

Contrôle cortical de l'activité des fuseaux neuromusculaires

Autor(en): **Vedel, J.P.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Medicales = Bollettino dell' Accademia Svizzera delle Scienze Mediche**

Band (Jahr): **27 (1971)**

PDF erstellt am: **29.05.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307874>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Contrôle cortical de l'activité des fuseaux neuromusculaires

J. P. VEDEL

A la suite des travaux de ECCLES et SHERRINGTON (1930) qui démontrèrent l'existence chez les mammifères d'une distribution bimodale des diamètres des fibres motrices dans les nerfs musculaires désafférentés, B. H. C. MATTHEWS (1933) puis O'LEARY et coll. (1935) furent les premiers à soupçonner le rôle fusimoteur du contingent de fibres motrices fines.

Les travaux de LEKSELL (1945) et de KUFFLER et coll. (1951) confirmèrent cette hypothèse en montrant que la stimulation sélective de ces fibres appelées fibres efférentes γ par LEKSELL (1945) et fibres fusimotrices par HUNT et PAINTAL (1958), entraîne une augmentation importante de la fréquence de décharge des terminaisons sensibles des fuseaux neuromusculaires, sans provoquer la contraction des fibres musculaires extrafusales.

En 1952, GRANIT et KAADA observent pour la première fois que des chocs électriques appliqués dans des structures nerveuses supraspinales sont susceptibles de modifier la décharge des fibres fusimotrices et des afférences fusoriales démontrant ainsi que l'activité des motoneurones γ , comme celle des motoneurones α , est soumise à un contrôle d'origine centrale.

Ces effets, qui se révélèrent par la suite indépendants de toute activité réflexe (ELDRED et coll. 1953) comme le prouve leur persistance après section des racines médullaires dorsales, ont été obtenus à partir de nombreuses structures supraspinales (formations réticulées, cervelet, noyau caudé, rhinencéphale) et notamment de certaines aires corticales.

GRANIT et KAADA (1952) et GRANIT (1955) constatent que la stimulation de l'aire motrice chez le chat est susceptible de déprimer ou de faciliter la décharge des motoneurones γ et des afférences fusoriales de la musculature contralatérale. Ces résultats sont confirmés en 1961 chez le chat et le singe par les travaux de MORTIMER et AKERT qui précisent que l'ensemble du cortex sensorimoteur (aires corticales pré- et postcentrales) peuvent être à l'origine de telles actions fusimotrices.

Contrôle cortical de l'activité des motoneurones γ dynamique et γ statique

En 1962, MATTHEWS démontre qu'il est possible de distinguer sur le plan

fonctionnel deux catégories de fibres γ . Cette subdivision établie en fonction des effets produits par la stimulation directe de fibres fusimotrices uniques sur l'activité des afférences fusoriales, permet de concevoir l'existence de motoneurones γ dynamique et de motoneurones γ statique susceptibles de moduler différemment l'activité des terminaisons sensibles primaires des fuseaux neuromusculaires.

La réponse de ces terminaisons aux étirements musculaires phasiques (sensibilité dynamique) est augmentée par la stimulation répétitive des fibres γ dynamique et diminuée par celles des fibres γ statique, tandis que leur décharge statique, lorsque le muscle est maintenu sous tension constante, est augmentée par la stimulation des deux types de fibres fusimotrices.

Outre leur importance propre, ces observations conduisent à reconsidérer et à préciser la nature du contrôle que les structures supraspinales exercent sur la fusimotricité et en conséquence sur la sensibilité des fuseaux neuromusculaires. On peut envisager, en effet, que l'activité de chaque type de fibre γ peut être modulée de façon différente par le système nerveux central.

Dans ce but, plusieurs auteurs ont repris au moyen de différentes techniques l'étude du contrôle cortical de la motricité fusoriale.

Chez le chat «pyramidal», c'est-à-dire chez l'animal ayant subi une lésion électrolytique transversale du tronc cérébral épargnant seulement les pédoncules cérébraux, FIDONE et PRESTON (1969) ont étudié les effets de stimulations répétitives du cortex périercuclé sur l'activité de fibres γ isolées par dilacération de rameaux nerveux d'un muscle fléchisseur et d'un muscle extenseur du pied.

Dans chacun des deux nerfs musculaires, ces auteurs ont observé que certaines fibres fusimotrices sont inhibées et d'autres facilitées par la stimulation corticale.

La répartition des deux types d'effets varie suivant qu'il s'agit d'un muscle extenseur ou d'un muscle fléchisseur et dans des proportions qui suggèrent, selon FIDONE et PRESTON, le rapprochement avec les données de BROWN et coll. (1965) et CROWE et MATTHEWS (1964b) sur la répartition respective des fibres γ dynamique et γ statique dans ces deux types de muscles comme le montre le tableau ci-dessous.

	Quotient de répartition des effets fusimoteurs inhibiteurs et facilitateurs d'origine corticale ¹	Quotient de répartition des fibres fusimotrices dynamiques et statiques ²
Muscle extenseur du pied	$\frac{\gamma \text{ facilité}}{\gamma \text{ inhibé}} = \frac{1}{1,86}$	$\frac{\gamma \text{ dynamique}}{\gamma \text{ statique}} = \frac{1}{2}$
Muscle fléchisseur du pied	$\frac{\gamma \text{ inhibé}}{\gamma \text{ facilité}} = \frac{1}{2,70}$	$\frac{\gamma \text{ dynamique}}{\gamma \text{ statique}} = \frac{1}{2 \text{ à } 3}$

¹ FIDONE et PRESTON 1969.

² BROWN et coll. 1965; CROWE et MATTHEWS 1964.

La similitude des rapports relatifs à chacun des deux groupes musculaires incite FIDONE et PRESTON à suggérer l'existence d'une relation directe entre les effets facilitateurs et inhibiteurs d'origine corticale et la nature dynamique ou statique de la population de fibres fusimotrices concernée.

Selon cette hypothèse, le cortex péri-crucien exercerait donc une action réciproque sur chaque catégorie de fibres γ , l'ensemble de ce contrôle supraspinal de la fusimotricité pouvant être schématisé de la façon suivante:

	γ statique	γ dynamique
Muscle extenseur	inhibition	facilitation
Muscle fléchisseur	facilitation	inhibition

On remarquera que l'influence corticale sur la fusimotricité statique s'exercerait dans un sens flexogène dominant comparable à celui que l'on obtient généralement sur la motricité α (cf. FIDONE et PRESTON 1969).

Chez le chat «pyramidal» également, YOKOTA et VOORHOEVE (1969) et YOKOTA (1969) ont étudié les effets de stimulations du cortex moteur sur la décharge des terminaisons sensitives primaires et secondaires des fuseaux neuromusculaires des muscles extenseurs du membre antérieur contralatéral.

L'augmentation de la décharge des terminaisons fusoriales secondaires observée dans ces conditions traduit apparemment l'existence d'une action corticale facilitatrice sur les motoneurones γ statique puisque seul ce type de fibres fusimotrices est susceptible de moduler, selon APPELBERG et coll. (1966), l'émission de ces récepteurs. Ayant obtenu par ailleurs, au cours des mêmes stimulations, une augmentation de la sensibilité dynamique des terminaisons fusoriales primaires, YOKOTA et VOORHOEVE concluent que le cortex moteur exerce également une action facilitatrice sur les motoneurones γ dynamique de ces mêmes muscles.

Chez le chat anesthésié au fluothane, nous avons étudié (VEDEL et MOUIL-LAC-BAUDEVIN 1969; VEDEL 1970) la modulation d'origine corticale de la décharge statique et de la sensibilité dynamique des terminaisons fusoriales primaires d'un muscle extenseur (soléaire) et d'un muscle fléchisseur (tibial antérieur) du pied.

Considérant seulement dans un premier temps la décharge fusoriale statique, nous avons pu obtenir par stimulation répétitive du cortex péri-crucien et en faisant varier progressivement le niveau d'anesthésie différents types d'effets fusimoteurs sur les propriocepteurs des deux muscles:

- effet réciproque sous anesthésie légère: diminution de la décharge fusoriale du muscle extenseur, facilitation de l'émission des terminaisons sensitives primaires du muscle fléchisseur (Fig. 1 A).
- effet facilitateur diffus sous anesthésie moyenne: augmentation concomitante des deux types d'émission (Fig. 1 B).

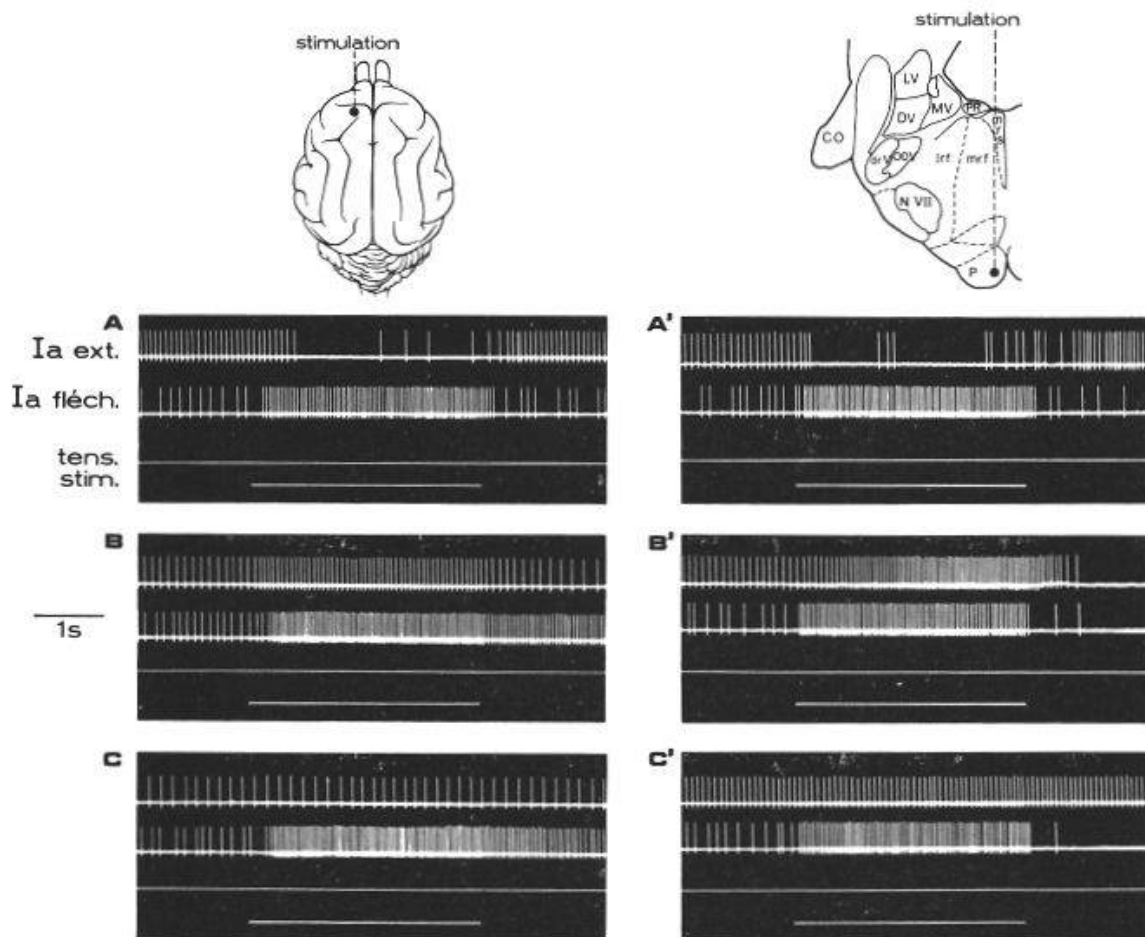


Fig. 1. Diminution ou augmentation de la décharge statique d'une terminaison fusoriale primaire du muscle soléaire (Ia ext.) et d'une terminaison fusoriale primaire du muscle tibial antérieur (Ia fléch.) consécutives à des stimulations du cortex sensorimoteur et du faisceau pyramidal contralatéraux selon le niveau d'anesthésie. La courbe commune des tensions des deux muscles (tens.) est enregistrée au moyen d'un transducteur unique. – A et A': effets des stimulations corticale et pyramidale sous anesthésie légère. B et B': effets des stimulations sous anesthésie moyenne. C et C': effets des stimulations sous anesthésie profonde. – Paramètres de stimulation: 110 c/sec, 0,2 msec, A: 4,8 V, B: 5 V, C: 6 V, A', B', C': 1,5 V. Vitesses de conduction des fibres afférentes: Ia ext. 94 m/sec, Ia fléch. 88 m/sec. L'emplacement de la cathode de stimulation sur le cortex et celui de l'extrémité des électrodes concentriques dans le faisceau pyramidal sont indiqués sur les schémas anatomiques.

- facilitation sélective de la décharge des terminaisons fusoriales primaires du muscle fléchisseur sous anesthésie profonde (Fig. 1 C).

L'étude des variations de la réponse des terminaisons fusoriales primaires à des étirements musculaires phasiques à vitesse constante au cours des mêmes stimulations a permis de préciser l'évolution de la sensibilité dynamique de ces récepteurs pendant les différents effets fusimoteurs définis précédemment. Nous avons pu constater ainsi que la dépression de la décharge statique des terminaisons fusoriales primaires du muscle extenseur s'accompagne généralement d'une réduction de la sensibilité dynamique (effet dépresseur, Fig. 2). Lorsque les stimulations corticales entraînent une facilita-

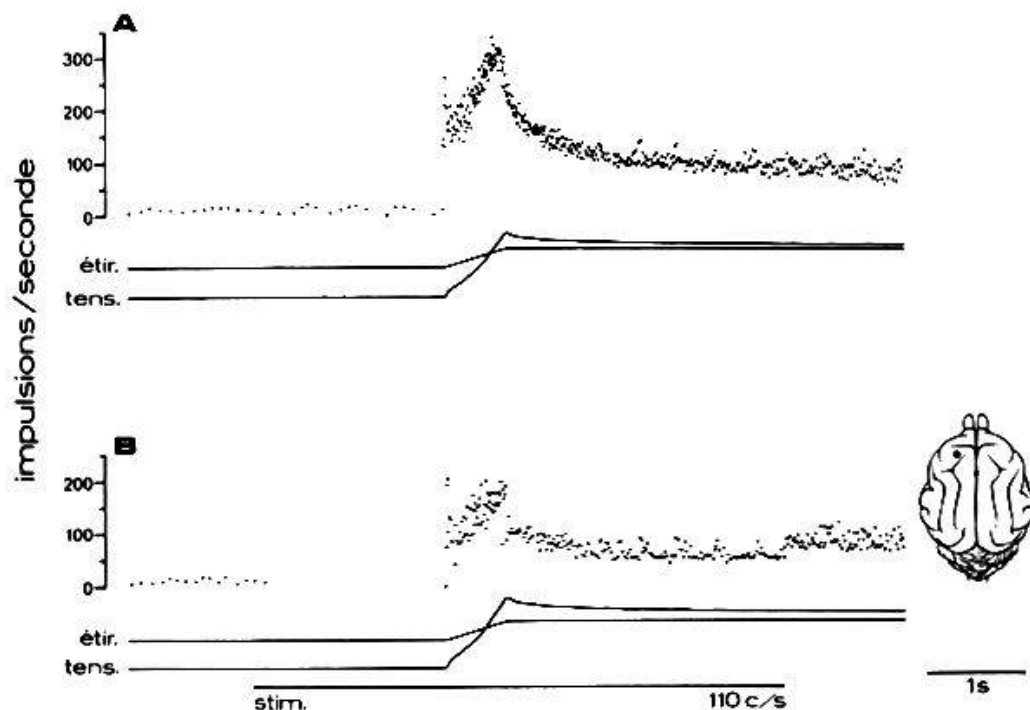


Fig. 2. Effet dépresseur. Diminution de la décharge statique et de la sensibilité dynamique d'une terminaison fusoriale primaire du muscle soléaire consécutive à une stimulation du cortex sensorimoteur contralatéral, appliquée sous anesthésie légère. - A: décharge statique et réponse de la terminaison à un étirement musculaire à vitesse constante en l'absence de stimulation. B: effets de la stimulation corticale. - Paramètres de stimulation: 110 c/sec; 0,3 msec; 5 V. Amplitude de l'étirement: 5 mm. Vitesse de conduction de la fibre afférente: 97 m/sec. L'emplacement de la cathode de stimulation est indiqué sur le schéma du cortex. La décharge de la terminaison fusoriale primaire est traduite en courbe de fréquence instantanée.

tion de la décharge statique des terminaisons primaires du muscle soléaire et du muscle tibial antérieur, elles provoquent simultanément, dans la plupart des cas, une augmentation (effet facilitateur dynamique, Fig. 3) et plus rarement une diminution (effet facilitateur statique, Fig. 4) de la sensibilité dynamique.

Comparées aux effets fusimoteurs obtenus par stimulation directe des fibres γ (MATTHEWS 1962; CROWE et MATTHEWS 1964 a, b; BESSOU et coll. 1968), ces observations suggèrent que dans notre préparation les stimulations du cortex sensorimoteur provoquent sous anesthésie légère une diminution de l'activité des motoneurones γ statique des muscles extenseurs et sous anesthésie plus profonde une facilitation de l'activité de leurs motoneurones γ dynamique et plus rarement de leurs motoneurones γ statique. Parallèlement et quel que soit le niveau d'anesthésie, les mêmes stimulations renforcent l'activité des motoneurones γ dynamique des muscles fléchisseurs et de façon moins régulière celle de leurs motoneurones γ statique.

Notons enfin que chez le singe, KOEZE (1968) a pu obtenir par stimulation du cortex moteur une diminution de l'activité des terminaisons fusoriales sensibles de muscles fléchisseurs du pied, indépendamment de toute con-

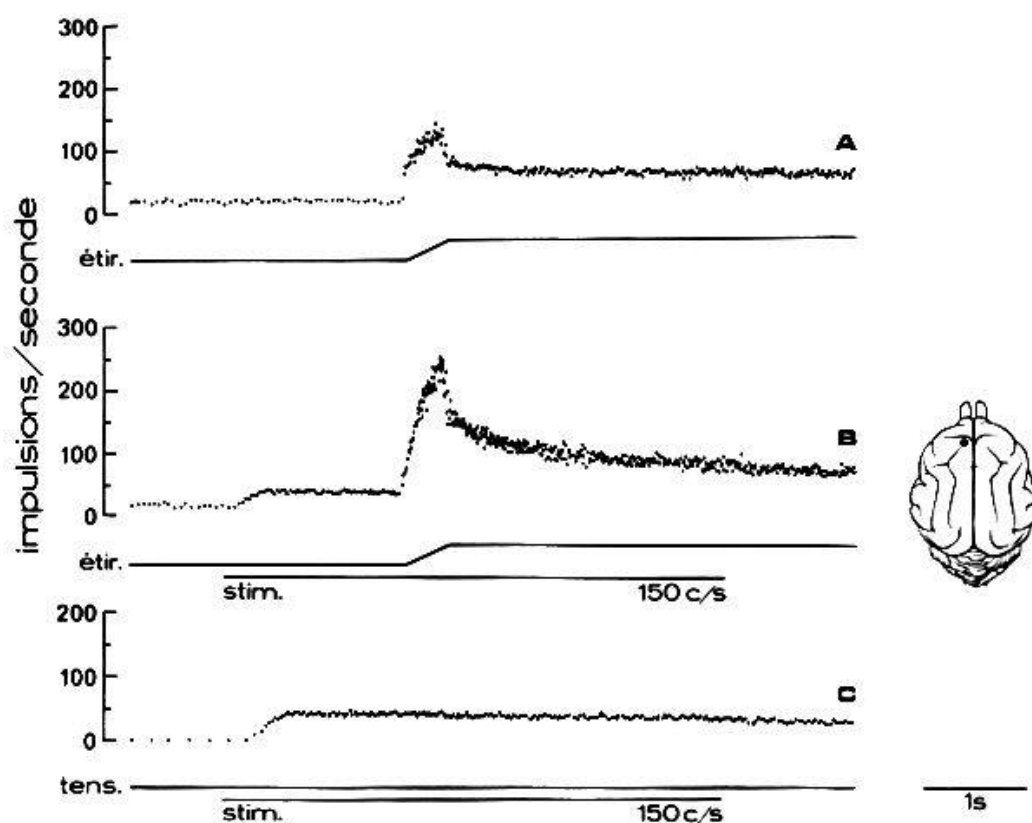


Fig. 3. Effet facilitateur dynamique. Augmentation de la décharge statique et de la sensibilité dynamique d'une terminaison fusoriale primaire du muscle soléaire consécutive à une stimulation du cortex sensorimoteur contralatéral. – A: réponse de la terminaison à un étirement musculaire à vitesse constante en l'absence de stimulation. B: réponse au même étirement pendant la stimulation corticale. C: effet de la stimulation sur la décharge statique de la terminaison (tension musculaire constante). – Paramètres de stimulation: 150 c/sec; 0,5 msec; 3 V. Amplitude de l'étirement: 3 mm. Vitesse de conduction de la fibre afférente: 93 m/sec. L'emplacement de la cathode de stimulation est indiqué sur le schéma du cortex. La décharge de la terminaison fusoriale primaire est traduite en courbe de fréquence instantanée.

traction. Selon cet auteur, l'évolution de la décharge statique et de la sensibilité dynamique au cours de cet effet pourrait traduire une inhibition de l'activité des motoneurones γ statique.

Rôle de la voie pyramidale dans le contrôle cortical de l'activité des motoneurones γ

De nombreux travaux permettent d'attribuer un rôle important au système pyramidal dans le contrôle de l'activité des fibres fusimotrices. Outre la localisation sur le cortex frontal des points de stimulation à l'origine d'effets fusimoteurs, dans des régions d'où partent de nombreuses fibres pyramidales, plusieurs auteurs ont pu provoquer des variations de la décharge des motoneurones γ ou des terminaisons fusoriales sensibles en stimulant directement au niveau bulbaire cette voie corticospinale (GRANIT et KAADA 1952; KATO et coll. 1964; LAURSEN et WIESENDANGER 1966).

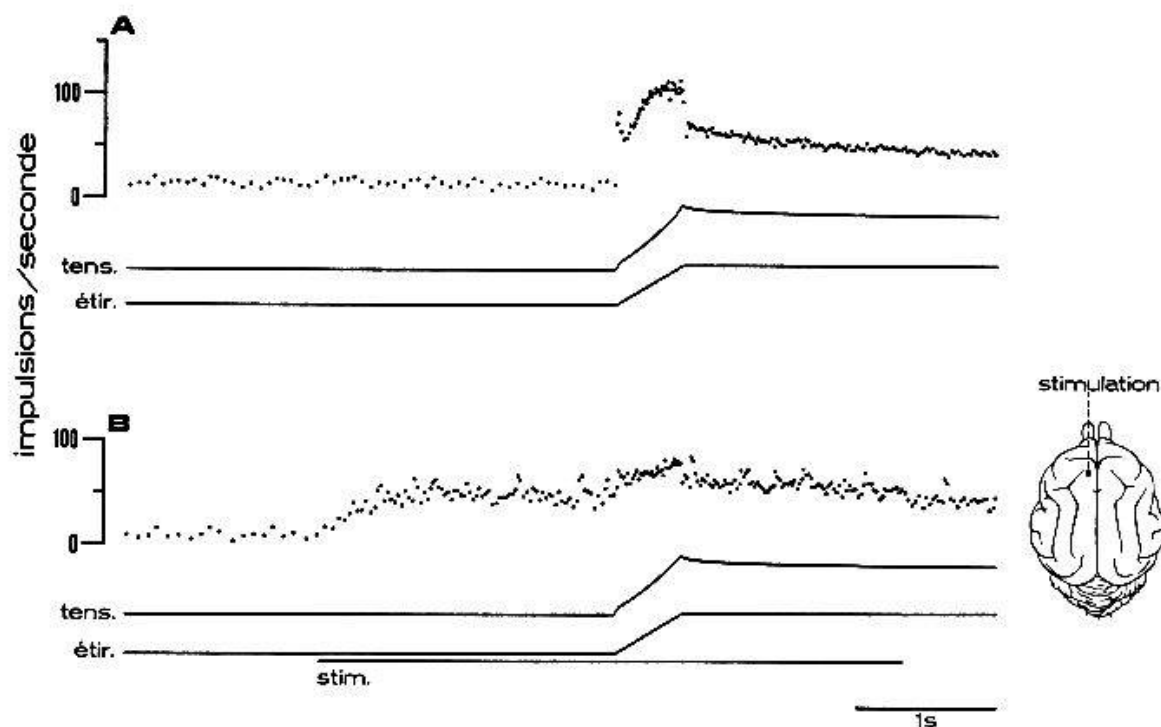


Fig. 4. Effet facilitateur statique. Augmentation de la décharge statique et diminution de la sensibilité dynamique d'une terminaison fusoriale primaire du muscle tibial antérieur consécutives à une stimulation du cortex sensorimoteur contralatéral. - A: décharge statique et réponse de la terminaison à un étirement musculaire à vitesse constante en l'absence de stimulation. B: effet de la stimulation corticale. - Paramètres de stimulation: 90 c/sec; 0,3 msec; 6 V. Amplitude de l'étirement: 4 mm. Vitesse de conduction de la fibre afférente: 101 m/sec. L'emplacement de la cathode de stimulation est indiqué sur le schéma du cortex. La décharge de la terminaison fusoriale primaire est traduite en courbe de fréquence instantanée.

Par ailleurs, les observations de FIDONE et PRESTON (1969) et de YOKOTA et VOORHOEVE (1969) chez l'animal «pyramidal» ne laissent aucun doute quant à la nature de la voie responsable de la transmission des effets corticaux obtenus dans cette préparation.

Rappelons enfin que chez l'animal sous fluothane (VEDEL et MOUILLAC-BAUDEVIN 1969) nous avons pu reproduire les actions fusimotrices d'origine corticale par stimulation directe de la pyramide bulbaire (Fig. 1 A', B', C', Fig. 5 C) et les supprimer par lésion électrolytique de cette même voie corticospinale (Fig. 5 D).

L'existence d'un contrôle pyramidal de la fusimotricité n'exclut pas la possibilité d'actions corticales sur les motoneurones γ par l'intermédiaire d'autres voies efférentes. Nous manquons d'information sur les voies extrapyramidales d'expression des influences corticales sur les fuseaux neuromusculaires. Relativement peu de travaux ont été consacrés à cette question. On peut rappeler néanmoins que dans notre préparation, nous avons pu mettre en évidence des modifications de la décharge des terminaisons fusoriales primaires du muscle soléaire par stimulation des aires corticales visuelle et auditive (VEDEL et BAUDEVIN 1967; VEDEL 1970). Ces effets persistent après

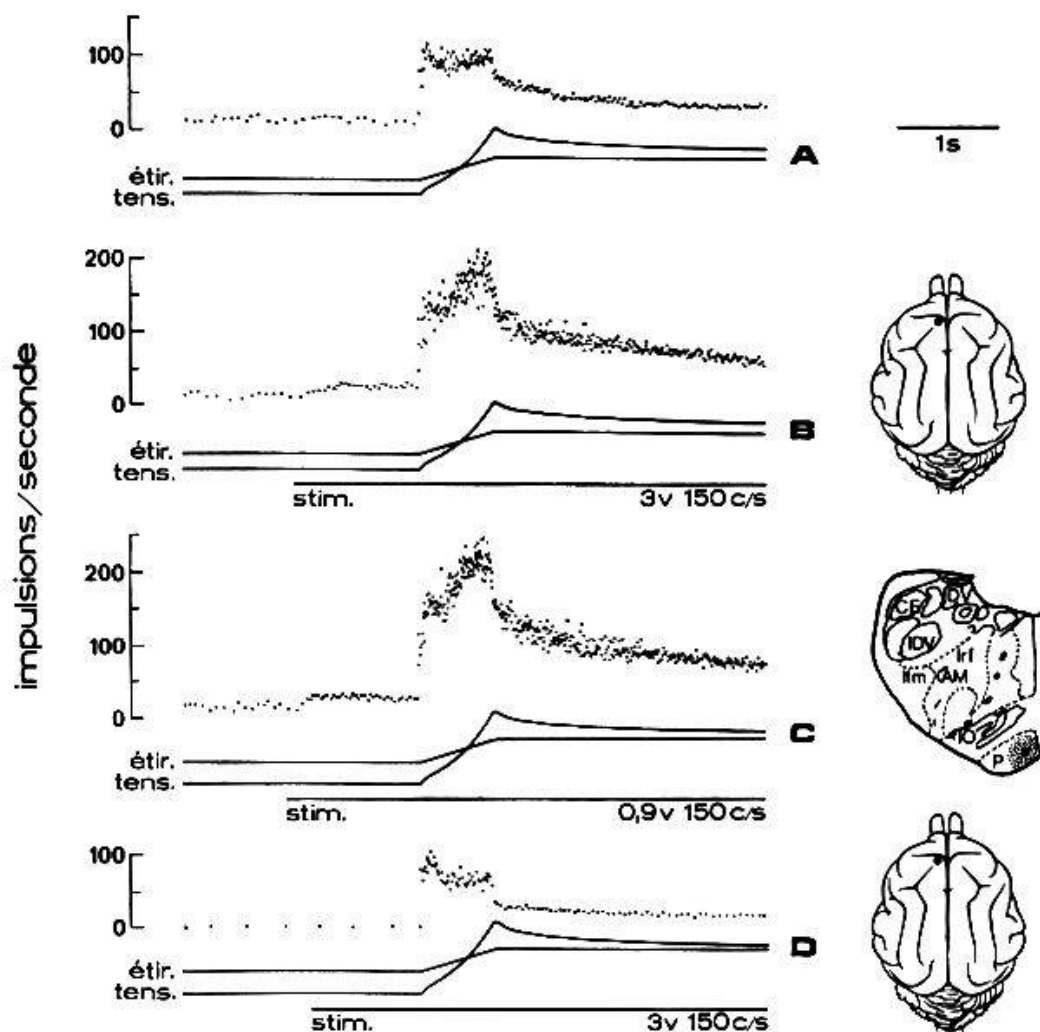


Fig. 5. Effet facilitateur dynamique de la décharge d'une terminaison fusoriale primaire du muscle soléaire produit par la stimulation du cortex sensorimoteur et du faisceau pyramidal. Conséquences d'une lésion du faisceau pyramidal sur l'effet fusimoteur d'origine corticale. — A: décharge statique et réponse de la terminaison à un étirement musculaire à vitesse constante en l'absence de stimulation. B: effet de la stimulation corticale. C: effet de la stimulation pyramidale. D: effet de la stimulation corticale après électrocoagulation du faisceau pyramidal. — Paramètres de stimulation: B et D: 150 c/sec; 0,5 msec; 3 V; C: 150 c/sec; 0,5 msec; 0,9 V. Amplitude de l'étirement: 5 mm. Vitesse de conduction de la fibre afférente: 107 m/sec. L'emplacement de la cathode de stimulation est indiqué sur les schémas du cortex. Sur le schéma anatomique d'une coupe de bulbe, la zone ombrée autour du point de stimulation dans la pyramide représente l'étendue de la lésion électrolytique. La décharge de la terminaison fusoriale primaire est traduite en courbe de fréquence instantanée.

électrocoagulation du faisceau pyramidal et se traduisent par une augmentation de la décharge statique et une diminution de la sensibilité dynamique des terminaisons fusoriales primaires qui rappellent celles obtenues par stimulation directe des fibres fusimotrices statiques.

D'autres arguments plaident également en faveur de l'existence d'un contrôle cortical extrapyramidal des motoneurones γ tel que les effets fusimoteurs obtenus par APPELBERG et coll. (APPELBERG 1962; APPELBERG et

KOZARY 1963; APPELBERG et MOLANDER 1967) à partir du noyau rouge qui constitue, du moins chez le chat, un relais corticospinal important.

Des expériences de lésions médullaires et supraspinales ont conduit récemment VAN DER MEULEN et GHEZ (1970) à considérer l'existence d'un contrôle cortical bilatéral de la fusimotricité par l'intermédiaire de trois voies efférentes: corticospinale, corticorubrospinale, corticoréticulospinale. Ces auteurs suggèrent qu'un tel système présente un facteur de sécurité pour la commande motrice du fait qu'une ou deux de ces voies pourraient éventuellement suppléer les fonctions de la troisième.

Discussion

S'il est difficile à partir de l'ensemble des travaux précédents de définir un schéma précis de l'action corticale sur la fusimotricité, les résultats obtenus dans différentes conditions expérimentales semblent démontrer néanmoins que le cortex sensorimoteur est susceptible de moduler l'activité des deux types de motoneurones γ . Il apparaît de plus que les actions fusimotrices d'origine corticale peuvent être différentes en ce qui concerne d'une part les motoneurones γ des muscles fléchisseurs et des muscles extenseurs (effets réciproques) et d'autre part les motoneurones γ dynamique et γ statique d'un même groupe musculaire.

De telles actions sur la fusimotricité impliquent que le cortex contrôle très précisément toutes les propriétés sensorielles des fuseaux neuromusculaires, ce qui lui permet en conséquence de moduler les fonctions spinales et supraspinales auxquelles participent les afférences de ces propriocepteurs.

Les théories classiques relatives au rôle des fuseaux neuromusculaires suggèrent différentes hypothèses quant à la signification fonctionnelle d'un contrôle cortical de la fusimotricité.

Selon KUFFLER et HUNT (1952), on peut tout d'abord supposer que l'action du cortex sur les motoneurones γ préserve les fuseaux neuromusculaires des déformations mécaniques consécutives à la contraction et assure ainsi une continuité de l'information proprioceptive quel que soit l'état du muscle.

MERTON (1950, 1951, 1953) propose d'attribuer aux fuseaux neuromusculaires le rôle de détecteur d'écart dans un servo-mécanisme permettant de maintenir par voie réflexe la longueur du muscle à une valeur donnée. Le principe de ce servo-mécanisme peut être schématisé de la façon suivante (MATTHEWS 1964): longueur musculaire initiale—étirement musculaire—excitation des terminaisons fusoriales primaires—excitation monosynaptique des motoneurones α du même muscle—contraction musculaire—retour à la longueur musculaire initiale.

Ainsi que le fait remarquer MATTHEWS (1964), ce mécanisme tend à maintenir le muscle à une longueur bien déterminée, mais on peut envisager que l'action de la fusimotricité lui permet de s'adapter à des conditions différentes. Une augmentation de la décharge des motoneurones γ renforce l'émission des terminaisons fusoriales primaires et provoque par voie réflexe

une contraction entraînant un raccourcissement du muscle jusqu'à ce que l'activité des terminaisons primaires retrouve sa valeur initiale. La longueur finale du muscle est dans ce cas inférieure à sa valeur initiale. Une diminution de l'activité des motoneurones γ permettrait au contraire d'amener le muscle à une longueur supérieure à sa longueur de départ.

Par ses facultés d'analyse et d'intégration d'une part et son influence sur la fusimotricité d'autre part, le cortex pourrait déterminer, selon la situation, la longueur musculaire à maintenir par l'intermédiaire du servo-mécanisme proposé par MERTON.

Au cours d'une action motrice volontaire, on peut également envisager que le cortex pyramidal puisse moduler différemment la sensibilité fusoriale de chaque muscle en fonction de son rôle mécanique: par l'intermédiaire des motoneurones γ dynamique il faciliterait les propriétés sensorielles dynamiques des terminaisons fusoriales des muscles directement impliqués dans le mouvement et favoriserait au contraire par l'intermédiaire des motoneurones γ statique l'information de type tonique provenant de la musculature qui assure un support postural à l'activité motrice phasique.

En dehors de son incidence sur les activités réflexes médullaires qui dépendent des propriocepteurs musculaires, le contrôle cortical des neurones fusimoteurs se révèle enfin comme un mécanisme de modulation de projections sensorielles supraspinales (PHILIPPS 1969). En effet, il apparaît de plus en plus qu'en dehors de leurs actions réflexes médullaires les afférences fusoriales transmettent leurs informations aux structures nerveuses supraspinales et notamment à certaines aires corticales (ALBE-FESSARD et coll. 1965; AMASSIAN et BERLIN 1958; OSCARSSON et ROSEN 1963; LANDGREN et SILFVENIUS 1969; PHILLIPS et coll. 1970).

Le cortex sensorimoteur semble ainsi constituer avec les fuseaux neuromusculaires une véritable boucle fonctionnelle puisqu'il est susceptible de contrôler l'activité de ces propriocepteurs dont il reçoit par ailleurs des informations. On peut supposer de ce fait que le cortex sensorimoteur entretient et module l'activité du mécanisme d'estimation permanente de l'état du muscle que constituent les projections corticales des fuseaux neuromusculaires, les informations transmises par ce mécanisme permettant au cortex d'ajuster ou de réajuster son action sur les motoneurones α .

Un système de régulation par voie corticale serait évidemment plus lent que par voie spinale puisque les projections ascendantes relaient plusieurs fois, mais permettrait par contre l'analyse de l'information proprioceptive nécessaire à la réorganisation correcte de la commande motrice.

En ce qui concerne les mécanismes de régulation du mouvement, il est possible que la notion d'une mise en jeu anticipée de la fusimotricité par rapport à la mise en jeu des motoneurones α soit particulièrement importante. On peut supposer en effet que l'efficacité du système proprioceptif dans de telles fonctions dépend d'une préparation des terminaisons fusoriales sensibles à répondre aux stimulations mécaniques dynamiques dès le début des variations de longueur des muscles.

On rejoint ici le problème très discuté (cf. MATTHEWS 1964) de l'indépendance possible des contrôles centraux des motoneurones α et γ . Cette hypothèse, basée notamment sur le fait que le seuil d'apparition des phénomènes fusimoteurs au cours des stimulations supraspinales est souvent inférieur au seuil d'activation des motoneurones α et sur la possibilité, selon GRANIT et coll. (1955), d'obtenir simultanément par ablation ou refroidissement du lobe antérieur du cervelet chez le chat décérébré, une augmentation de l'activité des motoneurones α et une diminution de l'activité des motoneurones γ , n'a pas reçu dans les travaux récents de confirmation décisive.

Les travaux de HENNEMAN et coll. (1965 a, b; SOMJEN et coll. 1965) offrent cependant une alternative aux hypothèses faisant appel à l'existence de deux voies anatomiquement différentes.

Ces auteurs ont montré en effet qu'il existe un rapport entre la taille des motoneurones et leur sensibilité aux processus excitateurs et inhibiteurs d'origine réflexe et centrale. Dans la grande majorité des cas, les motoneurones sont d'autant plus excitables que leur taille est petite, leur susceptibilité à l'inhibition étant au contraire directement proportionnelle à leur taille. Si ces lois établies sur les motoneurones α peuvent être appliquées aux motoneurones γ , on conçoit que sous l'action d'influences centrales identiques les deux types de motricité seront mis en jeu différemment. Ces lois pourraient notamment justifier la différence de seuil d'apparition des effets fusimoteurs et des contractions musculaires au cours des stimulations supraspinales et permettent de concevoir que sous l'action d'influx facilitateurs d'origine centrale les motoneurones γ peuvent être mis en jeu avant les motoneurones α .

KOEZE et coll. (1968) ont observé dans ce sens que des stimulations répétitives du cortex sensorimoteur chez le singe sont susceptibles de provoquer des séquences motrices au cours desquelles on obtient une augmentation de la décharge des terminaisons fusoriales sensibles précédant l'apparition d'une contraction musculaire.

Résumé

Dès 1952, GRANIT et KAADA démontrèrent l'existence d'un contrôle supraspinal de l'activité des motoneurones γ qui innervent spécifiquement les fuseaux neuromusculaires chez les mammifères.

L'étude des effets de stimulations corticales électriques sur la décharge des fibres γ et des afférences fusoriales a fait l'objet, notamment ces dernières années, de nombreux travaux qui permettent d'attribuer au cortex sensorimoteur des fonctions fusimotrices complexes dont il est difficile actuellement de donner un schéma d'ensemble précis.

Il apparaît, néanmoins, que les structures corticales sont susceptibles d'exercer des influences de nature différente (inhibition-facilitation) sur les motoneurones γ d'un muscle extenseur et d'un muscle fléchisseur de même que sur les motoneurones γ statique et γ dynamique d'un même groupe musculaire.

Des observations résultant de techniques expérimentales différentes (lésion électrolytique et stimulation directe des pyramides bulbaires, préparation «pyramidale») confèrent au système pyramidal un rôle important dans la modulation de l'activité des fuseaux neuromusculaires sans exclure cependant l'existence d'actions corticales sur les motoneurones γ par voies extrapyramidales.

Les théories classiques sur le rôle des fuseaux neuromusculaires, les propriétés des fibres fusimotrices dynamiques et statiques et les projections supraspinales des afférences fusoriales suggèrent différentes hypothèses quant à la signification fonctionnelle d'un contrôle cortical de l'activité des motoneurones γ .

Zusammenfassung

GRANIT und KAADA wiesen 1952 die supraspinale Kontrolle der γ -Motoneurone nach, welche die intrafusalen Fasern der Muskelspindeln bei den Säugetieren innervieren. Das Studium der kortikalen Reizeffekte auf die Entladung der γ -Fasern und der Spindelafferenzen ist in den letzten Jahren in vielen Arbeiten weitergeführt worden. Es geht daraus hervor, dass die sensomotorische Rinde eine komplexe fusimotorische Funktion ausübt, die sich aber vorläufig nicht in einem einfachen Schema aufzeigen lässt. Es scheint immerhin, dass die kortikalen Strukturen einen differenzierenden Einfluss auf die Extensor- und die Flexormotoneurone einerseits und auf die statischen und dynamischen γ -Motoneurone andererseits ausüben können. Elektrolytische Läsionen und direkte elektrische Stimulation der bulbären Pyramide zeigen, dass die Pyramidenbahn eine wichtige Mittlerrolle spielt, obwohl auch extrapyramidale Einflüsse keineswegs ausgeschlossen sind.

Riassunto

Già nel 1952 GRANIT e KAADA dimostrarono l'esistenza di un controllo sopraspinale dell'attività dei motoneuroni γ che innervano specificamente i fasci neuromuscolari dei mammiferi.

Lo studio degli effetti provocati dalle stimolazioni corticali elettriche sulla scarica della fibre γ e delle afferenze fusoriali è stato l'oggetto, specie negli ultimi anni, di numerosi lavori che permettono di attribuire alla corteccia sensorimotorica delle funzioni fusimotrici complesse, di cui è difficile attualmente di dare uno schema d'assieme preciso.

Sembra pertanto che le strutture corticali siano suscettibili di esercitare delle influenze di natura differente (inibizione-facilitazione) sui motoneuroni γ di un muscolo estensore e di uno flessore, come pure sui motoneuroni γ statici e γ dinamici di uno stesso gruppo muscolare.

Le osservazioni che risultano dall'applicazione di tecniche sperimentali differenti (lesioni elettrolitiche e stimolazione diretta delle piramidi bulbari, preparazione «piramidale»), attribuiscono al sistema piramidale un ruolo importante nella modulazione dell'attività dei fasci neuromuscolari, senza

pertanto escludere l'esistenza di azioni corticali sui motoneuroni γ mediante le vie extrapiramidali.

Le teorie classiche sulla funzione dei fasci neuromuscolari, le proprietà delle fibre fusimotrici dinamiche e statiche, come pure le proiezioni sopra-spinali delle afferenze fusiformi, suggeriscono differenti ipotesi sull'importanza funzionale di un controllo corticale dell'attività dei motoneuroni γ .

Summary

Since 1952 GRANIT and KAADA have demonstrated the existence of a supraspinal control of the activity of the γ motoneurons which innervate specifically the neuromuscular spindles in mammals.

The study of the effects of electric cortical stimulation on the discharge of the γ fibres and of the spindle afferents has been the object, in recent years, of numerous publications which permit us to attribute to the sensorimotor cortex some complex spindle functions for which it is difficult to give a precise scheme of the whole.

It is nevertheless apparent that the cortical structures are capable of exerting some influences of different nature (inhibition – facilitation) on the γ motoneurons of an extensor muscle and of a flexor muscle, as well as on the static γ motoneurons and the dynamic γ motoneurons of the same muscular group.

Some observations resulting from different experimental techniques (electrolytic lesions and direct stimulation of the bulbary pyramide, «pyramidal» preparation) indicate for the pyramidal system an important role in the modulation of the activity of the neuromuscular spindles, without excluding meanwhile the existence of cortical actions on the γ motoneurons by extra-pyramidal path.

The classical theories on the role of the neuromuscular spindles, the properties of the spindle fibres, both dynamic and static, and the supraspinal projections of the spindle afferents suggest different hypotheses on the functional significance of a cortical control of the activity of the γ motoneurons.

ALBE-FESSARD D., LIEBESKIND J. et LAMARRE Y.: Projection au niveau du cortex somatomoteur du singe d'afférences provenant des récepteurs musculaires. C. R. Acad. Sci. (Paris) 261, 3891–3894 (1965).

AMASSIAN V. E. et BERLIN L.: Early projection of large muscle afferents from forelimb of cat to somatosensory cortex. Fed. Proc. 17, 3 (1958).

APPELBERG B.: The effect of electrical stimulation of nucleus ruber on the gamma motor system. Acta physiol. scand. 55, 150–159 (1962).

APPELBERG B., BESSOU P. et LAPORTE Y.: Action of static and dynamic fusimotor fibres on secondary endings of cat's spindles. J. Physiol. (Lond.) 185, 160–171 (1966).

APPELBERG B. et KOSAKY I. Z.: Excitation of flexor fusimotor neurones by electrical stimulation in red nucleus. Acta physiol. scand. 59, 445–453 (1963).

APPELBERG B. et MOLANDER C.: A rubro-olivary pathway. I. Identification of a descending system for control of the dynamic sensitivity of muscle spindles. Exp. Brain Res. 3, 372–381 (1967).

- BESSOU P., LAPORTE Y. et PAGES B.: Frequencygrams of spindle primary endings elicited by stimulation of static and dynamic fusimotor fibres. *J. Physiol. (Lond.)* 196, 47-64 (1968).
- BROWN M. C., CROWE A. et MATTHEWS P. B. C.: Observations on the fusimotor fibres of the tibialis posterior muscle of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* 177, 140-159 (1965).
- CROWE A. et MATTHEWS P. B. C.: The effects of stimulation of static and dynamic fusimotor fibres on the response to stretching of the primary endings of muscle spindles. *J. Physiol. (Lond.)* 174, 109-131 (1964a).
- CROWE A. et MATTHEWS P. B. C.: Further studies of static and dynamic fusimotor fibres. *J. Physiol. (Lond.)* 174, 132-151 (1964b).
- ECCLES J. C. et SHERRINGTON C. S.: Numbers and contraction values of individual motor units examined in some muscles of the limb. *Proc. roy. Soc. B* 106, 326-357 (1930).
- ELDRED E., GRANIT R. et MERTON P. A.: Supraspinal control of the muscle spindles and its significance. *J. Physiol. (Lond.)* 122, 498-523 (1953).
- FIDONE S. J. et PRESTON J. B.: Patterns of motor cortex control of flexor and extensor cat fusimotor neurons. *J. Neurophysiol.* 32, 103-115 (1969).
- GRANIT R.: Die Aktivierung der Muskelspindeln vom motorischen Cortex der Katze. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 260, 193-196 (1955).
- GRANIT R., HOLMGREN B. et MERTON P. A.: The two routes for excitation of muscle and their subservience to the cerebellum. *J. Physiol. (Lond.)* 130, 213-224 (1955).
- GRANIT R. et KAADA B. R.: Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in cat. *Acta physiol. scand.* 27, 130-160 (1952).
- HENNEMAN E., SOMJEN G. et CARPENTER D. O.: Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.* 28, 560-580 (1965 a).
- HENNEMAN E., SOMJEN G. et CARPENTER D. O.: Excitability and inhibibility of motoneurons of different sizes. *J. Neurophysiol.* 28, 599-620 (1965 b).
- HUNT C. C. et PAINTAL A. S.: Spinal reflex regulation of fusimotor neurones. *J. Physiol. (Lond.)* 143, 195-212 (1958).
- KATO H., TAKAMURA H. et FUJIMORI B.: Studies on effects of pyramid stimulation upon flexor and extensor motoneurons and gamma motoneurons. *Jap. J. Physiol.* 14, 34-44 (1964).
- KOEZE T. H.: The independance of corticomotoneuronal and fusimotor pathways in the production of muscle contraction by cortex stimulation. *J. Physiol. (Lond.)* 197, 87-106 (1968).
- KOEZE T. H., PHILLIPS C. G. et SHERIDAN J. D.: Thresholds of cortical activation of muscle spindles and alpha motoneurons of the baboon's hand. *J. Physiol. (Lond.)* 195, 419-450 (1968).
- KUFFLER S. W. et HUNT C. C.: The mammalian small-nerve fibres: a system for efferent nervous regulation of muscle spindle discharge. *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* 30, 24-47 (1952).
- KUFFLER S. W., HUNT C. C. et QUILLIAM J. P.: Function of medullated small-nerve fibres in mammalian ventral roots: efferent muscle spindle innervation. *J. Neurophysiol.* 14, 29-54 (1951).
- LANDGREN S. et SILFVENIUS H.: Projection to cerebral cortex of group 1 muscle afferents from the cat's hind-limb. *J. Physiol. (Lond.)* 200, 353-372 (1969).
- LAURSEN A. M. et WIESENDANGER M.: Pyramidal effect on alpha and gamma motoneurons. *Acta physiol. scand.* 67, 165-172 (1966).
- LEKSELL L.: The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibers to skeletal muscle. *Acta physiol. scand.* 10, 84 p. (1945).
- MATTHEWS P. B. C.: Nerve endings in mammalian muscle. *J. Physiol. (Lond.)* 78, 1-53 (1933).
- MATTHEWS P. B. C.: The differentiation of two types of fusimotor fibre by their effects on the dynamic response of muscle spindle primary endings. *Quart. J. exp. Physiol.* 47, 324-333 (1962).

- MATTHEWS P. B. C.: Muscle spindles and their motor control. *Physiol. Rev.* **44**, 219-288 (1964).
- MERTON P. A.: Significance of the silent period of muscles. *Nature (Lond.)* **166**, 733-734 (1950).
- MERTON P. A.: The silent period in a muscle of the human hand. *J. Physiol. (Lond.)* **144**, 183-198 (1951).
- MERTON P. A.: Speculations on the servo-control of movement: The spinal cord. *Ciba Foundation Symposium*, p. 247-260. Churchill, London 1953.
- MORTIMER E. M. et AKERT K.: Cortical control and representation of fusimotor neurons. *Amer. J. phys. Med.* **40**, 228-247 (1961).
- O'LEARY J., HEINBECKER P. et BISHOP G. H.: Analysis of function of a nerve to a muscle. *Amer. J. Physiol.* **110**, 636-658 (1935).
- OSCARSSON O. et ROSEN I.: Projection to cerebral cortex of large muscle spindle afferent in fore-limb nerves of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* **169**, 924-945 (1963).
- PHILLIPS C. G.: Motor apparatus of the baboon's hand. *Proc. roy. Soc. B* **173**, 141-174 (1969).
- PHILLIPS C. G., POWELL T. P. S. et WIESENDANGER M.: Projection from low-threshold muscle afferents of hand and forearm to area 3a of baboon's cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **210**, 59-60 P (1970).
- SOMJEN G., CARPENTER D. O. et HENNEMAN E.: Response of motoneurons of different sizes to graded stimulation of supraspinal centers of the brain. *J. Neurophysiol.* **28**, 958-965 (1965).
- VAN DER MEULEN J. P. et GHEZ C.: The effect of stimulation of the cerebral cortex on alpha and gamma motor units in cat hindlimb. *Arch. ital. Biol.* **108**, 538-563 (1970).
- VEDEL J. P.: Etude de la régulation de la sensibilité des fuseaux neuromusculaires par les structures nerveuses centrales chez le chat. Thèse, Université d'Aix-Marseille, 165 p., 1970.
- VEDEL J. P. et BAUDEVIN J.: Effets de la stimulation des aires corticales visuelle et auditive sur les sensibilités dynamique et statique des terminaisons fusorales primaires chez le chat. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **264**, 741-744 (1967).
- VEDEL J. P. et MOUILLAC-BAUDEVIN J.: Contrôle pyramidal de l'activité des fibres fusimotrices dynamiques et statiques chez le chat. *Exp. Brain Res.* **10**, 39-63 (1970).
- YOKOTA T.: Pyramidal control of fusimotor neurons in cat. Thèse, Hokkaido (Japon), 135 p., 1969.
- YOKOTA T. et VOORHOEVE P. E.: Pyramidal control of fusimotor neurons supplying extensor muscles in the cat's forelimb. *Exp. Brain Res.* **9**, 96-116 (1969).

Adresse de l'auteur: Dr J. P. Vedel, C.N.R.S. I.N.P. 4, 31 chemin J. Aiguier, 13 Marseille 9^e, France.