

N° d'ordre : 1180

50376
1984
48

50376
4984
48

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THESE DE TROISIEME CYCLE
BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES
(PSYCHOPHYSIOLOGIE)

présentée par

S. BA-M' HAMED-BENNIS

ASYMETRIE DE L'ACTIVITE ELECTRODERMALE
CHEZ LE CHAT EN RELATION AVEC LA VIGILANCE.
ROLE DES FACTEURS PERIPHERIQUES.



Soutenue le 3 juillet 1984

Jury : MM.	J.M.	COQUERY	Président
	J.C.	ROY	Rapporteur
	V.	BLOCH	
Mme	M.	DE BONIS	Examineurs

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

Les recherches qui font l'objet de cette thèse ont été effectuées sous la direction de Monsieur le Professeur J.C. Roy. Je tiens à le remercier tout particulièrement pour la confiance qu'il m'a toujours accordée depuis qu'il m'a accueillie dans son laboratoire. Ses critiques et ses encouragements m'ont été précieux. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur J.M. Coquery a accepté de présider ce jury ; je lui exprime ma sincère reconnaissance.

Monsieur le Professeur V. Bloch a bien voulu honorer de sa présence le jury de cette thèse ; qu'il trouve ici l'expression de mon profond respect.

Madame M. de Bonis a accepté de juger ce travail et de participer à ce jury ; je l'en remercie vivement.

Mes remerciements sont également destinés à tous les chercheurs du laboratoire de Psychophysiology, pour leur aide spontanée et leur amitié, notamment A.H. Sequeira-Martinho pour sa collaboration amicale ; E. Freixa i Baqué qui m'a toujours écoutée avec grande patience et une égale compréhension, et J. Honoré qui m'a fait bénéficier de sa compétence pour l'analyse statistique des résultats.

Je tiens à remercier vivement les membres du personnel technique qui ont participé à la réalisation de ce mémoire : M. Bécu, C. Coussemaeker et A. Bous.

J'associe à ces remerciements Mme M. Somogyi de l'Hôpital Sainte-Anne (Paris) qui a réalisé le traitement informatique d'une partie de mes résultats.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	
I. SPECIALISATION HEMISPHERIQUE DANS LE DOMAINE DES EMOTIONS ET ASYMETRIE DE L'ACTIVITE ELECTRO- DERMALE, CHEZ L'HOMME	3
II. ASYMETRIE DE L'AED EN FONCTION DE LA VIGILANCE	4
III. LATERALISATION DES VOIES DE LA COMMANDE DE L'AED	5
1. RESULTATS OBTENUS CHEZ L'HOMME	5
2. ETUDE ANATOMO-PHYSIOLOGIQUE SUR LA COMMANDE DE L'AED; CHEZ L'ANIMAL	7
A. Commande centrale	7
B. Voies de transmission médullaire	10
C. Effecteur glandulaire	11
BUT DU TRAVAIL	13
TECHNIQUES	
I. PREPARATIONS AIGUËS	14
1. PREPARATIONS CHIRURGICALES	14
2. ENREGISTREMENTS	15
3. STIMULATIONS	16
4. HEMISECTION MEDULLAIRE	16
5. CONTROLE HISTOLOGIQUE DES LESIONS MEDULLAIRES	17
II. PREPARATIONS CHRONIQUES	17
1. IMPLANTATION DES ELECTRODES	17
2. ENREGISTREMENTS	18
3. DETERMINATION DES STADES DE VIGILANCE	19
4. ANALYSE STATISTIQUE	20

PREMIERE PARTIE : ASYMETRIE DE L'ACTIVITE ELECTRODERMALE

I. ACTIVITE ELECTRODERMALE EN FONCTION DE LA VIGILANCE :	
ETUDE CHEZ LE CHAT EN PREPARATION CHRONIQUE	22
1. ACTIVITE ELECTRODERMALE SPONTANEE	22
A. Evolution de l'amplitude et de la fréquence en fonction des niveaux de vigilance	25
B. Evolution de la différence de l'amplitude et de la fréquence en fonction de la vigilance	30
2. REPONSES ELECTRODERMALES EVOQUEES	34
A. Evolution du seuil de déclenchement des RED en fonction de la vigilance	34
B. Evolution de la différence de l'amplitude des RED entre les deux membres postérieurs en fonction de la vigilance	35
3. DISCUSSION	37
A. Evolution de l'AED spontanée en fonction de la vigilance	37
B. Asymétrie de l'AED spontanée selon les stades de vigilance	40
C. Latéralité de l'AED	42
D. Asymétrie de l'AED évoquée	42
II. LATERALISATION DES VOIES DE TRANSMISSION A PARTIR DE LA FORMATION RETICULEE : ETUDE CHEZ LE CHAT EN PREPARATION AIGUË	43
1. ASYMETRIE DE L'AED DECLENCHEE PAR STIMULATION DU TCM	43
INTERPRETATION DE CES RESULTATS	46
2. EVOLUTION DE LA DIFFERENCE ENTRE LES MEMBRES ANTERIEURS EN FONCTION DE L'INTENSITE DE STIMULATION	51
3. HEMISECTION DE LA MOELLE	53
4. DISCUSSION	55

DEUXIEME PARTIE : INFLUENCE DES FACTEURS PERIPHERIQUES

I. INTRODUCTION	71
1. REPONSE ELECTRODERMALE	71
2. NIVEAU DE BASE	74
II. RESULTATS	77
1. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LES CARACTERISTIQUES DES RED	77
2. NIVEAU DE BASE	89
III. DISCUSSION	102
1. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LES CARACTERISTIQUES DES RED	103
2. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE NIVEAU DE BASE EN CONDUCTANCE	106
3. RELATION ENTRE NIVEAU DE BASE ET AMPLITUDE DES RED	107
4. CONCLUSION	108
RESUME ET CONCLUSION GENERALE	110
BIBLIOGRAPHIE	114

Le concept de disymétrie des fonctions du système nerveux central remonte aux constatations cliniques publiées par Broca (1865, cité par Hécaen, 1972), localisant dans l'hémisphère gauche des fonctions de commande du langage. Des travaux récents, notamment ceux effectués sur les patients à cerveau dédoublé, ont étendu cette notion aux fonctions cognitives (Gazzaniga, 1967 ; Kinsbourne, 1973 ; Sperry *et al.*, 1974 ; Bradshaw, 1978). L'étude de patients présentant des lésions unilatérales, ou au cours d'injections d'anesthésiques dans une carotide (test de Wada), a enfin permis de proposer une spécialisation hémisphérique dans le domaine des émotions. Le tableau suivant, d'après Bear (1983), résume cette dichotomie des fonctions hémisphériques.

DOMAINE	HEMISPHERE DROIT	HEMISPHERE GAUCHE
Emotion	Affectif - Emotif	Cognitif - Neutre
Biais émotionnel	Inquiet - Vigilant	Indifférent - Non attentif
Préférence cognitive	Spatial - Simultané - Holistique	Temporel - Séquentiel - Analytique
Focalisation	Périphérique - Incidentel	Central - Intentionnel
Style de réponse	Impulsif	Réflexif

Cette dichotomie reste hypothétique pour la plupart des caractéristiques attribuées à chacun des hémisphères. L'hypothèse d'une spécialisation hémisphérique dans le domaine de la genèse des émotions a suscité un courant expérimental tendant à préciser cette spécialisation

par l'utilisation d'indices physiologiques, notamment des indices végétatifs supposés être spécifiques de l'expression des émotions. L'activité électrodermale, enregistrée bilatéralement a, en particulier, été largement utilisée dans ce domaine. Cependant, on doit se demander si cet indice périphérique peut refléter une latéralisation de processus centraux : c'est le problème que nous envisageons dans ce travail, par l'intermédiaire de l'expérimentation animale.

Avant d'aborder la partie expérimentale, nous exposerons rapidement les résultats concernant la latéralisation de l'activité électrodermale, chez l'homme, et les relations entre l'asymétrie de cette activité et les niveaux de vigilance. Nous rappellerons également les données physiologiques sur la commande centrale de cet indice et les voies de transmission jusqu'à l'effecteur périphérique.

INTRODUCTION

I. SPECIALISATION HEMISPHERIQUE DANS LE DOMAINE DES EMOTIONS ET ASYMETRIE DE L'ACTIVITE ELECTRODERMALE, CHEZ L'HOMME

Au cours des dernières années, plusieurs auteurs ont avancé l'hypothèse que les phénomènes de dominance ou spécialisation hémisphérique intéressaient non seulement les aspects cognitifs, mais également les composantes émotionnelles de la conduite (voir la revue de questions de Gainotti, 1984). Cette hypothèse a été dégagée à partir de l'analyse des données obtenues dans plusieurs domaines de recherche :

- Modification du comportement émotionnel observée après inactivation pharmacologique de l'un ou l'autre hémisphère cérébral (Terzian et Ceccotto, 1959)
- Analyse du comportement émotionnel des sujets porteurs de lésions hémisphériques unilatérales (Gainotti, 1969, 1972)
- Résultats des recherches expérimentales menées, soit sur des sujets atteints de lésions hémisphériques unilatérales (Finlayson et Rourke, 1975 ; Gardner *et al.*, 1975), soit sur des sujets normaux (Davidson et Schwartz, 1976 ; Ahern et Schwartz, 1979 ; Heller et Levy, 1981 ; Strauss et Moscovitch, 1981).

Un certain nombre d'auteurs ont étudié l'asymétrie de l'activité électrodermale (AED) lors de la présentation des stimulus à caractère émotionnel à des sujets normaux et à des malades mentaux : Myslobodsky et Horeish (1978) constatent une prédominance de l'AED sur la main droite, chez les sujets normaux, lors de la présentation du stimulus à caractère émotionnel, alors que chez les déprimés, c'est la main gauche qui prédomine. Par contre, Hugdhal *et al.* (1982) n'observent aucune asymétrie des réponses électrodermales (RED), que le stimulus soit neutre ou émotionnel. En revanche, de Bonis et Freixa i Baqué (1980),

Malzman et Boyd (1982), et Erwin *et al.* (1980) constatent que lorsqu'il existe une asymétrie ($D > G$ ou $G > D$), celle-ci ne varie, ni en direction, ni en grandeur, pour un même sujet, dans toutes les situations expérimentales.

II. ASYMETRIE DE L'AED EN FONCTION DE LA VIGILANCE

Gruzelier et VENABLES (1974) constatent que, chez les sujets présentant des troubles de la personnalité et les schizophrènes, la direction de l'asymétrie ($D > G$) de l'AED tonique s'accroît avec l'augmentation du niveau d'activation de ces sujets. Les mêmes résultats sont obtenus par Gruzelier et HAMMOND en 1977. Ils en concluent que l'asymétrie pourrait être liée à l'activation, avec un pattern $D > G$ correspondant à une haute activation et la configuration contraire à une faible activation.

OBRIST avait auparavant (1963) mentionné une relation entre l'asymétrie et le niveau d'éveil, puisque 4/5 de ses sujets montraient une asymétrie plus grande au repos que pendant des tâches stressantes ; pour un même sujet, l'asymétrie est plus grande lorsque le niveau de base en résistance est élevé (faible activation), et diminue à mesure que ce niveau baisse (forte activation). Il en conclut que les faibles niveaux d'éveil faciliteraient l'asymétrie, tandis que les niveaux élevés faciliteraient la symétrie. D'autre part, l'absence d'une latéralisation et l'existence de variations aléatoires au cours du sommeil sont constatées, aussi bien par JOHNSON et LUBIN (1966), que par FREIXA i BAQUÉ et de BONIS (1983). Ces derniers auteurs constatent que la plupart des réponses sont asymétriques et que le pourcentage de ces réponses est de 80 % au cours du sommeil. Auparavant, ces mêmes auteurs (1980) ont montré que ce pourcentage, au cours de l'éveil, n'est que

de 18 % pour les tâches non stressantes et de 9 % pour les tâches stressantes, ce qui leur a permis d'étendre, à l'ensemble du "continuum de vigilance", l'hypothèse d'une liaison entre l'asymétrie de l'AED et les bas niveaux de vigilance.

III. LATERALISATION DES VOIES DE TRANSMISSION DE LA COMMANDE DE L'AED

Les études citées plus haut présument que l'asymétrie de l'AED reflète des asymétries fonctionnelles hémisphériques. Or, on doit tout d'abord se demander quelle est la nature, excitatrice ou inhibitrice, de la commande de l'AED, et quelle est l'organisation, contralatérale ou ipsilatérale, des voies efférentes ?

Nous envisagerons donc, ici, les interprétations proposées chez l'homme, et rappellerons les données fonctionnelles obtenues chez l'animal, sur les centres de la commande et les voies de transmission jusqu'aux effecteurs glandulaires.

1. RESULTATS OBTENUS CHEZ L'HOMME

Les observations cliniques suggèrent l'existence d'une latéralisation de la commande de l'AED, chez l'homme. En effet, Sourek (1965, cité par Gruzelier, 1973) constate que les RED sont plus amples du côté contralatéral par rapport à une ablation corticale unilatérale. Holloway et Parsons (1969) observent également, chez les patients dont les lésions sont unilatérales, un niveau de résistance cutanée plus bas du côté contralatéral à l'hémisphère lésé. Enfin, des patients présentant un syndrome prémoteur (lésion de l'aire préfrontale) montrent une

sudation plus importante du côté contralatéral à cette lésion (Guttman et List, 1928). Ces auteurs suggèrent que, chez l'homme, les effets corticaux sont à prédominance inhibitrice contralatérale.

Par ailleurs, l'utilisation des stimulus à caractère verbal ou spatial a permis à certains auteurs d'étudier le contrôle de l'AED en fonction de l'hémisphère activé. Ainsi, l'activation de l'hémisphère gauche, chez le sujet normal, par la présentation de stimulus à caractère verbal, entraînerait le pattern $D > G$, alors que l'activation de l'hémisphère droit, par un stimulus à caractère spatial, entraînerait le pattern inverse (Myslobodsky et Horesh, 1978). Ceci permet à ces auteurs de conclure à l'existence d'un contrôle excitateur croisé de l'AED. Or, ce résultat est en contradiction avec ceux de Lacroix et Comper (1979), Comper et Lacroix (1981), et Smith *et al.* (1980, 1981). Ces auteurs obtiennent des réponses plus petites du côté opposé à l'hémisphère activé par l'un ou l'autre type de stimulations. Ils concluent alors à un contrôle inhibiteur croisé. Par ailleurs, un certain nombre de travaux concluent à l'absence d'une différence bilatérale en fonction de la nature de stimulus (Ketterer et Smith, 1977 ; Smith *et al.*, 1979 ; de Bonis et Freixa i Baqué, 1980). De même, O'Gorman et Siddle (1981) ne trouvent pas non plus de latéralisation, en fonction des tâches. Toutefois, ils observent le pattern $D > G$ quel que soit le caractère du stimulus, avec des réponses plus amples des deux côtés, pour les stimulus verbaux. Récemment, Boyd et Maltzman (1983) constatent que le pattern $G > D$ est le plus fréquent, et qu'il ne change pas avec l'hémisphère activé.

D'autre part, un certain nombre de travaux ont été consacrés à l'étude de l'asymétrie des RED, en utilisant des stimulus unilatéraux non spécifiques (tels que chocs électriques, flexion des membres). Mais, une fois de plus, les résultats ne sont pas convaincants. En effet, Edelberg (1966), Stern (1968), et Fuhrer (1971) concluent à un

contrôle excitateur ipsilatéral, alors que Wyatt et Tursky (1969) et Bull et Gale (1975) rapportent que l'amplitude relative des RED n'est pas affectée par la localisation de stimulations unilatérales. Pour d'autres auteurs (Obrist, 1963 ; Galbrecht *et al.*, 1965), la diversité des données selon les sujets ne permet pas de trancher. En effet, le premier n'observe une différence bilatérale significative que sur deux de ses cinq sujets, alors que les seconds indiquent que, seuls, trois sur vingt de leurs sujets présentent une différence significative, et que les patterns $D > G$ et $D < G$ se retrouvent avec une fréquence à peu près équivalente.

Plusieurs revues de questions récentes, soulignent la divergence des données de la littérature, et les difficultés soulevées par leurs interprétations (Freixa i Baqué *et al.*, 1984), ainsi que la complexité des problèmes méthodologiques (Miossec *et al.*, 1984).

2. ETUDE ANATOMO-PHYSIOLOGIQUE SUR LA COMMANDE DE L'AED, CHEZ L'ANIMAL

A. Commande centrale

a) Contrôle excitateur

• Formation réticulée mésencéphalique (FRM)

Le système réticulaire activateur participe à la fois au contrôle de l'activité corticale et de la sphère motrice et végétative. Les activations réticulaires provoquent un éveil cortical (Moruzzi et Magoun, 1949), une facilitation motrice (Rhines et Magoun, 1946), et le déclenchement de réponses végétatives (Bonvallet *et al.*, 1954). L'exploration stéréotaxique du tronc cérébral montre que les points dont la stimulation déclenche des RED sont situés à l'intérieur des limites de la formation réticulée (Bloch, 1965). On peut déclencher des RED même

après des sections diencéphaliques, supprimant les influences thalamiques et corticales. Bloch démontre ainsi que les RED constituent un témoin des activations du système réticulaire. Les RED évoquées par des stimulations appliquées aux différentes régions du tronc cérébral sont présentes sur les quatre coussinets plantaires de l'animal, sans que les auteurs ne signalent de différence systématique d'amplitude (Bloch, 1965 ; Davison et Koss, 1975 ; Roy *et al.*, 1977).

• *Contrôle hypothalamique*

L'implication de l'hypothalamus dans la commande sudomotrice a été mise en évidence dès 1918 par Karplus et Kreidl. Wang et Richter (1928), puis Bloch (1965) ont confirmé que la stimulation de l'hypothalamus évoquait des RED. Des voies hypothalamo-réticulaires ont été décrites par Ramon y Cajal (1909), puis par Bürgi et Bucher (1956). Ainsi il est permis de penser, en se basant sur les données anatomiques, que les RED d'origine hypothalamique sont déclenchées par l'intermédiaire du système réticulaire. En outre, un circuit cortico-hypothalamo-réticulaire serait impliqué dans la commande corticale de l'AED.

• *Commande corticale*

Les travaux concernant le déclenchement des RED par stimulation corticale ont surtout porté sur le cortex sensorimoteur (Wang et Lu, 1930 ; Wall et Davis, 1951 ; Willcot, 1960 ; Sequeira-Martinho *et al.*, 1982 ; Sequeira-Martinho, 1984). Peu de travaux ont porté sur le cortex non moteur : Isamat (1961) déclenche des RED par stimulation du cortex limbique, et Sequeira-Martinho *et al.* (1982, 1984), par stimulation du cortex pariétal. L'existence de fibres cortico-réticulaires est bien démontrée (Rossi et Brodal, 1956 ; Nyberg-Hansen, 1965).

En ce qui concerne le cortex sensorimoteur, deux voies ont été mises en évidence : en premier lieu, la voie cortico-réticulaire qui

se termine dans la région pontobulbaire (Torvik et Brodal, 1957). On sait que cette région est l'aire d'origine des faisceau réticulo-spinaux (Nyberg-Hansen, 1965). En second lieu, le cortex sensorimoteur est l'aire principale d'origine du faisceau pyramidal (Phillips et Porter, 1977) ; on connaît l'importance des collatérales des neurones cortico-spinaux vers la région pontobulbaire (Kuypers, 1958). La stimulation du faisceau pyramidal, chez l'animal intact, déclenche des RED, ainsi que d'autres réactions végétatives (variation de la fréquence cardiaque, augmentation de la pression artérielle, etc...) (Landau, 1953). Après section des voies réticulo-spinales, la stimulation de ce faisceau déclenche encore des RED sur les quatre coussinets plantaires (Sequeira-Martinho *et al.*, 1982 a et b ; Roy *et al.*, 1984). On peut donc concevoir que la commande corticale de l'AED résulte d'un double mécanisme : direct par les fibres cortico-spinales et indirect par l'intermédiaire des voies cortico-réticulo-spinales (Sequeira-Martinho, 1984).

b) Contrôle inhibiteur

• *Inhibition bulbaire*

La stimulation électrique des régions ventro-médianes du bulbe inhibe les RED déclenchées par stimulation sensorielle ou par stimulation de la FRM (Wang et Brown, 1956 ; Bloch et Bonvallet, 1960 ; Bloch, 1965 ; Roy, 1971). Les glandes sudoripares ne recevant qu'une innervation excitatrice (Langley, 1922 ; Wang et Lu, 1929), l'inhibition ne peut s'exercer directement à leur niveau. Bonvallet et Bloch (1961) et Bloch (1965) suggéraient que le système inhibiteur bulbaire agissait sur la FRM, freinant simultanément par une boucle de rétro-action toutes ses fonctions activatrices. Cependant, Roy et Bloch (1968), puis Roy *et al.* (1974) montraient que ces influences inhibitrices s'exerçaient par des voies bulbo-spinales, vraisemblablement sur les neurones sympathiques des cornes latérales de la moelle. Par

ailleurs, Wang et Brown (1956) estimaient que le contrôle inhibiteur était ipsilatéral, chez le chat,

• *Inhibition corticale*

Hugelin et Bonvallet (1957), utilisant un réflexe monosynaptique, ont montré que sur des préparations dont le cortex est fonctionnel, celui-ci exerce très rapidement un contrôle inhibiteur sur les facilitations d'origine réticulaire. Bonvallet (1960), puis Bloch (1965) ont généralisé ce freinage cortical aux indices végétatifs (pression artérielle, AED, commande pupillaire, etc...). Chez l'animal intact éveillé, un contrôle inhibiteur corticofuge, dont l'intensité est fonction du tonus cortical, vient se surimposer aux influences réticulaires excitatrices.

B. Voies de transmission médullaire

Nyberg-Hansen (1965), après des lésions localisées au niveau de la formation réticulée mésencéphalique (FRM), n'observe pas de dégénérescence de fibres au niveau spinal. Il en conclut que la FRM n'émet pas de fibres directes vers la moelle. Il semble que les influx mésencéphaliques circulent, dans un premier temps, dans le réseau de fibres réticulo-réticulaires, avant d'être transmis au niveau spinal par l'intermédiaire des neurones réticulo-spinaux pontiques et bulbaires, les fibres descendant bilatéralement avec une prédominance ipsilatérale (Nyberg-Hansen, 1965). En outre, quelques études de dégénérescence (Nyberg-Hansen, 1966 ; Beran et Martin, 1971), ainsi que l'autoradiographie et l'utilisation de la peroxydase (Kuypers et Maisky, 1977 ; Kneisley *et al.*, 1978 ; Loewy et Saper, 1978) ont permis la mise en évidence des voies réticulo-spinales directes provenant de la FRM. Ce résultat a été confirmé par Tohyama *et al.* (1979) qui a montré, en outre, l'existence d'une distribution bilatérale de ces voies, avec cependant une prédominance ipsilatérale.

La commande de l'AED est transmise au niveau spinal jusqu'aux neurones pré-ganglionnaires sudomoteurs. Leurs axones quittent la moelle entre T4 et T10 et font synapse, au niveau du ganglion stellaire, avec les neurones post-ganglionnaires innervant les membres antérieurs. Les fibres innervant les membres postérieurs quittent la moelle au niveau des racines comprises entre T12 et L4 pour faire synapse avec les neurones post-ganglionnaires au niveau des sixième et septième ganglions lombaires et du premier ganglion sacré (et parfois du deuxième) (Langley, 1891 ; Patton, 1948).

Chez le chat, les quatre coussinets plantaires montrent une activité synchrone. Une section spinale haute entraîne une désynchronisation de l'activité enregistrée sur les quatre membres (Wang, 1964 ; Bloch, 1965). Celui-ci montre, en outre, que le contrôle réticulaire est responsable du synchronisme de l'AED.

C. Effecteur neuroglandulaire

a) Rôle des glandes sudoripares

Il est classiquement admis que l'AED est une manifestation du fonctionnement des glandes sudoripares ; de nombreuses preuves sont rapportées par Bloch (1965) et Edelberg (1972) :

- Tout d'abord, les RED ne sont enregistrables qu'au niveau de la peau. La destruction ou l'érosion de celle-ci (Shackel, 1959), ou l'utilisation d'électrodes sous-cutanées (Richter, 1929) abolit les RED.

- Chez l'homme, les zones cutanées où les RED peuvent être principalement évoquées sont les régions palmaires et plantaires qui sont précisément les plus riches en glandes sudoripares. Chez le Chat (Waller, 1904), le chien (Hara, 1922), le rat, qui n'ont de glandes sudoripares qu'au niveau des coussinets plantaires, les RED ne peuvent être évoquées que sur ces régions.

• Darrow (1927, 1934), Landis (1932) et Prout (1967) ont montré que les RED ne présentent pas de relation avec les variations pléthysmographiques, ce qui permet d'exclure la participation d'un mécanisme vasomoteur, contrairement à ce qu'avaient supposé Vigouroux (1879) et McDowall (1933).

En outre, les travaux de Stombaugh et Adams (1971) démontrent l'existence d'une relation étroite entre l'AED enregistrée en résistance ou en potentiel, et les quantités de sueur sécrétée sur le coussinet plantaire du chat. On peut donc conclure que les RED trouvent leur origine dans l'activité de sécrétion sudoripare. Sur le plan des mécanismes cellulaires, Morimoto *et al.* (1974) ont montré que les RED étaient supprimées par une perfusion d'une solution de Ringer contenant 20 ou 30 mM de KCl. Ils en concluent que les RED sont liées à une modification de la perméabilité membranaire aux ions K^+ des cellules sécrétrices des glandes sudoripares.

b) Innervation périphérique

Les glandes sudoripares reçoivent leur innervation du système orthosympathique (Langley, 1891 ; Patton, 1948). Cependant, la nature et le rôle précis des neurotransmetteurs, au niveau de la jonction neuroglandulaire, sont encore mal connus. Toutefois, le rôle excitateur de l'acétylcholine est bien démontré (Dale et Feldberg, 1934). En outre, Haimovici (1950) et Kumo (1956) montrent que des stimulations locales, par des agents adrénérgiques, déclenchent la sécrétion sudoripare ; par contre, des adrénobloquants inhibent cette sécrétion. Cependant, l'administration intraveineuse d'adrénaline déprime les RED déclenchées par stimulation centrale (Davison et Koss, 1975), ou périphérique (Koss *et al.*, 1976). Edelberg (1972) suggère que l'action de la noradrénaline s'exercerait sur les cellules myoépithéliales qui entourent le canal conducteur de la glande et dont la contraction est

indispensable à la sécrétion sudoripare. Actuellement, on admet donc la participation, à la fois de mécanismes cholinergiques et adrénérgiques dans le déclenchement des RED.

BUT DU TRAVAIL

A notre connaissance, aucune étude systématique de l'asymétrie de l'AED n'a encore été effectuée chez l'animal : dans ce travail, nous étudierons ce phénomène chez le chat.

Le déroulement de nos recherches nous a amené à aborder les problèmes liés à l'utilisation de l'AED comme indice périphérique de la latéralisation des processus centraux, sous trois aspects :

1. La baisse de vigilance chez le chat s'accompagne-t-elle d'une augmentation de l'asymétrie de l'AED, notamment au cours du SP (traduisant une levée des contrôles supraspinaux) ? En outre, peut-on mettre en évidence une latéralisation systématique des RED déclenchées par une stimulation centrale latéralisée ?

2. La transmission réticulo-spinale, à partir du tegmentum central du mésencéphale, permet-elle de conserver le caractère latéralisé éventuellement présenté par la commande excitatrice ou, au contraire, la diffusion spinale des influx exclut-elle une telle latéralisation ?

3. Quelle est la part des facteurs périphériques dans le déterminisme des caractéristiques des réponses enregistrées ? Ces facteurs (notamment, température cutanée et niveau de base) peuvent-ils à eux seuls rendre compte des différences bilatérales des RED et de la divergence des résultats publiés chez l'homme ?

TECHNIQUES

I. PREPARATIONS AIGUËS

1. PREPARATIONS CHIRURGICALES

Les préparations chirurgicales sont réalisées sous anesthésie gazeuse au fluothane. Celui-ci est administré à 2 % dans un mélange égal d'air et d'oxygène. Un cathéter est placé à demeure dans la veine saphène. Les animaux sont immobilisés par une injection intraveineuse d'un curare de synthèse, le tri-iodoéthylate de gallamine (flaxédil). Cette curarisation est maintenue tout au long de l'expérience, par un apport constant de flaxédil, à un taux de 12 mg/kg/h, à l'aide d'un perfuseur réglé à 0,1 ml/min. Les animaux sont placés sous respiration artificielle, après trachéotomie. Les paramètres de ventilation sont réglés en fonction du poids de l'animal, par référence aux données d'Abeles *et al.* (1964). La température centrale est contrôlée et maintenue à 38°C par une couverture chauffante placée sur l'animal.

Les chats sont placés dans un appareil stéréotaxique de type Horsley-Clarke. La partie supérieure du crâne étant dégagée, deux ouvertures cylindriques sont fraisées au niveau A = 1, L = 3, à droite et à gauche. Les ouvertures sont obturées par des tampons de coton imbibés de NaCl tiède, pour éviter la dessiccation et le refroidissement du cortex cérébral. Chez les chats pour lesquels le protocole expérimental prévoit une stimulation du nerf médian, le membre antérieur est disséqué, afin de dégager et sectionner le nerf ; le bout périphérique, qui sera stimulé, est introduit dans une électrode tubulaire de type Sherrington. Les volets des tissus musculaires et cutanés sont recousus autour du support de l'électrode. La température cutanée est modifiée au niveau du coussinet plantaire à l'aide, soit d'un manchon chauffant, soit d'une poche d'eau glacée maintenue au-dessus de l'électrode d'enregistrement. La température du coussinet

plantaire est évaluée en plaçant une thermosonde entre la partie latérale de l'électrode active et la peau. La température est lue sur un thermomètre à affichage permettant une lecture avec une précision de 0,1°C.

Après la phase opératoire, l'anesthésie au fluothane est arrêtée. Les préparations sont ensuite légèrement anesthésiées au chloralose (35 mg/kg), sauf pour l'étude des seuils de stimulations intraréticulaires. Toutes les plaies sont infiltrées à la xylocaïne 5 %. Cette anesthésie locale est renouvelée toutes les heures. Les enregistrements débutent au moins 1 heure après la fin de la période opératoire.

2. ENREGISTREMENTS

L'AED est recueillie sous forme de variations de potentiel ou de variations de conductance, sur les deux coussinets plantaires des pattes antérieures de l'animal. L'AED, ainsi que des signaux de stimulation, sont enregistrés sur un polygraphe Beckman type R 611 : l'électrodermogramme, en variations de potentiel, est enregistré après amplification à liaison continue. Les enregistrements en conductance sont réalisés à l'aide d'un appareil "Contact Precision, type SC 4" qui permet d'afficher numériquement le niveau de base en conductance et d'inscrire les réponses sur le polygraphe après amplification à liaison continue. Pour les deux modalités de réponse, l'électrode active est constituée par une électrode Beckman en argent chloruré remplie de pâte conductrice, fixée sur le coussinet préalablement nettoyé à l'alcool à 90°. Pour les enregistrements en potentiel, l'électrode de référence est constituée par une aiguille hypodermique introduite sous la peau, à proximité du coussinet. Pour les enregistrements en conductance, l'électrode de référence est une plaque d'argent maintenue sur une surface du membre, préalablement rasée.

3. STIMULATIONS

Les stimulations, dont tous les paramètres sont réglables, sont délivrées par un neurostimulateur à courant constant (type JAM). L'intervalle entre deux stimulations successives est au minimum de 40 sec pour les stimulations réticulaires et de 10 sec pour les stimulations du nerf médian.

a) stimulation de la formation réticulée

Elle est effectuée à l'aide d'une électrode bipolaire concentrique (distance interélectrodes : 1 mm) implantée dans le tegmentum central du mésencéphale (TCM), aux coordonnées stéréotaxiques suivantes : A = 1 ; L = 3 (à droite et à gauche) ; H = - 2,5 (d'après l'atlas de Berman, 1968). Les paramètres de stimulation sont les suivants : durée totale : 300 msec ; durée des impulsions : 0,2 msec ; fréquence : 300 i/sec.

b) stimulation du nerf médian

Le stimulus est constitué par un choc unique de 4 msec, appliqué sur le bout distal du nerf. La distance entre l'anode et la cathode est de 10 mm, la cathode étant placée à 40 mm environ du point d'enregistrement.

4. HEMISECTION MEDULLAIRE

Chez 6 chats, la moelle est dégagée après laminectomie au niveau cervical (C1 à C3). Les hémisections de la moelle sont effectuées, soit à droite, soit à gauche, à l'aide d'une fine spatule courbe. La moelle est recouverte ensuite par un coton imbibé de sérum physiologique tiède.

5. CONTROLE HISTOLOGIQUE DES LESIONS MEDULLAIRES

En fin d'expérience, le tronçon de moelle contenant l'hémisection est prélevé, puis fixé dans du formol à 10 %. La durée de fixation est de 10 jours. L'étendue des lésions médullaires est contrôlée après inclusion à la paraffine, sur des coupes sérieées de 15 μ m et colorées au Crésyl violet.

II. PREPARATIONS CHRONIQUES

1. IMPLANTATION DES ELECTRODES

L'étude de l'asymétrie de l'AED spontanée, en fonction des niveaux de vigilance, a été effectuée sur 5 chats adultes libres de leurs mouvements, porteurs d'électrodes implantées à demeure.

L'implantation des électrodes est faite en conditions stériles, sous anesthésie au chloralose à 60 mg/kg. Cette dose d'anesthésie laisse subsister l'activité électrodermale, ce qui permet d'effectuer des essais fonctionnels au cours de l'implantation des électrodes réticulaires. L'électroencéphalogramme (EEG) est recueilli à l'aide de 6 ou 8 électrodes constituées de boules d'argent d'un diamètre d'environ 1,5 mm. Celles-ci sont placées bilatéralement sur la surface du cortex frontal et pariétal, après fraisage d'ouvertures cylindriques dans l'os du crâne. Chez 4 animaux, 2 électrodes profondes sont implantées au niveau du tegmentum central du mésencéphale, à droite et à gauche. Avant la fixation définitive de ces électrodes, des contrôles de déclenchement des réponses électrodermales sont effectués (les seuils sont inférieurs à 50 μ A). Les électrodes corticales et réticulaires

sont soudées à un connecteur microminiature qui sera fixé à demeure par de la résine autopolymérisante. Les plaies sont nettoyées à l'alcool et au Mercryl-Laurylé, saupoudrées d'antibiotique (Pénistrep chats) et pulvérisées avec une poudre d'aluminium (Aluspray). Les animaux sont soumis à un traitement antibiotique post-opératoire par injections intramusculaires journalières de 1 ml de Chloram-Frécortyl. L'expérimentation ne commence qu'après récupération complète de l'animal (au moins une semaine après l'opération).

2. ENREGISTREMENTS

Les animaux sont placés dans une cage assourdie, où leurs comportements peuvent être observés au moyen d'un dispositif de télévision en circuit fermé.

Les réponses électrodermales sont recueillies au niveau des coussinets plantaires postérieurs du chat. L'AED est enregistrée sous forme de variations de potentiel cutané, après amplification à liaison alternative (constante de temps : 0,3 sec). L'électrode active est une électrode Beckman remplie de pâte conductrice, fixée au niveau du coussinet plantaire. L'électrode de référence est une plaque d'argent rectangulaire (1 cm x 2,5 cm), soudée à l'intérieur d'un bracelet métallique. Celle-ci est fixée à quelques centimètres au-dessus du coussinet plantaire, sur une zone rasée préalablement au cours d'une légère anesthésie au fluothane.

Les chats supportent difficilement les électrodes au contact des coussinets. Par suite, les RED ont été généralement enregistrées sur des animaux en contention rigide (Wickens *et al.*, 1961), ou légère (Wilcott, 1969). Nous avons tenté au départ d'enregistrer dans de telles conditions, mais les animaux ne présentent pas de cycles complets de sommeil. Nous avons dû alors, en choisissant des animaux calmes,

leur apprendre à tolérer les électrodes d'enregistrement et à rester immobiles pendant la durée de l'enregistrement. L'électrodermogramme (EDG) peut être ainsi recueilli sur des chats libres pendant tous les stades de vigilance. Les enregistrements sont effectués, pour chaque chat, au cours de 6 séances de 2 à 6 heures.

3. DETERMINATION DES STADES DE VIGILANCE

Quatre stades électroencéphalographiques et comportementaux sont définis selon les critères habituels (Ruckebusch et Gaujoux, 1976 ; Freixa i Baqué *et al.*, 1981). La veille est caractérisée par un EEG rapide et de bas voltage. Le chat peut être en mouvement ou au repos, la tête levée, et présente un comportement d'exploration visuelle. Pour éliminer les artefacts dus aux mouvements, seuls les enregistrements, où le chat est immobile, sont pris en compte. La somnolence est caractérisée selon les critères de Rougeul *et al.* (1974), comme un stade intermédiaire entre la veille et le sommeil. Le comportement est celui du repos : l'animal est assis ou couché, la tête levée, les yeux à demi-fermés ou fermés. Sur l'EEG, apparaissent des fuseaux alternant avec de courtes périodes d'activité rapide et de bas voltage. Le sommeil lent est caractérisé par la présence d'ondes lentes sur l'EEG. Le comportement est typique : fermeture des paupières, relâchement musculaire, respiration ample et régulière. Le sommeil paradoxal est marqué par un tracé cortical rapide et de bas voltage. L'animal est couché, la face et les extrémités des membres présentent des clonies périodiques. Seuls, les enregistrements répondant à ces caractéristiques sont pris en compte ; en cas d'ambiguïté, l'enregistrement est éliminé des analyses finales.

4. ANALYSE STATISTIQUE

Toutes les RED, égales ou supérieures à 0,2 mV, sont prises en compte dans l'analyse de l'activité électrodermale. Les paramètres utilisés sont l'amplitude et la fréquence des réponses spontanées, enregistrées sur chacun des membres postérieurs, pour chaque séance et pour les différents stades de vigilance. Une analyse de variance à quatre facteurs (chat : C ; coussinet plantaire : P ; vigilance : V ; Séance : S) est appliquée aux valeurs moyennes de l'amplitude ou de la fréquence. Chaque séance d'enregistrement comporte au moins deux cycles complets de sommeil (veille : V ; somnolence : SMN ; sommeil à ondes lentes : SOL ; sommeil paradoxal : SP). La différence entre l'amplitude de droite et gauche, pour chaque couple de réponses, est ensuite calculée, afin d'établir trois catégories de couples de réponses : $D = G$, $D > G$ et $D < G$. Les réponses sont considérées comme égales lorsque la différence de leur amplitude est inférieure à 0,1 mV. Pour minimiser l'influence des variations périphériques liées au temps (telles que le dessèchement de la pâte conductrice, la polarisation des électrodes, ou le déplacement de celles-ci), nous avons comparé chaque stade à celui qui le précède immédiatement.

Nous serons amené, par la suite, à utiliser deux termes : asymétrie bilatérale et latéralité. Pour éviter toute confusion, nous adoptons les définitions empruntées à de Bonis et Freixa i Baqué (1983) : "Le terme d'asymétrie de l'AED indique que les RED, sur les deux membres, n'ont pas la même amplitude ($D \neq G$) ; le terme de latéralité implique une directionnalité de la différence des réponses, c'est-à-dire une prédominance d'amplitude à droite ou à gauche".

Pour évaluer la latéralité, plusieurs méthodes ont été proposées (Marchell *et al.*, 1977 ; Bryden et Sprott, 1981). Le coefficient de latéralité (Cl), de Birkett (1977), semble donner une bonne estimation

de celle-ci. Ce coefficient peut être calculé par la formule :

$$C1 = \frac{\% D > G - \% D < G}{\% D > G + \% D < G}$$

(Remarque : $\% D > G + \% D < G = \% D \neq G$).

PREMIERE PARTIE

ASYMETRIE DE L'ACTIVITE ELECTRODERMALE

I. ACTIVITE ELECTRODERMALE EN FONCTION DE LA VIGILANCE : ETUDE CHEZ LE CHAT EN PREPARATION CHRONIQUE

Chez 5 chats en préparation chronique, nous avons en premier lieu enregistré l'AED spontanée pendant 6 séances de 2 à 6 heures chacune. La situation expérimentale, dans laquelle sont placés les chats (voir § Techniques), facilite la baisse de vigilance chez ceux-ci. Les enregistrements de longue durée de l'AED vont nous permettre de connaître le décours réel de cette activité en fonction des variations de la vigilance. Nous avons effectué des enregistrements simultanés sur les deux membres postérieurs, pour pouvoir déterminer le pourcentage des réponses asymétriques et le degré de latéralisation de l'AED. En second lieu, nous avons étudié l'évolution, en fonction des niveaux de vigilance, de l'asymétrie des RED déclenchées par stimulation centrale.

1. ACTIVITE ELECTRODERMALE SPONTANEE

L'enregistrement simultané de l'AED sur les coussinets plantaires droit et gauche montre des tracés parallèles, aussi bien en ce qui concerne les variations lentes (niveau de base), que les variations brusques qui constituent des RED (Fig. 1B). Cependant la superposition de ces deux tracés (enregistrés avec le même gain) laisse généralement apparaître des différences d'amplitude entre des paires de réponses simultanées sur les deux membres (Fig. 1B). Quelquefois l'existence d'une réponse sur l'un ou l'autre des coussinets n'est pas accompagnée d'une réponse synchrone sur le coussinet opposé. Il en résulte, par conséquent, une différence entre les fréquences des RED sur les deux membres.

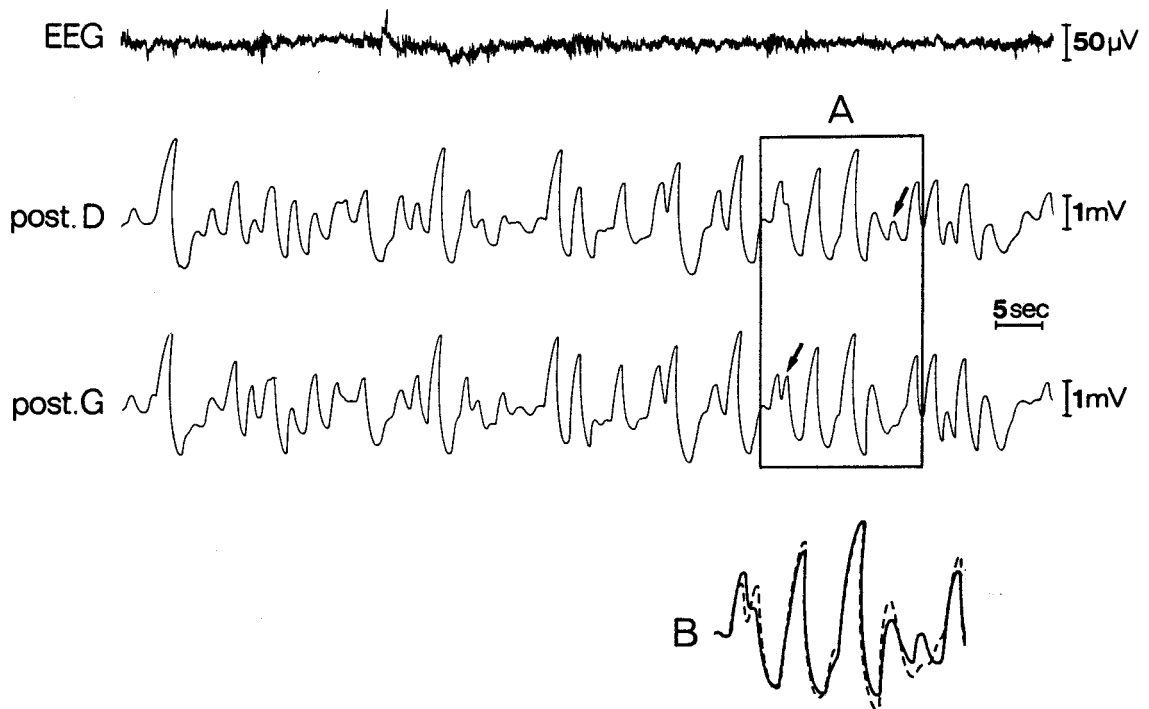


Fig. 1. Parallélisme de l'activité électrodermale (AED) spontanée enregistrée bilatéralement.

Enregistrement simultané de l'AED sur les deux coussinets plantaires postérieurs d'un animal éveillé. Noter le parallélisme de cette activité.

B : La superposition des deux tracés encadrés en A (Gr. : $\times 1,6$) fait apparaître des différences d'amplitude entre les réponses simultanées sur les deux coussinets. Les flèches montrent des réponses sur un coussinet qui ne sont pas accompagnées de réponses synchrones sur l'autre coussinet. (Constante de temps : 0,3 sec).

EEG : Electroencephalogramme

Post. D : Postérieur droit

Post. G : Postérieur gauche

L'amplitude et la fréquence des RED, enregistrées en variation de potentiel, sont calculées, pour chaque séance et chaque stade de vigilance, pour les deux coussinets plantaires droit et gauche, pour chacun des 5 chats. On constate que l'amplitude des RED varie de manière importante d'un chat à l'autre, et que, pour un même chat, cette amplitude varie d'un niveau de vigilance à l'autre. L'analyse de variance à 4 facteurs (chat : C ; membre : P ; vigilance : V ; séance : S), appliquée aux valeurs de l'amplitude (Tableau 1)*, montre en effet que seuls les facteurs chat et vigilance sont significatifs (respectivement $F(4/20) = 4,45$, $p < 0.001$ et $F(3/9) = 7,04$, $p < 0.001$). L'interaction entre ces 2 facteurs (C-V) est également significative ($F(12/60) = 4,25$, $p < 0.001$). En effet, cette interaction traduit le fait que l'amplitude présente une évolution dans le sens d'une diminution au cours du sommeil (évolution que nous verrons plus bas), et que cette évolution présente des différences d'un chat à l'autre.

Une analyse de variance à 4 facteurs est également appliquée aux valeurs de la fréquence des RED (Tableau 2). On retrouve, ici encore, l'influence des facteurs C et V qui est significative avec, respectivement, $F(4/20) = 12,74$, $p < 0.001$ et $F(3/4) = 34$, $p < 0.001$. La fréquence est en effet comprise entre des intervalles variables selon les chats : C1 = 0 à 15 réponses par minute (R/min) ; C2 = 1 à 11 R/min ; C3 = 0 à 7 R/min ; C4 = 2 à 23 R/min ; C5 = 0,4 à 15 R/min. L'évolution présente une grande variabilité d'un chat à l'autre, bien que cette évolution se fasse dans le même sens. Ceci explique que l'interaction entre les facteurs C et V soit significative : $F(12/60) = 3,24$, $p < 0.001$. Une autre interaction significative entre les facteurs C et P ($F(4/20) = 6,85$, $p < 0.001$) apparaît dans l'analyse de variance des fréquences. Elle exprime le fait que la différence de la fréquence des RED entre les membres droit et gauche, varie considérablement d'un chat à l'autre, bien que la différence entre droite et gauche ne soit pas en elle-même significative ($F_{1/3} = 1,29$, NS).

* Nous avons regroupé tous les tableaux chiffrés à la fin de ce chapitre.

En résumé, cette analyse de variance montre que seuls les facteurs C et V et leur interaction sont significatifs, à la fois pour la fréquence et pour l'amplitude des RED. En outre, l'interaction entre C et P est significative pour le seul paramètre fréquence. Toutes les autres interactions testables sont non significatives. Une étude plus détaillée s'avère nécessaire pour préciser l'évolution de l'amplitude et de la fréquence des RED recueillies bilatéralement chez chaque chat, selon les stades de vigilance.

A. Evolution de l'amplitude et de la fréquence en fonction des niveaux de vigilance

La variation de l'AED spontanée en fonction des stades de vigilance a été largement étudiée chez l'homme. Le tableau 3 (d'après Freixa i Baqué *et al.*, 1983) résume les études faites, chez celui-ci, et montre la grande convergence entre leurs résultats. Ce tableau montre que l'AED augmente progressivement pendant le sommeil léger (stades I et II) et présente un maximum d'activité au cours du sommeil à ondes lentes (stades III et IV). Au cours du sommeil paradoxal (SP), cette activité est réduite.

Les quelques études sur la relation entre les niveaux de vigilance et l'AED, effectuées chez le chat, divergent en ce qui concerne la somnolence (SMN) et le sommeil à ondes lentes (SOL) (Roy et Bloch, 1966 ; Niimi *et al.*, 1968 ; Freixa i Baqué *et al.*, 1981). Un point d'accord entre ces auteurs est l'importante réduction de l'AED au cours du SP.

Dans le présent travail, nous avons examiné, sur 5 chats, la relation entre les paramètres des RED spontanées et les stades de vigilance que nous avons classés en 4 stades électroencéphalographiques et comportementaux : V, SMN, SOL et SP (voir Techniques). Nous consta-

tons que l'AED est élevée pendant la veille, puis diminue progressivement au cours du sommeil (Fig. 2). Dans le dernier stade du sommeil, c'est-à-dire le SP, l'AED est très faible et les RED se présentent, dans la majorité des cas, en bouffées caractéristiques (Fig. 2 : SP).

Après cette description générale de l'évolution de l'AED, en fonction de la vigilance, les 2 paramètres, amplitude et fréquence des RED, seront étudiés indépendamment.

a) Amplitude

L'amplitude moyenne des RED, au cours de l'éveil, est supérieure à celle des RED enregistrées au cours de la SMN dans 77 % des séances (23/30). Cette amplitude est supérieure, au cours de la SMN, par rapport à l'amplitude des RED du SOL, dans 55 % des séances (17/30). Enfin, cette amplitude moyenne est plus grande au cours du SOL qu'au cours du SP dans 82 % des séances (25/30). Le t de Student, appliqué aux couples de valeurs des différents stades pris 2 à 2, montre des différences significatives ($p < 0.05$) dans tous les cas, à l'exception de la différence entre SMN et SOL (Tableau 4 : Amplitude).

La valeur moyenne de cette amplitude, pour chaque chat, et la moyenne générale calculée sur les 5 chats, sont rapportées dans le Tableau 5. Nous constatons que l'amplitude des RED, recueillies sur les coussinets plantaires droit et gauche, évolue de la même manière en fonction des états de vigilance. Les figures 3 et 4 illustrent ce fait.

b) Fréquence

Une évolution similaire à la précédente est observée pour la fréquence des RED spontanées. On constate que les RED sont plus fréquentes au cours de la veille que pendant la SMN, dans 94 % des séances.

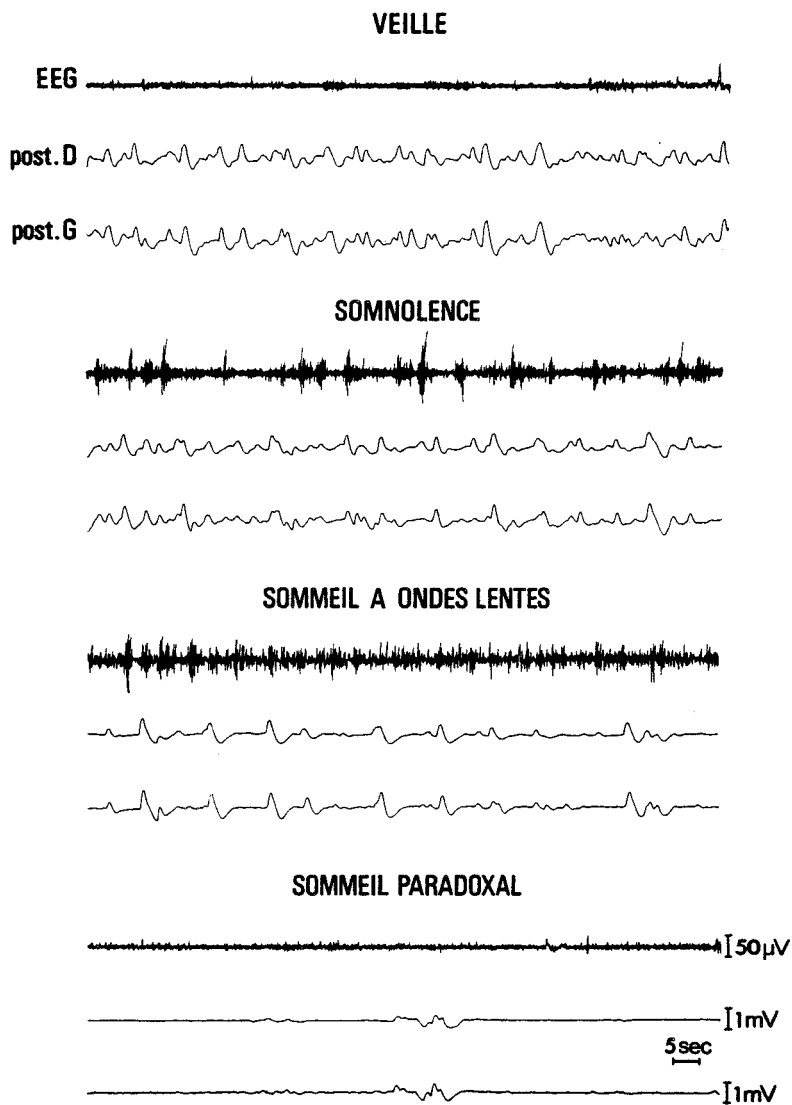


Fig. 2. Activité électrodermale bilatérale au cours des différents stades de vigilance.

L'AED spontanée diminue en fréquence et en amplitude de la veille jusqu'au sommeil paradoxal. Au cours de ce stade, les réponses apparaissent en bouffées caractéristiques sur un fond d'activité réduite.

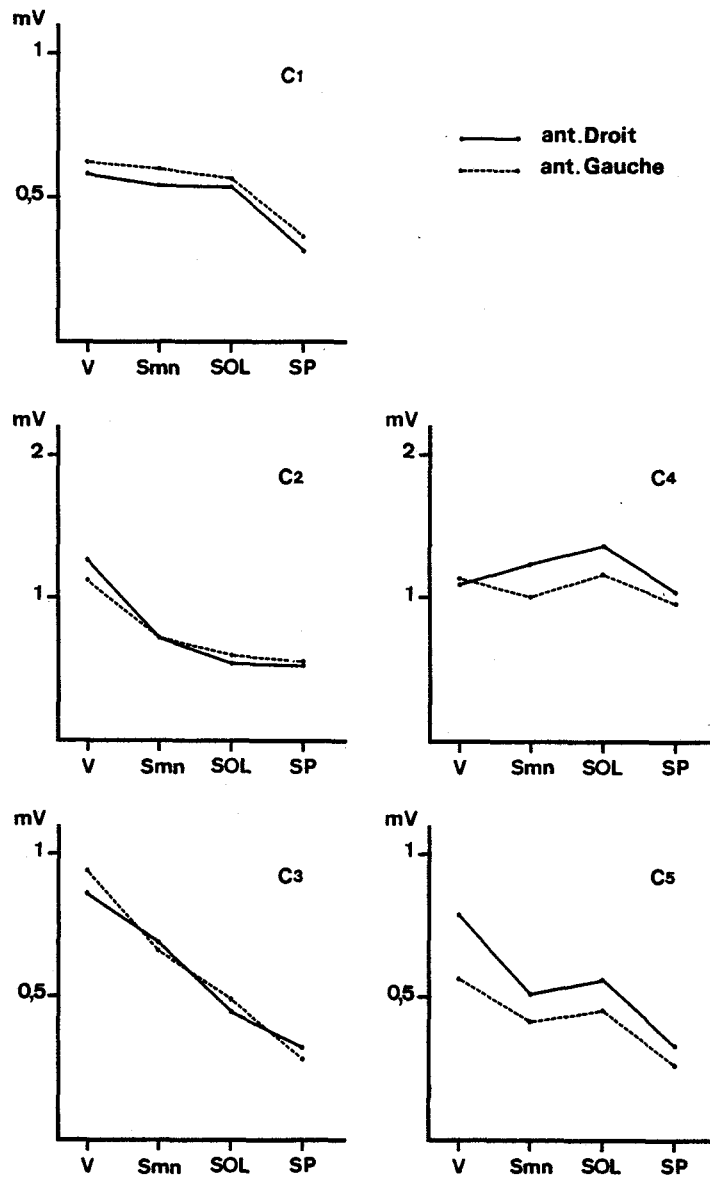


Fig. 3. Amplitude moyenne des RED spontanées en fonction des stades de vigilance (courbes individuelles).

Abréviations utilisées pour les figures 3, 4, 5 et 6.
V : veille ; Smn : somnolence ; SOL : sommeil à ondes lentes ; SP : sommeil paradoxal.

Chaque courbe représente les moyennes des RED enregistrées sur les coussinets plantaires droit et gauche, des membres postérieurs, durant 6 séances d'enregistrement.

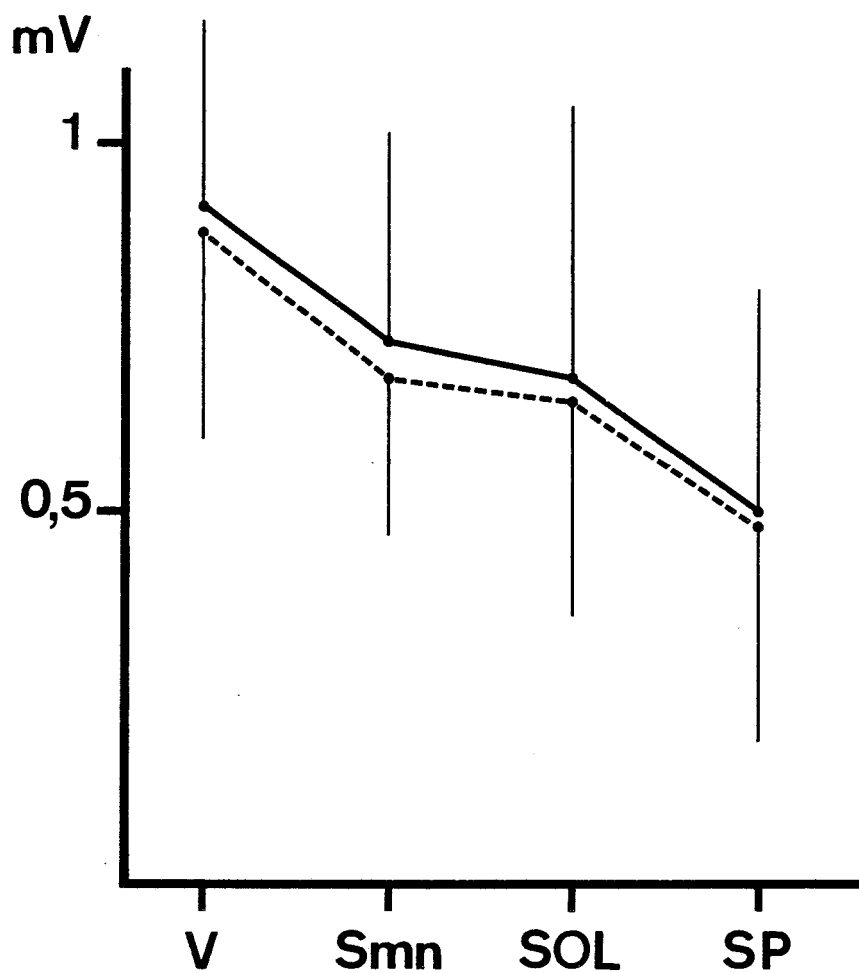


Fig. 4. Evolution de l'amplitude moyenne des RED spontanées en fonction des niveaux de vigilance pour l'ensemble des chats.

L'amplitude des RED enregistrées sur le coussinet plantaire droit (trait plein) et gauche (tirets) diminue de la veille jusqu'au sommeil paradoxal.

Cette fréquence est inférieure, au cours du SOL, à celle mesurée au cours de la SMN dans 85 % des séances, et elle est plus faible pendant le SP que pendant le SOL dans 77 % des séances. La comparaison 2 à 2 des couples de valeurs des différents stades de vigilance, à l'aide du t de Student, montre des différences significatives pour tous les couples (Tableau 4 : Fréquence). Cette évolution de la fréquence, en fonction du niveau de vigilance, est identique sur les deux membres postérieurs (Fig. 5 et 6). Le tableau 6 résume les moyennes de la fréquence des RED recueillies sur les coussinets plantaires droit et gauche, pour chaque chat, et la moyenne générale calculée sur les 5 chats, pour chaque stade de vigilance.

En résumé, on peut conclure que la fréquence et l'amplitude des réponses électrodermales spontanées diminuent significativement au fur et à mesure que le niveau de vigilance baisse.

B. Evolution de la différence de l'amplitude et de la fréquence en fonction de la vigilance

Les différences d'amplitude et de fréquence entre les coussinets plantaires droit et gauche sont calculées en fonction des états de vigilance pour chaque séance d'enregistrement (Tableau 7).

On constate que la valeur de ces différences varie au hasard, d'une séance à l'autre ; au cours d'une même séance, le sens de ces différences peut varier d'un stade à l'autre, voire au cours d'un même stade de vigilance. Un t de Student, appliqué à chaque couple de valeurs obtenues sur les 2 coussinets plantaires, montre que les différences sont, dans la majorité des cas, non significatives (Tableau 7). Les quelques cas où la différence est significative ne se retrouvent pas systématiquement pour toutes les séances d'un même chat. La valeur moyenne de la différence d'amplitude entre les membres droit et gauche

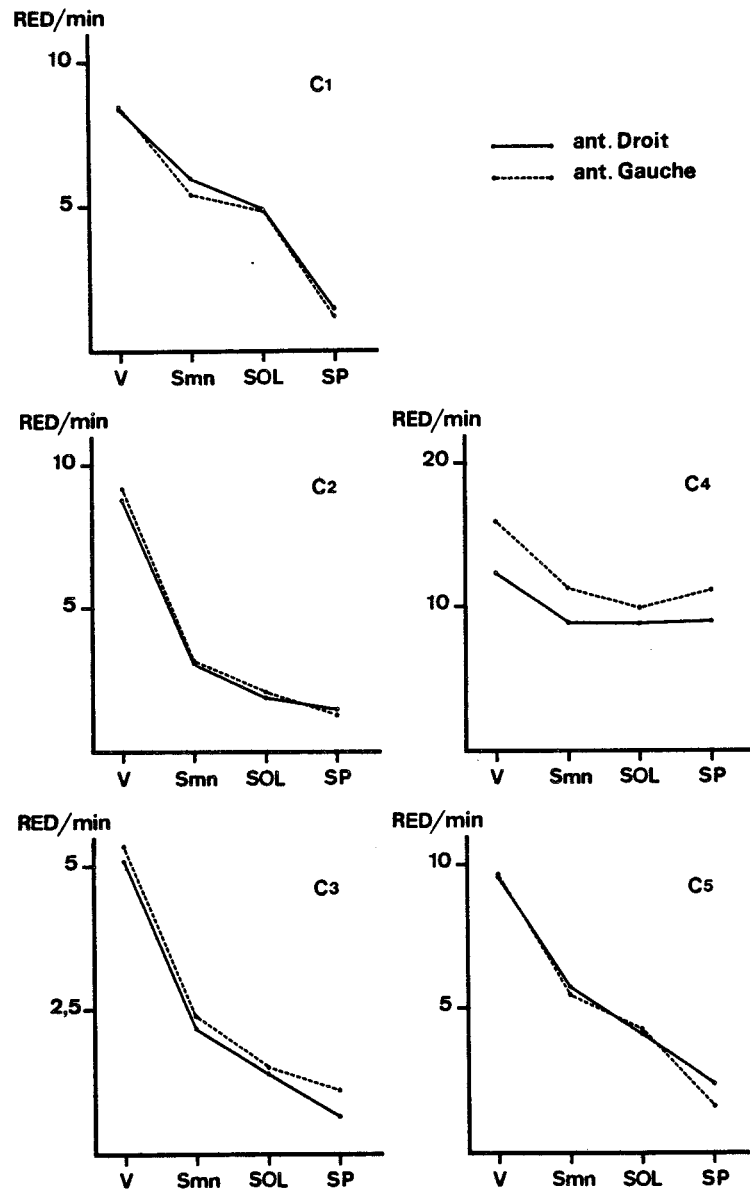


Fig. 5. Evolution de la fréquence des RED spontanées en fonction des niveaux de vigilance. (Courbes individuelles).

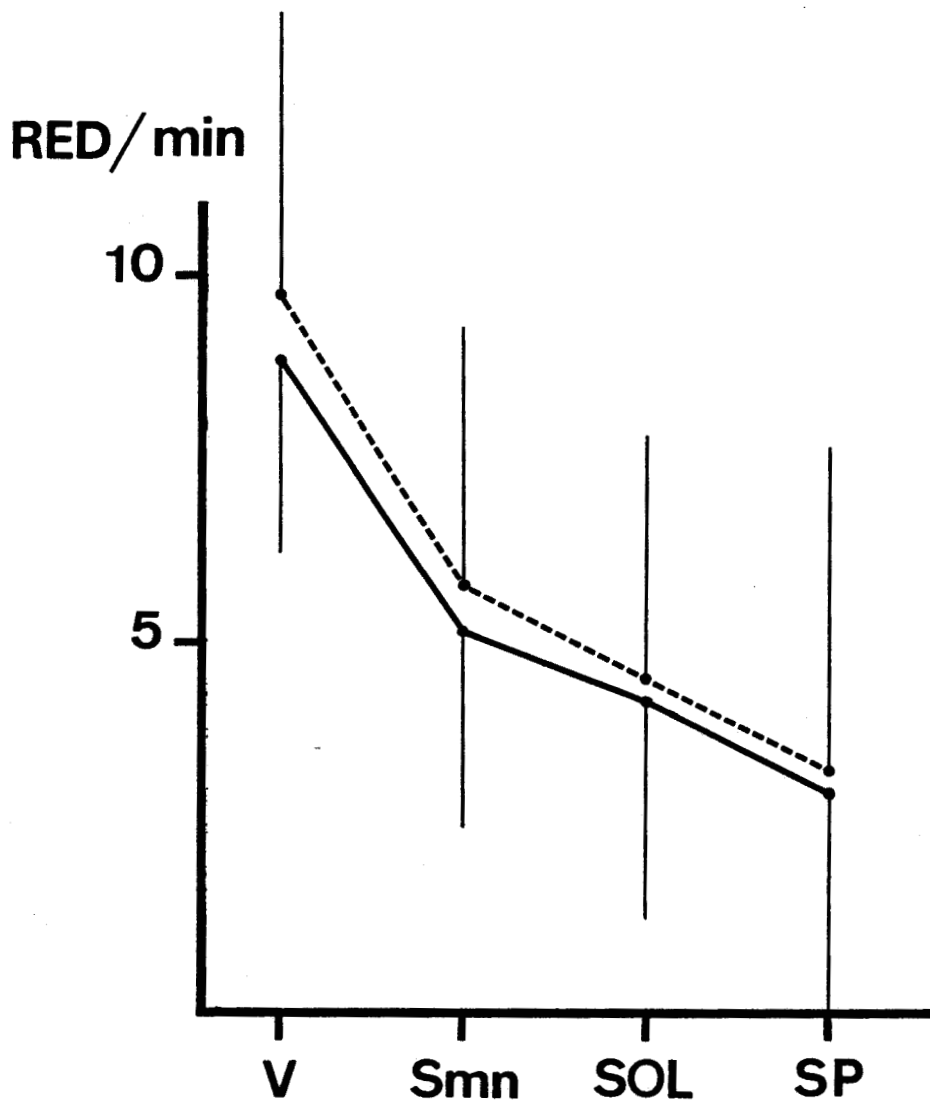


Fig. 6. Evolution de la fréquence moyenne des RED en fonction de la vigilance pour l'ensemble des chats.

La fréquence des RED enregistrées bilatéralement diminue de la veille jusqu'au sommeil paradoxal.

(toutes séances comprises et sans tenir compte du sens de la différence), pour chaque chat et pour l'ensemble des chats, est présentée dans le tableau 8. On constate que seul le chat 4 présente des différences importantes dans la fréquence des RED pour toutes les séances d'enregistrement. En outre, ces différences, même si elles ne sont pas toujours significatives, sont dans le même sens (tableau 7, chat 4). Par suite, le résultat général de ce même chat présente des différences significatives dans les différents stades (tableau 8). Cependant, pour l'ensemble des chats, la comparaison de la différence entre les membres droit et gauche, pour l'amplitude et la fréquence des RED, en fonction des états de vigilance pris 2 à 2, n'est pas significative.

A partir de ces résultats, nous pouvons donc conclure, ni à l'existence d'une prédominance de l'AED sur l'un ou l'autre des coussinets, ni à une évolution significative des différences en fonction de la vigilance.

a) Etude de l'asymétrie de l'AED

Cette étude va nous permettre l'analyse de la différence entre les deux membres, en ne tenant compte, ni de la valeur, ni du sens de celle-ci. Dans ce cas nous considérons deux catégories de réponses : réponses égales ($D = G$) et réponses asymétriques ($D > G$ et $D < G$). Par suite, nos résultats seront comparables à ceux déjà obtenus chez l'homme (De Bonis et Freixa i Baqué, 1980 ; Freixa i Baqué et de Bonis, 1983).

Le pourcentage des réponses asymétriques est calculé pour chaque séance en fonction des états de vigilance, pour chacun des 5 chats. On constate que ce pourcentage est élevé pour tous les stades : la valeur moyenne pour chaque chat varie selon les stades entre 74 et 97 % (tableau 9). Aucune différence significative n'est décelée entre les différents stades de vigilance pour la moyenne des 5 chats. La moyenne

générale des RED asymétriques au cours du sommeil (tous stades combinés : SMN + SOL + SP) est de 86,5 % ($\sigma = 1,84$). Ce pourcentage n'est pas significativement différent ($t = 1,36$, $p > 0.05$) de celui des réponses asymétriques recueillies à l'éveil ($\bar{X} = 88,81$ %, $\sigma = 5,41$).

Donc, contrairement à notre hypothèse, nous ne pouvons pas conclure que, chez le chat, le pourcentage des RED asymétriques varie en fonction des états de vigilance.

b) Etude de la latéralité de l'AED

On peut se demander si ce pourcentage élevé des RED asymétriques résulte d'une latéralisation de l'AED. Pour répondre à cette question, nous calculons le coefficient de latéralité selon la formule :

$$\frac{\% D > G - \% D < G}{\% D > G + \% D < G}$$

pour chaque stade de vigilance et pour chacun des chats. On constate que la valeur et le sens de ce coefficient varie au hasard d'une séance à l'autre. La valeur moyenne de ce coefficient pour chaque chat et la moyenne pour l'ensemble des chats, selon les stades de vigilance, sont présentées dans le tableau 10. Le t de Student, appliqué aux couples de valeurs de ce coefficient pour les différents stades pris 2 à 2, montre que les différences ne sont pas significatives dans la quasi-totalité des cas.

2. REPONSES ELECTRODERMALES EVOQUEES

A. Evolution du seuil de déclenchement des RED en fonction de la vigilance

Sur des chats libres de leurs mouvements, comme sur des préparations aiguës, les RED peuvent être déclenchées par stimulations intra-

réticulaires pendant tous les stades de vigilance. Les seuils d'évocation des RED sont généralement inférieurs aux seuils d'éveil cortical (Roy *et al.*, 1977).

Conformément aux résultats des auteurs précédents, on constate que l'intensité liminaire de déclenchement des RED augmente progressivement à partir de l'état de veille lors de l'endormissement et du passage au sommeil à ondes lentes (Fig. 7). L'augmentation d'intensité liminaire est considérable lors du passage du SOL au SP. On constate, en outre, une certaine variabilité des seuils instantanés au cours d'un même stade, mais cette variabilité est plus importante au cours du SP.

B. Evolution de la différence de l'amplitude des RED entre les deux membres postérieurs en fonction de la vigilance

Deux problèmes compliquent l'étude de cette évolution :

- la grande variabilité des seuils de déclenchement des RED en fonction des états de vigilance
- le fait que la différence entre les amplitudes des RED enregistrées à droite et à gauche, varie en fonction de l'intensité de stimulation (voir plus loin)

Pour ne pas tenir compte de l'intensité de stimulation, et afin de minimiser l'influence de la valeur absolue de l'amplitude des réponses sur leur différence, nous avons exprimé celle-ci sous forme d'une fraction différentielle. La différence D - G est rapportée à la somme des amplitudes, selon la formule de Fuhrer (1971) :

$$\frac{\text{Amp D} - \text{Amp G}}{\text{Amp D} + \text{Amp G}}$$

Le tableau 11 présente les moyennes de ce rapport calculées pour tous les stades et pour chacun des 4 chats stimulés : il montre que ce rapport varie peu d'un stade à l'autre. Le *t* de Student, appliqué à ces

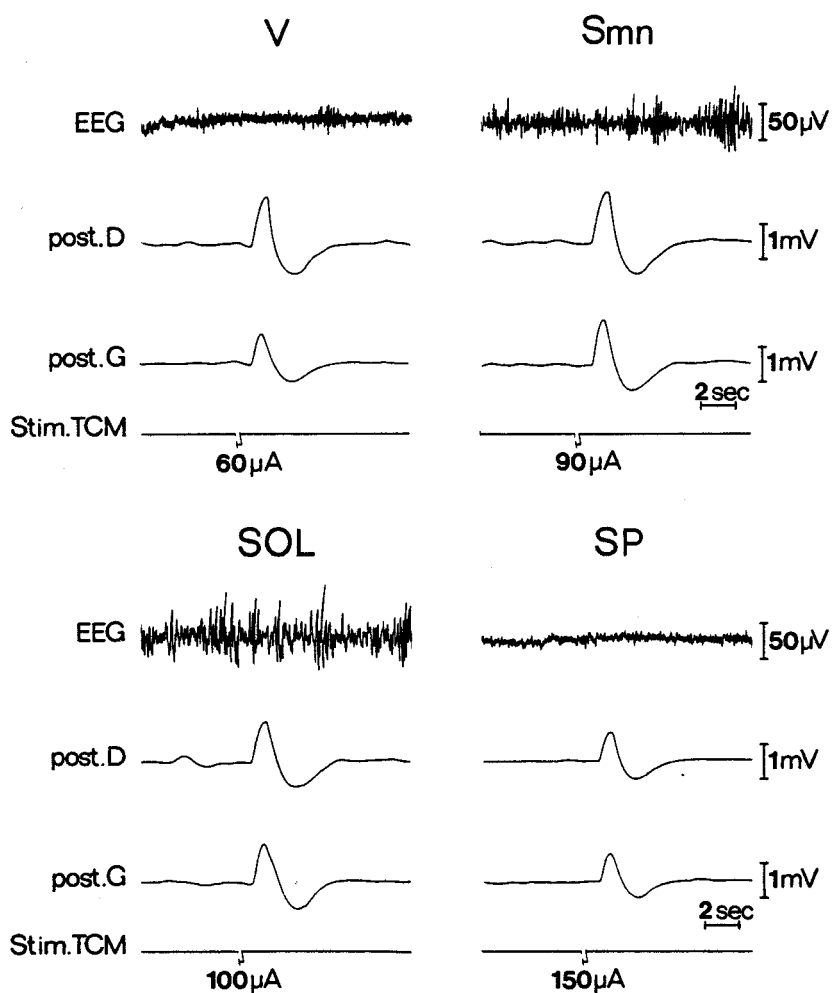


Fig. 7. Seuils de déclenchement des RED en fonction de la vigilance.

Les RED, enregistrées sur les coussinets plantaires postérieurs droit (post D) et gauche (post G), sont déclenchées par stimulation du Tegmentum Central du Mésencéphale (stim TCM), à l'aide d'électrodes implantées à demeure. Les seuils instantanés augmentent de la veille jusqu'au SP. (Paramètres de stimulation : 300 msec ; 300 i/sec ; 0,2 msec).

moyennes prises 2 à 2, ne révèle aucune différence significative, ni pour chaque chat pris indépendamment, ni pour l'ensemble des chats.

Nous constatons qu'au cours d'une même séance, quel que soit le côté stimulé (droit ou gauche), et quel que soit le niveau de vigilance, c'est toujours le même membre qui présente les réponses les plus amples (Fig. 8). Cependant, pour un même chat, le membre prédominant varie d'une séance à l'autre. Toutefois, on constate que le sens de la prédominance des RED évoquées est le même que celui des réponses spontanées présenté au cours de la séance d'enregistrement (Fig. 8A). La différence de l'amplitude des RED déclenchées sur les coussinets plantaires droit et gauche, calculée selon la formule précédente, est significativement ($p < 0.001$) plus petite que celle calculée pour les RED spontanées précédant immédiatement la stimulation. Le sens de la différence entre les RED évoquées et les RED spontanées est le même pour l'ensemble des stades et pour chaque chat.

En conclusion, on peut dire que l'hypothèse d'une augmentation de la différence de l'AED, entre les coussinets plantaires droit et gauche, avec la baisse du niveau de vigilance, n'est vérifiée, ni pour les RED spontanées, ni pour les RED déclenchées par stimulation de la formation réticulaire mésencéphalique. Par contre, on constate que la différence entre les amplitudes des RED évoquées est toujours significativement plus petite que celle des RED spontanées.

3. DISCUSSION

A. Evolution de l'AED spontanée en fonction de la vigilance

Nos résultats concernant les RED spontanées, enregistrées sur les coussinets plantaires du chat, montrent que l'amplitude et la fréquence de celles-ci diminuent significativement et progressivement de la

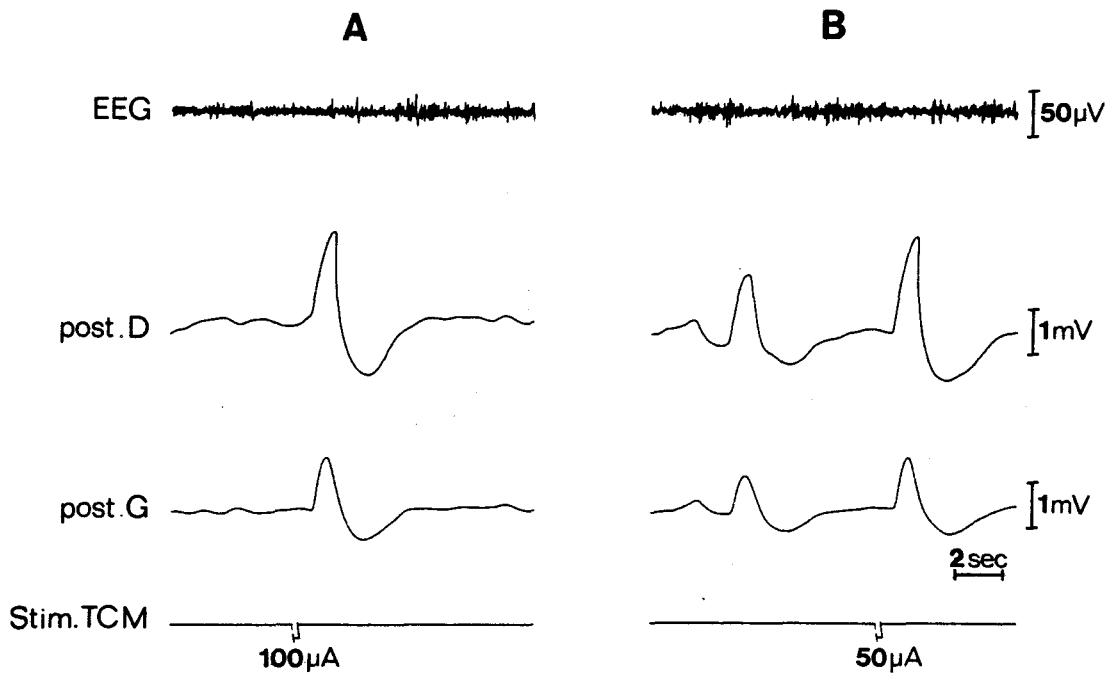


Fig. 8. Prédominance de l'amplitude de la RED évoquée sur le même coussinet plantaire, chez le chat éveillé, indépendamment du côté stimulé.

Les RED sont enregistrées sur les coussinets plantaires postérieurs droit (post D) et gauche (post G). La stimulation est effectuée, soit au niveau du TCM droit (A) ou gauche (B). Noter que dans cet exemple, l'amplitude des RED recueillies sur le coussinet droit est supérieure dans les deux cas. Les réponses spontanées du même côté droit présentent également une amplitude supérieure.

veille au sommeil à ondes lentes. Durant le SP, l'électrodermogramme est particulièrement différent de celui des autres stades de sommeil : à l'exception du chat 4, tous les chats montrent des RED peu fréquentes qui apparaissent en bouffées caractéristiques. Leur amplitude est significativement plus petite que celle des RED enregistrées durant les autres stades de vigilance. Ce résultat confirme celui obtenu par d'autres auteurs en ce qui concerne le SP (Roy et Bloch, 1966 ; Niimi *et al.*, 1968 ; Freixa i Baqué *et al.*, 1981). Seul le chat 4 montre une augmentation de fréquence au cours du SP. On constate, parallèlement, que pendant ce stade, ce chat présente de nombreux mouvements cloniques. L'AED augmente donc au cours du SP chez 1 chat sur 5 (soit 20 %). Freixa i Baqué (communication personnelle) a constaté ce fait sur 25 % des chats. Enfin Niimi *et al.* (1968) rapportent que, sur 30 % des chats enregistrés, ils observent une augmentation de la fréquence des RED spontanées au cours du SP. Donc, en moyenne, 25 % des chats présentent une augmentation de l'AED au cours du SP, augmentation qui reste inexplicable jusqu'à présent. Nos résultats concernant la SMN et le SOL confirment et précisent ceux déjà obtenus par Niimi *et al.* (1968) et Freixa i Baqué *et al.* (1981).

Les données expérimentales obtenues chez l'homme sont en totale contradiction avec celles obtenues chez le chat, durant la SMN et le SOL : l'AED augmente pendant le sommeil léger (stades 1 et 2) et atteint un maximum pendant le SOL (stades 3 et 4). Il a été démontré que les RED, chez l'homme, sont, soit diphasiques, soit monophasiques positives ou négatives (Darrow *et al.*, 1957 ; Wilcott, 1964 ; Yamazaki *et al.*, 1975), alors que chez le chat, les RED sont toujours monophasiques négatives (Bloch, 1965 ; Niimi *et al.*, 1968 ; Yamazaki *et al.*, 1975). Cette différence entre la morphologie de la RED chez l'homme et chez le chat pourrait être due à une différence des mécanismes périphériques impliqués dans la genèse de l'AED (Edelberg, 1972 ; Venables et Christie, 1973). Freixa i Baqué *et al.*, (1981) suggèrent que la diffé-

rence entre les résultats obtenus chez l'homme et ceux obtenus chez le chat, au cours de la SMN et le SOL, pourrait être due au fait que l'augmentation globale de l'AED, chez l'homme, serait essentiellement due à celle de la phase positive de la RED (phase qui n'existe pas chez le chat). Quant à la composante négative, elle pourrait diminuer, comme chez le chat. Dans ce cas, la différence entre les données obtenues, chez l'homme et chez le chat, aurait son origine au niveau des effecteurs périphériques. Mais, à notre connaissance, aucune vérification de cette hypothèse n'a été tentée.

Par contre, d'autres travaux montrent que l'évolution des seuils d'éveil, en fonction des états de vigilance, chez l'animal, est différente de celle observée chez l'homme. Chez celui-ci, les seuils augmentent progressivement du stade 1 jusqu'au stade 4 du sommeil, mais diminuent pendant le SP (Okuma *et al.*, 1966 ; Pisano *et al.*, 1966). Or, chez le chat, les seuils d'éveil augmentent légèrement de la veille au SOL et, contrairement à ce qu'on observe chez l'homme, il se produit une élévation très importante de ce seuil au cours du SP (Benoît et Bloch, 1960 ; Roldan et Weiss, 1963 ; Pollack *et al.*, 1967 ; Grahmstedt et Ursin, 1980). Des résultats similaires sont obtenus pour les seuils de déclenchement des RED par stimulation auditive (Trigona-Leisinger *et al.*, 1977), et par stimulation de la FRM (Roy *et al.*, 1977). Nos résultats concernant les seuils de déclenchement des RED, par stimulation de la FRM, sont en accord avec ceux rapportés par Roy *et al.* (1977).

B. Asymétrie de l'AED spontanée selon les stades de vigilance

Chez le chat, on ne constate aucune évolution significative de la différence entre les paramètres des RED spontanées enregistrées sur les coussinets plantaires droit et gauche. Ceci est dû au fait que les différences entre les amplitudes et entre les fréquences des RED des

deux coussinets varient au hasard d'un animal à l'autre, et pour un même animal, elles peuvent varier d'une séance à l'autre et d'un stade à l'autre. L'étude de l'asymétrie de l'AED, effectuée sur les valeurs absolues de l'amplitude et de la fréquence, ne nous permet pas de conclure sur l'évolution des différences entre les caractéristiques de l'AED en fonction de la vigilance.

En outre, l'étude du pourcentage des RED asymétriques selon les critères de Freixa i Baqué et de Bonis (1983) nous révèle que l'hypothèse d'une augmentation de ce pourcentage avec les niveaux de vigilance n'est pas vérifiée chez le chat. Ce résultat est contradictoire par rapport à ceux obtenus chez l'homme. La principale différence entre nos résultats et ceux de Freixa i Baqué et de Bonis (1983) réside dans le fait que le pourcentage des RED asymétriques, pendant la veille non stressante, chez l'homme, est significativement différent de celui obtenu pendant les autres stades de sommeil, alors que, chez le chat, ce pourcentage reste constant pendant le sommeil et la veille. Nous avons supposé, dans un premier temps, que les chats placés dans une cage d'enregistrement assourdie et en l'absence de toute stimulation externe, ont tendance à s'assoupir. La veille diffuse, chez le chat, pourrait correspondre alors à la somnolence, chez l'homme ; ainsi nos résultats ne seraient comparables qu'à ceux obtenus pendant le sommeil chez celui-ci. Or, nous avons constaté que, même dans le cas où le chat est actif (quand il mange, par exemple), la différence d'activité électrodermale entre les coussinets plantaires droit et gauche reste importante. Le pourcentage de réponses asymétriques est du même ordre (96 %) que celui obtenu pendant les autres stades de vigilance. Nos résultats ne sont donc pas en accord avec ceux obtenus chez l'homme.

Cependant, l'étude de l'asymétrie chez l'homme, pendant la veille et au cours du sommeil, rapportée par Freixa i Baqué et de Bonis

(1983), a été effectuée sur deux groupes de sujets différents : l'un a servi pour l'étude de cette asymétrie pendant la veille, et l'autre à l'étude durant le sommeil. Ces deux résultats peuvent ne pas être comparables, d'autant plus que les conditions d'enregistrement et les appareils ne sont pas les mêmes pour les deux études.

C. Latéralité de l'AED

Même si une grande asymétrie des RED apparaît clairement dans cette étude, nous n'avons observé aucune latéralité significative ; chaque animal montre une latéralité qui varie au hasard d'une séance à l'autre et d'un stade à l'autre. Des observations similaires ont été faites chez l'homme (Freixa i Baqué et de Bonis, 1983). Le fait que, même avec un pourcentage élevé, les RED asymétriques ne présentent aucune latéralisation, explique l'absence d'une prédominance de l'AED sur l'un ou l'autre des membres chez un chat donné. Donc, l'absence d'une latéralité ne nous permet pas de conclure à une distribution latéralisée, ni symétrique de la commande de l'AED.

D. Asymétrie de l'AED évoquée

Nous avons constaté que la différence entre l'amplitude des RED déclenchées par des stimulations de la FRM, recueillies sur les deux membres postérieurs, ne varie pas en fonction des états de vigilance. Par contre, cette différence est significativement plus petite que celle des RED spontanées. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les impulsions nerveuses spontanées du système réticulaire activateur diminuent progressivement au cours du sommeil. Cependant, même si les neurones sudomoteurs médullaires ne reçoivent pas de fortes volées efférentes, ils sont encore sous un contrôle permanent de la FRM qui synchronise leurs décharges. L'activation de la FRM par une stimulation électrique, dont l'intensité dépend du niveau de vigilance, envoie des impulsions plus intenses au niveau spinal. A ce niveau la

la commande nerveuse provoque une décharge synchrone de tous les neurones sudomoteurs médullaires, ce qui implique une diminution de la différence entre les RED déclenchées par rapport à celles des RED spontanées.

II. LATERALISATION DES VOIES DE TRANSMISSION A PARTIR DE LA FORMATION RETICULEE : ETUDE CHEZ LE CHAT EN PREPARATION AIGUË.

1. ASYMETRIE DE L'AED DECLENCHEE PAR STIMULATION DU TCM

Sur des préparations aiguës, comme sur l'animal chronique, la stimulation du TCM déclenche des RED d'amplitudes généralement différentes sur les quatre coussinets plantaires de l'animal (Fig. 9). L'existence de ces différences traduit-elle une distribution asymétrique des fibres réticulo-spinales innervant les deux côtés du corps ?

Pour répondre à cette question nous avons stimulé alternativement le TCM droit et gauche d'un même animal. Si les voies de transmission de l'AED sont latéralisées, en stimulant du côté opposé du TCM précédemment stimulé, on peut s'attendre à une inversion du sens de la prédominance, si celle-ci existe.

Cette série expérimentale a porté sur 10 chats en préparation aiguë. Pour un même chat, nous avons délivré, alternativement à droite et à gauche, des stimulations d'intensités constantes (généralement 20 ou 40 μ A) à l'aide d'une même électrode, afin de garder la même impédance. Ainsi la stimulation du TCM droit, par exemple, provoque dans la plupart des cas des réponses significativement différentes dont la prédominance peut être à droite (Fig. 10, IA) ou à gauche (Fig. 10, IIA),

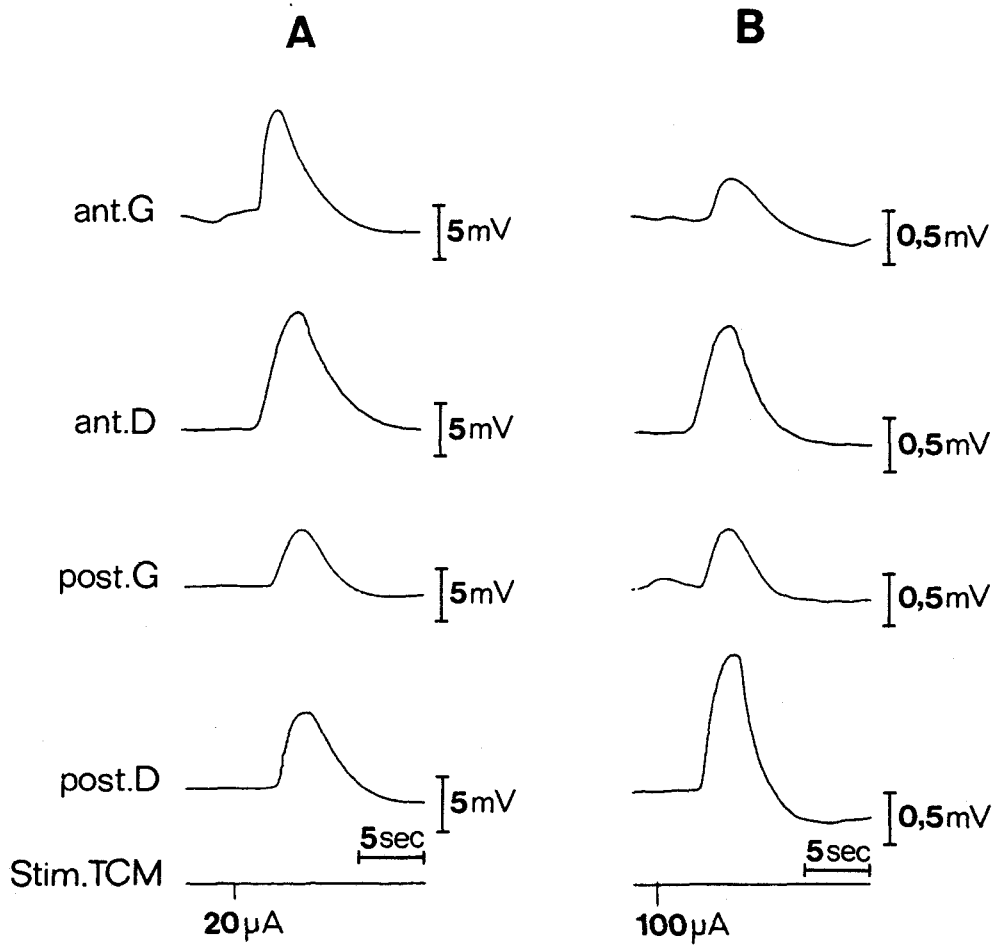


Fig. 9. Différence d'amplitude des RED déclenchées sur les quatre coussinets plantaires, par stimulation centrale.

Exemple de réponses enregistrées chez deux chats différents, en préparation aiguë :

A : La stimulation du TCM déclenche des RED de grande amplitude sur les deux membres antérieurs et de faible amplitude sur les membres postérieurs.

B : La stimulation du TCM déclenche des RED plus amples sur les coussinets plantaires droit par rapport aux RED recueillies sur les coussinets gauches.

(Amplification à liaison continue). (Paramètres de stimulation : 300 msec ; 300 i/sec ; 0,2 msec).

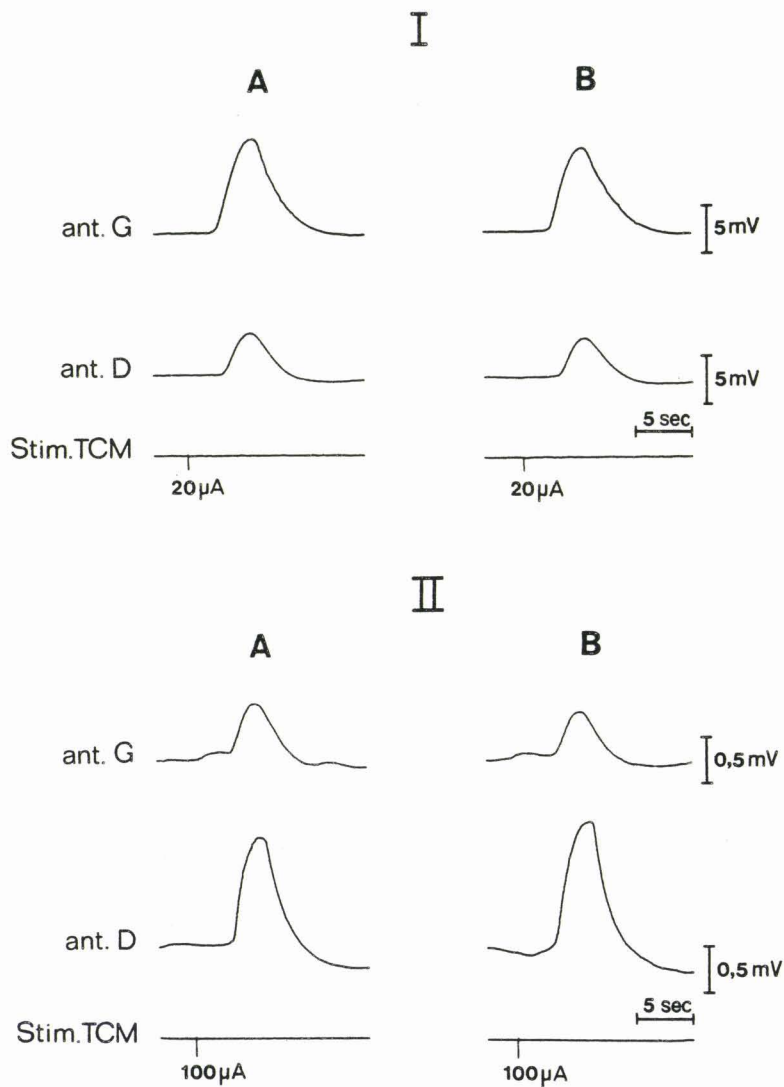


Fig. 10. Prédominance de l'amplitude de la RED évoquée sur le même coussinet plantaire, chez le chat en préparation aiguë.

I : La réponse enregistrée sur le coussinet plantaire droit (Ant D) est plus petite que celle enregistrée sur le coussinet gauche (Ant G), que la stimulation du TCM soit effectuée à droite (A) ou à gauche (B).

II : La réponse enregistrée sur le coussinet plantaire gauche est plus petite que celle enregistrée sur le coussinet droit, que la stimulation du TCM soit effectuée à droite (A) ou à gauche (B).

selon les chats. Or, la même intensité appliquée au TCM gauche provoque des RED plus amples du même côté que précédemment, c'est-à-dire respectivement droit (Fig. 10, IB) ou gauche (Fig. 10, IIB), selon les animaux.

Le rapport et le sens de la différence entre les amplitudes des RED enregistrées sur les deux coussinets plantaires, peuvent être exprimés par la formule de Fuhrer (1971) : $\frac{\text{Amp D} - \text{Amp G}}{\text{Amp D} + \text{Amp G}}$ où Amp D est

l'amplitude moyenne des RED recueillies du côté droit et Amp G est l'amplitude moyenne des RED du côté gauche. Par convention, un rapport positif exprimera une prédominance de l'amplitude du côté droit et un rapport négatif exprimera une prédominance de l'amplitude du côté gauche. On constate que la valeur et le sens de ce rapport est variable d'un animal à l'autre, mais lorsque le côté de stimulation est inversé, le rapport reste pratiquement constant pour un même chat (Fig. 11).

INTERPRETATION DE CES RESULTATS

Nous venons de voir que le changement du côté de stimulation du TCM ne produit pas d'inversion de la différence d'amplitude des RED. Nous ne pouvons donc pas conclure à une distribution nerveuse précise. Que celle-ci soit latéralisée ou symétrique, ses effets sont largement masqués par des effets locaux liés au côté du recueil des RED. Cependant, on peut analyser ces résultats en faisant un certain nombre d'hypothèses sur les facteurs centraux et périphériques.

Du point de vue théorique, nous souhaitons préciser la part des facteurs centraux et des facteurs périphériques dans la genèse des RED afin de pouvoir discuter la distribution des voies de transmission à partir du TCM. Si on suppose qu'avec une même intensité de stimulation, et dans les mêmes conditions, un faisceau de fibres C sudomotrices véhicule un même nombre de potentiels d'action, arrivé au niveau des effecteurs glandulaires, ce nombre de potentiels va être multiplié par le nombre de glandes innervées par chaque fibre nerveuse et par la capacité de sécrétion de chaque glande. Cette capacité dépend du taux de remplissage des canaux sécréteurs, qui dépend lui-même des facteurs périphériques agissant sur la glande sudoripare (Mac-Intyre *et al.*),

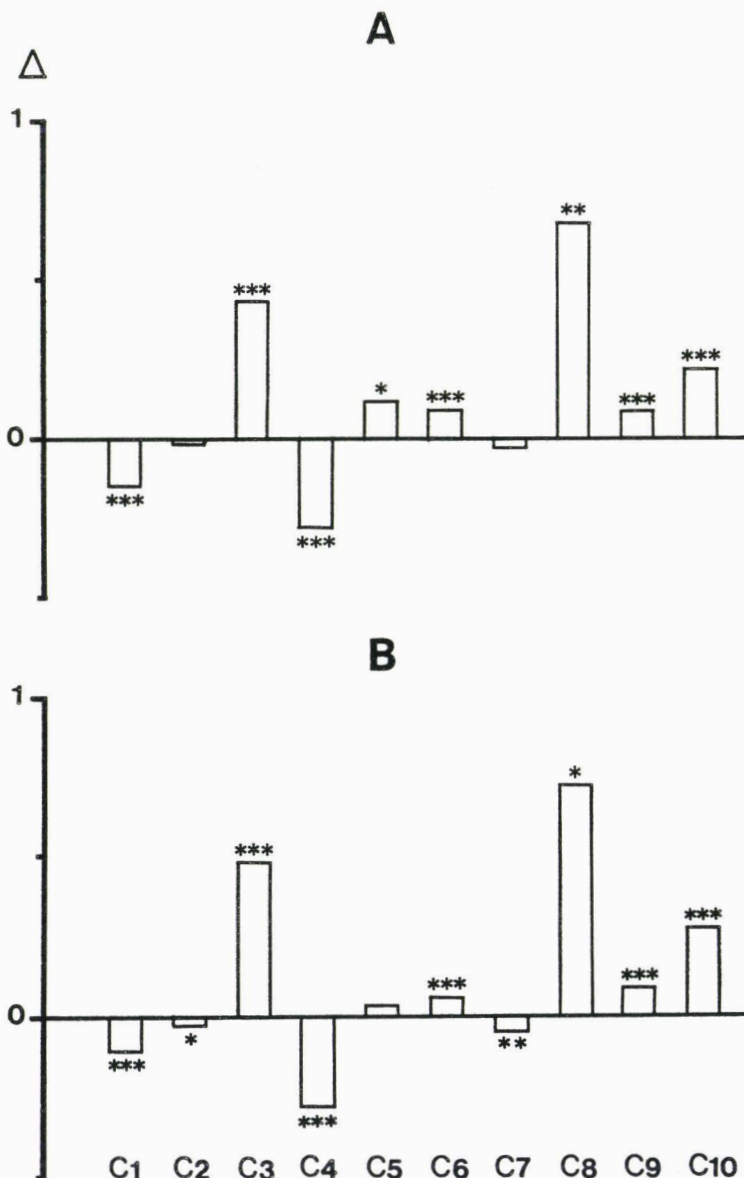


Fig. 11. Différences entre les amplitudes moyennes des RED déclenchées sur les membres antérieurs chez 10 chats (C1 à C10).

Les stimulations sont appliquées sur le TCM droit (A) ou gauche (B). Les intensités de stimulation restent constantes pour un même chat. Le rapport Δ est calculé selon la formule :

$\frac{\text{Amp D} - \text{Amp G}}{\text{Amp D} + \text{Amp G}}$, où Amp D est l'amplitude moyenne des RED sur le

coussinet plantaire droit, Amp G celle des RED sur le coussinet gauche. Un rapport positif indique une prédominance de l'amplitude sur le membre droit, un rapport négatif indique une prédominance à gauche. Noter que le rapport reste toujours dans le même sens pour un même chat, quel que soit le côté stimulé.

Un t de Student est calculé sur les différences entre Amp D et Amp G.

* $p < .05$; ** $p < .01$; *** $p < .001$

1968 ; Ogawa *et al.*, 1982). En outre, la participation de l'épiderme à la genèse de l'AED n'est pas négligeable chez le chat (Adams, 1966 ; Stombaugh et Adams, 1971 ; Edelberg, 1983). L'hydratation épidermique dépend essentiellement de deux facteurs périphériques : la température et l'humidité. Or, cette hydratation agit d'une manière très importante sur l'AED (effet évoqué plus loin). Ce sont donc, vraisemblablement, les facteurs périphériques, agissant sur l'effecteur glandulaire et l'épiderme, qui modulent, au niveau périphérique, l'amplitude des RED à partir de la commande nerveuse. L'intensité finale de la réponse, c'est-à-dire l'amplitude de la RED, dépendrait donc du nombre de potentiels d'action véhiculés par l'ensemble des fibres des nerfs, multiplié par un coefficient local lié à l'état de l'effecteur glandulaire et épidermique. Dans cette hypothèse, on peut exprimer l'amplitude de la RED par la formule suivante : $X = k \times x$ où X est l'amplitude réelle de la réponse, x est la puissance de la commande nerveuse à l'arrivée au niveau des effecteurs, et k est le coefficient local dépendant des facteurs périphériques. Si on suppose que les coussinets plantaires droit et gauche sont soumis à des influences différentes des facteurs périphériques, on peut appeler k et l les deux coefficients agissant sur ces deux coussinets. On peut alors représenter les amplitudes des RED sur les deux coussinets, par les formules suivantes :

	Stimulation du TCM droit	Stimulation du TCM gauche
Coussinet plantair droit	$X_D = k \times x_D$	$X_G = k \times x_G$
Coussinet plantair gauche	$Y_D = l \times y_D$	$Y_G = l \times y_G$

X_D et X_G : Amplitude réelle d'une réponse déclenchée sur le coussinet droit, respectivement par stimulation du TCM droit et gauche.

Y_D et Y_G : Amplitude réelle d'une réponse déclenchée sur le coussinet gauche, respectivement par stimulation du TCM droit et gauche.

x_D , x_G ,
et
 y_D , y_G : Ces valeurs seraient indicatrices de la puissance de la commande nerveuse véhiculée par les fibres sudomotrices innervant les membres droit et gauche. Ce sont des valeurs indiquant les mêmes amplitudes que les précédentes, divisées par les coefficients hypothétiques k et l , agissant sur les coussinets plantaires correspondants.

A partir de cette hypothèse, nous pouvons tenter d'éliminer les effets des facteurs périphériques en rapportant chaque RED évoquée, recueillie sur un coussinet, à la somme de la moyenne des RED déclenchées par stimulation du TCM droit et la moyenne des RED déclenchées sur le même membre par la stimulation du TCM gauche.

$$X \longrightarrow \frac{X}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} = \frac{kx}{k(\bar{x}_D + \bar{x}_G)} = \frac{x}{\bar{x}_D + \bar{x}_G}$$

Après la transformation, nous pouvons représenter les amplitudes des RED recueillies sur les deux membres comme suit :

	Stimulation du TCM droit	Stimulation du TCM gauche
Coussinet plantair droit	$\frac{x_D}{\bar{x}_D + \bar{x}_G}$	$\frac{x_G}{\bar{x}_D + \bar{x}_G}$
Coussinet plantair gauche	$\frac{y_D}{\bar{y}_D + \bar{y}_G}$	$\frac{y_G}{\bar{y}_D + \bar{y}_G}$

$\bar{x}_D$; $\bar{x}_G$: Moyenne des RED, déclenchées sur le membre droit, par stimulation du TCM droit et gauche, rapporté au coefficient hypothétique agissant sur ce membre.

$\bar{y}_D$; $\bar{y}_G$: Moyenne des RED, déclenchées sur le membre gauche à la suite d'une stimulation du TCM droit et gauche, rapportée au coefficient correspondant à ce membre.

En faisant la différence entre les valeurs transformées de l'amplitude des RED déclenchées, sur le coussinet plantair droit et gauche, par stimulation de la FRM droite et gauche, nous pouvons distinguer trois cas possibles :

$$a) \frac{\bar{x}_D}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} - \frac{\bar{y}_D}{\bar{y}_D + \bar{y}_G} > 0 \text{ et } \frac{\bar{x}_G}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} - \frac{\bar{y}_G}{\bar{y}_D + \bar{y}_G} < 0$$

Dans ce cas, nous avons une prédominance de la patte droite lorsqu'on stimule le TCM droit et une prédominance à gauche lorsque la sti-

mulation est portée sur la FRM gauche. Dans ce cas nous pourrions parler d'un contrôle excitateur ipsilatéral dominant.

$$b) \frac{\bar{x}_D}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} - \frac{\bar{y}_D}{\bar{y}_D + \bar{y}_G} < 0 \text{ et } \frac{\bar{x}_G}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} - \frac{\bar{y}_G}{\bar{y}_D + \bar{y}_G} > 0$$

Dans ce second cas, la stimulation du TCM droit provoque des RED plus amples sur le coussinet plantaire gauche et inversement, la stimulation du TCM gauche provoque des RED plus amples du côté droit. Donc, nous pourrions conclure à un contrôle excitateur contralatéral dominant.

$$c) \frac{\bar{x}_D}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} - \frac{\bar{y}_D}{\bar{y}_D + \bar{y}_G} = \frac{\bar{x}_G}{\bar{x}_D + \bar{x}_G} - \frac{\bar{y}_G}{\bar{y}_D + \bar{y}_G} = 0$$

Dans ce dernier cas, la stimulation du TCM droit, comme celle du TCM gauche, produit des RED de même amplitude sur les deux coussinets plantaires. Dans ce cas, on pourra parler d'une distribution symétrique des voies.

L'application de cette transformation à nos résultats expérimentaux est résumée dans les tableaux 12 et 13. On constate, qu'avant la transformation, la différence entre l'amplitude des RED recueillies sur les deux coussinets plantaires est significative chez la plupart des chats, aussi bien par stimulation droite que gauche. Après transformation, cette différence n'est plus significative, ni pour chacun des chats pris indépendamment, ni pour l'ensemble des chats. La moyenne des résultats de ces 10 chats montre, qu'avec une stimulation du TCM droit, l'amplitude des RED (après transformation) est légèrement supérieure, sur le coussinet plantaire gauche ($\bar{x} = 0,45$, $\sigma = 0,07$). Inversement, la stimulation du TCM gauche provoque des RED légèrement plus amples sur le coussinet plantaire droit ($\bar{x} = 0,54$, $\sigma = 0,07$), que sur le coussinet gauche ($\bar{x} = 0,53$, $\sigma = 0,08$). Cependant ces différences ne sont pas significatives ($t = -1,01$, NS, pour la stimulation à droite ; $t = 1,28$, NS, pour la stimulation à gauche).

On peut alors suggérer, à partir de ces résultats, que les voies nerveuses de commande de l'AED, à partir de la FRM, sont distribuées bilatéralement de manière symétrique.

2. EVOLUTION DE LA DIFFERENCE ENTRE LES MEMBRES ANTERIEURS EN FONCTION DE L'INTENSITE DE STIMULATION

Nous supposons, qu'avec de faibles intensités de stimulation, nous ne recrutons que peu de fibres nerveuses. Or, si la commande nerveuse est transmise d'une manière symétrique jusqu'au niveau périphérique, cette symétrie serait largement masquée par les influences des facteurs périphériques. L'augmentation de l'intensité de stimulation, permettant de recruter un plus grand nombre de fibres réticulo-spinales innervant chaque côté du corps, devrait réduire la différence entre les RED recueillies bilatéralement.

Sur 9 chats en préparation aiguë, nous avons stimulé alternativement le TCM droit et gauche, avec des intensités croissantes de 10 μ A jusqu'à 150 μ A. Les RED sont enregistrées bilatéralement sur les coussinets plantaires antérieurs. L'évolution de l'amplitude des RED, en fonction de l'intensité de stimulation du TCM, montre des courbes d'allure sigmoïde décrites par Benoit et Bloch (1960), chez l'animal chronique, et par Bloch (1965), chez l'animal en préparation aiguë.

La figure 12 montre, à titre d'exemple, les courbes typiques obtenues chez un chat. Selon les animaux, c'est l'un ou l'autre des membres qui prédomine, et la différence entre les amplitudes augmente au fur et à mesure que l'intensité de stimulation elle-même augmente, jusqu'à atteindre un maximum, puis se stabilise. Le coefficient de corrélation de Spearman, entre la différence des RED bilatérales et l'intensité de stimulation est calculé sur les données de chacun des chats. Ce coefficient montre une haute corrélation positive ($> 0,80$) pour 7 d'entre eux. Cette corrélation reste pratiquement constante, aussi bien pour les stimulations du TCM droit que gauche. Ce résultat est en faveur de l'hypothèse selon laquelle les effets des facteurs périphériques agissent d'une manière multiplicative sur l'amplitude des RED.

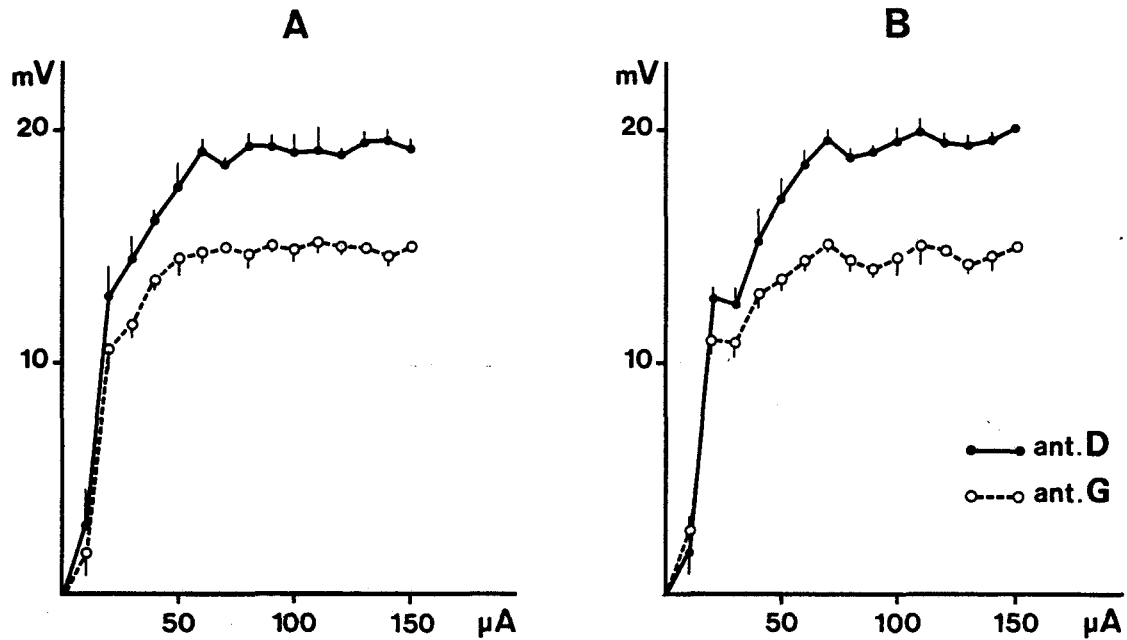


Fig. 12. Exemple d'évolution de la différence entre l'amplitude des RED bilatérales en fonction de l'intensité de stimulation réticulaire.

Les RED sont déclenchées sur les deux coussinets plantaires droit et gauche par stimulation d'intensité croissante de 10 à 150 μ A. Chez ce chat, la stimulation du TCM droit (A) ou gauche (B) déclenche des RED plus amples du côté droit. La différence d'amplitude entre les réponses bilatérales croît avec l'augmentation de l'intensité jusqu'à une valeur maximale.

Du fait que la commande nerveuse, au niveau de l'effecteur, est multipliée par des coefficients locaux différents, plus la commande est importante, plus la différence bilatérale est grande.

3. HEMISECTION DE LA MOELLE

Une stimulation centrale d'un seul côté déclenche, comme nous venons de le montrer, des RED sur les quatre coussinets plantaires de l'animal. Ceci résulte d'une diffusion bilatérale de l'influx nerveux, au niveau des structures de commande de l'AED. Cette diffusion s'effectuerait, soit au niveau de la FR du tronc cérébral, soit au niveau spinal par le réseau des interneurones et des neurones propriospinaux ou par les collatérales des voies descendantes.

Pour savoir si une commande centrale latéralisée reste latéralisée au niveau spinal, ou si elle diffuse bilatéralement à ce niveau, nous avons combiné des stimulations du TCM à des hémisections de la moelle, au niveau cervical (C2 - C3). L'organisation hypothétique des voies réticulospinales et des interneurones spinaux peut être schématiquement résumée dans les deux modèles présentés dans la figure 13. Selon le modèle 1, l'hémisection va épargner toutes les fibres réticulospinales directes du côté contralatéral, et des fibres d'origine ipsilatérale qui croisent au-dessus de l'hémisection. Dans ce cas, s'il n'existe pas de diffusion au niveau médullaire, nous n'aurons des RED que du côté où la moelle est épargnée. Par contre, selon le modèle 2, la stimulation, aussi bien du côté contralatéral qu'ipsilatéral à l'hémisection, va produire des RED sur les deux côtés du corps, mais avec une éventuelle prédominance du côté où la moelle est épargnée.

Des expériences d'hémisection ont été réalisées sur 6 chats en préparation aiguë : les hémisections sont effectuées du côté droit chez 3 d'entre eux, et à gauche chez les 3 autres. La stimulation du

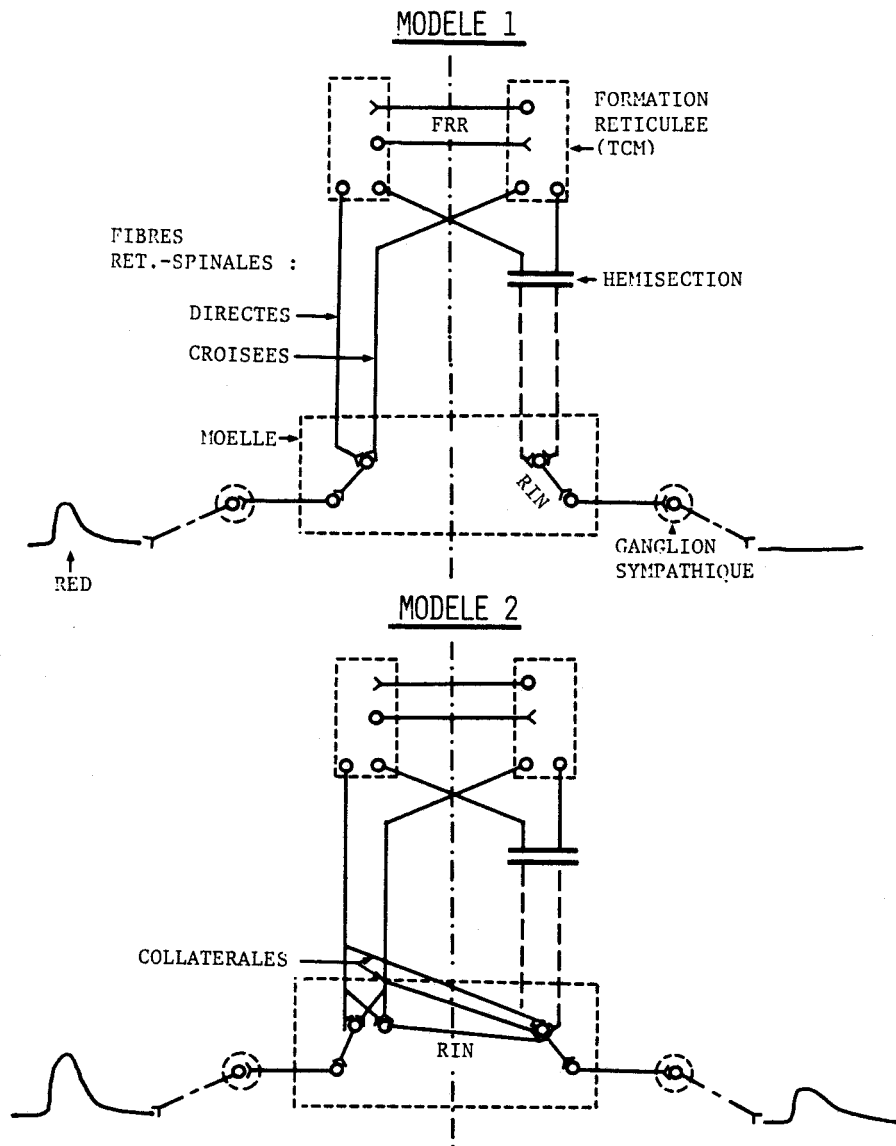


Fig. 13. Modèles d'organisation des voies de commande de l'AED, de la formation réticulée jusqu'à l'effecteur glandulaire.

RIN : réseau d'interneurones spinaux ; FRR : fibres réticulo-réticulaires.

TCM contralatéral à l'hémisection déclenche des RED, non seulement sur le côté ipsilatéral, mais également sur le côté contralatéral. Ceci montre bien l'existence d'une diffusion au niveau médullaire des influx de commande de l'AED, même si ceux-ci sont véhiculés d'une manière latéralisée (par suite de l'intervention expérimentale), à partir de la formation réticulée jusqu'au niveau spinal. La stimulation, ipsilatérale à l'hémisection, déclenche également des RED bilatéralement sur les deux coussinets plantaires (Fig. 14). Ces résultats sont donc clairement en faveur du modèle n° 2. Cependant, au lieu d'avoir des RED plus amples du côté contralatéral à l'hémisection, conformément à ce modèle, on constate que, pour un même chat, le côté présentant les RED les plus amples reste le même quelles que soient les conditions expérimentales. Que l'hémisection soit ipsilatérale ou contralatérale, et quel que soit le côté stimulé, le sens de prédominance des RED reste constant. Ceci montre bien l'influence des facteurs périphériques sur l'amplitude des RED enregistrées.

4. DISCUSSION

Nos résultats montrent que les RED déclenchées par stimulation de la FRM présentent, d'une manière stable, une amplitude plus importante sur un même coussinet plantaire, quel que soit le côté stimulé. Les différences d'amplitude sont donc liées dans ce cas à des facteurs périphériques. Nous avons augmenté l'intensité de stimulation, recrutant ainsi un nombre plus important de neurones sympathiques d'un côté et de l'autre ; nous pensions minimiser ainsi les effets des facteurs périphériques. Or, nous avons constaté que l'augmentation de l'intensité de stimulation entraîne une augmentation de la différence entre les RED recueillies sur les deux membres opposés. Nous avons alors supposé que les facteurs périphériques agissent d'une manière multiplicative et de façon différente sur les deux membres.

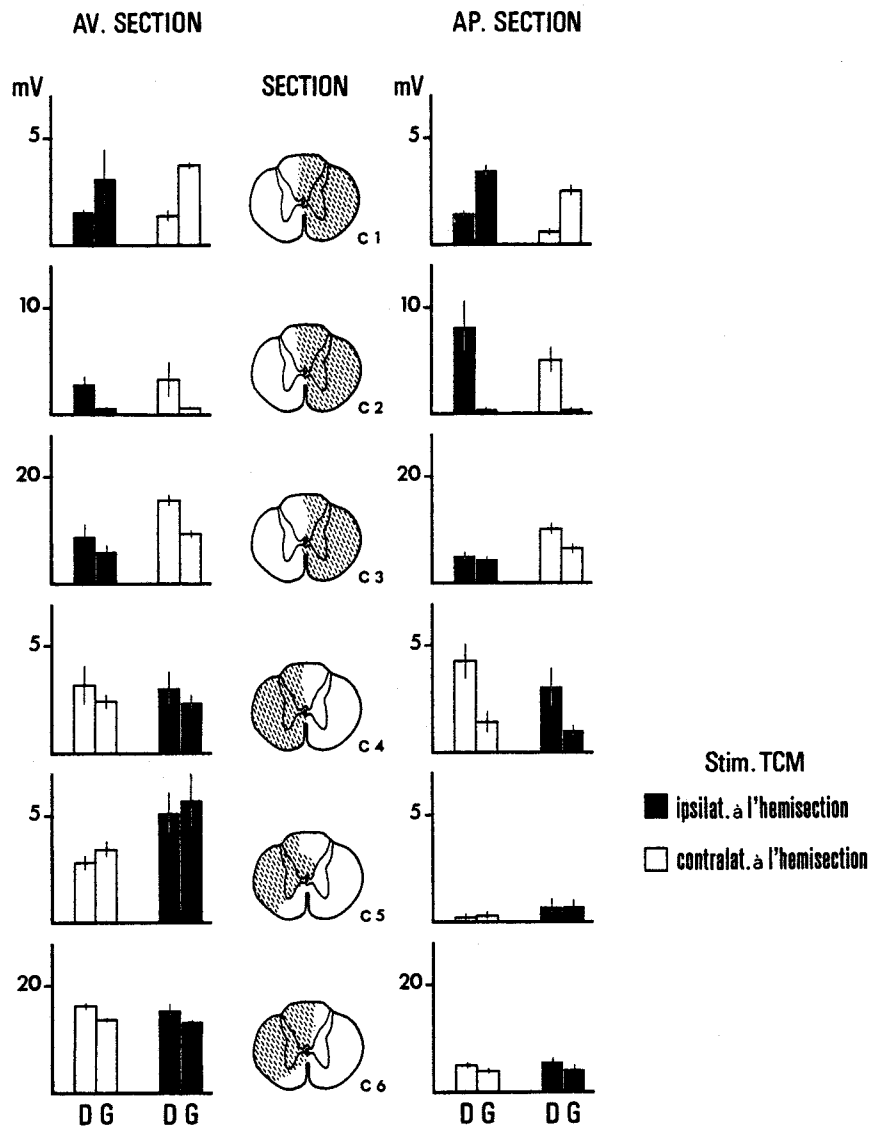


Fig. 14. Moyennes et écarts types de l'amplitude des RED avant et après hémisection de la moelle.

Les stimulations sont appliquées dans le TCM ipsilatéral, puis contralatéral à l'hémisection. Noter que le sens de la différence se maintient après une hémisection au niveau C2-C3. Pour chaque chat, est représentée, à partir de coupes frontales, une reconstitution de l'étendue des lésions. (La région hachurée correspond à l'extension de l'hémisection).

A partir de cette hypothèse, nous avons transformé les valeurs d'amplitude des RED recueillies sur les deux membres, en essayant d'éliminer les effets de ces facteurs. Nous avons obtenu alors des rapports d'amplitude égaux, d'un côté et de l'autre de l'animal. Ceci impliquerait que les voies de transmission, à partir de la formation réticulée mésencéphalique, soient symétriques. La diffusion bilatérale de l'influx nerveux de commande centrale peut s'effectuer au niveau de la FR du tronc cérébral et au niveau spinal. L'hémisection de la moelle, au niveau cervical, imposant ainsi une latéralisation des voies réticulospinales, permet encore l'apparition de RED sur les deux coussinets opposés. Donc, outre l'existence d'une diffusion, vraisemblable au niveau réticulaire chez le chat normal, il existe une diffusion médullaire des influx. Du point de vue anatomique, Nyberg-Hansen (1965) et Tohyama *et al.* (1979) décrivent des voies réticulospinales directes se distribuant bilatéralement, mais avec une prédominance du contingent ipsilatéral. En outre, Nyberg-Hansen (1965) montre que les fibres réticulospinales peuvent croiser au niveau de la commissure antérieure de la moelle. Il semble aussi que la transmission des impulsions au côté contralatéral puisse s'effectuer par l'intermédiaire de cellules commissurales au niveau de la couche VIII. Les fibres pré-ganglionnaires sympathiques prennent naissance au niveau de couche VII et se dirigent ipsilatéralement vers les ganglions sympathiques. Cependant, certaines peuvent croiser, soit au niveau intraspinal (Faden et Petras, 1978), soit au niveau extraspinal (Deuschl et Illert, 1978). Grâce à cette large diffusion médullaire des influx, la commande de l'activité électrodermale, initiée d'un côté ou de l'autre de la formation réticulée, est transmise bilatéralement vers les effecteurs périphériques.

Facteurs	Somme des Carrés	ddl numér.	Carré moyen	F	ddl dénomín.	P
C	125970.5	4	31492.6	4.45	20	< .01
P	498.8	1	498.8	< 1	4	NS
V	43461.1	3	14487.0	7.04	9	< .01
S	46085.8	5	9217.2	1.30	20	NS
C x P	4167.6	4	1041.9	2.00	20	NS
C x V	27318.3	12	2276.5	4.25	60	< .001
C x S	141264.6	20	7063.2	-	non calculable	
P x V	677.9	3	226.0	1.10	17	NS
P x S	1347.4	5	269.5	< 1	20	NS
V x S	4712.2	15	314.1	< 1	60	NS
C x P x V	2465.2	12	205.4	1.00	60	NS
C x P x S	10382.4	20	519.1	-	non calculable	
C x V x S	32118.2	60	535.3	-	non calculable	
P x V x S	3044.2	15	202.9	< 1	60	NS
C x P x V x S	12250.8	60	204.2	-	non calculable	
TOTAL	455765.00	239				

Tableau 1. Analyse de variance de l'amplitude des RED spontanées.

Ce tableau résume l'analyse de variance à 4 facteurs : chat (C ; 5 chats) ; coussinets plantaires (P ; droit et gauche) ; vigilance (V ; veille, somnolence, sommeil à ondes lentes, sommeil paradoxal) et séance (S ; 6 séances). Pour les sources de variation ne faisant intervenir que les facteurs fixes (P et V), le dénominateur du rapport F ne peut être obtenu que par la sommation algébrique de plusieurs carrés moyens. Le ddl correspondant est calculé d'après la formule de Stterthwaite (cf. Winer, 1971).

Facteurs	Somme des Carrés	ddl numér.	Carré moyen	F	ddl dénom.	P
C	20550204.5	4	5137551.1	12.4	20	< .001
P	149650.2	1	149650.2	1.29	3	NS
V	14017897.5	3	4672632.5	34.00	14	< .001
S	2642457.9	5	528491.5	1.31	20	NS
C x P	497635.8	4	124408.9	6.855	20	< .001
C x V	1384695.6	12	115391.3	3.243	60	< .001
C x S	8060598.7	20	403029.9	-	non calculable	
P x V	57649.6	3	19216.5	2.8	3	NS
P x S	44623.7	5	8924.7	< 1	20	NS
V x S	863645.5	15	57576.3	1.61	60	NS
C x P x V	112545.5	12	9378.7	< 1	60	NS
C x P x S	362922.3	20	18146.1	-	non calculable	
C x V x S	134451.7	60	35574.1	-	non calculable	
P x V x S	103239.4	15	6882.6	< 1	60	NS
C x P x V x S	563905.1	60	9398.4	-	non calculable	
TOTAL	49546123.00	239				

Tableau 2. Analyse de variance de la fréquence des RED spontanées.
Même légende que pour le tableau 1.

AUTEURS \ STADES	I	II	III	IV	PS
ASAHINA (1962)		↗	+	+	↘
BATINI <i>et al.</i> (1965)	=	↗	+	+	↘
BURCH (1965)	=	=	↗	+	↘
BROUGHTON <i>et al.</i> (1965)	=	↗	↗	+	↘
JOHNSON & LUBIN (1966)	=	↗	↗	+	↘
LESTER <i>et al.</i> (1967)				+	↘
KOUMANS <i>et al.</i> (1968)		↘	↗	+	↘
NIIMI <i>et al.</i> (1968)			+	+	↘
JOHNS <i>et al.</i> (1969)	↘	=	↗		↘
GABERSEK <i>et al.</i> (1973)		↗			↘
MIYASITA <i>et al.</i> (1972)				+	↘
MCDONALD <i>et al.</i> (1976)	=	↗		+	↘

Tableau 3. Variation de l'AED chez l'homme pendant le sommeil et le veille, selon différents auteurs.

(d'après Freixa i Baqué *et al.*, 1983)

= : même type d'activité que le stade précédent ; ↗ : l'AED augmente par rapport au stade précédent ; ↘ : l'AED diminue par rapport au stade précédent ; + : le maximum d'activité est atteint dans ce stade ; SP : sommeil paradoxal. Le stade I est comparé avec l'état de veille. Plusieurs auteurs ne différencient pas le stade III et le stade IV.

VIGILANCE	AMPLITUDE		FREQUENCE	
	COUSSINET DROIT	COUSSINET GAUCHE	COUSSINET DROIT	COUSSINET GAUCHE
V - SMN	2,902**	6,020***	9,507***	10,945***
V - SOL	2,279*	3,905***	10,143***	10,916***
V - SP	5,649***	6,380***	10,398***	11,221***
SMN - SOL	0,429 NS	1,024 NS	4,088***	4,180***
SMN - SP	4,649***	3,195**	4,626***	4,132***
SOL - SP	3,649***	4,013***	3,418**	2,034*

*P < 0.05 ; **P < 0.01 ; ***P < 0.001

Tableau 4. Comparaison de l'amplitude et de la fréquence moyenne des RED entre différents stades de vigilance (t de Student).

Ce tableau présente les valeurs du t de Student calculées pour les comparaisons de l'amplitude et de la fréquence des RED entre les niveaux de vigilance pris deux à deux. Chaque valeur présente le t calculé sur les moyennes de 5 chats.

		COUSSINET PLANTAIRE DROIT				COUSSINET PLANTAIRE GAUCHE			
VIGILANCE CHATS		V	SMN	SOL	SP	V	SMN	SOL	SP
1	$\bar{X}$	0,58	0,54	0,54	0,31	0,62	0,60	0,56	0,36
	σ	0,30	0,26	0,25	0,17	0,30	0,27	0,25	0,2
2	$\bar{X}$	1,26	0,72	0,53	0,52	1,12	0,72	0,59	0,54
	σ	0,39	0,24	0,13	0,08	0,29	0,26	0,68	0,07
3	$\bar{X}$	0,86	0,69	0,45	0,32	0,94	0,66	0,49	0,28
	σ	0,26	0,39	0,28	0,07	0,28	0,29	0,19	0,19
4	$\bar{X}$	1,09	1,23	1,36	1,03	1,13	1,00	1,16	0,96
	σ	0,43	0,57	0,70	0,40	0,48	0,53	0,62	0,32
5	$\bar{X}$	0,79	0,51	0,56	0,33	0,56	0,41	0,45	0,26
	σ	0,48	0,14	0,18	0,09	0,21	0,07	0,10	0,10
Moyenne des 5 chats	$\bar{X}$	0,91	0,73	0,68	0,50	0,88	0,68	0,65	0,48
	σ	0,26	0,28	0,37	0,30	0,28	0,21	0,29	0,29

Tableau 5. Moyennes et écarts types de l'amplitude des RED recueillies sur les deux coussinets plantaires postérieurs, en fonction des stades de vigilance.

(Résultats individuels et moyenne de l'ensemble des chats).

		COUSSINET PLANTAIRE DROIT				COUSSINET PLANTAIRE GAUCHE			
CHATS	VIGILANCE	V	SMN	SOL	SP	V	SMN	SOL	SP
1	$\bar{X}$	8,39	5,96	4,89	1,44	8,49	5,42	4,83	1,17
	σ	3,45	2,20	2,01	1,96	3,26	1,55	1,63	1,06
2	$\bar{X}$	8,73	3,02	1,88	1,41	9,16	3,10	2,03	1,22
	σ	1,00	0,40	0,57	0,22	0,88	0,54	0,38	0,20
3	$\bar{X}$	5,06	2,15	1,38	0,64	5,34	2,38	1,47	1,09
	σ	1,18	1,31	0,62	0,45	1,66	1,10	0,86	1,18
4	$\bar{X}$	12,36	8,87	8,73	8,91	15,99	11,32	9,84	11,12
	σ	5,36	5,26	4,63	4,06	4,26	5,22	4,60	4,51
5	$\bar{X}$	9,56	5,74	4,10	2,35	9,64	5,45	4,26	1,60
	σ	3,10	2,64	1,92	1,33	2,89	3,30	2,62	1,11
Moyenne des 5 chats	$\bar{X}$	8,82	5,14	4,19	2,95	9,74	5,53	4,50	3,24
	σ	2,61	2,66	2,93	3,38	3,87	3,51	3,31	4,40

Tableau 6. Moyennes et écarts types de la fréquence des RED spontanées recueillies sur les deux coussinets plantaires postérieurs, en fonction de la vigilance.

CHATS	SEANCE	AMPLITUDE				FREQUENCE			
		V	SMN	SOL	SP	V	SMN	SOL	SP
CHAT 1	1	-0.07*	-0.11*	-0.14***	0.04	-2.59**	-1.55*	-0.73*	-0.61
	2	-0.08	-0.10	-0.06	0.04	-1.30	-0.39	-0.50	0.02
	3	-0.04	-0.08	-0.15	-0.13	-0.71	-1.08	-0.61*	0.15
	4	0.05	-0.14*	-0.06	-0.02	0.51	1.55	0.78**	0.49
	5	-0.20	-0.14	-0.14	-0.19	0.12	0.39	-0.31	0.09
	6	-0.23	-0.22	-0.17	-0.06	-1.00	-0.18	-0.11	-0.11
CHAT 2	1	-0.02	-0.04	-0.1	-0.11	-0.48	-0.32	-0.50*	0.00
	2	0.66	0.12	0.07	0.10	-2.61	-0.67	0.27	0.47
	3	0.30**	0.05	-0.10	0.05	0.46	-0.13	-0.41	-0.05
	4	0.07	0.06	-0.17*	-0.21	0.56	0.48	0.28	0.12
	5	0.12	0.02	0.10	0.00	0.54	0.37	0.07	-0.10
	6	-0.17	-0.19	-0.16*	0.04	-2.02	-0.21	-0.60**	-0.28
CHAT 3	1	-0.35	0.29	0.03	0.03	-0.41	-1.63	-1.07	-0.47
	2	0.75*	0.44	0.23	-0.03	-2.17	-0.86	0.13	-0.30
	3	0.02	-0.10*	-0.10	0.34*	-2.24	-1.39	-0.87*	-2.78*
	4	0.02	-0.07	0.05	-0.06	-1.68	0.05	0.08	-0.59
	5	1.78	0.44	0.45	0.50	0.18	0.29	0.20	0.20
	6	-0.54	-0.35*	-0.26*	0.19	-1.02	-0.98	-1.68	-0.76
CHAT 4	1	0.00	0.16	0.06	0.13	-4.60	-1.58	-0.83	-1.51
	2	-0.08	0.05	0.02	-0.01	-7.06*	-2.85*	-1.50**	-0.91
	3	-0.58*	-0.07	0.31	-0.15	-2.59***	-3.82***	-2.16***	-3.95***
	4	0.10	0.40	0.02	0.00	-2.23	-4.40	-1.49	-1.90
	5	0.14	0.39*	0.55*	0.25	-5.00	-0.25	0.13	-1.02
	6	0.17	0.39**	0.27*	0.23	-0.61	-1.40	-0.81	-2.64*
CHAT 5	1	-0.05	0.01	-0.03	0.06	-1.11	1.72	-1.1	0.31
	2	0.00	0.00	0.12	0.04	0.96	-0.42	-1.44	0.05
	3	0.70*	0.11	0.15*	0.20*	0.49	2.44	1.52	2.18
	4	0.17*	0.06	0.04	0.01	-0.26	0.17	0.07	-0.52
	5	0.34	0.17	0.21	0.07	0.30	-0.11	0.07	1.14
	6	0.22*	0.25	0.25	0.03	0.56	1.40	-0.14	1.34

*P < 0.05 ; **P < 0.01 ; ***P < 0.001 ; (t de Student)

Tableau 7. Différence entre les amplitudes et entre les fréquences des RED enregistrées sur les coussinets plantaires droit et gauche, en fonction de la vigilance.

Les différences sont calculées pour chaque chat et pour chaque séance.

VIGILANCE CHATS		AMPLITUDE				FREQUENCE			
		V	SMN	SOL	SP	V	SMN	SOL	SP
1	$\bar{X}$	0,11	0,13*	0,12*	0,08	1,03	0,85	0,50	0,24
	σ	0,08	0,04	0,04	0,06	0,86	0,61	0,25	0,24
2	$\bar{X}$	0,22	0,08	0,11	0,08	1,11	0,36	0,35	0,17
	σ	0,23	0,06	0,03	0,07	0,95	0,19	0,18	0,17
3	$\bar{X}$	0,57	0,28	0,18	0,19	1,28	0,86	0,67	0,85*
	σ	0,65	0,16	0,15	0,19	0,88	0,61	0,64	0,966
4	$\bar{X}$	0,17	0,24**	0,20***	0,12	3,68***	2,33***	1,16***	1,98***
	σ	0,20	0,16	0,21	0,10	2,31	1,56	0,70	1,14
5	$\bar{X}$	0,24	0,1	0,13*	0,06	0,51*	1,04	0,72	0,92
	σ	0,25	0,09	0,08	0,06	0,27	0,95	0,70	0,78
Moyenne des 5 chats	$\bar{X}$	0,26	0,16	0,14	0,10	1,52	1,08	0,68	0,83
	σ	0,17	0,08	0,02	0,04	1,24	0,73	0,30	0,72

*P < 0.05 ; **P < 0.01 ; ***P < 0.001 ; (t de Student)

Tableau 8. Moyenne des différences entre les amplitudes et entre les fréquences des RED enregistrées bilatéralement.

(Résultats individuels et moyenne de l'ensemble des chats).

Chaque valeur représente la moyenne des différences, pour un même niveau de vigilance, sans tenir compte du sens de ces différences.

VIGILANCE CHATS	V	SMN	SOL	SP
1	81.99	85.70	79.71	80.94
2	90.56	87.18	87.52	91.42
3	93.65	93.17	85.58	96.6
4	92.48	92.89	92.72	93.23
5	84.24	74.44	77.37	79.07
$\bar{X}$	88.81	86.67	84.58	88.25
σ	5.41	7.61	6.15	7.78

Tableau 9. Pourcentage des réponses asymétriques en fonction des niveaux de vigilance.

Les réponses asymétriques sont des réponses bilatérales dont la différence de leurs amplitudes est égale ou supérieure à 0,1 mV.

VIGILANCE CHATS	V	SMN	SOL	SP
1	- 0,37	- 0,24	- 0,34	0,17
2	- 0,01	- 0,12	- 0,25	- 0,18
3	- 0,04	- 0,18	- 0,07	- 0,46
4	- 0,36	- 0,21	- 0,21	- 0,25
5	0,31	0,23	0,16	0,31
$\bar{X}$	- 0,09	- 0,10	- 0,14	- 0,08
σ	0,28	0,19	0,19	0,31

Tableau 10. Coefficient de latéralité en fonction des niveaux de vigilance.

Le coefficient de latéralité est calculé selon la formule de Birkett(1977) : $\frac{\% (D > G) - \% (D < G)}{\% (D > G) + \% (D < G)}$.

Noter que ce coefficient reste faible pour tous les stades de vigilance.

CHATS	VIGILANCE	V	SMN	SOL	SP
1	$\bar{X}$	0,26	0,17	0,16	0,61
	σ	0,24	0,14	0,13	0,08
2	$\bar{X}$	0,10	0,11	0,16	0,11
	σ	0,03	0,06	0,03	0,07
3	$\bar{X}$	0,18	0,22	0,23	0,44
	σ	0,09	0,1	0,12	0,08
4	$\bar{X}$	0,17	0,16	0,15	0,19
	σ	0,07	0,1	0,06	0,01
Moyenne des 4 chats	$\bar{X}$	0,17	0,16	0,17	0,33
	σ	0,06	0,04	0,03	0,22

Tableau 11. Différence entre l'amplitude des RED bilatérales évoquées par stimulation centrale, en fonction des niveaux de vigilance.

Les RED sont déclenchées sur les deux coussinets plantaires postérieurs, par stimulation du tegmentum central du mésencéphale (TCM). La différence entre l'amplitude des RED bilatérales est calculée selon la formule :

$$\frac{\text{Amplitude D} - \text{Amplitude G}}{\text{Amplitude D} + \text{Amplitude G}}$$

CHATS	INTENSITE	STIMULATION DU TCM DROIT		STIMULATION DU TCM GAUCHE	
		coussinet droit	coussinet gauche	coussinet droit	coussinet gauche
		$\bar{X}$ σ	$\bar{X}$ σ	$\bar{X}$ σ	$\bar{X}$ σ
1	400 μ A	7,23 2,78	9,75 ^{***} 3,38	6,98 3,06	8,63 ^{***} 3,36
2	20 μ A	9,25 1,43	9,38 0,90	7,75 0,60	8,22 [*] 0,50
3	100 μ A	0,89 ^{***} 0,13	0,35 0,08	0,76 ^{***} 0,16	0,26 0,08
4	20 μ A	0,65 0,18	1,15 ^{***} 0,33	0,86 0,19	1,52 ^{***} 0,33
5	20 μ A	3,20 [*] 2,03	2,52 2,06	6,44 0,96	6,12 0,95
6	20 μ A	6,87 ^{***} 1,14	5,79 1,25	10,70 ^{***} 1,22	9,49 0,84
7	40 μ A	5,40 0,51	5,75 0,46	6,85 0,33	7,50 ^{**} 0,88
8	40 μ A	2,70 ^{**} 0,81	0,52 0,14	3,24 [*] 1,61	0,52 0,16
9	40 μ A	16,20 ^{***} 0,27	13,60 0,41	15,30 ^{**} 1,31	13,00 0,61
10	40 μ A	9,14 ^{***} 1,93	5,80 1,15	15,96 ^{***} 1,15	9,14 0,74

*P < 0.05 ; **P < 0.01 ; ***P < 0.001 ; (t de Student)

Tableau 12. Moyennes et écarts types des amplitudes des RED déclenchées par stimulation centrale, sur les deux coussinets plantaires antérieurs.

Les stimulations sont appliquées au niveau du tegmentum central du mésencéphale (TCM) droit et gauche. (Les paramètres de stimulation sont : D = 300 msec ; F = 300 i/sec ; d = 0,2 msec). L'intensité de stimulation est constante pour un même animal. Les intensités sont choisies de telle sorte que l'amplitude soit égale à 50 % de l'amplitude maximale.

CHATS	INTENSITE	STIMULATION DU TCM DROIT		STIMULATION DU TCM GAUCHE	
		coussinet droit	coussinet gauche	coussinet droit	coussinet gauche
		$\bar{X}$ σ	$\bar{X}$ σ	$\bar{X}$ σ	$\bar{X}$ σ
1	400 μ A	0,51 0,20	0,53 0,53	0,54 0,22	0,47 0,19
2	20 μ A	0,53 0,08	0,53 0,05	0,45 0,03	0,46 0,03
3	100 μ A	0,53 0,08	0,57 0,14	0,45 0,09	0,42 0,14
4	20 μ A	0,42 0,19	0,42 0,12	0,59 0,59	0,57 0,12
5	20 μ A	0,32 0,21	0,28 0,23	0,66 0,09	0,70 0,12
6	20 μ A	0,38 0,06	0,37 0,08	0,60 0,07	0,61 0,05
7	40 μ A	0,43 0,04	0,43 0,03	0,55 0,02	0,55 0,06
8	40 μ A	0,45 0,13	0,49 0,14	0,54 0,27	0,49 0,15
9	40 μ A	0,51 0,08	0,51 0,01	0,48 0,04	0,48 0,02
10	40 μ A	0,35 0,07	0,38 0,07	0,62 0,04	0,60 0,04

Tableau 13. Moyennes, après transformation, selon la formule : $\frac{x}{\bar{x}_D + \bar{x}_G}$ des données du tableau 12.

L'amplitude de chaque réponse (x) est rapportée à la somme de la moyenne des RED déclenchées sur le même coussinet par stimulation du TCM droit ($\bar{x}_D$), et de la moyenne des RED déclenchées par stimulation du TCM gauche ($\bar{x}_G$). Noter que les moyennes de ce rapport, calculées pour les deux coussinets, ne sont pas significativement différentes, que la stimulation soit à droite ou à gauche du TCM. (Un t de Student, appliqué aux données de chaque chat et de l'ensemble des chats, ne révèle aucune différence significative).

DEUXIEME PARTIE

INFLUENCE DES FACTEURS PERIPHERIQUES

I. INTRODUCTION

1. REPONSE ELECTRODERMALE

La relation entre l'activité sudoripare et les réponses électrodermales est bien établie depuis les travaux de Darrow (1927) et Richter (1929). Les glandes sudoripares sont innervées, comme nous l'avons rappelé dans la première partie, par des fibres post-ganglionnaires de type C (Langley, 1891 ; Patton, 1948). La vitesse de conduction, au niveau de ces fibres, a été récemment évaluée à 0,77 m/sec chez le chat (Jänig et Kümmel, 1977).

La forme, la latence et l'amplitude des RED varient, pour une même commande nerveuse, en fonction de l'état de l'effecteur glandulaire et des couches épidermiques qui participent à la genèse de l'AED.

a) hydratation

Bon nombre d'auteurs admettent que l'hydratation contribue à modifier les caractéristiques électriques de la peau, aussi bien chez l'homme (Edelberg, 1968 ; Adams, 1969 ; Fowles, 1973), que chez l'animal (Wang, 1957 ; Llyod, 1959, 1960 ; Adams, 1966). Stombaugh et Adams (1971) ont, en particulier démontré, chez le chat, que le niveau d'hydratation de la couche cornée épidermique est un facteur déterminant de la valeur des niveaux de base et de l'amplitude des RED enregistrées en conductance ou en potentiel. Récemment, Edelberg (1983) a montré l'importance du niveau de remplissage initial des canaux sécréteurs dans le déterminisme du niveau de base et de l'amplitude des RED (en conductance et en potentiel). Lloyd (1960) avait auparavant suggéré que la latence et l'amplitude des RED dépendaient du taux de remplissage de ces canaux et du taux de réabsorption de la sueur par

la couche cornée. Cette réabsorption est fonction du contenu en eau de l'épiderme, lequel varie avec l'humidité du milieu extérieur et avec les températures ambiante et cutanée. L'activité sudoripare elle-même contribue à modifier ce taux d'hydratation (Thomas et Korr, 1957 ; Adams, 1966).

b) température

L'influence de la température sur les réponses électrodermales n'a fait l'objet que de peu de travaux depuis Waller (1904).

• *Influence sur la latence*

Chez l'homme, Venables et Christie (1980) estiment que la latence des RED, enregistrées en conductance, et déclenchées par stimulation auditive, est comprise entre 1,3 et 2,5 secondes. Les RED enregistrées en variation de potentiel apparaissent 300 msec avant celles enregistrées en variation de conductance. Cette latence est considérablement augmentée par le froid, et diminue avec l'augmentation de la température (Floyd et Keele, 1937 ; Yokota *et al.*, 1959 ; Maulsby et Edelberg, 1960).

Chez le chat anesthésié, la latence des RED enregistrées en variation de potentiel, déclenchées par stimulation centrale, est estimée à 1,5 sec (Bloch, 1965). Chez le chat chronique, elle est de l'ordre de 0,7 à 0,9 sec (Roy, 1971). Ciancia et Roy (1969), dans une étude préliminaire, ont mis en évidence l'influence de la température sur la latence. Ils montrent que le refroidissement du coussinet plantaire du chat allonge la latence, et son réchauffement la raccourcit.

• *Influence sur l'amplitude*

Chez l'homme, Floyd et Keele (1936) ne constatent aucune différence entre les amplitudes des RED enregistrées dans des conditions où la température cutanée est égale à 15°C ou à 30°C. Cependant, Maulsby et Edelberg (1960) constatent que des baisses brusques de la température

cutanée produisent une augmentation de l'amplitude des RED de l'ordre de 5 % par degré, et des réchauffements brusques produisent l'effet inverse avec le même pourcentage. L'effet de la température est bref, ces résultats ne peuvent donc être expliqués par une action directe de la température sur les glandes sudoripares. Ces réponses sont probablement dues à un réflexe déclenché par la stimulation des thermorécepteurs. Ces mêmes auteurs montrent cependant que, si cette température reste constante 2 à 8 minutes, on obtient les effets inverses : avec les températures élevées, on constate une augmentation de l'amplitude, et une diminution de celle-ci, pour les températures basses.

Par ailleurs, Surwillo (1967), étudiant la relation entre la température et le niveau de base en potentiel, a noté une diminution statistiquement significative de ce niveau de base avec celle de la température palmaire. Les enregistrements contrôles confirment qu'il n'existe aucun rapport entre la température de l'avant-bras et le niveau du potentiel palmaire.

Chez le chat, les résultats rapportés par Ciancia *et al.* (1973) montrent qu'il y a une augmentation de l'amplitude des RED avec l'élévation de la température jusqu'à une certaine valeur, puis, celle-ci diminue pour les températures très élevées. Ces données sont basées sur des enregistrements individuels, mais aucune étude quantitative précise n'a été faite.

• *Influence sur la morphologie*

Floyd et Keele (1936) rapportent que la durée totale des RED, chez l'homme, se raccourcit avec l'augmentation de la température cutanée. Maulsby et Edelberg (1960) confirment ce résultat et constatent, en outre, que le temps de montée est plus long à 17°C qu'à 30°C.

Par ailleurs, Yokota *et al.* (1959) rapportent, qu'avec l'élévation de la température ambiante, il est plus facile de faire apparaître

tre des RED sur la paume de la main. Le pourcentage des RED de forme diphasique augmente jusqu'à ce que la température soit d'environ 30°C (24,5 à 52,8 %). Ce pourcentage décroît d'une façon marquée au-delà de 30°C, jusqu'à atteindre 8,2 % à 40°C. D'autre part, avec un réchauffement local, il est possible de raccourcir la latence des RED et de faire apparaître de façon plus fréquente la forme diphasique. Cependant, le passage des réponses de type diphasique au type monophasique, tel qu'on l'observe à une température ambiante supérieure à 30°C, n'apparaît pas pour un réchauffement local, même quand la température cutanée atteint 40°C. Ces auteurs suggèrent que la diminution des RED de forme diphasique, à une température ambiante plus élevée, doit être secondaire à un mécanisme central.

Par ailleurs, les travaux antérieurs concernant la forme diphasique des RED s'accordent sur le fait que ces réponses sont des RED de grande amplitude (Darrow, 1927 ; Fujimori, 1955 ; Darrow *et al.*, 1956). Ceci permet de suggérer, qu'avec la baisse de la température, ambiante ou cutanée, on aurait une diminution de l'amplitude se traduisant par un pourcentage plus élevé de réponses de forme monophasique. L'élévation de la température serait accompagnée par des RED de grande amplitude, c'est-à-dire par une augmentation de la probabilité d'apparition de la forme diphasique. Pour les températures ambiantes supérieures à 30°C, l'apparition de RED de forme monophasique résulterait d'une baisse de leur amplitude.

2. NIVEAU DE BASE

Les RED sont des variations transitoires de l'activité électrique de repos, qui constitue le niveau de base. Le fait que les RED apparaissent sur des niveaux de base différents d'un membre à l'autre pourrait être à l'origine de l'asymétrie des réponses.

Chez l'homme, on constate une asymétrie bilatérale des niveaux de base, enregistrés, soit en potentiel, soit en conductance ou en résistance, chez les sujets normaux et les malades mentaux (Baitsch, 1954 ; Bull et Gale, 1975 ; Obrist, 1963 ; Wyatt et Kursky, 1969 ; Toone *et al.*, 1981 ; Gruzelier et Hammond, 1977 ; Gruzelier et Venables, 1974). Cependant, les résultats concernant la relation entre l'amplitude des RED et le niveau de base, et en particulier l'application de la loi de la valeur initiale (LVI) (Wilder, 1950 ; 1962) à l'AED, semblent trop contradictoires pour qu'une conclusion générale puisse être dégagée. Lacey (1956) montre, à travers plusieurs expériences, que l'amplitude des RED enregistrées en variation de conductance est positivement corrélée au niveau de base. Ce résultat, contradictoire avec la LVI, a été confirmé par Hord *et al.* (1964). Lacey et Lacey (1962) rapportent ultérieurement que la conformité des variations de la conductance avec la LVI dépend de la nature du stimulus. Ces auteurs montrent que la corrélation niveau de base - amplitude des RED, non seulement diminue, mais change de direction en fonction des conditions de stimulation. Block et Bridger (1962), enregistrant en résistance, montrent un bon accord avec la LVI quand les intensités de stimulation sont élevées, mais non pour les faibles intensités.

Un certain nombre d'auteurs ont examiné la complexité de l'application de cette loi à l'AED (Block et Bridger, 1962 ; Lykken et Venables, 1971 ; Venables et Christie, 1973 ; Bull et Gale, 1974). L'une des complications discutée par Lykken et Venables est l'existence de deux composantes, centrale et périphérique, qu'ils considèrent comme indépendantes et qui interviennent dans le déterminisme de la corrélation entre le niveau de base et les RED.

Récemment, Edelberg (1983), sur des préparations chez lesquelles les influences centrales sont éliminées, a tenté de clarifier le rôle de la composante périphérique. Cet auteur étudie l'effet du niveau de

remplissage des canaux sudoripares et du taux d'hydratation de l'épiderme, sur le niveau de base et sur l'amplitude des RED. Les résultats, en résistance, montrent qu'avec la déshydratation de la couche cornée, la corrélation est positive entre le niveau de base et l'amplitude des RED, alors qu'elle est négative lorsque le niveau de remplissage des canaux augmente. Pour la conductance, la corrélation apparaît moins nettement. Cependant, il existe une tendance à une diminution de l'amplitude avec l'augmentation du niveau de base, lors de la déshydratation de l'épiderme. Lorsque le taux de remplissage des canaux augmente, apparaît une tendance à l'augmentation de l'amplitude avec l'augmentation du niveau de base.

Ces résultats montrent que les effets des facteurs périphériques sur cette relation niveau de base - amplitude des réponses sont différents selon que les enregistrements sont en résistance ou en conductance. Pour un même type d'enregistrement, cette corrélation dépend de l'hydratation de l'épiderme et de la teneur en sueur de la glande sudoripare. Maulsby et Edelberg (1960) montrent, chez l'homme, que le niveau de base en résistance augmente avec le refroidissement de la main. Cette augmentation serait de l'ordre de 3 % par degré. Par contre, Venables et Christie (1980) ne trouvent aucune relation entre la température cutanée et le niveau de base, ni entre la température et l'amplitude des RED en conductance. A notre connaissance, aucun travail n'a été effectué pour analyser les effets de la température sur la relation entre niveau de base et amplitude des réponses.

Dans le présent travail, nous allons étudier l'effet de la température cutanée sur le niveau de base, et l'amplitude des RED en conductance. Nous pourrions en déduire l'influence de la température sur la relation niveau de base - amplitude, c'est-à-dire la relation activité tonique - activité phasique.

II. RESULTATS

1. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LES CARACTERISTIQUES DES RED

Pour mettre en évidence l'influence de la température au niveau périphérique, nous avons effectué deux types de stimulations. Dans un premier temps, nous avons stimulé la formation réticulée mésencéphalique. Dans un deuxième temps, nous avons étudié les effets de la température sur les RED déclenchées sur une préparation "nerf-glande". Dans le cas de stimulation centrale, nous avons enregistré les RED sur les deux membres antérieurs de l'animal. L'un des coussinets plantaires servira de témoin, l'autre subira des modifications de la température cutanée. On peut donc ainsi mettre en évidence les effets des facteurs périphériques en contrôlant les fluctuations dues aux facteurs centraux.

a) Morphologie

Sur le coussinet plantaire qui va subir les effets de la température, nous avons pu modifier la température cutanée de 10 à 44°C. L'évolution typique de la morphologie des RED, en fonction de la température, est présentée dans la figure 15. On constate que pour les températures moyennes, la morphologie est simple, avec une phase ascendante plus rapide que la phase décroissante, la phase ascendante ayant une durée de l'ordre de 1/5e de la phase descendante. Pour les températures élevées, la durée totale se raccourcit, avec une phase ascendante d'une durée beaucoup plus brève que la phase descendante (la phase ascendante représente 1/7e de la phase descendante). Pour les basses températures, il y a un allongement de la durée, avec une phase ascendante qui tend à être égale à la phase descendante.

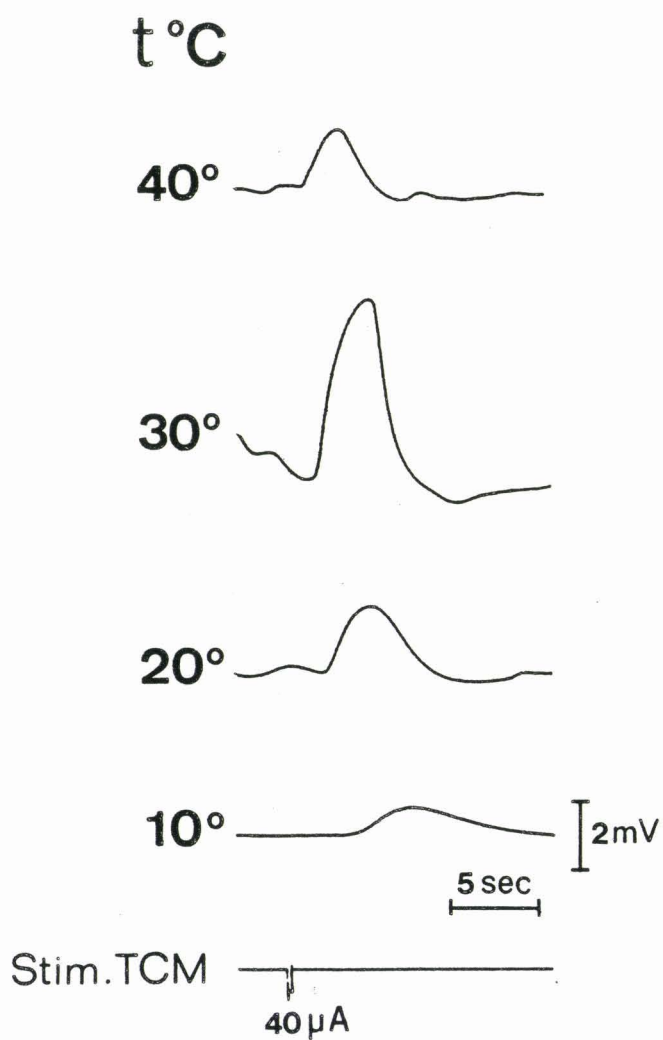


Fig. 15. Influence de la température cutanée sur les caractéristiques (morphologie, amplitude, latence) des RED.

b) Latence

• *Stimulation centrale*

Nous constatons que la latence des RED déclenchées par stimulation du TCM varie considérablement avec le changement de la température. Elle peut atteindre plusieurs secondes à des températures inférieures à 14°C. Le réchauffement du coussinet plantaire réduit cette latence jusqu'à atteindre une valeur minimale située entre 700 et 800 msec. La figure 16 montre l'évolution moyenne de la latence en fonction de la température, calculée sur 5 chats.

• *Stimulation périphérique*

La latence des RED déclenchées par stimulation du bout distal du nerf médian sectionné est minimale pour les températures cutanées élevées et croît avec le refroidissement des tissus cutanés. Cette latence varie de quelques secondes pour les températures inférieures à 14°C, à environ 300 msec pour les températures élevées. La figure 17 montre l'évolution moyenne calculée sur 5 chats.

On constate une même évolution de la latence des RED en fonction de la température, que la stimulation soit centrale ou périphérique. En outre, la latence des RED déclenchées par stimulation centrale, est significativement plus longue que celle des RED déclenchées par stimulation périphérique ($t = 7,33$, $p < 0.001$). La différence moyenne entre les couples de valeur de la latence des RED, déclenchées par stimulation centrale et par stimulation périphérique, est d'environ 500 msec. Cette différence est vraisemblablement due au délai de transmission de la commande nerveuse, du site de stimulation (FRM), jusqu'au niveau de l'effecteur glandulaire.

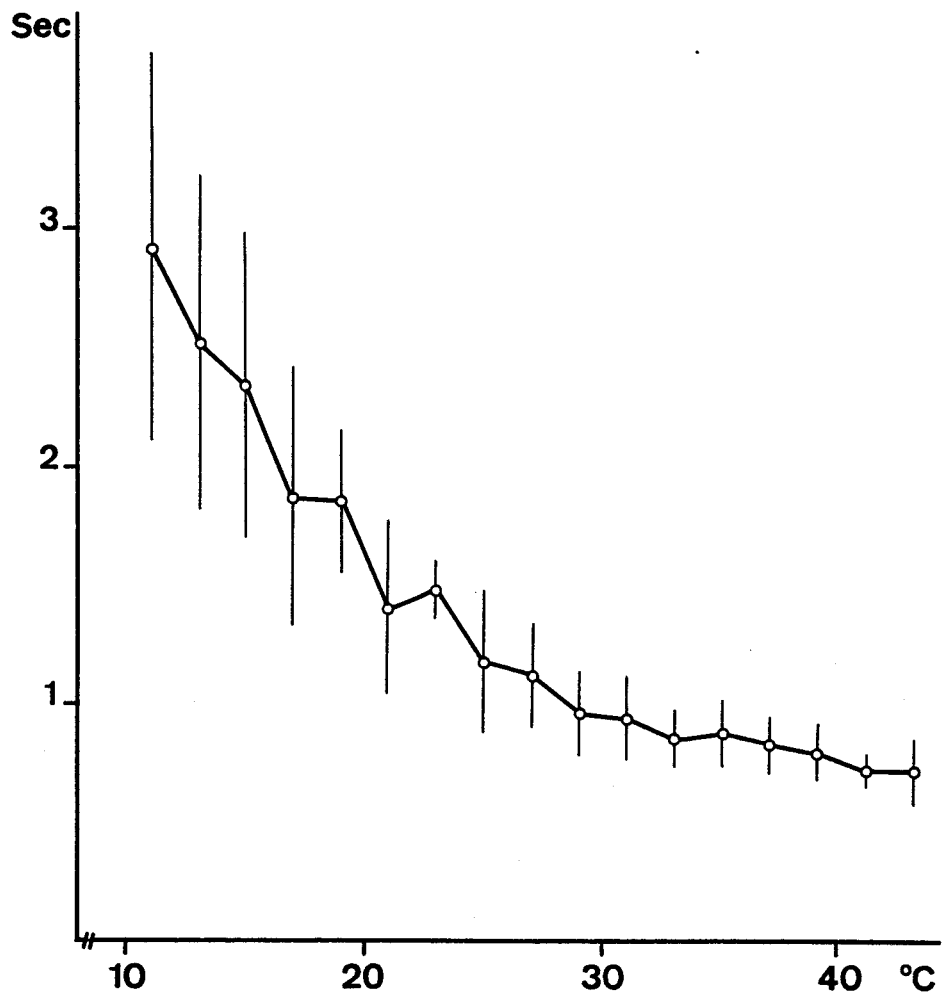


Fig. 16. Evolution de la latence moyenne des RED déclenchées par stimulation réticulaire en fonction de la température cutanée.

Cette courbe représente la moyenne de la latence des RED cutanées pour 5 chats, chaque point représente les latences regroupées dans les classes de températures de 2°C. La latence diminue avec l'élévation de la température, et tend vers une asymptote située à environ 700 msec.

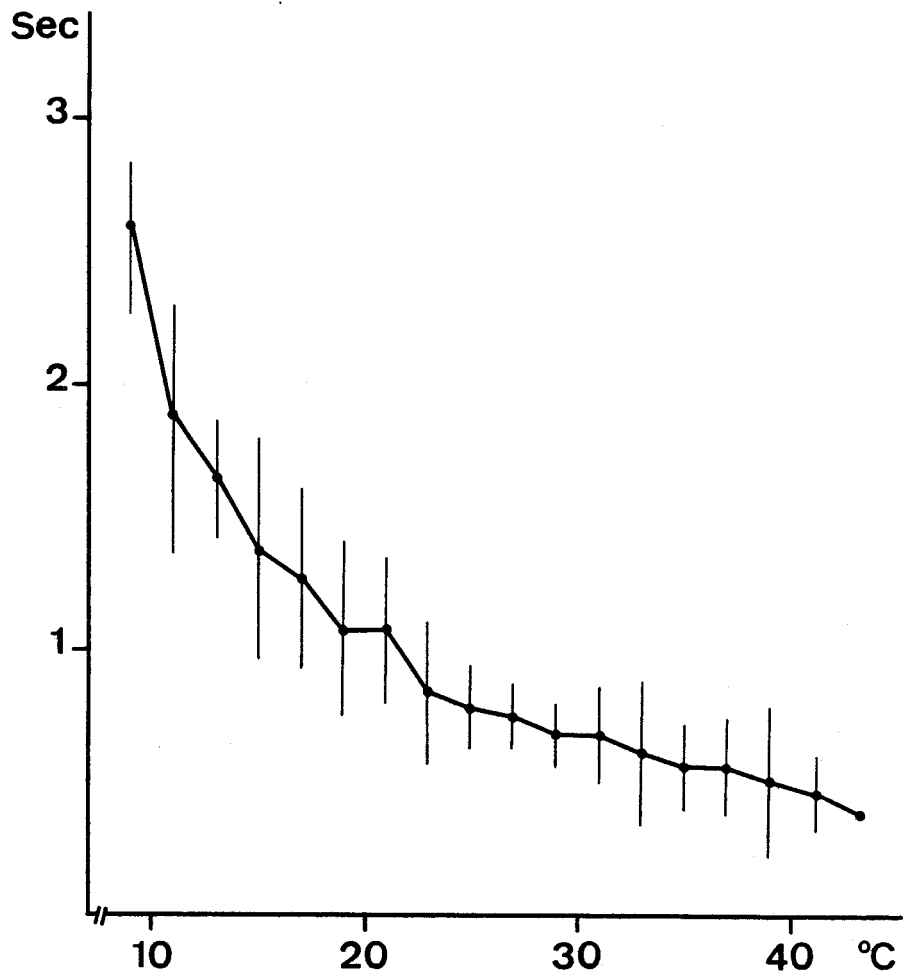


Fig. 17. Evolution de la latence des RED déclenchées par stimulation du nerf médian, en fonction de la température cutanée.

La latence tend vers une asymptote voisine de 300 msec pour les températures élevées.

(Les stimulations sont des chocs uniques de 4 msec de durée).

c) Amplitude

L'amplitude des RED déclenchées, aussi bien par stimulation périphérique que par stimulation centrale, présente une évolution remarquable en fonction de la température cutanée. L'amplitude des RED croît avec l'élévation de la température, jusqu'à atteindre une valeur maximale, puis diminue pour les hautes températures.

L'amplitude maximale se situe généralement entre les températures de 18°C et 36°C, mais sa valeur absolue est variable d'un chat à l'autre. La figure 18 montre des exemples d'évolution de l'amplitude en fonction de la température chez 2 chats différents (les valeurs d'amplitude sont regroupées par classe de 2°C ; les classes vont de 8-10°C à 42-44°C). On constate que, d'une part, l'importance de cette évolution est différente selon les chats (tableau 14), et que, d'autre part, la gamme de températures à laquelle l'amplitude présente son maximum est variable d'un chat à l'autre. Cette amplitude maximale peut être située dans des gammes de températures moyennes (autour de 25°C à 35°C), ou plus ou moins élevées que celles-ci. On constate que ces températures se rapprochent généralement des températures spontanées mesurées sur les coussinets plantaires de l'animal, en dehors de toute intervention expérimentale (ces températures sont situées, selon les animaux, entre 25°C et 35°C). On peut donc penser que la gamme d'amplitude maximale varie selon l'adaptation physiologique propre à chaque chat.

Pour pouvoir évaluer l'importance de cette évolution et pouvoir faire des comparaisons inter-chats, nous avons transformé les valeurs de chaque chat en pourcentage de leur réponse maximale respective. La figure 19 présente les mêmes exemples que la figure 18, mais les valeurs sont exprimées en pourcentage de la valeur maximale. On retrouve, par conséquent, la même évolution que celle décrite pour les RED exprimées en valeur brute (mV) : l'amplitude augmente avec l'élévation de la température puis diminue pour les températures élevées.

CHATS	AMPLITUDE MINIMALE (basses t°)		AMPLITUDE MAXIMALE		AMPLITUDE MINIMALE (hautes t°)		t° normale du coussinet (°C)
	Classe (°C)	Amplitude (mV)	Classe (°C)	Amplitude (mV)	Classe (°C)	Amplitude (mV)	
1	8 - 10	0,15	34 - 36	4,32	40 - 42	2,87	26
2	14 - 16	0,29	20 - 22	0,55	36 - 38	0,19	18
3	8 - 10	3,60	28 - 30	15,47	40 - 42	6,25	26
4	12 - 14	0,92	18 - 20	3,13	38 - 40	0,70	28,2
5	12 - 14	0,03	26 - 28	0,11	36 - 38	0,04	27,5
6	14 - 16	0,28	18 - 20	0,57	38 - 40	0,05	32,5
7	8 - 10	0,17	30 - 32	1,03	40 - 42	0,43	34
8	12 - 14	1,28	28 - 30	3,88	42 - 44	0,58	30
9	8 - 12	0,76	28 - 30	4,58	42 - 44	3,63	25

Tableau 14. Amplitude moyenne des RED évoquées, en fonction de la température cutanée.

Ce tableau présente, pour chaque chat, les classes de températures pour lesquelles les RED sont d'amplitude minimale pour les basses et les hautes températures, ainsi que la classe d'amplitude maximale. Noter que l'amplitude maximale est atteinte pour des températures différentes selon les chats. La classe d'amplitude maximale est généralement voisine de la température spontanée relevée sur le coussinet plantaire, avant toute intervention expérimentale.

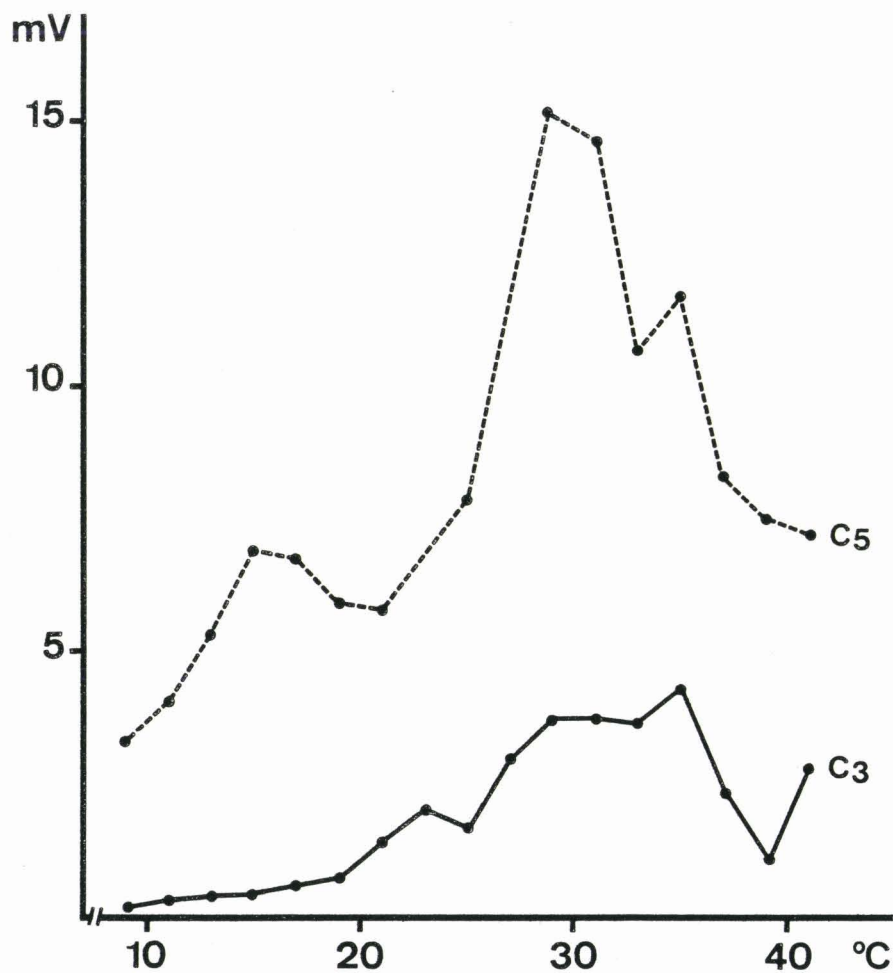


Fig. 18. Exemple d'évolution de l'amplitude des RED recueillies en potentiel, en fonction de la température cutanée.

(Courbes individuelles de deux chats).

Noter que les amplitudes du chat C3 évoluent entre 0,15 et 4,5 mV, alors que celles du chat C5 évoluent entre 3,5 et 15 mV. Noter également que les classes d'amplitude maximale sont différentes chez les deux chats.

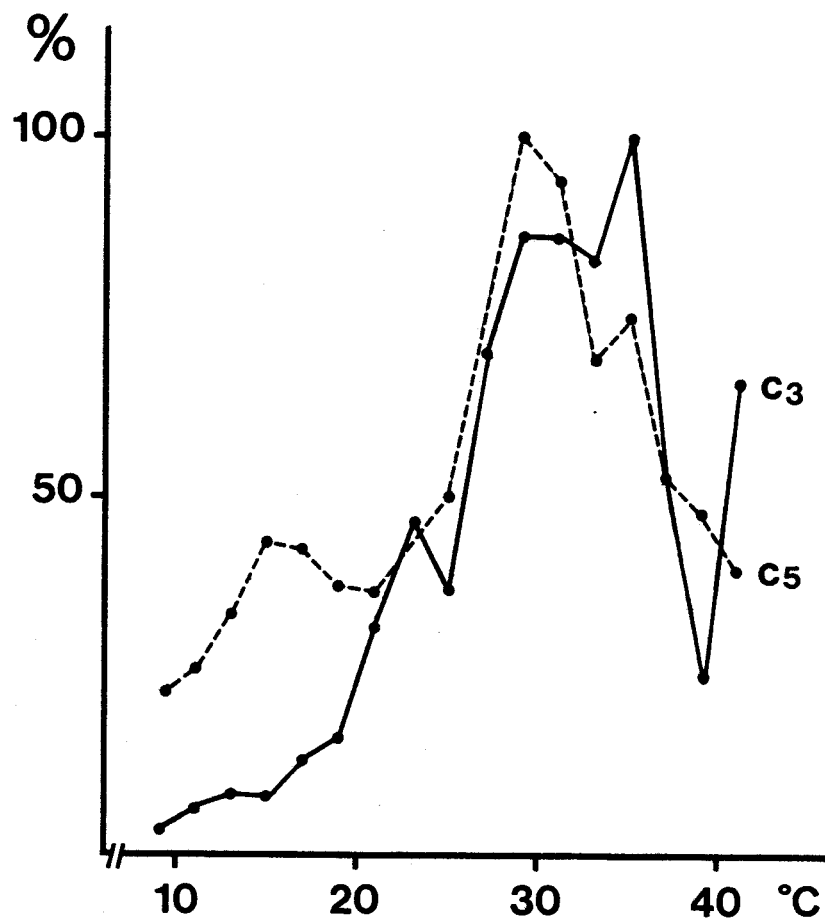


Fig. 19. Evolution de l'amplitude des RED exprimée en pourcentage de l'amplitude maximale, en fonction de la température.

(Mêmes données que celles de la Fig. 18). Les RED sont exprimées en pourcentage de leur amplitude maximale.

Nous avons fait la moyenne de ces pourcentages sur les 9 chats. Nous constatons que pour les basses températures (8°C - 20°C), l'élévation de la température de 1°C provoque une augmentation de l'amplitude des RED évoquées de 3,7 % de l'amplitude maximale. Pour la gamme de températures comprise entre 20°C et 30°C , l'élévation de température de 1°C provoque une augmentation de l'amplitude de l'ordre de 1,8 % de l'amplitude maximale. Enfin, pour les températures supérieures à 30°C , une même élévation de température provoque une baisse de l'amplitude de 3,2 % de la valeur maximale (Fig. 20). On constate que l'augmentation de l'amplitude est faible entre 20°C et 30°C , et que la valeur maximale moyenne n'atteint que 78 %. Or, cette zone correspond à celle où chaque chat pris indépendamment présente les RED d'amplitude maximale ; cette faible augmentation est vraisemblablement due au fait que les amplitudes maximales sont dispersées dans cette gamme de températures et ne coïncident pas pour l'ensemble des chats.

Pour préciser l'allure générale que pourrait présenter l'évolution de l'amplitude, en fonction de la température, autour de l'amplitude maximale, nous avons fait coïncider les classes d'amplitude maximale (100 %) pour l'ensemble des chats. Cette classe d'amplitude maximale est nommée classe centrale (X_0) ; toutes les classes supérieures à celle-ci sont notées positivement ($X_0 + 2^{\circ}\text{C}$, $X_0 + 4^{\circ}\text{C}$, etc...), et toutes les classes inférieures sont notées négativement ($X_0 - 2^{\circ}\text{C}$, $X_0 - 4^{\circ}\text{C}$, etc...). Nous faisons alors la moyenne des RED des classes, sans tenir compte de la valeur absolue de la température (Fig. 21). Cette figure montre que pour la gamme des températures inférieures à la classe centrale, une élévation de la température de 1°C provoque une augmentation de 3,1 % de l'amplitude maximale. L'amplitude des RED, pour les températures supérieures à la classe centrale, diminue de 2,6 % de l'amplitude maximale, avec une augmentation de température de 1°C . Cette courbe générale rend mieux compte de la réalité des résultats individuels que ne le fait la moyenne des mêmes données sans recentrage par rapport à la classe d'amplitude maximale. Nous pouvons

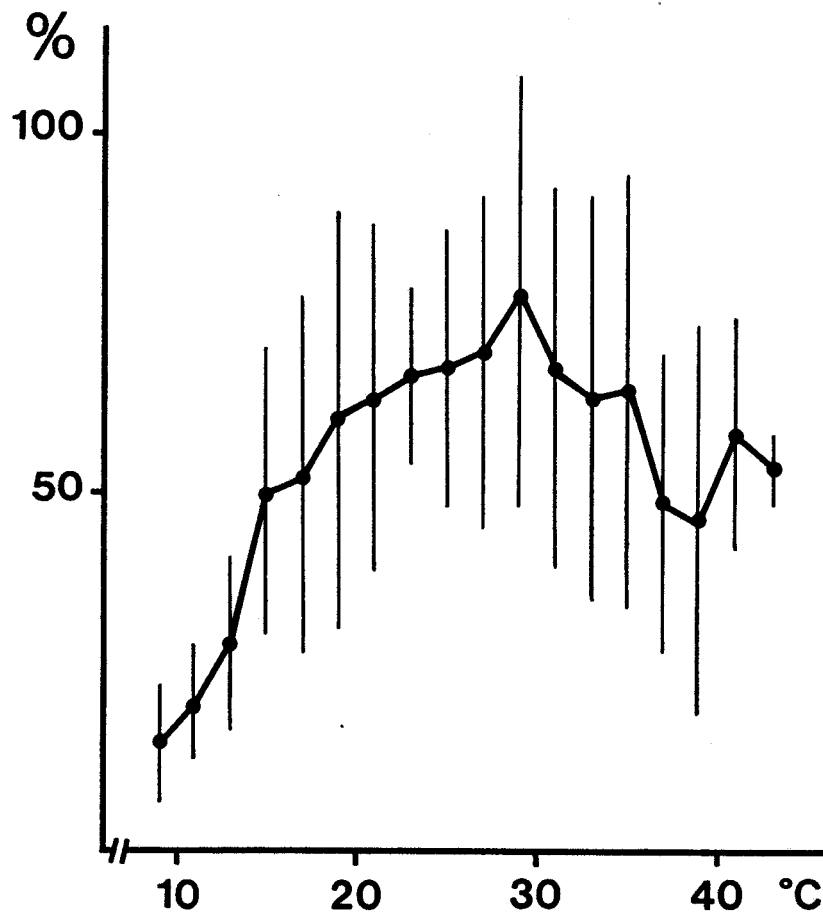


Fig. 20. Evolution de l'amplitude moyenne des RED en fonction de la température (courbe moyenne sur 9 chats).

Chaque point représente la moyenne de l'amplitude des RED pour une même classe de températures, pour l'ensemble des chats. L'amplitude moyenne maximale est située entre 28-30°C, et n'atteint que 78,5 %.

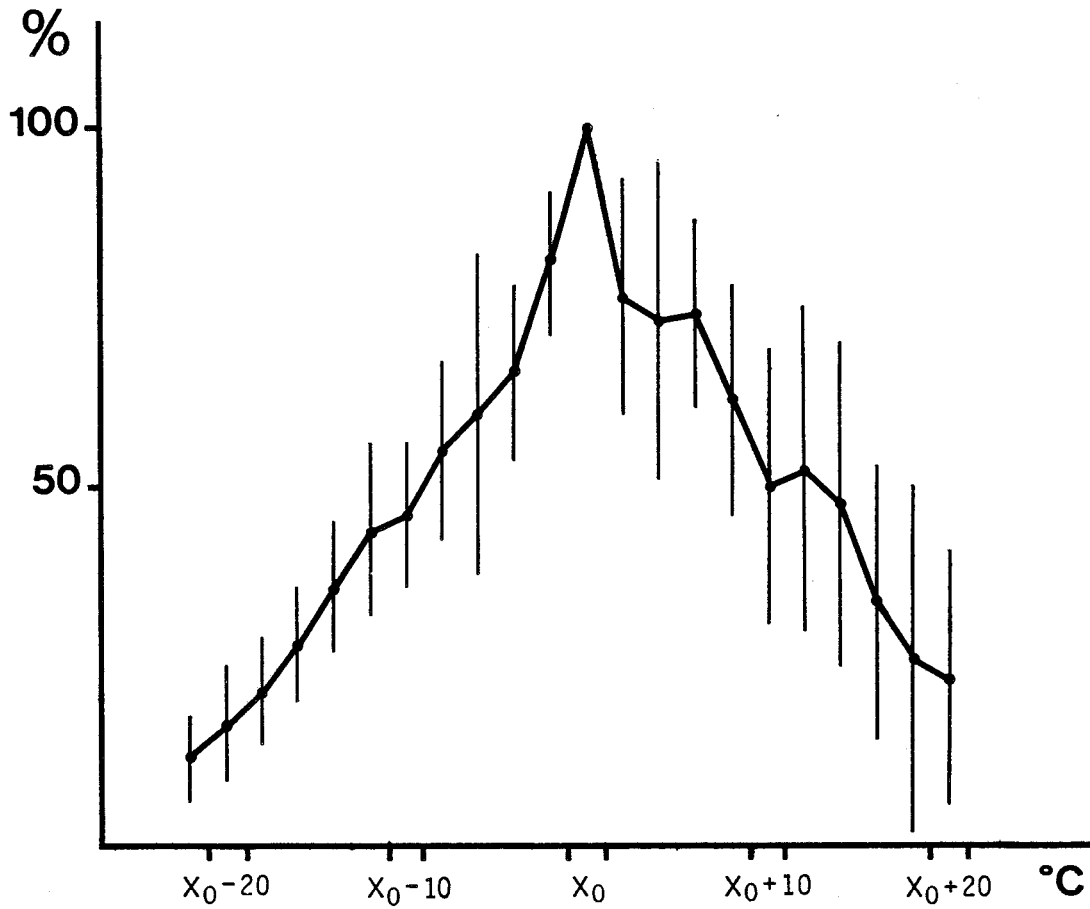


Fig. 21. Evolution de l'amplitude moyenne en fonction de la température après centrage des classes d'amplitude maximale.

x_0 = classe de températures présentant les RED d'amplitude maximale pour chacun des chats : classe centrale.

$x_0 + 10^\circ\text{C}$; $x_0 + 20^\circ\text{C}$ = classes de températures supérieures de 10°C et 20°C par rapport à la classe centrale respective de chaque chat.

$x_0 - 10^\circ\text{C}$; $x_0 - 20^\circ\text{C}$ = classes de températures inférieures de 10°C et 20°C par rapport à la classe centrale respective de chaque chat.

donc conclure que l'amplitude relative des RED dépend, en grande partie, pour un animal donné, de la valeur de la température cutanée par rapport à la classe présentant l'amplitude maximale.

Si la température cutanée était le facteur déterminant de la différence d'amplitude entre les RED enregistrées sur les coussinets opposés, le fait d'imposer une température identique aux deux coussinets devrait entraîner l'égalité d'amplitude de ces réponses. Cependant, avec une même température cutanée sur les deux membres, on peut constater des différences d'amplitude importantes (Fig. 22). Nous pouvons donc conclure que, bien que la température ait une influence importante sur les caractéristiques des RED, elle n'est pas le seul facteur intervenant dans le déterminisme des différences bilatérales.

2. NIVEAU DE BASE

L'amplitude des RED dépend, d'une part, comme nous venons de le montrer, de la température cutanée et, d'autre part, de la valeur absolue de l'amplitude maximale. Celle-ci dépend elle-même de plusieurs facteurs :

- impédance de l'électrode en contact avec la peau
- teneur en sel du liquide sudoral
- taux de remplissage des canaux excréteurs, et taux d'hydratation de l'épiderme

En outre, ces facteurs contribuent aux variations du niveau de base à partir duquel les RED apparaissent. Il est donc intéressant de connaître la relation entre le niveau de base avant la stimulation et l'amplitude des RED déclenchées. Cependant, le polygraphe dont nous disposons (Beckman R 611) ne permet pas de lire la valeur de la contre-tension d'entrée. L'étude de la relation entre niveau de base et amplitude des RED enregistrées en variation de potentiel ne peut donc être effectuée.

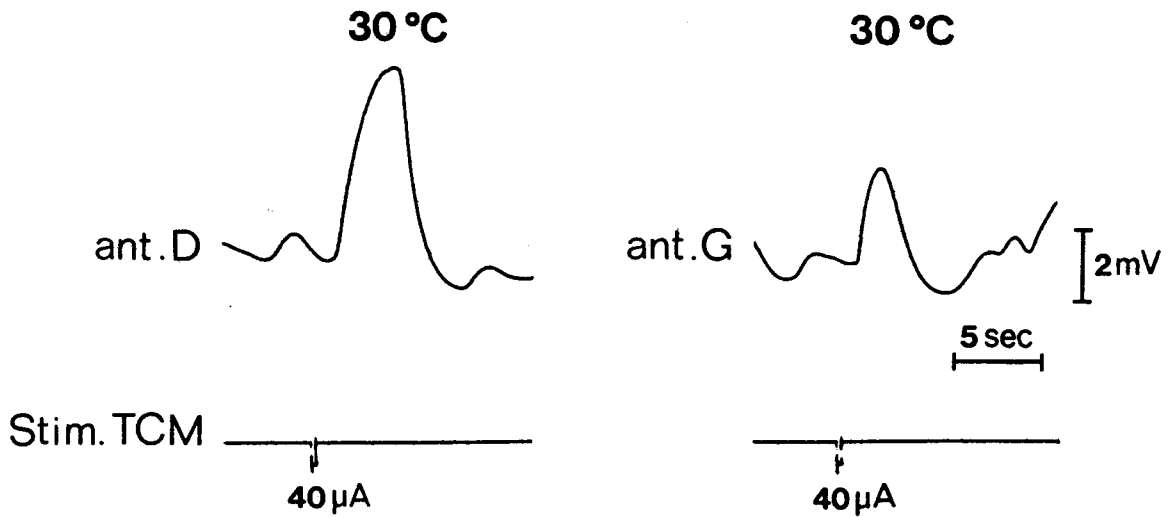


Fig. 22. Exemple de RED recueillies sur les deux membres antérieurs, à une température cutanée de 30°C.

Les RED sont déclenchées par stimulation de la formation réticulée gauche, et recueillies sur les membres antérieurs droit (ant D) et gauche (ant G). Noter qu'avec une même température cutanée sur les deux coussinets, on observe encore une différence d'amplitude.

aisément, dans ces conditions. Par contre cette étude est possible en enregistrant l'activité électrodermale en variation de conductance. Ce type d'enregistrement est réalisé à l'aide d'un appareil "Contact Pression, type SC 4" qui permet l'affichage numérique du niveau de base et de la valeur maximale lors d'une réponse. Les réponses peuvent être inscrites sur le polygraphe après amplification continue.

a) Validation réciproque de deux modes d'enregistrement des RED :
en potentiel et en conductance

Lykken et Venables (1971) et Fowles *et al.* (1981) proposent une normalisation des mesures de l'AED : ils suggèrent de mesurer les RED en variation de conductance cutanée. Par la suite, les psychophysiologistes anglo-saxons, dans leur majorité, enregistrent l'AED en conductance. Or, la plupart des auteurs français et les physiologistes enregistrent cette activité sous forme de variation de potentiel. Dans ce cadre, pouvons-nous discuter et interpréter les résultats obtenus en variation de conductance, à partir de nos résultats obtenus en variation de potentiel, et réciproquement ?

Pour répondre à cette question, nous avons recueilli alternativement les RED avec les deux modalités d'enregistrement, sur un même coussinet plantaire. Les stimulations sont appliquées, par série d'intensité croissante, sur le bout distal du nerf médian sectionné. On constate que ces deux types de réponse suivent le même déroulement : elles croissent de manière identique avec l'augmentation de l'intensité de stimulation (Fig. 23). Des résultats similaires sont obtenus par stimulation de la FRM. Les RED sont enregistrées simultanément en variation de conductance sur l'un des coussinets et en variation de potentiel sur l'autre coussinet plantaire (Fig. 25). L'évolution de l'amplitude des RED avec l'intensité de stimulation, aussi bien pour la FRM (Fig. 24), que pour le nerf médian (Fig. 26), présente pour les deux modalités d'enregistrement l'allure sigmoïde illustrée précédem-

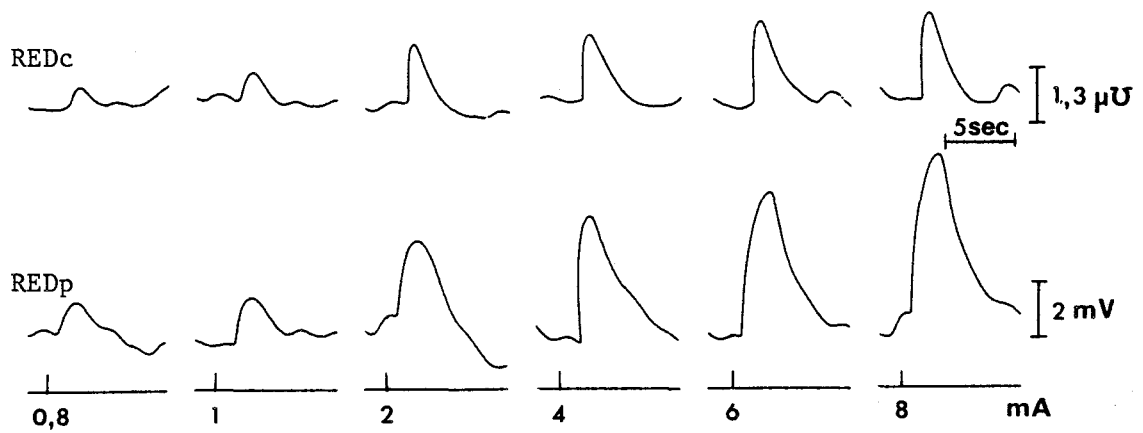


Fig. 23. RED déclenchées par des stimulations d'intensité croissante appliquées sur le bout distal du nerf médian.

Les RED sont enregistrées alternativement, en variation de potentiel (REDp), puis en variation de conductance (REDc), sur le membre antérieur gauche de l'animal. (Chocs uniques de 4 msec).

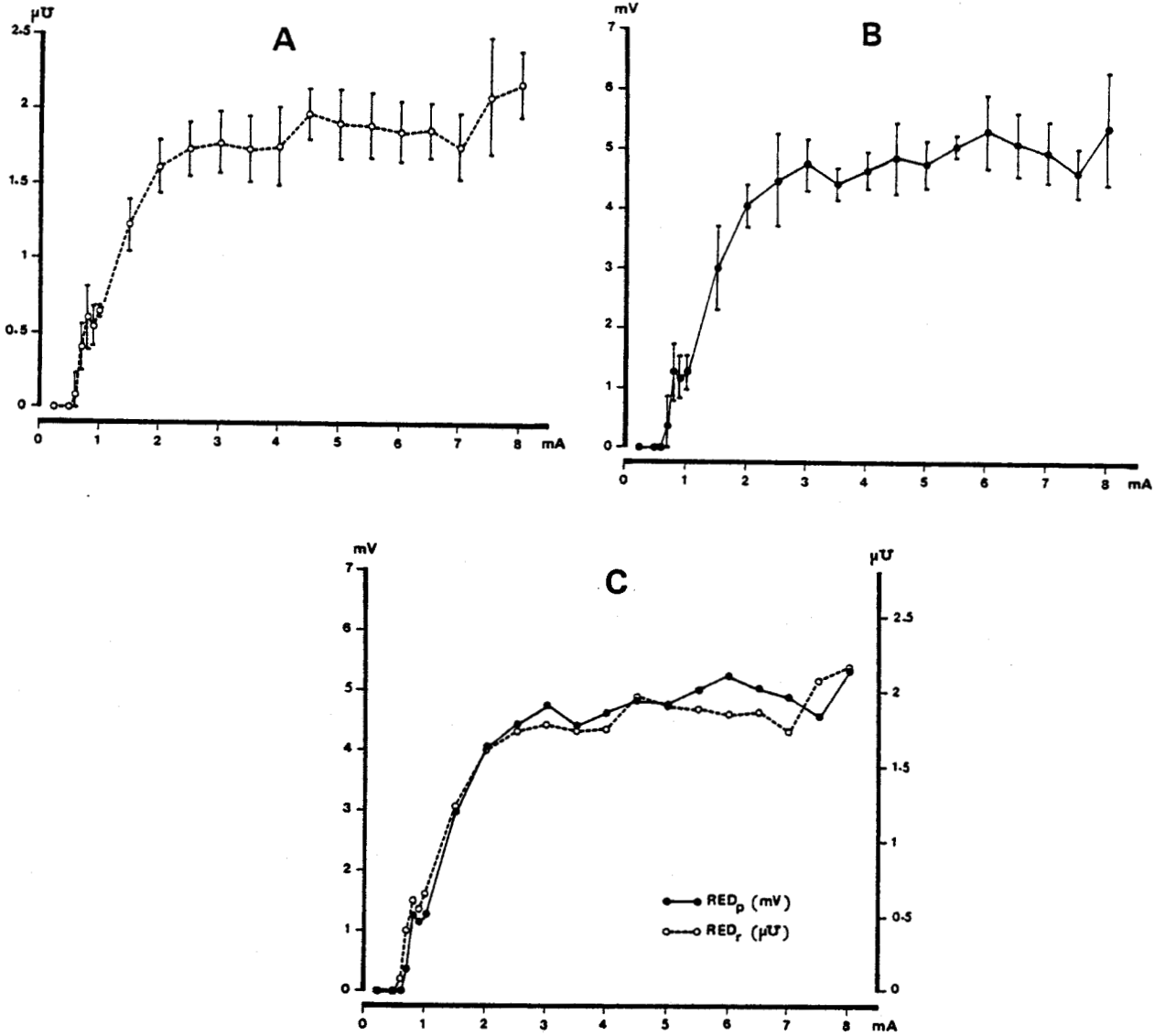


Fig. 24. Amplitude moyenne des RED en potentiel et en conductance, en fonction de l'intensité de stimulation du nerf médian.

A : RED enregistrées en variation de conductance, en fonction de l'intensité de stimulation (moyennes et écarts types).

B : RED enregistrées en potentiel sur la même préparation.

C : Superposition des deux courbes A et B établies sur la même préparation.

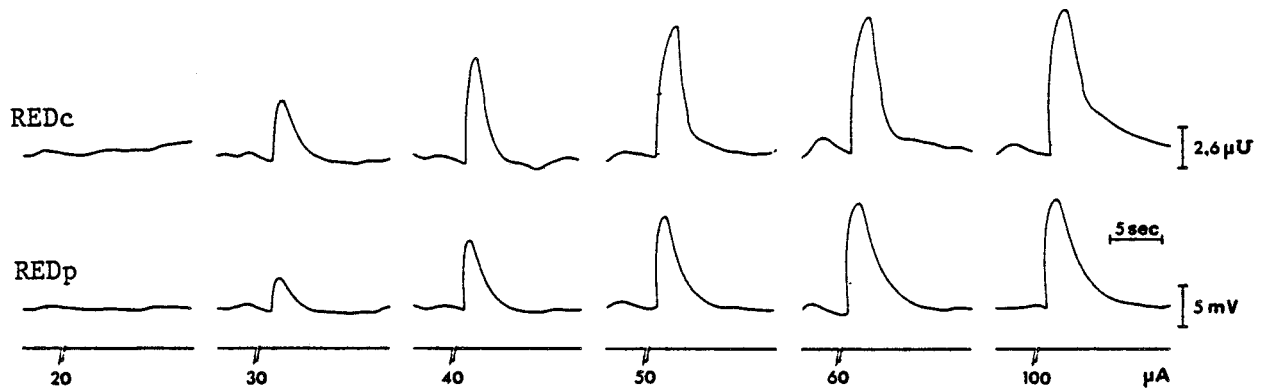


Fig. 25. RED déclenchées par des stimulations d'intensité croissante au niveau du TCM, et enregistrées en conductance et en potentiel.

Les RED sont recueillies sur les deux membres antérieurs de l'animal : en variation de potentiel (REDp) sur le membre gauche, et en variation de conductance (REDc) sur le membre droit.

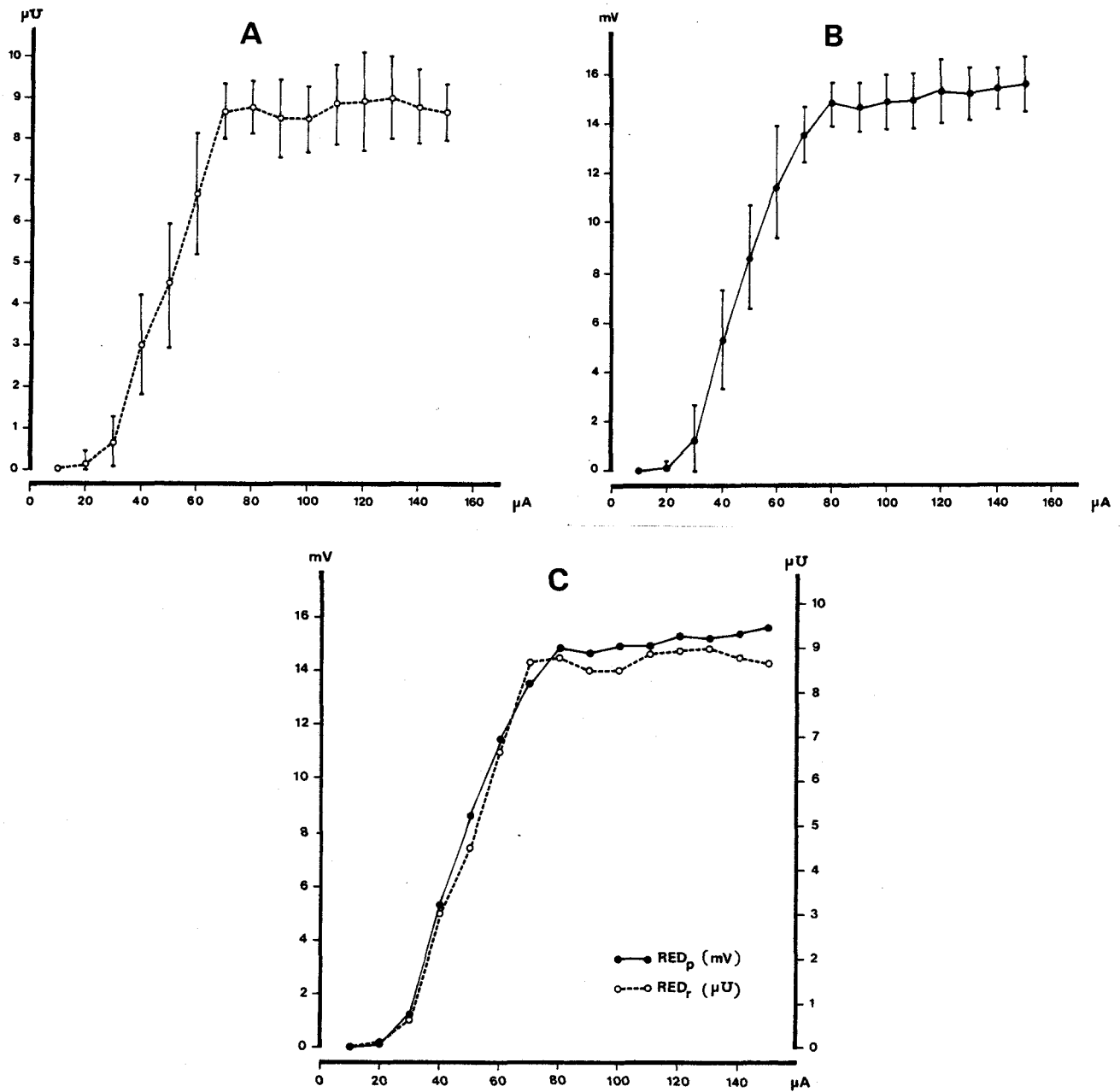


Fig. 26. Evolution de l'amplitude des RED en variation de potentiel et en variation de conductance, en fonction de l'intensité de stimulation réticulaire.

A : Les réponses sont recueillies en conductance sur le coussinet plantaire droit (moyennes et écarts types).

B : Les RED déclenchées par les mêmes stimulations sont simultanément recueillies en potentiel sur le coussinet plantaire gauche.

C : Superposition des deux courbes A et B. La corrélation de ces deux courbes est de 0,99.

ment. La corrélation entre les amplitudes des RED enregistrées en conductance et en potentiel est de 0,99 pour les stimulations de la FRM, et de 0,98 pour les stimulations du nerf médian. On constate, en outre, la superposition parfaite des deux types de courbes (Fig. 24C et Fig. 26C).

On doit donc admettre, en accord avec les conclusions de Bloch (1965), que les enregistrements en variation de conductance et en variation de potentiel, ne traduisent qu'une seule réalité physiologique. Les résultats obtenus en variation de conductance permettent, par conséquent, de discuter ceux obtenus en variation de potentiel, et réciproquement.

b) Niveau de base

L'amplitude des RED varie considérablement avec les modifications des conditions du contact entre la peau et les électrodes d'enregistrement. En faisant varier la pression des électrodes sur la surface cutanée, soit en serrant plus ou moins le bracelet qui constitue l'électrode de référence, soit en augmentant la pression de l'électrode active, on constate évidemment des variations du niveau de base en conductance. Corrélativement, l'amplitude des réponses déclenchées par une même intensité de stimulation centrale, présente d'importantes variations : les RED déclenchées sur un faible niveau de base sont d'amplitude réduite et de grande amplitude lorsque le niveau de base est élevé. Par exemple, pour un animal, les RED varient de 0,25 à 2 μS lorsque le niveau de base est augmenté de 2 à 70 μS . La corrélation moyenne (calculée sur 4 chats) est de $\rho = 0,91$.

La différence entre les impédances des électrodes résultant des conditions de contact sur les deux membres enregistrés peut donc être à l'origine de la différence bilatérale de l'AED. Ce problème technique peut être contrôlé par l'utilisation de collerettes adhésives

Beckman qui sont en effet recommandées pour les enregistrements en conductance par Fowlès *et al.* (1981). Cependant, il subsiste généralement une différence entre les niveaux de base des deux coussinets plantaires, même avec des conditions de contact électrode - peau apparemment identiques.

• *Influence de la température sur le niveau de base*

Le réchauffement ou le refroidissement du coussinet plantaire entraîne également des variations du niveau de base : l'élévation progressive de la température cutanée provoque une élévation continue du niveau de base, alors que le froid entraîne sa diminution. La figure 27 présente la courbe moyenne obtenue sur 5 chats : lorsque la température cutanée varie de 12 à 44°C, le niveau de base évolue progressivement de 20 μV à 60 μV (l'élévation de la température de 1°C provoque une élévation de 1,25 μV). La corrélation entre le niveau de base et la température est de 0,95.

• *Influence de la température sur l'amplitude des RED en conductance*

Nous avons conclu précédemment que les enregistrements en variation de conductance et en variation de potentiel traduisent un même phénomène physiologique. On peut donc raisonnablement penser que l'amplitude des RED en conductance présentera la même évolution en fonction de la température que celle des RED en potentiel.

La figure 28 présente la moyenne des résultats obtenus sur 5 chats, exprimée en pourcentage des RED maximales. L'amplitude augmente avec l'élévation de la température jusqu'à un maximum. Cependant, la diminution observée pour les hautes températures, lors des enregistrements en potentiel, est peu apparente sur cette courbe moyenne, alors qu'elle l'est sur les courbes individuelles. Cette diminution de l'amplitude, pour les hautes températures, est mise en évidence en faisant la moyen-

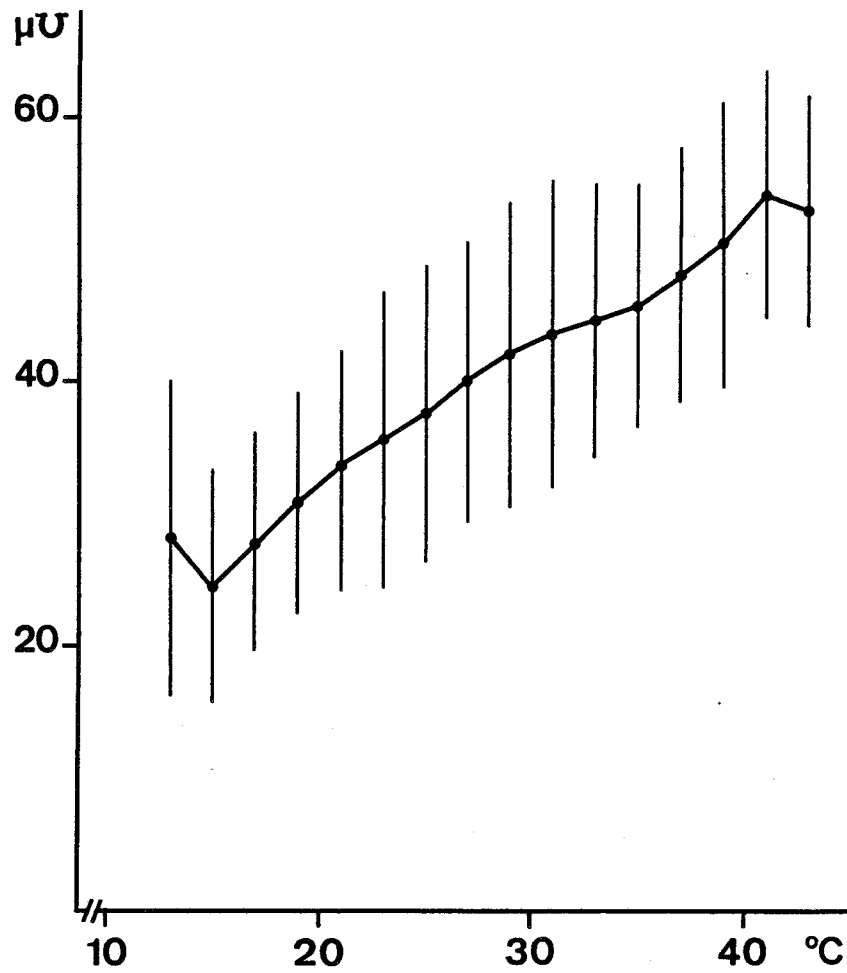


Fig. 27. Evolution du niveau de base en fonction de la température.

Chaque point représente la moyenne et l'écart type des niveaux de base mesurés sur 5 chats dans des classes de températures de 2°C. L'élévation de la température de 1°C provoque une augmentation du niveau de base de 1,25 μ V. La corrélation entre niveau de base et la température du coussinet plantaire est de 0,95.

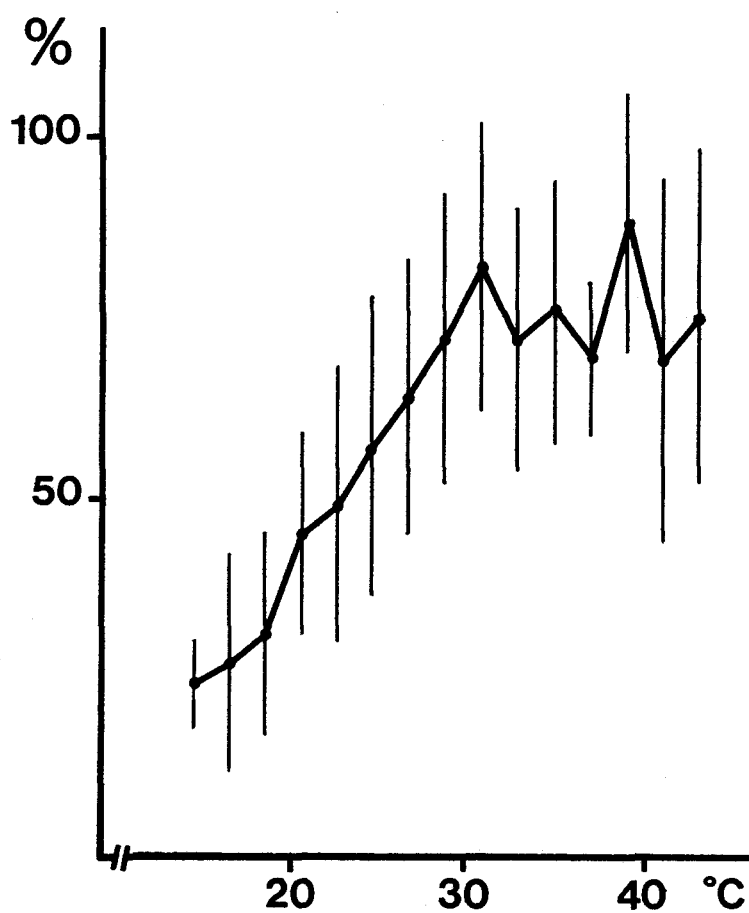


Fig. 28. Evolution de l'amplitude moyenne des RED enregistrées en conductance, en fonction de la température cutanée.

Cette courbe représente la moyenne d'amplitude des RED déclenchées par stimulation du TCM en fonction de la température cutanée du coussinet plantaire chez 5 chats.

ne de l'ensemble des chats, après centrage de leurs classes présentant l'amplitude maximale (Fig. 29). Aux températures inférieures à celles de la classe centrale, l'amplitude des RED déclenchées par stimulation du TCM augmente de 3,1 % de l'amplitude maximale pour une élévation de 1°C de la température cutanée. Au-delà de la classe maximale, l'augmentation de 1°C de la température cutanée entraîne une diminution d'amplitude de l'ordre de 2,9 % de l'amplitude maximale.

• *Relation entre niveau de base et amplitude des RED*

L'élévation de la température cutanée provoque une augmentation de la conductance du coussinet plantaire. Les RED déclenchées sur des niveaux de base croissant avec l'élévation de la température, augmentent d'amplitude jusqu'à une valeur maximale située à une température cutanée variable selon les animaux. Au-delà de cette température, le niveau de base continue à augmenter alors que l'amplitude des RED décroît. Lorsque la température cutanée est inférieure à celle de la classe d'amplitude maximale, le coefficient de corrélation entre l'amplitude et le niveau de base est positif pour chacun des chats avec $\rho = 0,94 ; 0,98 ; 0,95 ; 0,98 ; 0,95$). Pour les températures élevées, cette corrélation s'inverse, mais elle n'est pas significative, à l'exception d'un seul chat, avec, respectivement, un ρ de $- 0,45 ; - 0,50 ; - 0,69 ; - 0,80 ; - 0,50$).

Le coefficient de corrélation entre niveau de base et amplitude des RED, calculé sur la moyenne des 5 chats, atteint sa valeur maximale pour les températures inférieures à 32°C, alors qu'il est faible et négatif ($\rho = - 0,21$) pour les températures supérieures à 32°C.

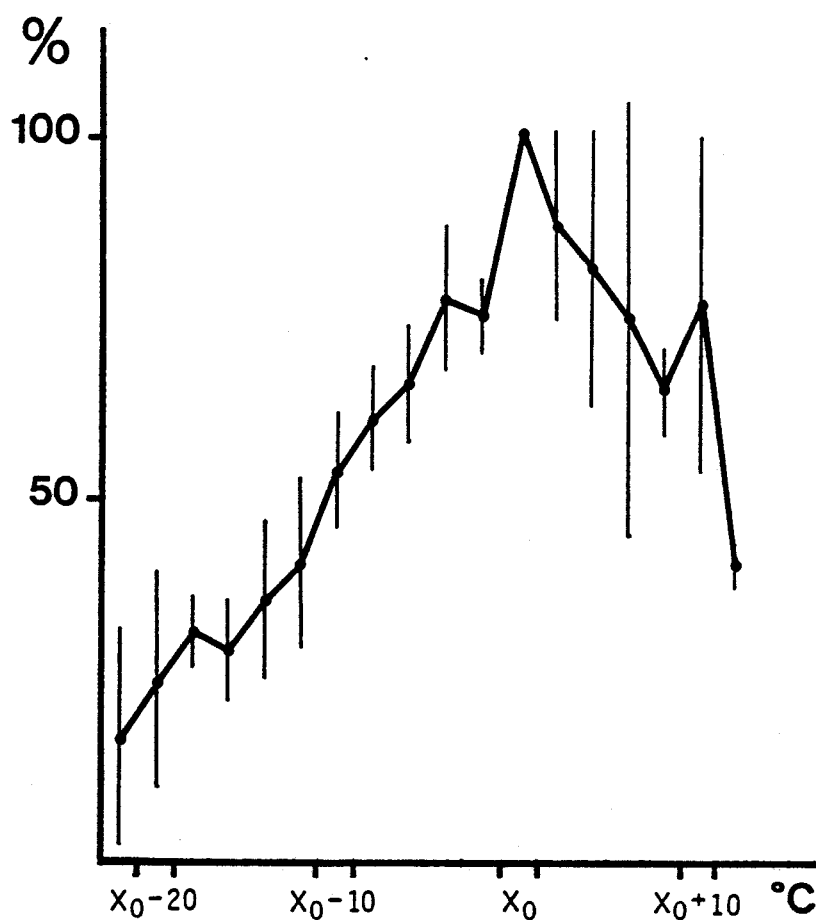


Fig. 29. Evolution de l'amplitude moyenne des RED en conductance en fonction de la température après centrage des classes d'amplitude maximale.

x_0 = classe de températures présentant les RED d'amplitude maximale pour chacun des chats : classe centrale.

$x_0 + 10^\circ\text{C}$ = classes de températures supérieures de 10°C par rapport à la classe centrale respective de chaque chat.

$x_0 - 10^\circ\text{C}$, $x_0 - 20^\circ\text{C}$ = classes de températures inférieures de 10°C et 20°C par rapport à la classe centrale respective de chaque chat.

III. DISCUSSION

Nous venons d'analyser les effets de la température sur les caractéristiques électriques de la peau : niveau de base et réponses électrodermales. Cependant, nous avons constaté une importante variabilité interindividuelle et chez un même animal au cours de l'expérience. Cette variabilité dans les résultats pourrait être liée aux imprécisions inhérentes à l'évaluation de la température de l'effecteur sudoripare. En effet, la température que nous mesurons au contact de la peau est la température imposée à la surface de l'épiderme. Cette température ne donne qu'une indication approchée de la température réelle des cellules sécrétrices situées dans le derme. A ce niveau, la température dépend de deux facteurs : les échanges de chaleur à travers les couches de l'épiderme, et les échanges avec la circulation sanguine. Celle-ci dépend elle-même des réflexes locaux vasomoteurs déclenchés par les variations de la température externe. Ces réflexes peuvent accentuer ou au contraire s'opposer à ces variations de température.

La température, au niveau des cellules sécrétrices, dépend donc d'une interaction complexe entre les deux facteurs entrant en jeu. Elle ne pourrait être révélée qu'en effectuant des mesures dans le derme. La méthode consisterait à utiliser une sonde en forme d'aiguille intradermique. L'introduction de celle-ci dans le coussinet plantaire pourrait entraîner une lésion, une coagulation sanguine, et par suite, une inflammation à ce niveau. Les modifications des conditions locales provoqueraient vraisemblablement des perturbations de l'activité sudoripare. Nous avons donc exclu l'emploi de cette méthode traumatique.

1. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LES CARACTERISTIQUES DES RED

a) Morphologie

Nous avons montré que la durée totale de la réponse électrodermale diminue avec l'élévation de la température. La durée de la phase ascendante devient de plus en plus brève par rapport à la phase descendante. Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par Floyd et Keele (1936), Maulsby et Edelberg (1960) et Ciancia *et al.* (1973).

b) Latence

La différence de latence entre les RED déclenchées par stimulation réticulaire et par stimulation du nerf médian est d'environ 500 msec. Cette différence de latence est imputable à la transmission intraréticulaire et à la conduction jusqu'à l'effecteur glandulaire. Cette durée a été estimée à 300 msec, chez le chat non anesthésié, par Roy (1971). L'allongement de la latence dans nos expériences est dû vraisemblablement au fait que les animaux sont anesthésiés. En effet, Bloch (1965) signale que la narcose provoque un allongement sensible de la latence des réponses. L'estimation de la latence imputable aux voies nerveuses est possible dans la mesure où, dans notre expérience, la durée de conduction entre l'électrode de stimulation sur le nerf et la jonction nerf - glande est négligeable (environ 30 msec, avec une vitesse de conduction de 0,77 m/sec ; Jänig et Kummel, 1977).

La plus grande part de la latence des RED déclenchées par stimulation de la FRM est donc attribuable à la latence périphérique. Elle est d'environ 700 msec pour une température cutanée voisine de 30°C, mais elle varie considérablement en fonction de celle-ci (entre 300 msec à 40°C et plusieurs secondes à 10°C). Les variations de la température périphérique pourraient agir vraisemblablement de manière élective ou simultanée aux trois niveaux suivants : nerf sudomoteur, jonction

neuroglandulaire, glande sudoripare.

- L'action du froid sur le nerf apparaît cependant comme peu probable. Le nerf étant situé en profondeur, l'action du froid se trouve atténuée par la thermorégulation. En outre, la variation de la vitesse de conduction, même si elle existe, sur une distance de 40 mm (entre électrode stimulatrice et jonction neuroglandulaires), ne peut suffire à expliquer des augmentations aussi importantes des latences.

- Au niveau de la jonction neuroglandulaire, le froid ralentit vraisemblablement la synthèse et la libération de l'acétylcholine et des autres médiateurs éventuels à ce niveau. Un tel effet a déjà été observé sur la synapse neuromusculaire des muscles lisses du canal déférent de cobaye (Takeuchi, 1958 ; Kuriyama, 1964)

- En ce qui concerne la glande sudoripare elle-même, le froid pourrait ralentir l'activité enzymatique des cellules contribuant à la sécrétion de la sueur.

c) Amplitude

Takeuchi (1958) et Kuriyama (1964) montrent que le froid élève le seuil d'excitation des fibres musculaires lisses. On peut, par analogie, penser que sur nos préparations la baisse de température diminue l'excitabilité des cellules sécrétrices.

A côté de ces effets directs de la température sur les sites effecteurs, il faut mentionner les effets vasomoteurs provoqués par le refroidissement de la peau. Sous l'effet du froid, il se produit une vasoconstriction périphérique, et, par conséquent, une réduction de l'irrigation sanguine, ce qui va entraîner une hypoxie, puis une accumulation de déchets. L'hypoxie semble être le facteur le plus important puisque ses effets sur la sudation ont été bien mis en évidence par Kuno (1956).

Comment peut-on rendre compte de la diminution d'amplitude des RED, liée à l'élévation de la température ?

Edelberg (1972, 1983), à partir du modèle proposé par Floyd (1960), suggère que l'amplitude des RED dépend du taux de remplissage des canaux excréteurs et du taux d'hydratation de la couche cornée. L'amplitude des RED enregistrées, aussi bien en conductance qu'en potentiel, est négativement corrélée au niveau d'hydratation de la couche cornée superficielle (Stomberg et Adams, 1971). Ces auteurs supposent que, lors d'une forte hydratation de la couche cornée et d'un remplissage important des canaux sudoripares, la sécrétion déclenchée par une même commande nerveuse ne produit qu'une augmentation faible du contenu des canaux excréteurs et donc une réponse de faible amplitude. Nous supposons alors, qu'avec des températures élevées, nous avons une importante sécrétion sudoripare qui va contribuer au remplissage des canaux et à l'hydratation de la couche cornée. Donc, à des températures élevées, la stimulation déclenchera des réponses de petite amplitude. Cette diminution peut être due également à la baisse de l'activité enzymatique pour les élévations importantes de la température.

d) Conclusion

Nous avons montré que la température cutanée exerce une influence considérable sur l'amplitude et la latence des RED. Ceci pourrait expliquer certaines observations concernant l'asymétrie bilatérale de l'AED, chez l'homme, où les variations de la température entraînent essentiellement des fluctuations de la vasomotricité périphérique. Celle-ci peut être en effet évaluée par la température cutanée (Normell et Wallin, 1974). Or, la vasomotricité peut présenter elle-même une asymétrie bilatérale (Varni *et al.*, 1971) qui implique une différence de température cutanée entre les membres. Ces auteurs ont montré que la conductance cutanée des sujets est plus élevée du côté où le volume sanguin est le plus important.

Le facteur température peut-il, à lui seul, expliquer l'asymétrie des RED recueillies sur les coussinets plantaires droit et gauche, chez le chat ?

Les différences d'amplitude, comme nous l'avons montrées plus haut, peuvent être importantes et se maintiennent même si l'on impose une même température sur les deux membres. Nous pouvons en conclure que la température, bien qu'ayant une influence importante sur les caractéristiques des RED, n'est pas le seul facteur intervenant dans le déterminisme des différences bilatérales.

2. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE NIVEAU DE BASE EN CONDUCTANCE

Nous avons montré que le niveau de base de la conductance cutanée augmente avec l'élévation de la température. Thomas et Korr (1957) ont mis en évidence une corrélation élevée entre la conductance cutanée et le nombre de glandes sudoripares activées. Par ailleurs, Stombaugh et Adams (1971), en étudiant l'effet de l'hydratation épidermique sur les caractéristiques électriques de la peau, montrent qu'une déshydratation du coussinet plantaire par l'air sec entraîne une diminution du niveau de base en conductance. Des résultats comparables sont rapportés récemment par Edelberg (1983). Cet auteur observe une augmentation de la conductance cutanée, soit en augmentant le niveau de remplissage des canaux sudoripares, soit en augmentant l'hydratation de la couche cornée.

A partir de ces données, nous pouvons suggérer, qu'avec l'augmentation de la température, il se produit une augmentation du nombre de glandes sudoripares activées, ainsi qu'un remplissage des canaux sudoripares et une hydratation de l'épiderme, qui réduisent la résistance cutanée. Par conséquent, la conductance augmente à mesure que la température s'accroît.

3. RELATION ENTRE NIVEAU DE BASE ET AMPLITUDE DES RED

Nous avons constaté l'existence de deux types de corrélation entre l'amplitude des RED et le niveau de base, en fonction de la température cutanée : une corrélation positive pour les températures inférieures à la classe d'amplitude maximale, et une corrélation négative, non significative, pour les températures supérieures.

Stombaugh et Adams (1971) estiment que le niveau de base en conductance dépend de deux résistances cutanées en parallèle : celle des canaux sudoripares et celle des autres tissus épidermiques. Les réponses électrodermales seraient dépendantes du changement de résistance des canaux sudoripares. Ce modèle pourrait rendre compte de nos résultats en conductance. Nous avons suggéré précédemment que plus la température augmente, plus le nombre de glandes activées est grand, ce qui entraîne une augmentation de la conductance cutanée. Ainsi, pour les basses températures, la sudation est faible, par suite, le taux de remplissage des canaux et l'hydratation épidermique sont faibles. Sous l'effet du froid (sur la jonction neuroglandulaire, et non la glande elle-même, dont nous avons discuté plus haut), la sécrétion sudoripare déclenchée par stimulation est faible, on a donc une faible réponse en conductance. Plus la température s'élève, plus la capacité et l'excitabilité de la glande augmentent, et plus les réponses sont amples. Ceci peut expliquer la corrélation positive entre niveau de base et amplitude des RED pour les températures inférieures à la classe centrale.

L'élévation de la température provoque, dans un premier temps, une activité sudoripare accrue (Ogawa *et al.*, 1982), induisant un remplissage des canaux et une hydratation importante de l'épiderme, qui pourrait provoquer une occlusion des pores sudoripares (Fowles et

Rosenberry, 1973). La conductance cutanée se trouve ainsi augmentée ; cependant, une stimulation centrale ne provoque qu'un faible changement du contenu des canaux sudoripares, et par la même, une réponse électrodermale peu ample. Dans ce cas, le niveau de base continue à augmenter, alors que les réponses sont de faible amplitude, ce qui explique la corrélation négative obtenue pour les températures élevées.

Par ailleurs, nous avons constaté que, pour un même chat, l'évolution de l'amplitude des RED en fonction du niveau de base sur les deux coussinets plantaires antérieurs n'est pas identique : pour un même niveau de base sur les deux coussinets, une stimulation centrale déclenche des RED d'amplitude différente. Donc, bien que le niveau de base soit un facteur influençant d'une manière importante l'amplitude, il ne semble pas être le seul à intervenir dans les différences bilatérales.

4. CONCLUSION

Le niveau de base dépend de plusieurs variables :

- de variables physiologiques, en particulier de la température cutanée qui résulte d'un équilibre entre vasomotricité et température ambiante
- de variables physiques, notamment de l'impédance des électrodes en contact avec la peau

Nous avons montré une corrélation positive entre le niveau de base et l'amplitude des réponses, pour une température normale du coussinet. Cependant, nous avons constaté que lorsque l'on fait varier les conditions thermiques sur une large gamme de températures (10°C à 44°C), la relation entre niveau de base et amplitude devient complexe : la corrélation est d'abord positive puis négative. L'amplitude des répon-

ses dépend donc d'une interaction complexe entre niveau de base et température. Nous devons admettre que l'effet de la température sur l'amplitude des réponses résulte d'une double action s'exerçant, d'une part, sur le niveau de base, et d'autre part, sur les mécanismes physiologiques de production de réponses, mécanismes que nous avons envisagés précédemment.

RESUME ET CONCLUSION GENERALE

Nous rappellerons brièvement ici les principaux résultats obtenus et les conclusions auxquelles nous avons abouti, les données expérimentales ayant été discutées dans les chapitres correspondants.

I. ASYMETRIE DE L'AED EN FONCTION DE LA VIGILANCE

Nous avons constaté que l'AED enregistrée sur les deux coussinets plantaires diminue significativement, en fréquence et en amplitude, avec la baisse de la vigilance. L'AED bilatérale présente un très bon parallélisme général, mais une étude quantitative précise, fait apparaître des différences d'amplitude et de fréquence entre les réponses recueillies sur les deux coussinets. Ces différences ne sont cependant pas significatives et ne présentent aucune évolution systématique en fonction des états de veille et de sommeil. L'application des critères utilisés pour l'étude de l'asymétrie chez l'homme (Freixa i Baqué et de Bonis, 1983) ne permet pas de démontrer une évolution du pourcentage des réponses asymétriques, en fonction de la vigilance. En outre, aucune latéralisation systématique des réponses n'a pu être mise en évidence : pour un même animal, le sens de prédominance des réponses s'inverse d'une séance à l'autre, voire pour une même séance d'enregistrement.

Des stimulations de la FRM déclenchent des réponses d'amplitude différente, cependant ces différences ne présentent pas d'évolution systématique au cours des différents stades de vigilance.

Des stimulations mésentéphaliques d'intensité croissante, sur des préparations aiguës, entraînent des RED dont la différence bilatérale s'accroît avec l'intensité de stimulation.

II. LATERALISATION DES VOIES RETICULO-SPINALES

Chez l'animal chronique, la stimulation latéralisée de la FRM déclenche des RED d'amplitude différente, dont le sens de la prédominance se maintient quel que soit le côté stimulé. Le même résultat est retrouvé sur l'animal en préparation aiguë. Les différences d'amplitude ne sont donc pas liées à une latéralisation des voies de commande, mais à des facteurs intervenant au niveau périphérique dans la genèse des RED. La discussion de l'ensemble des résultats conduit à suggérer que les commandes sont distribuées symétriquement au niveau périphérique.

Des hémisections spinales, au niveau C1 - C2, permettent d'éliminer les voies descendantes d'un côté de la moelle ; après une telle hémisection, la stimulation de la FRM déclenche encore des RED bilatérales, que la stimulation soit ipsilatérale ou contralatérale à l'hémisection. On peut en conclure qu'une diffusion bilatérale des influx s'effectue vraisemblablement à la fois au niveau de la FR du tronc et au niveau spinal par le réseau d'interneurones et des propriospinaux.

III. INFLUENCE DES FACTEURS PERIPHERIQUES SUR L'AED

La seconde partie de ce travail analyse l'influence de la température cutanée sur les RED et sur le niveau de base de conductance cutanée. Malgré une importante variabilité inter-individuelle (en partie due au fait que la température cutanée ne donne qu'une estimation imprécise de la température au niveau de la glande sudoripare), nous montrons que les caractéristiques de l'AED (niveau de base, morphologie, amplitude et latence des réponses) sont considérablement modifiées en fonction des variations de la température cutanée.

1. RED ENREGISTREES EN POTENTIEL

La latence des RED déclenchées, soit par stimulation de la FRM, soit par stimulation du bout distal du nerf médian, augmente considérablement avec le refroidissement du coussinet plantaire. Ce fait serait dû à un ralentissement de la synthèse, de la libération et de la diffusion de l'acétylcholine au niveau de la jonction neuroglandulaire, ainsi qu'à un ralentissement des réactions enzymatiques contribuant à la sécrétion de la sueur.

L'amplitude des RED augmente avec l'élévation de la température jusqu'à une valeur maximale située généralement entre 25°C et 35°C ; au-delà de cette température, les amplitudes diminuent. La réduction de l'amplitude pour les basses températures pourrait être due, en plus du ralentissement des synthèses biochimiques déjà cité, à une élévation du seuil d'excitabilité des glandes sudoripares et aux conséquences de la vaso-constriction (notamment l'hypoxie). La diminution de l'amplitude pour les hautes températures pourrait s'expliquer par l'augmentation de l'hydratation épidermique qui peut provoquer l'occlusion des pores sudoripares.

2. NIVEAU DE BASE ET REPONSES EN CONDUCTANCE

Nous avons confirmé que les RED enregistrées en variation de conductance ou en variation de potentiel ne traduisent qu'un même phénomène physiologique. Les effets de la température sur les RED en conductance sont comparables à ceux des RED en potentiel. En outre, le niveau de base s'accroît notablement lorsque la température cutanée augmente. La corrélation entre amplitude des RED et niveau de base en conductance est positive et hautement significative pour les températures inférieures à la classe d'amplitude maximale. Au-delà de cette température, la corrélation devient négative. Le niveau de base dépend lui-

même de variables physiques (impédance de l'électrode en contact avec la peau), et de variables physiologiques (température, hydratation cutanée, etc...).

CONCLUSION

1. Nous avons constaté que l'asymétrie de l'AED n'augmente pas avec la baisse de la vigilance. Nous en avons conclu que, bien qu'on puisse penser que les influences d'origine réticulaire diminuent avec la baisse de la vigilance, le contrôle bilatéral de l'AED est levé d'une manière identique sur les neurones spinaux innervant les deux côtés du corps. Cependant, nous n'avons constaté aucune latéralisation systématique de l'AED chez l'animal.

2. La stimulation latéralisée de la FRM déclenche des RED sur les deux côtés du corps, même après une hémisection spinale haute. La diffusion bilatérale de la commande centrale, aux niveaux réticulaire et spinal, empêche toute latéralisation de l'activité électrodermale.

L'activation nerveuse résultant de stimulations réticulaires d'intensité croissante entraîne, contrairement à notre hypothèse, une augmentation de la différence bilatérale. Cette différence se maintient quel que soit le côté stimulé : elle ne peut être que d'origine périphérique.

3. La complexité des interactions entre les facteurs périphériques et l'importance de leur influence sur les caractéristiques des RED, pourrait expliquer certaines contradictions entre les résultats concernant l'activité électrodermale bilatérale chez l'homme. Une éventuelle asymétrie bilatérale de l'AED ne semble pas pouvoir refléter une latéralisation des processus centraux.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELES, M., MAGNES, J. and SAMUELOFF (1964)
Effect of alveolar ventilation on the EEG of the "encéphale isolé" of the cat. *Arch. Ital. Biol.*, 102, 40-55.
- ADAMS, T. (1966)
Characteristics of eccrine sweat gland activity in the footpad of the cat. *J. Appl. Physiol.* 21, 1004-1012.
- ADAMS, T. and HUNTER, W.S. (1969)
Modification of skin mechanical properties by eccrine sweat gland activity. *J. Appl. Physiol.*, 26, 417-419.
- AHERN, G.L. and SCHWARTZ, G.E. (1979)
Differential lateralization for positive versus negative emotion. *Neuropsychol.*, 17, 693-698.
- BAITSCH, V.H. (1954)
Über Geschlechts und Seiten-differenzen in "niveau" Elektrodermatogram (sex and lateral differences in man's electrodermographic levels). *Conf. Neurol.*, 14, 88-100.
- BEAR, D.M. (1983)
Hemispheric specialization and the neurology of emotion. *Arch. Neurol.*, 40, 195-202.
- BENOIT, O. et BLOCH, V. (1960)
Seuil d'excitabilité réticulaire et sommeil profond chez le chat. *J. Physiol.* (Paris), 52, 17-18.
- BERAN, R.L. and MARTIN, G.F. (1971)
Reticulospinal fibres of the opossum, *Didelphio virginiana*, I. Origin. *J. Comp. Neurol.*, 141, 453-466.
- BERMAN, A.L. (1968)
The brain stem of the cat. A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordinates. Madison : The University of Wisconsin Press.
- BIRKETT, P. (1977)
Measures of laterality and theories of hemispheric processes. *Neuropsychol.*, 15, 693-696.

BLOCH, V. (1965)

Le contrôle de l'activité électrodermale. *J. Physiol.* (Paris), 57, suppl. 13, 132 p.

BLOCH, V. et BONVALLET, M. (1960)

Le déclenchement des réponses électrodermales à partir du système réticulaire facilitateur. *J. Physiol.* (Paris), 52, 25-26.

BLOCK, J.D. and BRIDGER, W.H. (1962)

The law of initial value in psychophysiology : a reformulation in terms of experimental and theoretical considerations. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 98, 1229-1241.

BONIS, M. de and FREIXA i BAQUE, E. (1980)

Stress, verbal cognitive activity and bilateral electrodermal responses. *Neuropsychobiol.*, 6, 249-259.

BONVALLET, M. (1960)

Le rôle du cortex cérébral dans la régulation de la pression artérielle. *J. Physiol.* (Paris), 52, 31-33.

BONVALLET, M. and BLOCH, V. (1961)

Bulbar control of cortical arousal. *Science*, 133, 1133-1134.

BONVALLET, M., DELL, P. et HIEBEL, G. (1954)

Tonus sympathique et activité électrique corticale. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 6, 119-144.

BOYD, C.M. and MALTZMAN, I. (1982)

Bilateral skin conductance and the effects of nicotine. *Psychophysiology*, 19, 552.

BRADSHAW, L.J. (1978)

Human cerebral asymmetry. *TINS*, 5, 113-116.

BRYDEN, M.P. and SPROTT, D.A. (1981)

Statistical determination of degree of laterality. *Neuropsychol.*, 19, 571-581.

BULL, R.H.C. and GALE, M.A. (1974)

Does the law of initial value apply to the galvanic skin response ? *Biol. Psychol.*, 1, 213-227.

DAVIDSON, R. and SCHWARTZ, G. (1976)

Patterns of cerebral lateralization during cardiac biofeedback versus the self-regulation of emotion : sex differences. *Psychophysiology*, 13, 62-74.

DAVISON, A.M. and KOSS, M.C. (1975)

Brainstem loci for activation of electrodermal response in the cat. *Amer. J. Physiol.*, 229, 930-934.

DEUSCHL, G. and ILLERT, M. (1978)

Location of lumbar preganglionic sympathetic neurones in the cat. *Neurosci. Lett.*, 10, 49-54.

EDELBERG, R. (1966)

Response of cutaneous water barrier to ideational stimulation : AGSR component. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 61, 28-33.

EDELBERG, R. (1968)

Biopotentials from the skin surface : the hydratation effect. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 148, 252-262.

EDELBERG, R. (1972)

Electrical activity of the skin : its measurement and uses in psychophysiology. In N.S. Green-Field and R.A. Sternboch (Eds.), *Handbook of Psychophysiology*. New York : Holt, Rinerhart & Winston, pp. 367-418.

EDELBERG, R. (1983)

The effects of initial level of sweat duct filling and skin hydration on electrodermal response amplitude. *Psychophysiology*, 20, 550-557.

ERWIN, R.J., McCLANAHAN, B.J. and KLEINMAN, K.N. (1980)

Effects of levels of arousal and type of task on bilateral skin conductance asymmetry and conjugate eye movements. *Pavl. J. Biol. Sci.*, 15, 59-67.

FADEN, A.J. and PETRAS, J.M. (1978)

An intraspinal sympathetic preganglionic pathway : anatomic evidence in the dog. *Brain Res.*, 144, 358-362.

BULL, R.H.C. and GALE, M.A. (1975)

Electrodermal activity recorded concomitantly from the subject's two hands. *Psychophysiology*, 12, 94-97.

BURGI, S. and BUCHER, V.M. (1956)

Some fiber systems passing through the mesencephalic tegmentum in the cat. In J. Ariens Kappers (Ed.), *Progress in Neurobiology*. Proceedings of the First International Meeting of Neurobiologists, Amsterdam, pp. 256-263.

CIANCIA, F. et ROY, J.C. (1969)

Effet possible de la température périphérique sur les phases d'asynchronisme des réponses électrodermales chez le chat. *J. Physiol.* (Paris), 61, suppl. 2, 247-248.

CIANCIA, F., DELERM, B. et ROY, J.C. (1973)

Effets de la température périphérique sur les caractéristiques des réponses électrodermales chez le chat. *C.R. Soc. Biol.* (Paris), 167, 1823-1828.

COMPER, P. and LACROIX, J.M. (1981)

Further evidence of lateralization in electrodermal system as a function of relative hemispheric activation. *Psychophysiology*, 18, 149.

DALE, H.H. and FELDBERG, W. (1934)

The chemical transmission of secretory impulses to the sweat glands of the cat. *J. Physiol.* (London), 82, 121-128.

DARROW, C.W. (1927)

Sensory, secretory and electrical changes in the skin following bodily excitation. *J. Exp. Psychol.*, 10, 197-226.

DARROW, C.W. (1929)

The galvanic skin reflex and finger volume changes. *Amer. J. Physiol.*, 88, 219-229.

DARROW, C.W. (1934)

Quantitative records of cutaneous secretory reactions. *J. Gen. Psychol.*, 11, 445-448.

FINLAYSON, M.A.J. and ROURKE, B.P. (1975)

Personality correlates of lateralized cerebral vascular disease.
Paper presented at the American Psychological Association Convention. Chicago.

FLOYD, W.F. and KEELE, C.A. (1936)

Further observations on changes of potential and E.M.F. recorded from the human skin. *Proc. Physiol. Soc.*, 86, 23-25.

FOWLES, D.C. and ROSENBERRY, R. (1973)

Effects of epidermal hydration on skin potential responses and levels. *Psychophysiology*, 10, 601-611.

FOWLES, D.C., CHRISTIE, M.J., EDELBURG, R., GRINGS, W.W., LYKKEN, D.I. and VENABLES, P.H. (1981)

Publication recommendations for electrodermal measurements. *Psychophysiology*, 18, 232-239.

FREIXA i BAQUE, E. and BONIS, M. de (1983)

Electrodermal asymmetry during human sleep. *Biol. Psychol.*, 17, 145-151.

FREIXA i BAQUE, E., DELERM, B. and ROY, J.C. (1981)

Spontaneous electrodermal activity during sleep and waking in cats. *Psychophysiology*, 18, 410-414.

FREIXA i BAQUE, E., CATTEAU, M.C., MIOSSEC, Y. and ROY, J.C. (1984)

Asymmetry of electrodermal activity : a review. *Biol. Psychol.* 18, 219-239.

FUHRER, N.J. (1971)

Effects of unilateral stimuli on the magnitude and latency of bilaterally record skin conductance responses. *Psychophysiology*, 8, 740-748.

FUJIMORI, B. (1955)

Studies on the galvanic skin responses using the current and potential methods. *Jap. J. Physiol.*, 5, 395-405.

GAINOTTI, G. (1969)

Reactions "catastrophiques" et manifestations d'indifférence au cours des atteintes cérébrales. *Neuropsychol.*, 7, 195-204.

GAINOTTI, G. (1972)

Emotional behavior and hemispheric side of the lesion. *Cortex*, 8, 41-55.

GAINOTTI, G. (1979)

The relationship between emotions and cerebral dominances : a review of clinical and experimental evidence. In J. Gruzelier and P. Flor-Henry (Eds.), *Hemisphere asymmetries of function in psychopathology*, pp. 21-34.

GAINOTTI, G. (1984)

Emotions et latéralisation hémisphérique. *L'Encéphale* (sous presse).

GALBRECHT, C.R., DYKMAN, R.A., REESE, W.G. and SUZUKI, T. (1965)

Intrasection adaptation and interseccion extinction of the components of the orienting response. *J. Exp. Psychol.*, 70, 585-597.

GARDNER, H., KING, P.K., FARM, L. and SILVERMAN, J. (1975)

Comprehension and appreciation of humorous material following brain damage. *Brain*, 98, 399-412.

GAZZANIGA, M.S. (1967)

The split-brain in man. *Scient. Amer.*, 217, 14-29.

GRAHNSTEDT, S. and URSIN, R. (1980)

Awakening thresholds for electrical brain stimulation in five sleep-waking stages in the cat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 48, 222-229.

GRUZELIER, J.H. (1973)

Bilateral asymmetry of skin conductance orienting activity and levels in schizophrenics. *Biol. Psychol.*, 1, 21-41.

GRUZELIER, J.H. and HAMMOND, N. (1977)

The effect of chlorpromazine upon bilateral asymmetries in bio-electrical skin reactivity of schizophrenics. *Stud. Psychol.*, 19, 40-51.

GRUZELIER, J.H. and VENABLES, P.H. (1974)

Bimodality and lateral asymmetry of skin conductance orienting activity in schizophrenics : replication and evidence of lateral asymmetry in patients with depression and disorders of personality. *Biol. Psychiat.*, 8, 55-73.

GUTTMANN, L. and LIST, C.F. (1928)

Die nervösen Leitungsbahnen der Schweißsekretion beim Menschen
Deutsch. Zeit. Nerv., 167, 61-71.

HAIMOVICI, H. (1950)

Evidence for adrenergic sweating in man. *J. Appl. Physiol.*, 2, 512-521.

HARA, Y. (1922)

Der galvanische Hautreflex (dog psychogalvanischer reflex) bei Katzen und Hunden. *Pflüg. Arch.*, 195, 288-290.

HECAEN, H. (1977)

Le cerveau et le langage. In *La Recherche en Neurobiologie*. Paris : Editions du Seuil, pp. 280-303.

HELLER, W. and LEVY, J. (1981)

Perception and expression of emotion in right-handers and left-handers. *Neuropsychol.*, 19, 263-272.

HOLLOWAY, F.A. and PARSONS, O.A. (1969)

Unilateral brain damage and bilateral skin conductance levels in humans. *Psychophysiology*, 6, 138-148.

HORD, D.J., JOHNSON, L.G. and LUBIN, A. (1964)

Differential effect of the law of initial value (LIV) on autonomic variables. *Psychophysiology*, 1, 79-87.

HUGDAHL, K., WALGREN, C. and WASS, T. (1982)

Habituation of the electrodermal orienting reaction is dependent of the cerebral hemisphere initially stimulated. *Biol. Psychol.*, 15, 49-62.

HUGELIN, A. et BONVALLET, M. (1957)

Tonus cortical et contrôle de la facilitation motrice d'origine réticulaire. *J. Physiol. (Paris)*, 49, 1171-1200.

ISAMAT, F. (1961)

Galvanic skin response from stimulation of limbic cortex. *J. Neurophysiol.*, 24, 176-181.

JÄNIG, W. and KÜMMEL, H. (1977)

Functional discrimination of postganglionic neurones to the cat's hindpaw with respect to skin potentials recorded from the hairless skin. *Pflüg. Arch.*, 371, 217-225.

JOHANSON, L.C. and LUBIN, A. (1966)

Spontaneous electrodermal activity during waking and sleeping. *Psychophysiology*, 3, 8-17.

KARPLUS, J.P. und KREIDL, A. (1918)

Sympathicusleitung in Gehirn und Halsmark. *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.*, 171, 192-200 (cité par Wang, 1957).

KETTERER, M.W. and SMITH, B.D. (1977)

Bilateral electrodermal activity, lateralized cerebral processing and sex. *Psychophysiology*, 14, 513-516.

KINSBOURNE, M. (1973)

The control of attention by interaction between the cerebral hemispheres. In S. Kornblum (Ed.), *Attention and Performance*, IV. New York : Academic Press, p. 215.

KNEISLEY, L.W., BIBER, M.P. and LAVAIL, J.H. (1978)

A study of the origin of brain stem projections to monkey spinal cord using the retrograde transport method. *Exp. Neurol.*, 60, 116-139.

KOSS, M.C., DAVISON, M.A. and BERNTHAL, P.J. (1976)

The electrodermal responses as a model for central sympathetic reactivity : the action of clonidine. *Eur. J. Pharmacol.*, 37, 71-78.

KOSS, M.C., DAVISON, M.A. and BERNTHAL, P.J. (1976)

Epinephrine inhibition of the electrodermal response in the cat. *Psychopharmacol.*, 50, 149-152.

KUNO, Y. (1956)

Human perspiration. Tome III. Thomas Springfield, 416 p.

KURIYAMA, H. (1964)

The effect of temperature on neuromuscular transmission in the vas deferens of the Guinea-pig. *J. Physiol. (London)*, 170, 516-570.

KUYPERS, H.G.J.M. (1958)

An anatomical analysis of cortico-bulbar connexions to the pons and lower brain stem in the cat. *J. Anat.*, 92, 198-218.

KUYPERS, H.G.J.M. and MAISKY, V.A. (1977)

Funicular trajectories of descending brain stem pathway in cat. *Brain Res.*, 136, 159-165.

LACEY, J.I. (1956)

The evolution of autonomic responses : towards a general solution. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 67, 125-163.

LACEY, J.I. and LACEY, B.C. (1962)

The law of initial value in the longitudinal study of autonomic constitution : reproducibility of autonomic responses and response patterns over a four year interval. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 98, 1257-1290.

LACROIX, J.M. and COMPER, P. (1979)

Lateralization in the electrodermal system as a function of cognitive/hemispheric manipulations. *Psychophysiology*, 16, 116-129.

LANDAU, W.M. (1953)

Autonomic responses mediated via the corticospinal tract. *J. Neurophysiol.*, 16, 299-312.

LANDIS, C. (1932)

Electrical phenomena of the skin (galvanic skin response). *Psychol. Bull.* 29, 693-752.

LANGLEY, J.N. (1891)

On the course and connections of the secretory fibers supplying the sweat glands of the feet of the cat. *J. Physiol.* (London), 12, 347-374.

LLOYD, D.P.C. (1959)

Average behavior of sweat glands as indicated by impedance changes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 45, 410-413.

LLOYD, D.P.C. (1960)

Electrical impedance changes of the cat's footpad in relation to sweat secretion and reabsorption. *J. Gen. Physiol.*, 43, 713-722.

LOEWY, A.D. and SAPER, C.B. (1978)

Edinger-westphal nucleus projections to the brain stem and spinal cord in the cat. *Brain Res.*, 150, 1-27.

LYKKEN, D.T. and VENABLES, P.H. (1971)

Direct measurement of skin conductance : a proposal for standardization. *Psychophysiology*, 8, 656-672.

MAC-INTYRE, B.A., BULLARD, R.W., BANERJEE, M.R. and ELIZONDO, R. (1968)

Mechanism of enhancement of eccrine sweating by localized heating. *J. Appl. Physiol.*, 25, 255-260.

MALTZMAN, I. and BOYD, G.M. (1982)

Stimulus significance and bilateral SCRs to "potentially phobic" stimuli. *Psychophysiology*, 19, 573.

MARSHALL, J.C., CAPTAN, D. and HOLMES, J.M. (1975)

The measure of laterality. *Neuropsychol.*, 13, 315-321.

MAULSBY, R.L. and EDELBERG, R. (1960)

The interrelationship between the galvanic skin response basal resistance and temperature. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 53, 475.

MCDOWALL, R.J.S. (1933)

The physiology of the psychogalvanic reflex. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 23, 277-285.

MIOSSEC, Y., CATTEAU, M.C., FREIXA i BAQUE, E. and ROY, J.C.

Methodological problems in bilateral electrodermal research. (Soumis à *Int. J. Psychophysiol.*).

MORIMOTO, T., IMAI, Y. and WATARI, H. (1974)

Skin potential response and sweat output of the cat foot pad. *Jap. J. Physiol.*, 24, 205-215.

MORUZZI, G. and MAGOUN, H.W. (1949)

Brain stem reticular formation and activation of EEG. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1, 455-473.

MYSLOBODSKY, M.S. and HORESH, N. (1978)

Bilateral electrodermal activity in depressive patients. *Biol. Psychol.*, 6, 111-120.

- NIIMI, Y., KUBOTA, K. and IWAMURA, Y. (1968)
Spontaneous variations of the skin potentials and skin potential reflexes during natural sleep in the cat. *J. Physiol.* (Japan), 18, 190-197.
- NORMELL, L.A. and WALLIN, B.G. (1974)
Sympathetic skin nerve activity and skin temperature changes in man. *Act. Physiol. Scand.*, 91, 417-426.
- NYBERG-HANSEN, R. (1965)
Sites and mode of termination of reticulo-spinal fibers in the cat. An experimental study with silver impregnation methods. *J. Comp. Neurol.*, 124, 71-100.
- NYBERG-HANSEN, R (1966)
Functional organisation of descending supraspinal fibre systems to the spinal cord. Anatomical observations and physiological correlations. *Ergebn. Anat. Entwickl. Gesch.*, 39, 1-48.
- OBRIST, P.A. (1963)
Skin resistance levels and galvanic skin response : bilateral differences. *Science*, 139, 227-228.
- OGAWA, T., ASAYAMA, M. and MIYAGAMA, T. (1982)
Effects of sweat gland training by repeated local heating. *Jap. J. Physiol.*, 32, 971-981.
- O'GORMAN, J.G. and SIDDLE, D.A.T. (1981)
Effects of question type and experimenter position on bilateral differences in electrodermal activity and conjugate lateral eye movements. *Act. Psychol.*, 49, 43-51.
- OKUMA, T., NAKAMURA, K., HAYASHI, A. and FUJIMORI, M. (1966)
Psychophysiological study on the depth of sleep in normal human subjects. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 21, 140-147.
- PATTON, H.D. (1948)
Secretory innervation of the cat's food-pad. *J. Neurophysiol.*, 11, 211-227.
- PHILLIPS, C.G. and PORTER, R. (1977)
Corticospinal neurons. London : Academic Press, 450 pp.

- PISANO, M., ROSADINI, G., ROSSI, J.F. and ZATTONI, J. (1966)
Relation between threshold of arousal and electroencephalographic patterns during sleep in man. *Physiol. Behav.*, 1, 55-58.
- POLLAK, C.P., WEITZMAN, E.D. and WRIPKE, D.F. (1967)
Arousal threshold ranges. *Arch. Neurol.*, 17, 94-102.
- PROUT, B.J. (1967)
Independence of the galvanic skin reflex from the vasoconstrictor reflex in man. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 30, 319-324.
- RAMON Y CAJAL, S. (1909)
Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés.
Paris : Maloine, 986 p.
- RHINES, R. and MAGOUN, H.W. (1946)
Brain stem facilitation of cortical responses. *J. Neurophysiol.*, 9, 219-229.
- RICHTER, C.P. (1929)
Physiological factors involved in the electric resistance of the skin. *Amer. J. Physiol.*, 88, 596-615.
- ROLDAN, E. and WEISS, T. (1963)
Excitability changes of the reticular ascendent activating system during sleep cycle in the rabbit. *Arch. Int. Physiol.*, 71, 518-527.
- ROSSI, G.F. and BRODAL, A. (1956)
Corticofugal fibers to the brain stem reticular formation. An experimental study in the cat. *J. Anat. (London)*, 20, 42-62.
- ROUGEUL, A., CORVISIER, J. et LETTALE, A. (1974)
Rythmes électrocorticaux caractéristiques de l'installation du sommeil naturel chez le chat. Leurs rapports avec le comportement moteur. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 37, 41-57.
- ROY, J.C. (1971)
L'inhibition bulbaire de l'activité électrodermale : contribution à la physiologie des systèmes réticulaires du bulbe. Thèse, Université de Lille (non publiée).

- ROY, J.C. et BLOCH, V. (1966)
Activité électrodermale en relation avec les stades de sommeil chez le chat chronique. *J. Physiol.* (Paris), 58, 261-262.
- ROY, J.C. et BLOCH, V. (1968)
Le lieu de l'action inhibitrice bulbaire sur les réponses électrodermales. *C.R. Soc. Biol.* 162, 1961-1964.
- ROY, J.C., DELERM, B. et GRANGER, L. (1974)
L'inhibition bulbaire de l'activité électrodermale chez le chat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 37, 621-632.
- ROY, J.C., LEISINGER-TRIGONA, M.C. et BLOCH, V. (1977)
Seuils réticulaires de déclenchement des réponses électrodermales chez le chat. *Arch. Ital. Biol.*, 115, 171-185.
- ROY, J.C., SEQUEIRA-MARTINHO, A.H. and BROCHARD, J. (1984)
Pyramidal control of skin potential responses in the cat. *Exp. Brain Res.*, 54, 283-288.
- RUCKEBUSCH, Y. and GAUJOUX, M. (1976)
Sleep patterns of the laboratory cat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 41, 483-490.
- SEQUEIRA-MARTINHO, A.H. (1984)
Rôle du faisceau pyramidal dans la commande d'une réponse végétative, la réponse électrodermale. Thèse IIIe cycle, Université de Lille I (non publiée).
- SEQUEIRA-MARTINHO, A.H., BA-M'HAMED, S. et ROY, J.C. (1982 a)
Déclenchement des réponses électrodermales par stimulation corticale chez le chat : rôle du faisceau pyramidal. *J. Physiol.* (Paris), 78, 1A-27A.
- SEQUEIRA-MARTINHO, A.H., ROY, J.C. et BROCHARD, J. (1982 b)
Participation du faisceau pyramidal à la commande d'une réponse végétative : la réponse électrodermale chez le chat. *C.R. Acad. Sci.* (Paris), 294, 271-274.
- SHACKEL, B. (1959)
Skin-drilling : a method of diminishing galvanic skin potential. *Amer. J. Physiol.*, 52, 114-121.

- SMITH, D.B., GATCHEL, R.J., KORMAN, M. and SAFFER, S. (1979)
EEG and autonomic responding to verbal, spatial and emotionnaly
arousing tasks : differences among adults, adolescents and inha-
lant abusers. *Biol. Psychol.*, 9, 189-200.
- SMITH, B.D., KETTERER, M.W. and CONCANNON, M. (1980)
Hemispheric variables in bilateral electrodermal activity.
Psychophysiology, 17, 305.
- SMITH, B.D., KETTERER, M.W. and CONCANNON, M. (1981)
Bilateral electrodermal activity as a function of hemisphere spe-
cific stimulation, hand preference, sex and familial handedness.
Biol. Psychol., 12, 1-11.
- SOUREK, K. (1965)
The nervous control of skin potentials in man. Czechoslovak Aca-
demy of Science, Prague.
- SPERRY, R. (1974)
Lateral specialization in the surgically separated hemisphere.
In F. Schmitt and F. Worden (Eds.); *The Neurosciences : Third
Study Program*. Cambridge : MIT Press.
- STERN, J.A. (1968)
Towards a developmental psychophysiology : my look in the crystal
ball. *Psychophysiology*, 4, 403-420.
- STOMBAUGH, D.P. and ADAMS, T. (1971)
Skin electrical phenomena, sweat gland activity, and epidermal
hydration of the cat footpad. *Amer. J. Physiol.*, 221, 1014-1018.
- STRAUSS, E. and MOSCOVITCH, M. (1981)
Perception of facial expressions. *Brain Lang.*, 13, 308-332.
- SURWILLO, W.W. (1967)
Relationship between electrical potential of the skin and tempe-
rature. *Percep. Mot. Sk.*, 25, 465-470.
- TAKEUCHI, N. (1958)
Effect of temperature on the neuromuscular functions of the frog.
Jap. J. Physiol., 8, 391-404.

TERZIAN, H. and CECOTTO, C. (1959)

Su un nuovo metodo per la determinazione e lo studio della dominanza emisferica. *G. Psichiat. Neur. Pat.*, 87, 889-924.

TOHYAMA, M., SAKAI, K., SALVERT, D., TOURET, M. and JOUVET, M. (1979)

Spinal projection from the lower brain stem in the cat as demonstrated by the horseradish peroxidase technique. I. Origine of the reticulospinal tracts and their funicular trajectoires. *Brain Res.*, 173, 383-403.

THOMAS, P.E. and KORR, I.M. (1957)

Relationship between sweat gland activity and electrical resistance of the skin. *J. Appl. Physiol.*, 10, 505-510.

TOONE, B.K., COOKE, E. and LADER, M.H. (1981)

Electrodermal activity in the affective disorders and schizophrenia. *Psychol. Med.*, 11, 497-508.

TORVIK, A. and BRODAL, A. (1957)

The origin of reticulospinal fibers in the cat. *Ant. Rec.*, 128, 113-135.

TRIGONA-LEISINGER, M.C., CIANCIA, F., ROY, J.C. et BLOCH, V. (1977)

Seuils auditifs de déclenchement des réponses électrodermales chez le chat. *Arch. Ital. Biol.*, 115, 185-198.

VARNI, J.G., DOERR, H.O. and FRANKLIN, J.R. (1971)

Bilateral differences in skin resistance and vasomotor activity. *Psychophysiology*, 9, 390.

VENABLES, P.H. and CHRISTIE, M.J. (1973)

Mechanisms, instrumentation recording techniques and quantification of responses. In W.F. Prokasy and D.C. Raskin (Eds.), *Electrodermal activity in psychological research*. New York : Academic Press, pp. 1-124.

VENABLES, P.H. and CHRISTIE, M.J. (1980)

Electrodermal activity. In Martin and P.H. Venables (Eds.), *Techniques in Psychophysiology*. New York : J. Wiley & Sons, pp. 3-67.

VIGOUROUX, R. (1879)

Sur le rôle de la résistance électrique des tissus dans l'électrodiagnostic. *C.R. Soc. Biol. (Paris)*, 31, 336-339.

WALL, P.D. and DAVIS, G.D. (1951)

Three cerebral cortical systems affecting autonomic function. *J. Neurophysiol.*, 14, 507-517.

WALLER, A.D. (1904)

The secreto-motor effects in the cat's food studied by the electrometer. *Proc. Roy. Soc.*, 73, 92-98.

WANG, G.H. (1957)

The galvanic skin reflex. A review of old and recent works from a physiologic point of view (part 1). *Amer. J. Physiol. Med.*, 36, 295-320.

WANG, G.H. (1964)

Neural control of sweating. The University of Wisconsin Press, 129 p.

WANG, G.H. and BROWN, V.W. (1959)

Suprasegmental inhibition of an autonomic reflex. *J. Neurophysiol.*, 19, 564-572.

WANG, G.H. and LU, T.W. (1929)

The rate of conduction in the post-ganglionic sympathetic nerve fibers of the sweat glands in the cat's footpad. *Chin. J. Physiol.*, 3, 335-340.

WANG, G.H. and LU, T.W. (1930)

Galvanic skin reflex induced in the cat by stimulation of the motor area of cerebral cortex. *Chin. J. Physiol.*, 4, 303-324.

WANG, G.H. and RICHTER, C.P. (1928)

Action currents from the pad of the cat's foot produced by stimulation of the tuber cinereum. *Chin. J. Physiol.*, 2, 279-284.

WICKENS, D.D., MEYER, P.M. and SULLIVAN, S.N. (1961)

Classical GSR conditioning, conditioned discrimination and inter-stimulus intervals in cats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 54, 572-576.

WILCOTT, R.C. (1958)

Correlation of skin resistance and potential. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 51, 691-696.

WILCOTT, R.C. (1964)

The partial independence of skin potential and skin resistance from sweating. *Psychophysiology*, 1, 55-66.

WILCOTT, R.C. (1969)

Electrical stimulation of the anterior cortex and skin potential responses in the cat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 69, 465-472.

WILDER, J. (1957)

The law of initial value in neurology and psychiatry : facts and problems. *J. Nerv. Ment. Dis.*, 125, 73-86.

WILDER, J. (1962)

Basimetric approach (law of initial value) to biological rhythms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 98, 1211-1219.

WYATT, R. and TURSKY, B. (1969)

Skin potential levels in right- and left-handed males. *Psychophysiology*, 6, 133-137.

YAMAZAKI, K., TAJIMI, T., OKUDA, K. and NIIMI, Y. (1975)

Skin potential activity in rats, cats and primates (including man) : A phylogenetic point of view. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 89, 364-370.

YOKOTA, T., TAKAHASHI, T., KONDO, M. and FUJIMORI, B. (1959)

Studies on the diphasic wave form of the galvanic skin reflex. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 11, 687-696.

