap.*, 119, 48.
- LINDBLOM, U.F. and OTTOSON, J.O. (1956)
Influence of pyramidal stimulation upon the relay of course cutaneous afferents in the dorsal horn. *Acta Physiol. Scand.*, 38, 309-318.
- MACAR, F. and VITTON, N. (1980)
Evolution of negative and positive SP shifts in cats learning RT tasks. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 50, 229-239.
- MACCHI, G., BENTIVOGLIO, M., D'ATENA, C., ROSSINI, P. and TEMPESTA, E. (1977)
The cortical projections of the thalamic intralaminar nuclei restudied by means of the HRP retrograde axonal transport. *Neurosci. Lett.*, 4, 121-126.
- MAGNI, F., MELZACK, R., MORUZZI, G. and SMITH, C.J. (1959)
Direct pyramidal influences on the dorsal column nuclei. *Arch. Ital. Biol.*, 97, 357-377.
- MAILLARD, M.C., BESSON, J.M., CONSEILLER, C. et ALEONARD, P. (1971)
Effets provoqués par la stimulation du cortex orbitaire sur les cellules des couches IV et V de la corne dorsale de la moelle chez le chat. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 272, 729-732.
- MALLART, A., MARTINOYA, C. et ALBE-FESSARD, D. (1961)
Comparaison entre les types de stimulations naturelles qui évoquent des réponses dans les relais spécifiques ou les relais associatifs. *J. Physiol. (Paris)*, 53, 421-422.

- McGUINNESS, C., DALSSASS, M., PROSHANSKY, E. and KRAUTHAMER, G. (1976)
Afferent connections of the nucleus centrum medianum in the cat.
Neurosci. Abstr., 2, 67.
- MENETREY, D. (1972)
Contribution à l'étude des contrôles corticaux exercés sur la transmission de la volée afférente extralemniscale au cours du cycle veille-sommeil. Thèse de Doctorat IIIe cycle, Paris, 71 p.
- MEULDERS, M. (1962)
Etude comparative de la physiologie des voies sensorielles primaires et des voies associatives. Paris : Maloine, 192 p.
- MEULDERS, M., MASSION, J., COLLE, J. et ALBE-FESSARD, D. (1963)
Effet d'ablations télencéphaliques sur l'amplitude des potentiels évoqués dans le centre médian par stimulation somatique.
Electroenceph. Clin. Neurophysiol., 15, 29-38.
- MORAY, N. (1959)
Attention in dichotic listening : affective cues and the influence of instructions. *Quart. J. Exp. Psychol.*, 11, 56-60.
- MOUNTCASTLE, V.B. and POWELL, T.P.S. (1959)
Neural mechanisms subserving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination. *Bull. Johns Hopk. Hosp.*, 105, 201-223.
- NÄÄTÄNEN, R. and MICHIE, P.T. (1979)
Early selective attention effects on the evoked potential : a critical review and reinterpretation. *Biol. Psychol.*, 8, 81-136.
- NEAFSEY, E.J., HULL, C.D. and BUCHWALD, N.A. (1978)
Preparation for movement in the cat. II. Unit activity in the basal ganglia and thalamus. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 44, 714-723.
- NEISSER, U. (1976)
Cognition and Reality. San Francisco : Freeman.
- POLIAKOVA, A.G. (1972)
Origin of the early component of the evoked response in the association cortex of the cat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 32, 129-138.
- PIERON, H. (1963)
Vocabulaire de la Psychologie. 3e Ed. Paris : P.U.F.
- RICCI, G.F. e VALASSI, F. (1968)
Studio elettrofisiologica degli effetti causati dall'apprendimento dal conditamento nell'area sensorimotoria della scimmia. In *Problemi di Neurologia e Psichiatria.* Roma : Il Pensiero Scientifico, pp. 271-285.

- ROBINSON, D.L. and GOLDBERG, M.E. (1978)
Sensory and behavioral properties of neurons in posterior parietal cortex of the awake, trained monkey. *Fed. Proc.*, 37, 2258-2261.
- ROSSI, G.F. and BRODAL, A. (1957)
Terminal distribution of spino-reticular fibres in the cat. *Arch. Neurol. Psychol.*, 78, 439-453.
- SCHERRER, H. und HERNANDEZ-PEON, R. (1958)
Hemmung postsynaptischer Potentiale im Nucleus Gracilis. *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.*, 267, 434-445.
- SHIMAZU, H., YANAGISAWA, N. and GAROUTTE, B. (1965)
Cortico pyramidal influences on thalamic somato sensory transmission in the cat. *Jap. J. Physiol.*, 15, 101-124.
- SIEGEL, J. (1968)
A rapid procedure for locating deep electrode placements. *Physiol. Behav.*, 3, 203-204.
- SMITH, A.M. (1979)
The activity of supplementary motor area neurons during a maintained precision grip. *Brain Res.*, 172, 315-327.
- SNIDER, R.S. and NIEMER, W.T. (1961)
A stereotaxic atlas of the cat brain. Chicago : Univ. Chicago Press.
- SOTGIU, M.L. and CESA-BIANCHI, M.G. (1972)
Thalamic and cerebellar influence on single units of the cat cuneate nucleus. *Exp. Neurol.*, 34, 394-408.
- SOTGIU, M.L. and MARIGNELLI, M. (1976)
Electrophysiological identification of pontomedullary reticular neurons directly projecting into dorsal column nuclei. *Brain Res.*, 103, 443-453.
- SOTGIU, M.L. and MARINI, G. (1977)
Reticulo cuneate projections as revealed by horseradish peroxidase axonal transport. *Brain Res.*, 128, 341-345.
- TANJI, J. and EVARTS, E.V. (1976)
Anticipatory activity of motor cortex neurons in relation to direction of an intended movement. *J. Neurophysiol.*, 39, 1062-1068.
- THOMPSON, R.F. (1969)
The role of synaptic inhibitory mechanism in neuropsychological systems. *Neuropsychol.*, 7, 217-233.

- TOWE, A.L. (1973)
Somatosensory cortex : descending influences on ascending systems.
In A. Iggo (Ed.), *Handbook of sensory physiology*, Vol. II :
Somato-sensory system. Berlin : Springer-Verlag, pp. 701-718.
- TOWE, A.L. and JABBUR, S.J. (1961)
Cortical inhibition of neurons in dorsal column nuclei of cat.
J. Neurophysiol., 24, 488-498.
- TREISMAN, A. (1969)
Strategies and models of selective attention. *Psychol. Rev.*, 76,
282-299.
- TROUCHE, E., SANTIBANEZ, G. et LELORD, G. (1963)
Effets sur l'amplitude des potentiels évoqués somatiques de la
phase active d'un réflexe conditionné défensif classique.
J. Physiol. (Paris), 55, 348-349.
- TSUMOTO, T., NAKAMURA, S. and IWAMA, K. (1975)
Pyramidal tract control over cutaneous and kinesthetic sensory
transmission in the cat thalamus. *Exp. Brain Res.*, 22, 281-294.
- WALL, P.D. (1964)
Presynaptic control of impulses at the first central synapse in
the cutaneous pathway. In J.C. Eccles and J.P. Schadé (Eds.),
Progress in Brain Research, vol. 12 : *Physiology of spinal
neurons*. Amsterdam : Elsevier, pp. 92-115.
- WALL, P.D. (1967)
The laminar organisation of dorsal horn and effects of descending
impulses. *J. Physiol. (London)*, 188, 403-23.
- WALL, P.D., FREEMAN, J. and MAJOR, D. (1967)
Dorsal horn cells in spinal and freely moving rats. *Exp. Neurol.*,
19, 519-529.
- WALL, P.D. (1970)
The sensory and motor role of impulses travelling in the dorsal
columns towards cerebral cortex. *Brain*, 93, 505-524.
- WALL, P.D. (1973)
Dorsal horn electrophysiology. In A. Iggo (Ed.), *Handbook of
sensory physiology*, vol. II : *Somato-sensory system*. Berlin :
Springer-Verlag, pp. 253-370.



RESUME

Dans une première partie, l'étude de la transmission de volées cutanées au cours d'un mouvement d'extension a été faite par enregistrement des potentiels évoqués déclenchés par stimulation de la patte mobilisée à différents relais des voies extralemniscales. Au niveau bulbaire, thalamique ou cortical, les ondes enregistrées sont déprimées pendant le mouvement.

La deuxième partie concerne la transmission de volées cutanées durant la période préparatoire à un temps de réaction classiquement considérée comme mobilisant les processus d'attention. Les potentiels évoqués somatiques sont déclenchés comme précédemment et recueillis à différents niveaux des voies spécifiques et non spécifiques. Ils diminuent d'amplitude pendant la seconde qui précède l'arrivée du signal de réponse (une vibration appliquée sous la patte utilisée pour la réponse). Cette réduction s'estompe au fur et à mesure que la période préparatoire approche de son terme. Ce relèvement semble être corrélé avec le niveau de performance : il est plus important dans les essais où les temps de réaction sont les plus courts. Les résultats sont discutés en termes d'attention et de préparation au mouvement.

Mots-clés : Potentiel évoqué - Chat - Mouvement stimulus -
Attention sélective - Somesthésie.