

Observations sur l'organisation fonctionnelle du cortex moteur chez le chat

Autor(en): **Buser, P.**

Objektyp: **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): **16 (1960)**

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307459>

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.

Centre de Physiologie nerveuse, CNRS et Laboratoire de Neurophysiologie comparée,
Faculté des Sciences de Paris

Observations sur l'organisation fonctionnelle du cortex moteur chez le chat¹

Par P. Buser

Introduction. Il est probable que la physiologie cérébrale doit aux expériences de stimulation corticale de *Fritsch et Hitzig* (1870), de *Hitzig* (1874) et de *Ferrier* (1874) ses premières données précises. Nombreux sont ceux qui, à l'exemple des auteurs précédents, et par la même méthode, s'attachèrent à délimiter les aires électromotrices de l'écorce chez l'homme (*Foerster*, 1936; *Penfield et Boldrey*, 1937; *Scarff*, 1940), les primates (*Grünbaum et Sherrington*, 1901; *Leyton et Sherrington*, 1917; *C. et O. Vogt*, 1953) et, moins fréquemment il faut le dire, les carnivores (*Garol*, 1942).

Il fut alors assez vite considéré comme acquis que l'aire la plus excitable, donc motrice « par excellence », coïncidait plus ou moins précisément, en topographie, avec le contour de l'aire précentrale 4, définie par *Brodman* (1909), caractérisée, on le sait, par les grandes cellules pyramidales de Betz, et représentant, d'autre part, (*Holmes et May*, 1909; *Levin et Bradford*, 1938; *Lassek*, 1942; *Gobbel et Liles*, 1945) la zone d'origine d'une partie importante des fibres constituant le tractus pyramidal.

Ces travaux furent complétés d'observations – par nature moins analytiques, mais non moins essentielles – relatives aux déficits moteurs, après ablations extensives du cortex moteur chez le chat ou le chien, (*Goltz*, 1874; *Schaltenbrand et Cobb*, 1930; *Lebedinskaia et Rosenthal*, 1935; *Magoun et Ranson*, 1938), ou le singe (*Kennard*, 1938; *Woolsey et Bard*, 1943; *Hines*, 1943; *Denny Brown*, 1950), ou après section des pyramides, chez le rat (*Barron*, 1934), le chien et le chat (*Langworthy*, 1928; *Tower*, 1935; *Marshall*, 1936; *Liddell et Phillips*, 1944), ou le singe (*Tower et Hines*, 1935; *Denny Brown*, 1950)².

¹ Les diverses recherches décrites ici ont bénéficié d'une aide partielle de l'Office for Scientific Research of the Air Research and Development Command, U.S. Air Force, attribuée par son Service européen sous contrat AF 61 (052) 103.

² Pour les références plus anciennes relatives à ce rappel, consulter en particulier *Lassek* (1947); *Penfield et Rasmussen* (1955).

Il apparut d'ailleurs bientôt que la conception «unitaire» d'une aire motrice, individualisée par son architecture et son organisation, était trop simple, et que des zones susceptibles d'évoquer des mouvements limités ou dont l'ablation provoquait des troubles moteurs pouvaient être identifiées ailleurs (voir *Travis* et *Woolsey*, 1956): sur la face médiane tout d'abord où se situe une aire motrice supplémentaire (*Penfield* et *Welsh*, 1949, *Woolsey* et collab., 1952), au niveau également d'une partie tout au moins du cortex sensoriel somesthésique, dont les composantes fonctionnelles – aires somatiques I et II – venaient d'être identifiées (*Garol*, 1942; *Kennard* et *McCulloch*, 1943; *Sugar*, *Chusid* et *French*, 1948; *Welker* et collab., 1957).

Entre temps, en effet, s'étaient développées les explorations électrophysiologiques. Bien que celles-ci aient été avant tout, pour l'écorce, consacrées à l'analyse de la topographie sensorielle primaire (contour et organisation fine des aires de projection visuelle, acoustique ou somesthésique), on compte un certain nombre de travaux relatifs à l'organisation du système pyramidal (en particulier chez le chat). Nous leur devons, parmi d'autres résultats, une description précise des composantes de la décharge pyramidale provoquée par stimulation de l'écorce (*Patton* et *Amassian*, 1952, 1954), une délimitation de la zone motrice pyramidale précisant celle apportée par les méthodes anciennes (*Woolsey* et *Chang*, 1948; *Corriol* et *Maffre*, 1952; *Lance* et *Manning*, 1954; *Landau*, 1956), ou enfin une connaissance de certaines parmi les caractéristiques fonctionnelles des cellules de Betz (*Phillips*, 1956 a, 1956 b; *Li*, 1959).

A côté de ces analyses entreprises avec des méthodes variées et qui furent souvent très poussées d'ailleurs, il y avait place pour une investigation plus directement centrée sur la signification fonctionnelle du cortex moteur. Déjà, *Leyton* et *Sherrington* (1917) avaient pu insister sur le rôle «intégrateur» de cette aire corticale, et divers auteurs s'étaient-ils, dans cette même perspective, interrogés quant aux modalités de sa mise en jeu par des incitations sensorielles, mise en jeu qui pourrait en particulier conduire à l'émission d'une décharge efférente pyramidale. En somme, on pouvait se préoccuper des conditions et du mécanisme d'une activation «réflexe» du tractus pyramidal, activation qui témoignerait d'un aspect du rôle intégrateur du cortex moteur.

Sans doute, *Adrian* et *Moruzzi* (1939) furent-ils les premiers à aborder ce type de problème par la méthode oscilloscopique; on connaît leurs résultats relatifs à la modulation, chez le chat, de l'activité des pyramides par les rythmes spontanés de l'écorce, comme aussi la mise en évidence de décharges pyramidales «réflexes» à la stimulation somesthésique.

Certains auteurs précisèrent ultérieurement ces corrélations entre activité de l'écorce et activité pyramidale (*Whitlock* et collab., 1953; *Calma* et collab., 1954), tandis que d'autres analysèrent les modifications de l'excitabilité du cortex moteur – ou sa mise en jeu – par des incitations corticipètes d'origine périphérique (*Wall* et collab., 1953; *Patton* et *Amassian*, 1960), ou centrale (*Arduini* et *Whitlock*, 1953; *Brookhart* et *Zanchetti*, 1956; *Branch* et *Martin*, 1958; *Li*, 1956 a et b; *Parma* et *Zanchetti*, 1956).

Les observations que nous nous proposons de rapporter ici relèvent de la même préoccupation, notre problème ayant été précisément celui des corrélations, afférent-éfférent («input-output»), au niveau du cortex moteur et des propriétés «intégratrices» que l'on pourrait éventuellement rattacher à ces processus de réverbération.

Les résultats qui vont être exposés, et qui furent obtenus dans notre laboratoire, sont le fruit d'un travail commun, pour lesquels ont compté avant tout les efforts de nos collaborateurs que nous tenons expressément à citer ici pour les remercier³: Mme *A. Roger*, Mlles *H. Franchel* et *A. Rougeul*, MM. *P. Ascher*, *P. Borenstein*, *J. Bruner* et *M. Imbert*.

Techniques

Ce travail a été effectué sur le chat, soit en préparation «aiguë», et alors ou bien anesthésié au chloralose, ou bien curarisé (*Flaxedil*)⁴ après dissipation d'une anesthésie transitoire à l'éther et placé sous respiration artificielle, soit en préparation «chronique» d'animal libre soumis, soit simplement à l'observation, soit au dressage, et porteur, dans un certain nombre de cas, d'électrodes implantées à demeure.

Il n'est pas de notre objet de détailler ici les diverses techniques adoptées dans les expériences «aiguës» et dont la plupart, d'ailleurs classiques, ont été décrites antérieurement⁵. Ce sont celles de l'exploration oscillographique, pour laquelle un matériel standard est utilisable, tout au moins pour les dérivations par électrodes de faible impédance (électrodes d'exploration superficielle ou de stéréotaxie). Les explorations ou stimulations souscorticales sont en particulier effectuées par électrodes bipolaires, isolées sauf à l'extrémité et introduites stéréotaxiquement, soit selon les coordonnées standard *Horsley-Clarke* (pour les niveaux thalamiques ou mésencéphaliques), soit pour l'analyse du tractus pyramidal, au niveau pontique selon un plan incliné à 50° par rapport à la verticale.

Dans le cas d'explorations par microélectrodes – micropipettes de verre confectionnées selon la technique courante⁵ – un étage changeur d'impédance précède la chaîne d'amplification.

Dans toutes ces expériences, les stimuli sensoriels utilisés sont brefs: éclairs intenses pour la stimulation lumineuse, clics pour la stimulation acoustique, et pour la stimulation somesthésique, chocs électriques appliqués à la patte par deux aiguilles intro-

³ Les collaborations techniques de Mmes *Combes* et *Laplante*, de Mlles *Giacobini* et *Giraud* nous ont été précieuses et nous les en remercions également ici.

⁴ Gracieusement offert par la maison *Specia* que nous tenons à remercier ici.

⁵ Nous renvoyons en particulier le lecteur aux articles suivants: *Buser* et *Ascher* (1960), *Buser* et *Imbert* (1961).

duites dans les plans sous-cutanés⁶. En cas de stimulations électriques des centres, on utilisait des chocs rectangulaires, dont l'intensité, la durée et la fréquence étaient contrôlées.

Nous ferons plusieurs fois appel ici à un autre groupe d'expériences qui a traité à l'analyse du comportement «volontaire». Ces recherches s'effectuent en soumettant l'animal à une tâche du type alimentaire moteur, le chat étant dressé à appuyer sur un levier pour obtenir sa nourriture, lors de l'application d'une série de stimuli brefs visuels ou acoustiques (conditionnement se rapprochant de celui de «type II» de *Konorski*, 1948). Les modalités d'exécution de ce mouvement volitionnel se prêtent à diverses évaluations – en particulier de sa latence par rapport au début de la séquence des signaux – selon des méthodes qui ont été détaillées ailleurs⁷.

Des ablations corticales ont d'autre part été réalisées dans diverses conditions, intéressant soit l'aire motrice, soit d'autres territoires de l'écorce; elles étaient toujours effectuées par succion sous-piale ménagée, en assurant au mieux l'hémostase. De plus, lorsqu'elles étaient faites en expérimentation aiguë, l'enregistrement n'était repris qu'après une attente de plusieurs heures.

Résultats

Cet exposé comportera, brièvement envisagés, deux aspects relatifs à l'organisation fonctionnelle du cortex moteur: une étude, tout d'abord, des afférences sensorielles qui s'y projettent, et des décharges pyramidales que celles-ci peuvent susciter en retour; un examen, ensuite, de documents relatifs à l'organisation hodologique de ces afférences vers le cortex moteur.

A. Projections sensorielles vers le cortex moteur et décharges pyramidales

I. Etude «macrophysiologique»⁸

Dans ce type d'expériences (*Buser et Ascher*, 1960), on recueille simultanément l'activité d'un cortex moteur d'une part, et celle du tractus pyramidal correspondant de l'autre (tractus ipsilatéral, puisque la dérivation s'effectue en avant de la décussation).

1. Sur l'*animal sous chloralose*, un tel dispositif laisse aisément apparaître le fait essentiel que le cortex moteur, comme aussi le tractus pyramidal, développent des réponses à l'application d'un stimulus de l'une quelconque des modalités utilisées: lumière, son (fig. 1) ou stimulus somesthésique (fig. 2). De plus, la comparaison des deux événements, cortical et pyramidal, révèle leur quasi-concomitance et laisse supposer que le premier est l'antécédent causal du second.

⁶ Ce travail ne comporte aucune tentative de dissociation des diverses «sous-modalités» somesthésiques.

⁷ Voir *Buser et Rougeul* (1961).

⁸ Il est commode de désigner ainsi une exploration effectuée à l'aide d'électrodes de gros calibre dérivant une activité de masse, par opposition, bien entendu, à l'analyse «microphysiologique» où des microélectrodes recueillent des activités unitaires.

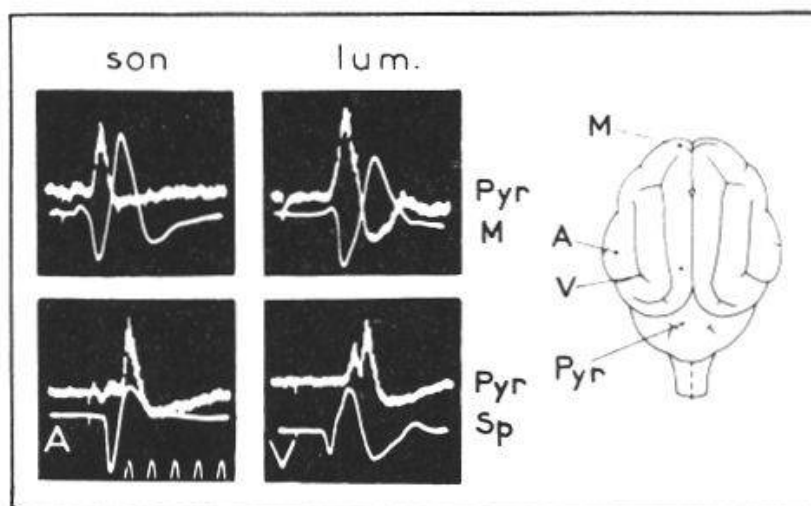


Fig. 1. Comparaison entre activités pyramidales et réponses corticales pour la lumière et le son. – Etude simultanée pour la lumière et le son de la décharge pyramidale (Pyr), de la réponse motrice (M) et de la réponse primaire (Sp) correspondante (acoustique A ou visuelle V). Dérivations repérées sur la figurine. Temps: 50 c/s. Amplitude: 100 μ V pour la pyramide, 200 μ V pour le cortex. (D'après Buser et Ascher, 1960).

Considérant tout d'abord les réponses corticales motrices à la *lumière et au son*, elles se distinguent nettement des activités de projection primaires par leur plus longue durée (l'étalement en particulier de leur composante initiale) et leur plus grande latence. Quant aux décharges pyramidales, elles offrent l'aspect d'un groupement monophasique d'influx, dont la latence est effectivement du même ordre que celle des réponses corticomotrices correspondantes (au degré de précision de nos enregistrements).

Divers tests nous ont d'autre part confirmé que ces activités pyramidales enregistrées ici résultaient d'une émission suscitée au niveau du cortex moteur par les messages afférents qui l'atteignent: l'élimination définitive (ablation) ou transitoire – par application d'un agent dépressif à action réversible – du cortex moteur abolit ces décharges pyramidales; à l'inverse, un traitement local de cette même aire par la strychnine, et qui exalte on le sait les réponses évoquées, accroît également les décharges.

Une confrontation du même ordre dans le cas des réponses à la *stimulation somesthésique* laisse apparaître une complexité supplémentaire. Tout d'abord, et conformément aux observations également faites par Patton et Amassian (1960), il apparaît qu'un choc somesthésique unilatéral détermine une réponse dans les deux pyramides, ipsi- et contralatérales. Corrélativement, l'exploration au niveau cortical permet de retrouver, à côté des foyers de réponses du cortex somesthésique I dont l'organisation somatotopique est bien connue (projections séparées de la patte antérieure et de la patte postérieure contralatérales), un foyer «moteur» plus antérieur, précédemment signalé par Albe-Fessard et Rougeul (1958), et qui est dépourvu de spécificité somatotopique puis-

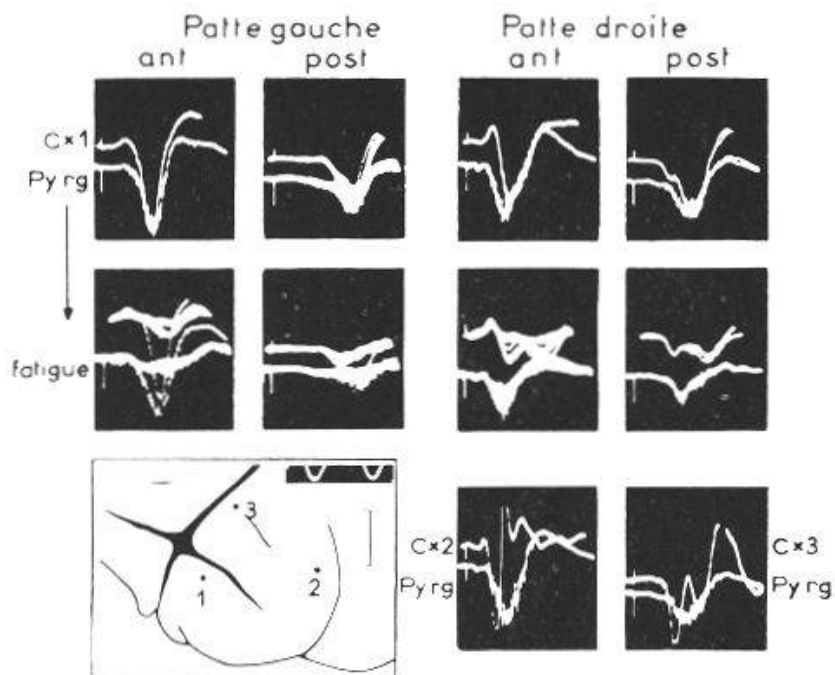


Fig. 2. Réponses des pyramides et du cortex sensorimoteur à la stimulation somesthésique. — Exploration simultanée de la pyramide gauche et du cortex gauche, en région motrice pour les deux premières lignes (foyer moteur en 1), en région somatique de la patte contralatérale antérieure (point 2) ou de la patte contralatérale postérieure (point 3) sur les deux clichés du bas. Entre la première et la seconde ligne, stimulation répétitive, ayant entraîné une dépression des deux activités, corticale et pyramidale. Sur la ligne 2, où chaque cliché résulte de tracés superposés, noter le maintien d'une composante précoce plus résistante pour les stimulations contralatérales (voir texte). Temps: 50 c/s. (Buser et Ascher, 1960).

que le même point répond à la stimulation des 4 pattes (fig. 2). Topographiquement, le foyer «moteur» coïncide plus ou moins avec celui des réponses visuelles et acoustiques. Considérant les phénomènes plus en détail, il apparaît que, pour un tractus pyramidal donné, la latence et l'allure de ses réponses au choc somesthésique dépendent du côté stimulé (ipsi- ou contralatéral). Concluant finalement d'une confrontation détaillée (et complexe) des réponses corticales et pyramidales pour la stimulation de divers points du corps (les 4 pattes), il nous a semblé raisonnable d'admettre que tout à la fois le cortex moteur et le cortex somesthésique participaient, chacun «pour son compte», à l'émission d'une décharge d'influx pyramidaux. Ce résultat ne faisait d'ailleurs que confirmer l'idée, développée par un certain nombre d'auteurs (voir *Lance et Manning*, 1954), d'une extension du contour de départ du tractus pyramidal au cortex somatique I et II, (ce dernier étant reconnu comme une aire motrice accessoire par *Garol*, 1942)⁹.

⁹ Etant donné la dominance contralatérale de l'émission à partir du cortex somesthésique, c'est l'aire somatique I qui semble avant tout devoir être mise en cause. Ce point reste toutefois à préciser.

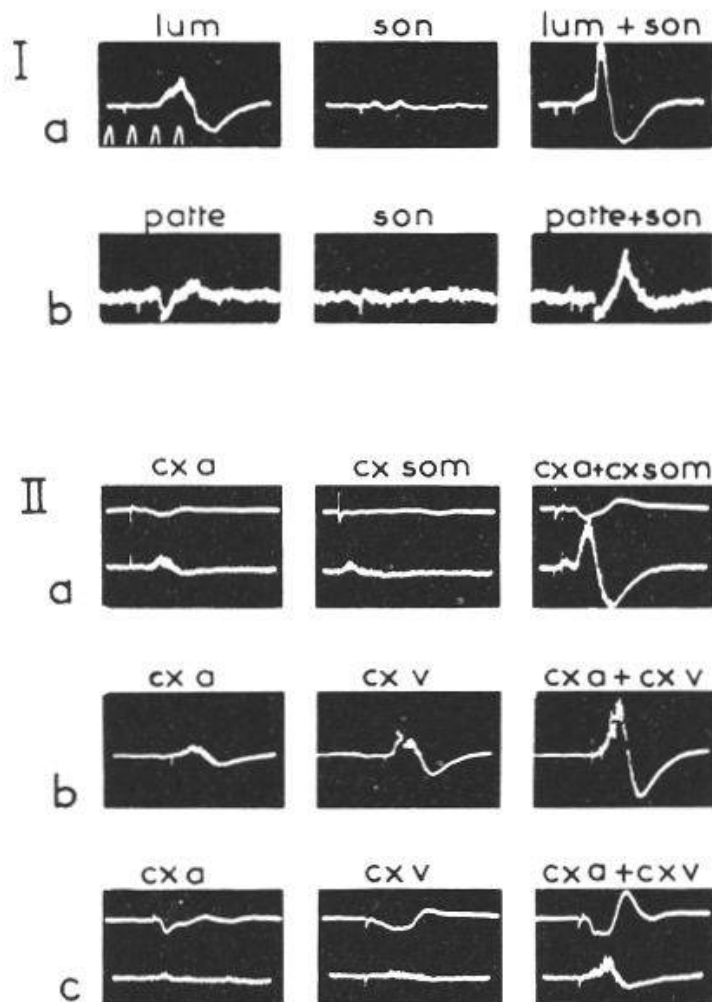


Fig. 3. Exemples divers de facilitations de la réponse pyramidale par combinaison, en I, de stimulations périphériques et, en II, de stimulations électriques corticales. — cxa, cxv: stimulations du cortex acoustique ou visuel ipsilatéral; cxsom: stimulation du cortex somesthésique contralatéral. En IIa et IIc: dérivations simultanées sur le cortex moteur et la pyramide ipsilatérale. Parallélisme des évolutions sur l'un et l'autre tracés. Temps en Ia, valable pour l'ensemble: 50 c/s. (Buser et Ascher, 1960).

Enfin, une particularité — essentielle à notre sens — des décharges pyramidales, et également des réponses corticales qui leur correspondent, est l'existence d'interactions dynamiques entre effets de stimulations de modalités différentes associées à faible intervalle: c'est ainsi que, par exemple, l'application en succession d'une lumière brève et d'un son bref aboutit à une décharge pyramidale largement supérieure, en amplitude, à la simple somme des décharges que susciterait chaque stimulus fourni isolément (intervalle optimum: 15 à 25 ms). Cette analyse de l'activité pyramidale permet en somme de mettre en évidence, dans son mécanisme d'élaboration, des processus de «*facilitation intermodale*» ou hétérosensorielle extrêmement nets et relativement importants (fig. 3, I et fig. 14, B).

2. Dans d'autres conditions expérimentales, et toujours en analyse

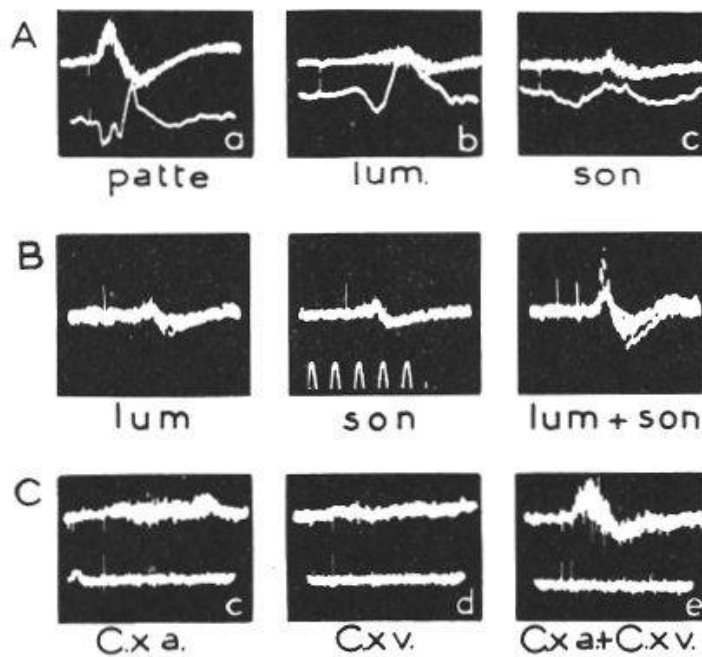


Fig. 4. Réponses pyramidales et corticales chez le chat non anesthésié. — A: réponses aux stimulations périphériques (choc électrique à la patte, éclair, clic). Tracé supérieur: pyramide; tracé inférieur: cortex moteur correspondant. B: tracé pyramidal; effet facilitateur de l'association son-lumière. C: stimulations électriques du cortex acoustique (cxa) et visuel (cxv) peu efficaces isolément. Leur combinaison (cxa + cxv) a provoqué une décharge importante. Dérivation dans les deux pyramides; seule, aux intensités utilisées, la pyramide ipsilatérale est activée. A et B: préparations curarisées. C: encéphale isolé. Temps: 50 c/s. (Buser et Ascher, 1960).

par «macroélectrodes», le principe des résultats précédents reste valable, bien que, de toute évidence, l'absence de l'effet exaltateur du chloralose soit une des causes déterminantes de la moindre amplitude des phénomènes alors observés tant sur le cortex que dans la pyramide.

C'est ainsi que sur l'animal aigu, curarisé et non anesthésié (fig. 4 a), comme aussi sur l'animal libre de contrainte (et même en l'absence de conditions particulières d'apprentissage) (fig. 5), des réponses sensorielles au son et à la lumière peuvent être recueillies au niveau du cortex sigmoïde. Néanmoins ces réponses ont cette fois une variabilité qui rend leur obtention plus délicate. Il est net en particulier que leur amplitude varie, comme celle de la plupart des potentiels évoqués corticaux, avec les caractéristiques de l'activité électrocorticale spontanée. Ces oscillations d'amplitude sont en outre incontestablement plus importantes que celles des réponses évoquées primaires; elles suivent par contre d'assez près le sort des activités du cortex «associatif» (Buser et Borenstein, 1959). On peut ainsi noter, lorsque le tracé spontané est très «activé», c'est-à-dire ne comporte que des rythmes rapides, une forte réduction d'amplitude, ou même la disparition complète de ces réponses corticomotrices, alors que concomitamment les réponses primaires ne subissent

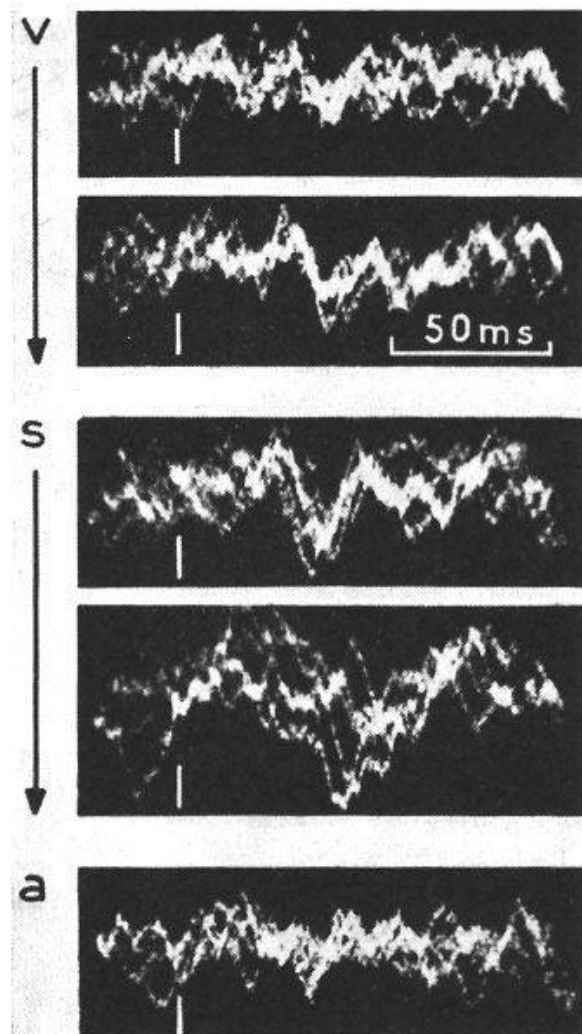


Fig. 5. Réponses à la stimulation lumineuse brève, recueillies au niveau du cortex moteur chez un chat non contraint (et en absence de toute épreuve particulière de conditionnement). — En v, l'animal était vigile et attentif; en s, il paraissait somnolent; en a, quasi-absence de réponses pendant une réaction d'orientation due à une situation nouvelle (première installation de l'animal dans la cage de conditionnement).
Chaque cliché représente la superposition de cinq tracés successifs.

guère qu'une atténuation limitée, touchant en particulier leurs phases tardives. A l'inverse, lors du développement de rythmes électrocorticaux plus lents, des réponses évoquées motrices peuvent s'observer aisément.

Chez l'animal aigu non narcotisé, de telles modifications électrographiques — tracé tantôt « activé », tantôt « plus lent » — sont susceptibles de caricaturer en quelque sorte des variations du niveau de vigilance, passage d'un état « d'éveil » à un état de « somnolence ».

Chez l'animal non contraint, par contre, elles peuvent correspondre à des situations psychologiques qui, pour être variées, sont toutefois beaucoup mieux identifiables. C'est ainsi que des circonstances très diverses permettent de susciter, chez un animal libre (à électrodes implantées),

une réaction d'activation, accompagnée d'une disparition des réponses sensorielles frontales à des stimuli brefs appliqués pendant la même période; certaines de ces conditions sont classiques: celles qui provoquent une «orientation» de l'animal devant une situation nouvelle (premiers débuts d'un apprentissage) ou sous l'effet d'un stimulus inattendu (appel) (fig. 5 v et a). D'autres nous sont apparues plus précisément liées à la réalisation du mouvement «volontaire» dans nos expériences de conditionnement alimentaire moteur.

Chez un animal dressé en effet à actionner un levier lors de l'application d'une suite de signaux brefs, visuels ou acoustiques, on peut analyser, d'une part, l'activité électrocorticale spontanée recueillie en un ou plusieurs points de l'écorce, d'autre part, les potentiels évoqués au niveau du cortex moteur et du cortex primaire correspondant au signal. On constate alors une suite de modifications caractéristiques des phénomènes électriques recueillis (fig. 6).

a) A l'installation du premier signal peut facultativement survenir une première réaction d'activation du tracé – d'autant moins nette que l'animal est mieux habitué aux stimuli.

La «latence» du mouvement, mesurée en nombre de signaux (à raison de 1 à 2 par seconde) qui le précèdent, étant variable, en général de 3 à 10, les réponses corticales frontales aux premiers de ces signaux sont bien développées (même lorsque le tracé spontané a témoigné d'une première activation limitée).

b) Immédiatement avant la séquence des mouvements qui aboutira au geste d'appui, se dessine une franche désynchronisation du tracé spontané¹⁰, souvent particulièrement nette au niveau cortical antérieur et qui s'accompagne alors d'une disparition de ces mêmes potentiels évoqués frontaux.

c) L'évolution des réponses primaires au signal n'est pas parallèle à celle des réponses frontales. Leur amplitude se maintient pratiquement inchangée lorsque disparaît le potentiel du cortex moteur. C'est ultérieurement, pendant la prise de nourriture, qu'elles pourront facultativement disparaître, pour des raisons qui n'ont pas été clarifiées jusqu'ici¹¹.

Quant aux tracés «d'ondes lentes», ils peuvent correspondre, soit à un état de simple «relaxation» – non hypnique –, soit, au cours du conditionnement, au développement d'une inhibition interne pavlovienne

¹⁰ Peut être homologue du blocage du «rythme en arceau» décrit chez l'homme (Jasper et Penfield, 1949; Gastaut, 1952).

¹¹ Il pourrait cette fois s'agir d'un blocage «centrifuge» du type de celui invoqué par Hernandez-Peon et collab., 1957.

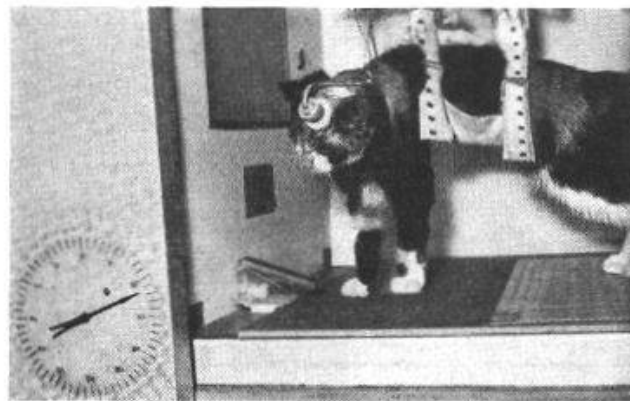
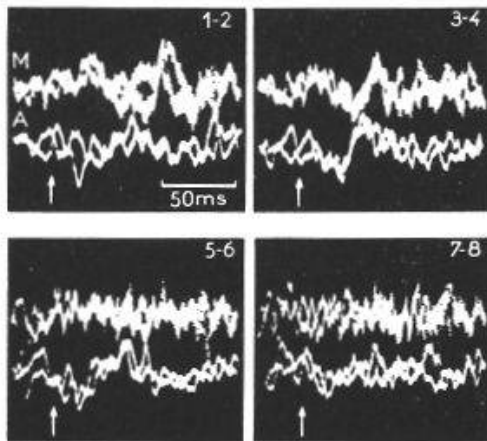
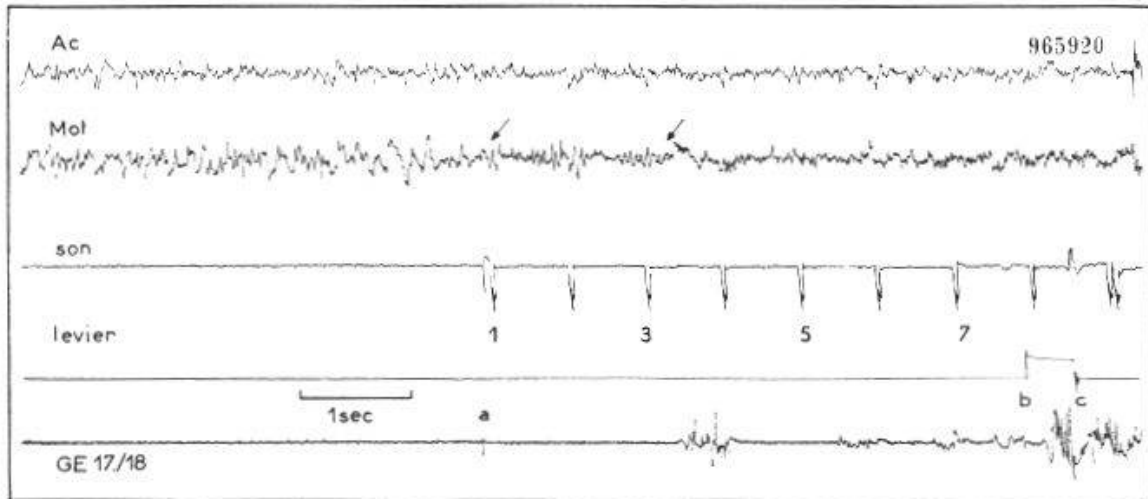


Fig. 6. Figures recueillies immédiatement avant un appui conditionné du levier (patte antérieure gauche) chez un chat, au cours du conditionnement alimentaire-moteur. — Enregistrements simultanés sur scripteur à plume et sur oscillographe. — *Tracés sur scripteur*: De haut en bas, 1: activité électrique du cortex acoustique droit, 2: du cortex moteur droit, 3: signaux conditionnant (pips brefs), 4: levier, 5: activité recueillie dans le muscle trapèze gauche. — *Tracés oscillographiques*: Enregistrements simultanés des réponses évoquées du cortex moteur (M) et acoustique (A) aux 8 pips successifs ayant ici précédé l'appui conditionné. Superposition sur chaque cliché de réponses à 2 signaux consécutifs. — *En a* (scripteur): début des signaux. L'animal n'effectuera son appui qu'en *b-c* (au 8e stimulus). — *Noter*: Existence (selon flèches) d'une première activation du tracé du cortex moteur à peu près concomitante du début des signaux et d'une seconde, accompagnant un premier mouvement de l'animal (rotation de la tête). — Réponses motrices au son visibles pour les 4 premiers stimuli; disparition de celles-ci en 5 et 6 (phase préparatoire au mouvement non visible sur le tracé de scripteur); maintien, jusqu'à ce stade, des réponses du cortex acoustique. En 7 et 8: réduction de ces dernières. — A droite, vue du dispositif expérimental (Rougeul et Buser, non publié).

(application d'un stimulus négatif, expérience d'extinction, etc.) (Rougeul, 1958).

Pour ce qui est des décharges pyramidales enfin, elles peuvent également être recueillies en absence d'anesthésie sur la préparation curarisée (fig. 4 A) et, fait en quelque sorte plus surprenant, sur l'animal non

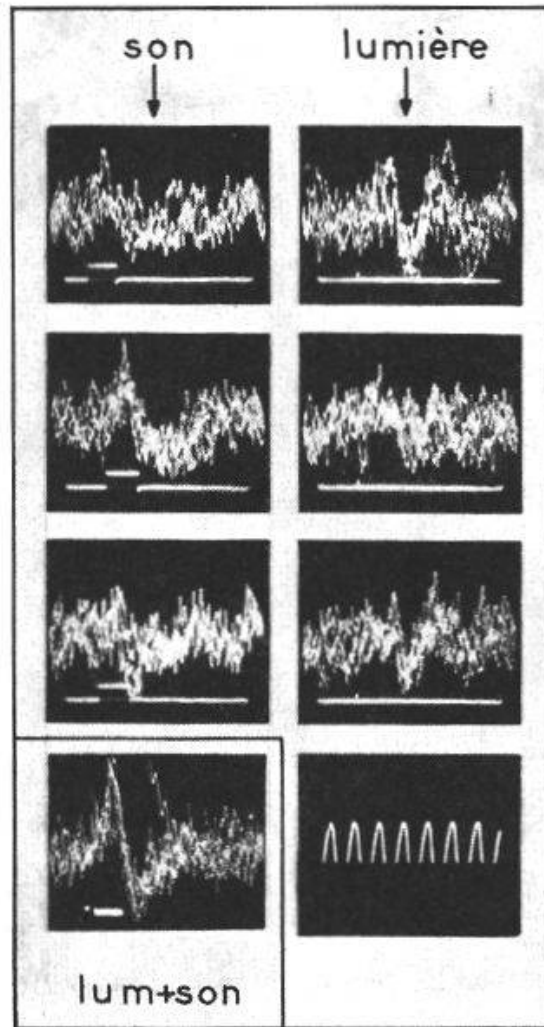


Fig. 7. Réponses recueillies au niveau de la pyramide pontique gauche, chez un chat non contraint et vigile (mais non particulièrement attentif). — On note les artéfacts sur la seconde trace de chaque cliché; à gauche, l'artéfact est celui du son (qui est un «pip» bref), à droite, celui de l'éclair. Cliché inférieur de gauche: réponse résultant de l'application des 2 stimuli en succession. Chaque cliché est la superposition de trois réponses successives. Temps: 50 c/s.

contraint (fig. 7). Par surcroît, de telles décharges offrent également des facilitations intermodalitaires relativement nettes dans un cas (fig. 4 B) comme dans l'autre (fig. 7). Cette fois, néanmoins, la corrélation entre l'activité pyramidale et le tracé électrocortical apparaît plus complexe et, dans nos expériences, encore incomplètement précisée. Nous n'en ferons pas état ici (voir discussion p. 370).

II. Etude «microphysiologique»

Les résultats précédents appelaient un second groupe d'analyses, qui confirmerait l'existence d'afférences de divers types sensoriels au niveau de neurones du cortex moteur. On verra que cette étude, qui a effectivement corroboré certaines parmi les données précédentes, a en outre permis de préciser, dans plus de détails, quelques points relatifs à la

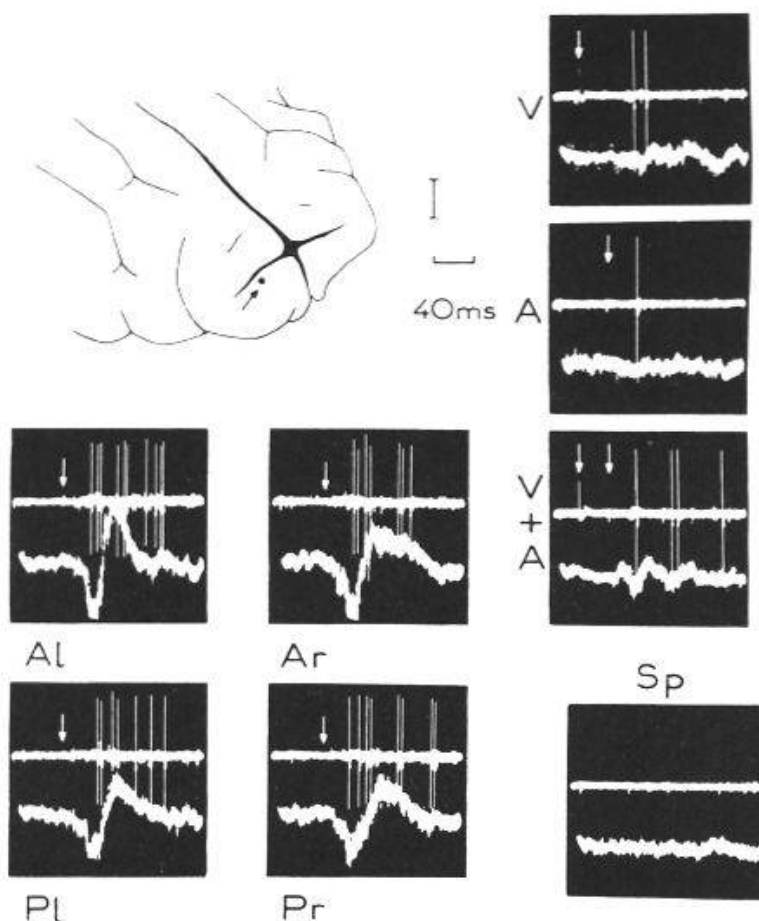


Fig. 8. Exemple de neurone polysensoriel, rencontré au voisinage du sulcus cruciatus (cortex droit). – Réponses à la stimulation des 4 pattes (Al, Ar, antérieures gauche et droite), à la stimulation lumineuse (V), sonore (A) et à la combinaison de ces deux derniers stimuli (V+A). On a enregistré sur le tracé inférieur, et à titre de contrôle, la décharge globale du tractus pyramidal ipsilatéral. Noter (sp) que l'unité n'a pas présenté d'activité spontanée. Préparation sous chloralose. Etalon d'amplitude: $200 \mu\text{V}$ (Buser et Imbert 1961).

répartition des projections afférentes au niveau du cortex frontal (Buser et Imbert, 1961).

On a, à cet effet, exploré le cortex sensorimoteur par microélectrodes, et considéré, pour chaque neurone rencontré, sa réaction aux divers stimuli appliqués. Résumant nos résultats, on peut dire que l'aire motrice-gyrus sigmoïde antérieur et partie toute proximale du gyrus postérieur – se révèle contenir en grand nombre des éléments «polyvalents», c'est-à-dire répondant à la stimulation tant lumineuse que somesthésique et acoustique (fig. 8). Et à l'intérieur de la modalité somesthésique elle-même, on ne décèle pas de somatotopie, c'est-à-dire que les stimulations des quatre pattes offrent, pour ces diverses unités, une efficacité du même ordre.

Pour des associations hétérosensorielles lumière-son, les facilitations observées ci-dessus en explorations globales se traduisent, à l'échelle

unitaire, soit par une réduction de la latence de la décharge du neurone, soit par un accroissement du nombre total d'influx que comporte celle-ci, au delà de la somme des effets partiels. De plus, on note, par l'association, une baisse de l'inévitable, variabilité qui se manifeste pour les décharges individuelles au son comme à la lumière appliqués isolément (fig. 8, V et A).

Si l'exploration, à présent, est portée dans une région plus caudale, les modalités de réaction des éléments changent; on remarque en effet tout d'abord une raréfaction, puis plus en arrière une disparition des unités touchées par les modalités non somesthésiques; on se trouve alors au niveau de l'aire somatique I. Son organisation est bien connue, les unités ne répondant qu'à la stimulation d'une certaine portion de la surface du corps – selon les données classiques de la répartition somatotopique des projections (fig. 9). Néanmoins, l'exploration microphysiologique révèle l'existence, par surcroît, d'une zone de transition entre cette aire et l'aire motrice et au niveau de laquelle les unités non touchées par la stimulation visuelle ou acoustique répondent par contre encore à celle des quatre pattes (unités somatiques «non somatotopiques»).

Une autre confirmation intéressante des données de l'exploration par électrodes superficielles semble s'obtenir, lorsqu'on procède à l'évaluation systématique des latences des réponses somatiques pour les divers niveaux antéro-postérieurs du cortex sensorimoteur: il est assez net en effet que, au voisinage du sillon crucié, les valeurs obtenues pour les quatre pattes sont assez voisines et qu'elles augmentent lorsqu'on s'éloigne de ce niveau, soit vers l'avant, soit vers l'arrière, mais alors uniquement pour 3 pattes, car la latence pour l'une des 2 pattes contralatérales (antérieure ou postérieure selon la zone corticale explorée) diminuera au contraire, caudalement, pour se situer dans les valeurs caractéristiques de la projection somesthésique (fig. 9, droite).

En somme, cette évaluation statistique plaide, on peut le penser, en faveur de l'existence de 2 foyers de projection somesthésique, le plus antérieur étant dépourvu de spécificité topique.

Dégageons, au terme de cette première partie, quelques points acquis dans ces expériences et qui, à notre sens, complètent ou précisent certains problèmes relatifs à l'organisation du cortex moteur.

a) L'existence de projections sensorielles appartenant aux modalités non classiquement considérées comme représentées au niveau du cortex frontal – c'est-à-dire vision et audition – semble une fois encore prouvée. Il faut dire que l'électrophysiologie en avait déjà nettement suggéré l'existence chez le chat, qu'il s'agisse de réponses frontales «irradiées»

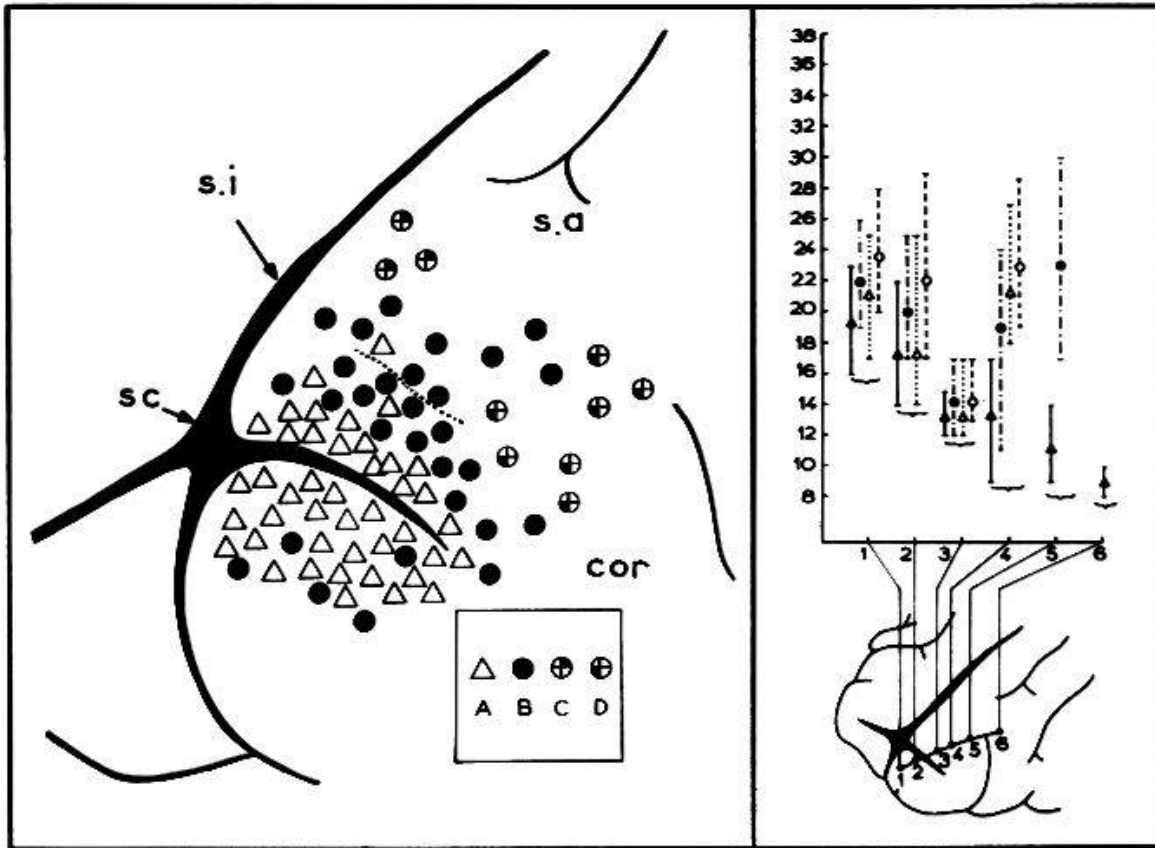


Fig. 9. - Gauche: Répartition des divers types d'unités rencontrées au cours de l'exploration microphysiologique du cortex moteur. A: éléments polysensoriels; B: éléments somesthésiques non somatotopiques; C, D: éléments activés selon les règles de la somatotopie classique, C par stimulation de la patte postérieure, D par celle de la patte antérieure; s.i.: sillon interhémisphérique; s.c. sillon cruciatus; s.a.: sulcus ansatus; cor.: gyrus coronalis. Le pointillé signale la limite de principe du cortex «moteur». - Droite: Modification des latences des réponses unitaires aux stimulations des 4 pattes (moyennes de 200 unités). De 1 à 6, passage de la zone polysensorielle au territoire spécifique de la patte antérieure contralatérale. Pattes antérieures (triangles) et postérieures (cercles), contralatérales (symboles pleins) et ipsilatérales (évidés). Mise en évidence d'un minimum de latence, pour les 4 pattes au voisinage du sillon cruciatus. Au-delà, accroissement des latences pour 3 pattes (ou disparition des réponses), et au contraire, diminution pour la patte antérieure droite jusqu'à la zone spécifique. Ordonnées: latence en ms. (Buser et Imbert, 1961).

étudiées sous cardiazol (Gastaut et Hunter, 1950; Hunter et Ingvar, 1955) ou également sous chloralose (Feng et collab., 1956; Thompson et Sindberg, 1960), ou, plus indirectement, de modifications de l'excitabilité du cortex moteur sous l'effet de la lumière (Wall et collab., 1953). Chez le singe, on rappellera également les intéressantes observations de Ricci et collab. (1957).

b) Nous suggérons en somme de considérer l'aire motrice, dans sa délimitation anatomique usuelle, comme une aire «polysensorielle» ayant tout à la fois ses projections visuelles, acoustiques et somesthésiques, ces dernières étant distinctes, on l'a vu, de la projection primaire, con-

formément d'ailleurs sur ce dernier point à des données antérieures (*Albe-Fessard et Rougeul, 1958; Oswaldo-Cruz et Tsouladzé, 1957*).

Une telle définition répond peut-être à la question souvent posée de la distinction fonctionnelle entre l'aire motrice pyramidale et l'aire somatique; les habituelles délimitations de l'aire motrice, en effet, fondées soit sur les effets de sa stimulation électrique, soit sur l'organisation de ses efférences (aire de départ du tractus pyramidal) aboutissent, on l'a vu, à une difficulté du fait, en particulier, que des mouvements localisés témoins d'une efférence pyramidale, ont pu être obtenus à partir du territoire sensoriel somatique.

Chez les primates, l'ancienne opposition entre zone motrice prérolandique et somatique postrolandique s'est depuis longtemps trouvée atténuée lorsqu'on put obtenir, chez le singe comme chez l'homme, des mouvements localisés par stimulation du cortex somatique I (*Penfield et Boldrey, 1937*) et que, plus récemment, l'exploration oscillographique rapporta, à l'inverse, l'existence dans le cortex moteur de projections somesthésiques (*Malis et collab., 1953*). Toutefois, le caractère plus généralement polysensoriel de l'aire 4 chez le singe, déjà fortement suggéré par les observations sur chronique (*Ricci et collab., 1957*), resterait à préciser.

c) En analysant l'activité pyramidale, on est finalement frappé de la facilité avec laquelle, même dans les conditions où n'intervient aucun artifice pharmacologique, des stimulations afférentes sont susceptibles de mettre en jeu cette voie corticifuge, c'est-à-dire, de susciter un fonctionnement «réflexe», soit de l'aire motrice, soit de l'aire somesthésique.

D'autres recherches devront dire si cette succession «*input-output*» déjà observée par *Adrian et Moruzzi (1939)* pour la somesthésie, et par *Brookhart et Zanchetti (1956)* lors de stimulations thalamiques, représente une modalité dynamique particulière au système cortical pyramidal. Quant à la liaison entre les caractéristiques de cette activité pyramidale et celles du tracé électrocortical spontané, on peut se demander si les résultats obtenus sur l'aigu faiblement ou non anesthésié (*Whitlock et collab., 1953; Arduini et Whitlock, 1953; Parma et Zanchetti, 1956*) et faisant état d'un «blocage» de l'activité pyramidale pendant l'activation corticale, sont réellement applicables aux conditions normales. En fait – et sans avoir actuellement de documents sûrs dans ce sens, relativement à l'animal en exécution de mouvement volontaire – des observations sur la préparation curarisée nous ont suggéré que l'activation corticale pouvait, au contraire, s'accompagner d'un accroissement de la fréquence et de la densité des décharges pyramidales (*Calma et Arduini, 1954; voir aussi Zanchetti et Brookhart 1958*). Un tel résultat permettrait

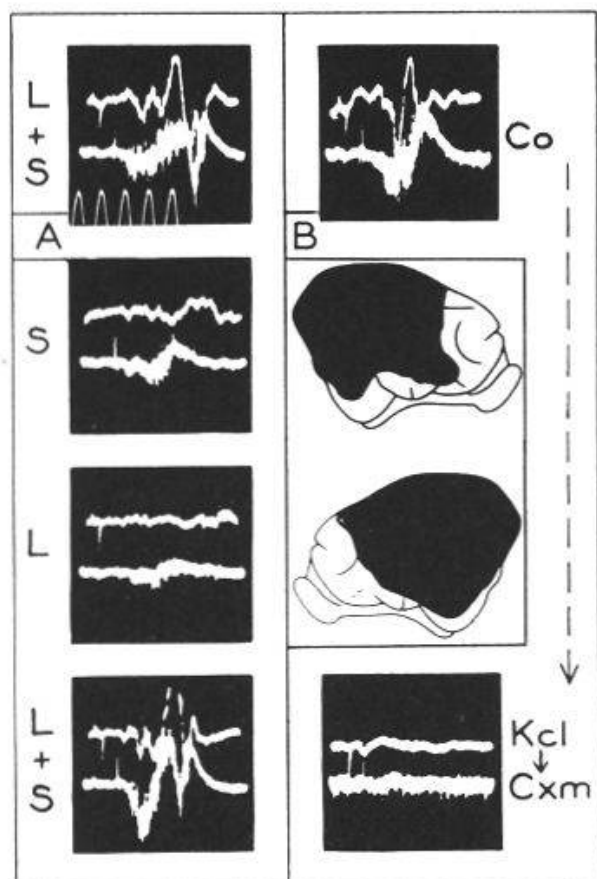


Fig. 10. Réponses pyramidales à la stimulation sonore et lumineuse après ablation bilatérale du cortex postérieur (selon contours indiqués). — Exploration d'une pyramide (tracé du bas de chaque cliché) et du cortex moteur correspondant (haut). A: Réponses au son (S), à la lumière (L) et à la combinaison des deux stimuli (L+S). Noter la facilitation importante qui résulte de cette association. B: après contrôle (Co), l'application de KCl sur le cortex moteur supprime les deux réponses, corticale et pyramidale (graphique inférieur). Temps: 50 c/s (d'après Buser et Ascher, 1960).

de supposer que, dans nos expériences de conditionnement, la disparition des réponses corticales frontales au signal, ainsi que la désynchronisation, qui précèdent le mouvement, sont révélatrices du remplacement d'une activation périodique du système par chaque signal, par une activité pyramidale soutenue, qui contribuera au mouvement et n'aurait désormais plus aucun rapport chronologique avec les signaux ultérieurs. En somme, la disparition des réponses corticomotrices aux stimuli conditionnants indiquerait un changement de l'état dynamique du système moteur, lié à l'exécution de l'acte volitionnel.

B. Problèmes hodologiques

Un second aspect de notre expérimentation a trait à l'étude des trajets des voies de projection vers le cortex moteur, de celles en particulier relatives à la modalité visuelle et à la modalité auditive.

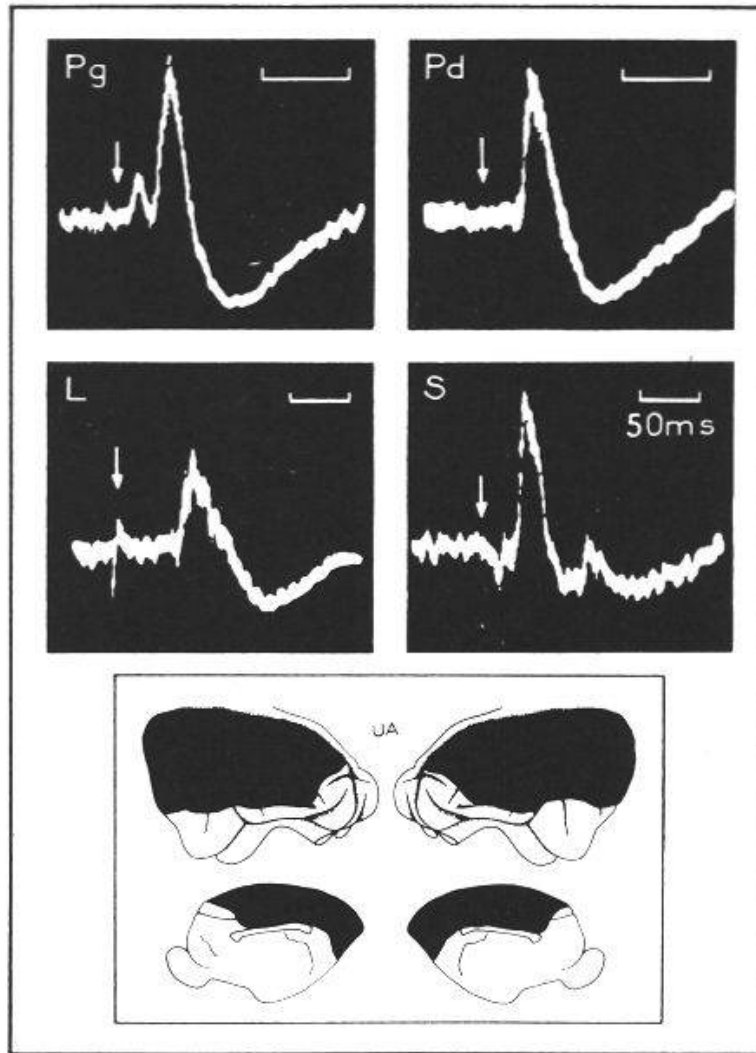


Fig. 11. Réponses recueillies au niveau du tractus pyramidal pontique droit, chez un animal ayant subi, trois mois auparavant, une ablation bilatérale extensive du néo-cortex, n'ayant pratiquement respecté que le pôle temporal, la zone insulaire et le cortex moteur (selon diagramme). – Anesthésie au chloralose au moment de l'expérience. Pg, Pd: réponses d'origine somesthésique, pour la stimulation, respectivement, de la patte postérieure gauche et postérieure droite. L, S: réponses évoquées par une lumière et un son bref.

I. Rôle des aires primaires (visuelles et acoustiques)

L'exploration simultanée, par macroélectrodes, du cortex et de la pyramide a révélé un certain nombre de faits, se rapportant au rôle des aires primaires dans la mise en jeu réflexe du tractus pyramidal par les stimuli correspondants.

On note, tout d'abord, que l'ablation des aires sensorielles, et plus généralement de l'ensemble de la convexité corticale, à l'exception de l'aire motrice (accompagnée ou non du cortex somesthésique), ne supprime pas la possibilité d'obtenir des décharges pyramidales aux stimuli correspondants. Sur l'animal aigu sous chloralose, cette responsivité disparaît

certes immédiatement après l'ablation, pour ne reparaître qu'après plusieurs heures, après dissipation de la dépression transitoire (fig. 10). Les résultats sont plus nets encore chez l'animal ayant subi, plusieurs semaines avant l'opération, l'ablation des mêmes territoires sensoriels. Après anesthésie au chloralose, une telle préparation se comporte en fait strictement comme celle d'un animal normal: rien ne nous a paru distinguer l'allure et la latence des décharges ainsi obtenues de celles d'une préparation à cortex intact (fig. 11). Ainsi, tout au moins dans les conditions d'anesthésie au chloralose¹², les aires primaires apparaissent-elles comme «non indispensables» au maintien des réponses pyramidales au son et à la lumière.

D'autres résultats doivent être retenus, qui indiquent – contradictoirement en quelque manière – que les mêmes aires primaires paraissent pouvoir «conditionner», lorsqu'elles sont présentes, la réactivité pyramidale à la stimulation sensorielle: telle est la signification des observations dans lesquelles, appliquant un agent dépressif (KCl ou cocaïne) ou activateur (strychnine) sur le cortex visuel ou acoustique, on modifie, dans l'un ou l'autre sens, les réponses pyramidales. Ces actions ont de plus une relative spécificité, l'atteinte du cortex visuel, par exemple, ne modifiant – en principe et si l'on exclut les effets tardifs de diffusion des actions – que la réaction pyramidale à la stimulation lumineuse (fig. 12).

Dans la même perspective, un certain nombre de territoires corticaux, appartenant en particulier aux aires primaires visuelles et acoustiques, peuvent, lorsqu'ils sont stimulés électriquement, susciter une décharge pyramidale, dont tout indique qu'elle provient d'une activation secondaire du cortex moteur. Par combinaison à faible intervalle de deux stimuli corticaux hétérotopiques, (l'un au cortex visuel, l'autre au cortex acoustique), il s'opère de plus un renforcement dont résulte une facilitation de la réponse finale (fig. 3, II). De tels effets sont cette fois également très visibles sous curare (fig. 4 c).

Enfin, des incisions bilatérales profondes ont été effectuées dans le plan frontal, et destinées à séparer l'aire motrice des écorces visuelle et – partiellement tout au moins – acoustique en sectionnant, outre l'écorce elle-même, les fibres blanches et connexions cortico-corticales longues (fig. 13). De telles sections n'ont pas supprimé la possibilité d'obtenir des décharges pyramidales par stimulation des aires postérieures. Il est en somme hautement probable, du fait de ces observations, que celle parmi les liaisons entre le cortex visuel (ou acoustique) et le cortex moteur qui entre en jeu ici, s'effectue par l'intermédiaire des étages pro-

¹² Il faut dire que, sur l'animal aigu sans narcose, sous curare par conséquent, les essais n'ont pas jusqu'à présent été effectués dans ce sens.

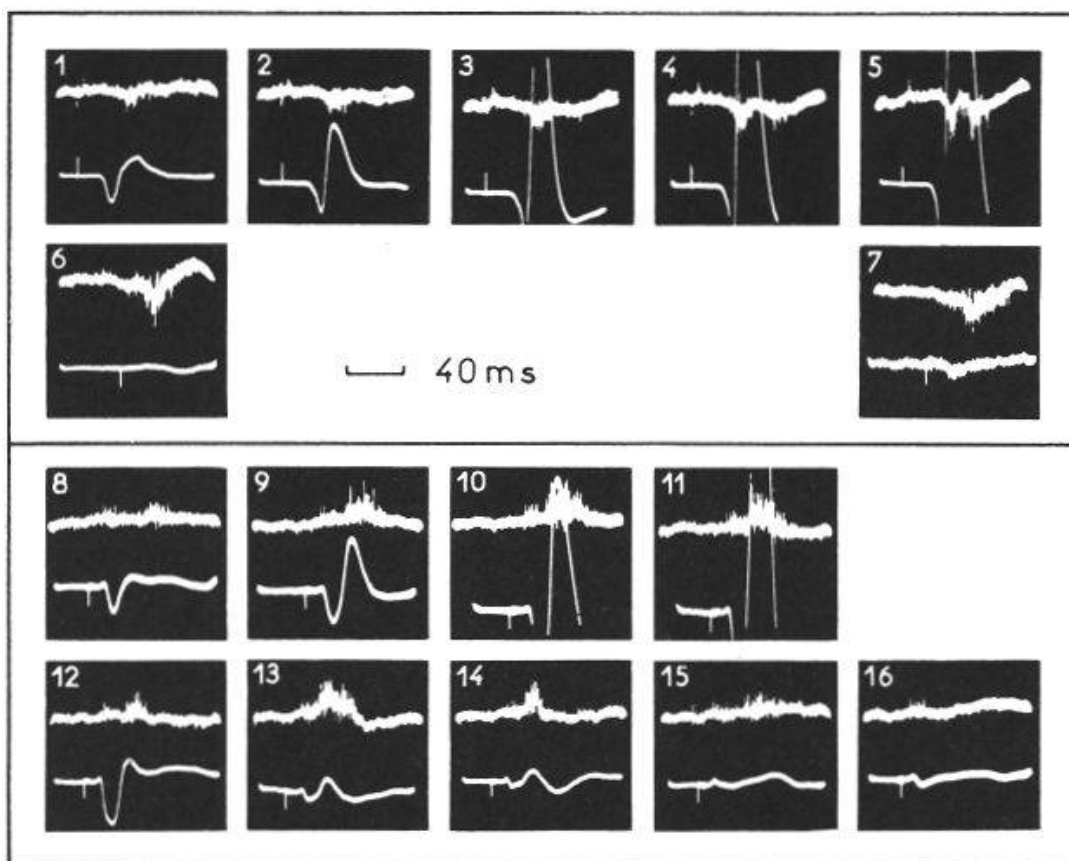


Fig. 12. Influence de la réactivité d'une aire corticale primaire sur l'amplitude de la décharge pyramidale suscitée par le stimulus sensoriel correspondant. - Enregistrements simultanés de l'activité pyramidale (tracé supérieur de chaque cliché) et corticale (tracé inférieur). Exploration, en 1-7, du cortex visuel; en 8-16, du cortex acoustique. - 1-5: effet d'une strychninisation de l'aire visuelle sur la réponse pyramidale à un stimulus lumineux (marqué par l'artéfact). On note, en même temps que le grandissement du potentiel évoqué primaire, une augmentation de la décharge pyramidale. - 6 et 7: contrôle de la réponse pyramidale au clic; 6 fut pris entre 1 et 2, et 7 immédiatement après 6. - 8-11: expérience similaire avec application d'un clic. 8: existence d'une décharge pyramidale au son, avant toute strychninisation. Accroissement ultérieur, par la strychnine, de cette décharge en même temps que du potentiel évoqué primaire. - 12-16: action, à l'inverse, d'une application de KCl sur l'aire acoustique: réduction, puis disparition de la décharge pyramidale au son, alors que disparaît le potentiel évoqué primaire.

fonds, selon un circuit du type cortico-souscortico-cortical. Cette assertion n'exclut pas d'ailleurs l'intervention par surcroît de processus cortico-corticaux - ou même intracorticaux - tels que les ont identifiés en particulier *Hunter* et *Ingvar* (1955).

II. Modalités d'intervention du cervelet

Du fait même de la présence, bien établie, de projections sensorielles, somesthésiques, visuelles, acoustiques au niveau de l'écorce cérébelleuse, comme de l'existence d'importantes connexions entre le cervelet et le cortex moteur, il n'était pas exclu *a priori* que les afférences vers ce

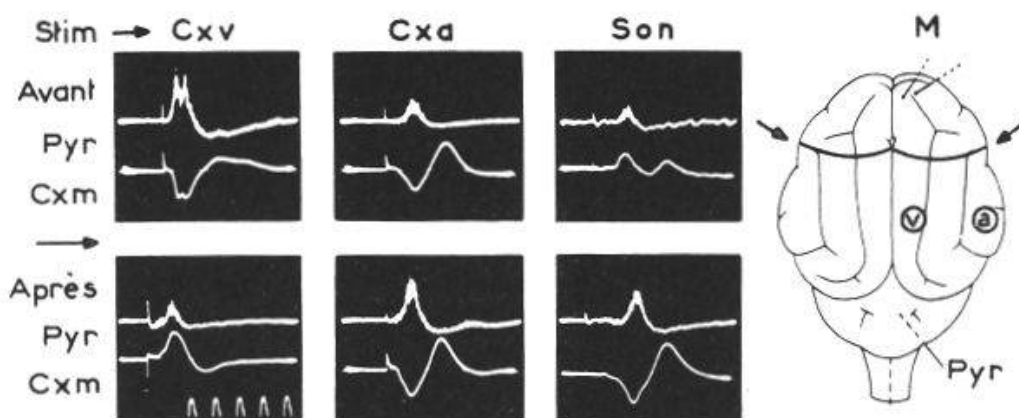


Fig. 13. Maintien des réponses pyramidales (Pyr) et corticomotrices (cxm) à la stimulation du cortex visuel (cxv), acoustique (cxa) et au clic après une incision profonde bilatérale au niveau du gyrus latéral antérieur, et ayant interrompu l'essentiel des connexions intercorticales. Temps 50 c/s. (Buser et Ascher 1960).

dernier fussent le résultat d'une réverbération au niveau de l'écorce cérébelleuse. Bien que les faibles écarts de latence entre réponses cérébelleuses et réponses frontales correspondant à une modalité donnée, rendissent cette hypothèse peu probable, une vérification s'imposait. Dans un certain nombre d'expériences sous chloralose, nous avons donc procédé à l'élimination pratiquement totale du cervelet. Subséquemment, l'exploration du tractus pyramidal n'a révélé aucune anomalie de la réactivité du cortex moteur aux diverses catégories de stimuli sensoriels par rapport à l'animal intact (fig. 14). La conclusion de ces expériences était donc relativement nette, la présence du cervelet n'apparaissant en aucun cas indispensable à l'acheminement des projections sensorielles vers le cortex moteur, et par conséquent, à l'élaboration du «réflexe cortical» sensorimoteur.

Un tel fait n'excluait en aucun cas une intervention en quelque sorte facultative de ce même ensemble sur la mise en jeu du système pyramidal. Une telle influence du cortex cérébelleux sur le cortex moteur a été analysée par divers auteurs, et tout particulièrement par *Moruzzi* (1941 a-c), qui fit appel à l'observation des réactions motrices – ou des modifications de celles-ci – que provoquait la stimulation électrique de l'écorce cérébelleuse. Un autre groupe de nos expériences a été également consacré à cet aspect particulier: en utilisant pour test l'activité pyramidale – à la différence par conséquent des précédents auteurs – nous n'avons d'ailleurs pu que confirmer leurs résultats. Voici quelques exemples:

a) La stimulation électrique, par choc isolé, d'un certain nombre de points de l'écorce cérébelleuse, provoque, chez l'animal chloralosé, une volée d'influx pyramidaux (fig. 15, 1). Une cartographie complète des

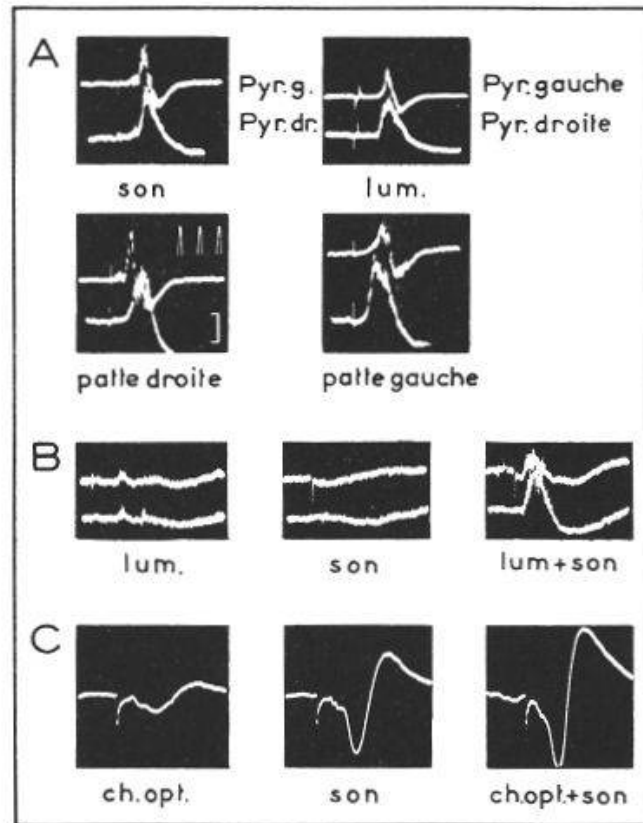


Fig. 14: Persistance des réponses pyramidales à diverses stimulations sensorielles après cérébellectomie. – Préparation sous chloralose, 3 heures après cérébellectomie subtotale. A: décharges enregistrées dans les deux tractus pyramidaux pour des stimulations sensorielles isolées (son, lumière, patte droite, patte gauche). – B: facilitation par combinaison de 2 stimuli, l'un lumineux, l'autre acoustique et individuellement juxta- ou subliminaires. – C: observation similaire au niveau du cortex moteur: stimulation sonore; stimulation isolée au niveau du chiasma optique; combinaison des deux stimuli. Effets plus discrets de facilitation. – Echelle de temps: 50 c/s. Echelle des amplitudes: le trait vertical représente 200 μ V.

points efficaces n'a pas été effectuée, mais un repérage, quoique partiel, nous a néanmoins révélé la particulière efficacité du lobulus simplex, du lobule paramédian et de certains points du crus II.

b) Des interactions entre les effets d'une stimulation cérébelleuse et ceux d'une incitation périphérique sont aisément observables dans les mêmes conditions d'anesthésie. Les cas les plus intéressants sont ceux d'un conditionnement du réflexe sensorimoteur par une stimulation cérébelleuse – choc isolé ou salve brève –, la précédant, et elle-même sous-liminaire pour le déclenchement de l'activité pyramidale: tantôt la stimulation cérébelleuse exalte, tantôt au contraire, elle déprime la réponse pyramidale d'origine sensorielle. Le première éventualité est celle d'une facilitation du système par le cervelet (fig. 15, 3); la seconde révèle peut-être un processus d'inhibition (fig. 15, 2). Les conditions précises d'obtention de l'un ou l'autre effet restent difficiles à préciser: à l'exemple

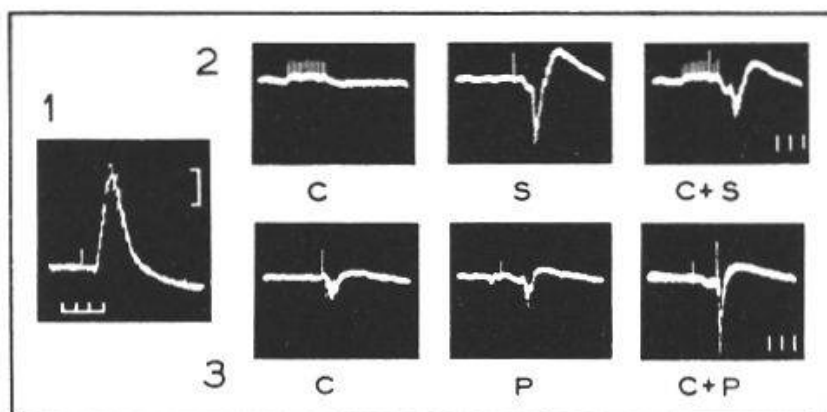


Fig. 15. Influence de l'écorce cérébelleuse sur le système pyramidal. - 1: Réponse évoquée dans un tractus pyramidal par la stimulation électrique du lobule paramédian ipsilatéral (préparation sous chloralose). Etalon de temps: 12 ms entre deux traits. Etalon d'amplitude: 200 μ V. - 2: Exemple d'inhibition d'une décharge pyramidale d'origine sensorielle par la stimulation préalable du cortex cérébelleux. La stimulation cérébelleuse est une salve de chocs (230/s pendant 60 ms), appliquée au lobulus simplex. Aucune réponse pyramidale ne lui correspond (C). Précédant une stimulation sonore (S), elle inhibera partiellement, en C+S, la réponse pyramidale à cette stimulation. - 3: Facilitation de la pyramidale par combinaison d'un stimulus cérébelleux et d'une stimulation sensorielle. C: Réponses pyramidales; en C, à la stimulation par choc isolé du lobulus simplex; en P, à la stimulation de la patte postérieure contralatérale; en C+P, effet de la combinaison des deux stimuli. - Etalon de temps en 2 et 3: 50 c/s.

même des résultats (*Moruzzi*, 1941 b, c) obtenus par l'observation des manifestations motrices, il est apparu qu'un même territoire cérébelleux (le lobulus simplex, tout particulièrement dans nos expériences) pouvait être tantôt facilitateur, tantôt inhibiteur, selon la fréquence et l'intensité des stimuli appliqués.

Enfin, lorsque la stimulation cérébelleuse est supraliminaire pour la décharge pyramidale, la réponse ainsi recueillie détermine l'occlusion d'une réponse, qui serait ultérieurement provoquée par stimulation sensorielle.

Outre l'intérêt qu'ils suscitent en tant qu'illustration d'une influence cérébelleuse sur le système pyramidal, ces processus dynamiques révèlent bien entendu l'existence de convergences entre la voie cérébello-corticale et celle responsable de la réponse pyramidale réflexe. Ces convergences se situent au niveau soit du cortex moteur, soit à une étape intermédiaire du thalamus. Ce point n'a pas été précisé ici.

III. Explorations au niveau thalamique

Il paraissait essentiel enfin que soient précisés au niveau diencéphalique les trajets des « dérivations sensorielles » vers le cortex moteur. Dans ce dernier paragraphe, nous considérerons un certain nombre de documents relatifs à cette tentative d'identification des niveaux thalamiques de

passage des trajets sensoriels responsables de la mise en jeu du cortex moteur et du tractus pyramidal. Divers faits intéressant ce point de vue seront détaillés ci-après.

1. Délimitation « hors tout » des niveaux thalamiques postérieurs se projetant vers le cortex pyramidal. – Comme première approche du problème, il nous a paru qu'il serait utile de délimiter l'ensemble des territoires thalamiques se projetant – directement ou non – vers le cortex « sensori-moteur »; ce périmètre avait toute chance alors d'inclure les divers systèmes de projection d'origine sensorielle ou autre, qui gagnent ultérieurement cette aire et sont susceptibles d'activer le tractus pyramidal.

Pratiquement, c'est sur les niveaux caudaux du diencéphale (plans Horsley-Clarke 5-7), qui sont à la fois ceux des corps genouillés et de l'arrivée d'un certain nombre de voies afférentes du tronc cérébral, que nous avons fait porter l'essentiel d'une telle exploration. D'un autre côté, nous n'avons pas procédé, comme cela aurait pu être fait, à la recherche d'une correspondance point par point entre l'étage thalamique – stimulé électriquement – et l'étage cortical exploré. Il nous était apparu, en effet, que l'excitation au niveau thalamique d'un certain nombre de voies afférentes au cortex moteur déterminait, avec une remarquable facilité, et même chez l'animal curarisé non anesthésié – c'est-à-dire sans le secours du chloralose – une activité pyramidale d'origine réverbérée¹³. Dès lors, et en observant les réponses du tractus pyramidal, allait-il être plus aisé de s'appliquer à délimiter celles parmi les structures du niveau du thalamus médio-postérieur, qui, stimulées électriquement, provoquent de telles décharges corticifuges « réflexes »?

Ces expériences¹⁴ ont été effectuées les unes sous chloralose, les autres sur préparation non anesthésiée et curarisée. Aucune différence essentielle n'a cette fois marqué les deux types de préparations.

Résumons nos résultats:

A. Introduisant une électrode bipolaire stéréotaxique dans le thalamus, on notait, chaque 0,5 mm, le seuil d'obtention, par stimulation électrique, d'une décharge pyramidale. Dans un certain nombre de cas, et pour une certaine profondeur, on a pu constater une baisse soudaine du seuil, qui signalait que l'on avait brusquement atteint un niveau se projetant vers le cortex moteur et « réflexogène » pour le tractus pyramidal.

Les réponses pyramidales ainsi obtenues offrent une latence qui, selon le cas, varie entre 5 et 10 ms, ce qui exclut bien entendu qu'il s'agisse

¹³ Toute projection afférente au cortex moteur n'est pas nécessairement « réflexogène » pour la voie pyramidale. Tel serait le cas de la voie caudo-corticale (*Purpura, Housepian et Grundfest, 1958*) et, également, du *n. reuniens* (*Brookhart et Zanchetti 1956*).

¹⁴ En collaboration avec *A. Roger*.

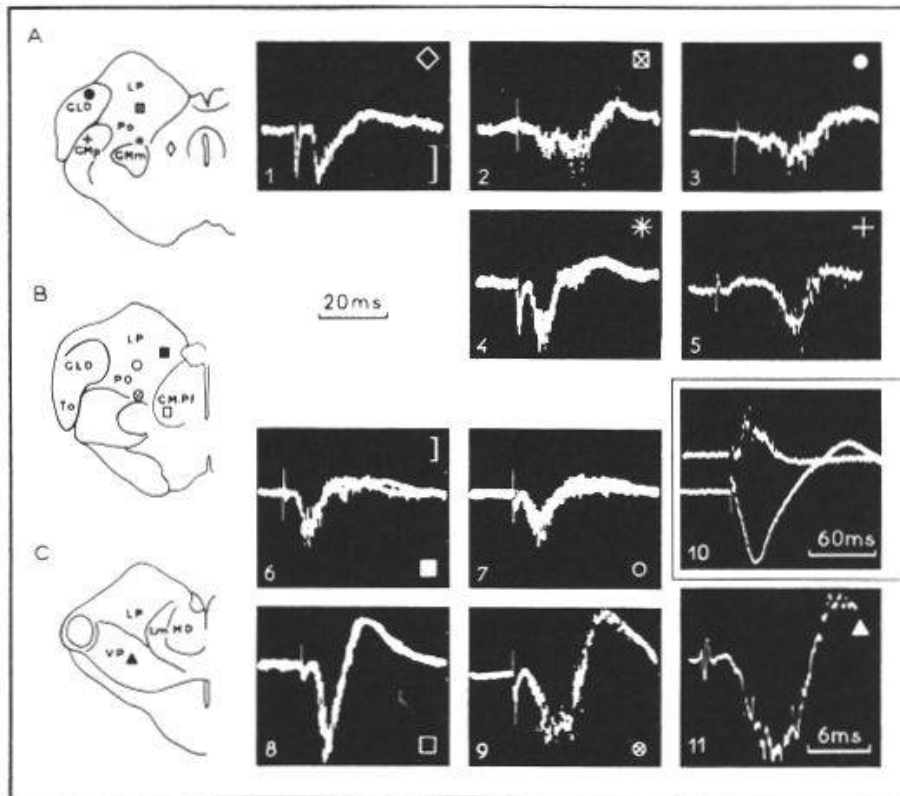


Fig. 16. Exemples de décharges pyramidales suscitées par stimulation de divers points du thalamus postérieur. – Tracés correspondant à 4 expériences différentes. 1–5: réponses aux stimulations en quatre points différents au niveau thalamique de la commissure postérieure (schéma A): corps genouillé latéral (GLD), corps genouillé médian principal (GMp), groupe latéral postérieur (Lp), niveau de la pars magnocellularis du corps genouillé médian (GMm); par surcroît, stimulation du noyau de la commissure postérieure. – 6–9: réponses aux stimulations au niveau plus antérieur du centre médian. – Cercles: stimulations à des niveaux voisins des précédents (latéral postérieur et GMm); carrés: stimulation de la partie médiane du groupe latéral et du centre médian (CM-pf). – 10: Comparaison, pour une stimulation thalamique, de la réponse de la pyramide ipsilatérale (tracé supérieur) et du cortex moteur ipsilatéral (tracé inférieur). – 11: Réponse à la stimulation du noyau ventral postérieur (VP) (schéma C). – Temps: 20 ms pour tracés 1–9, 60 ms pour tracé 10, 6 ms pour tracé 11. Amplitudes: étalon en 1, valable pour 1–5; en 6, valable pour 6–9: 150 μ V.

de fibres directes rejoignant le tractus corticifuge¹⁵. Elles sont, d'autre part, sensibles à toute modification pharmacologique, par strychnine ou agent dépressif, de l'excitabilité du cortex péricrucié, qui représente manifestement leur niveau d'origine et où, chaque fois qu'à titre de contrôle une dérivation fut effectuée concomitamment à l'exploration pyramidale, on a pu noter la présence d'une grande réponse à la stimulation thalamique (fig. 16).

B. Topographiquement, les niveaux thalamiques postérieurs «à seuil

¹⁵ Improbable, cette éventualité n'était cependant pas exclue; effectivement d'ailleurs, certaines structures (non thalamiques) sont apparues fournissant de telles réponses «directes», dues sans doute à des fibres de passage. Il n'en sera pas fait état ici.

bas», c'est-à-dire inclus dans le périmètre recherché, de projections vers le cortex pyramidal, s'identifient comme suit:

Du point de vue de la *topographie nucléaire*, et considérant les niveaux postérieurs du thalamus (plans Horsley-Clarke 5-8), on peut distinguer plusieurs zones activées (fig. 16 et 17).

a) Un certain nombre de noyaux rattachés au groupe médian: noyau *centre médian* et *parafasciculaire* (fig. 17 b) et, plus en avant (fig. 17 c₂, c₃) les noyaux du système «*intraliminaire*» (fait déjà signalé par *Whitlock, Arduini et Moruzzi* [1953]; *Parma et Zanchetti* [1956]); en arrière, le *nucleus limitans*, limite du mésencéphale, est également efficace.

b) Une autre zone voisine, mais distincte des précédentes, et correspondant partiellement à celle récemment caractérisée physiologiquement comme «*groupe postérieur*» (*Rose et Woolsey*, 1958; *Poggio et Mountcastle*, 1960); elle concerne en partie tout au moins la portion magnocellulaire du corps genouillé médian (GMm) (fig. 17 a).

c) Le noyau ventral postérieur, relais somesthésique de la voie lemnisciale (fig. 17 c₁).

Outre ces niveaux thalamiques, des structures appartenant au mésencéphale se sont également révélées efficaces, notamment le noyau de la commissure postérieure (fig. 16 A). Dans bon nombre de cas, les variations de seuil d'obtention de la décharge se sont montrées en coïncidence relativement bonne avec les limites architectoniques des noyaux (fig. 17).

Du point de vue de la topographie des faisceaux, les délimitations sont évidemment moins précises. Il y a lieu d'admettre que les électrodes stimulatrices auront été susceptibles d'atteindre, en particulier, les diverses divisions du lemniscus médian (*Rioch*, 1931), la lame médullaire interne et, tout au moins dans les parties inférieures de leur trajet, les voies cérébello-thalamiques, telles que les ont identifiées, physiologiquement, *Whiteside et Snider* (1953). Au niveau mésencéphalique, le *tractus centralis tegmenti* est également à considérer.

Par contraste, sont nettement situés en dehors du périmètre «*réflexogène*» le corps genouillé latéral, la partie principale du corps genouillé médian (GMp), l'ensemble du groupe latéral-postérieur-pulvinar (avec le «*noyau postérieur*») ainsi que peut-être, et dans la mesure où il a été exploré, le noyau dorso-médian.

Il est intéressant de considérer en particulier le cas des corps genouillés latéral et médian (entendons la partie principale GMp). Leur stimulation électrique suscite sans aucun doute des réponses pyramidales, mais l'intensité requise est plus grande et la latence des décharges supérieure, ce qui traduit, on peut le penser, la complexité synaptique du trajet

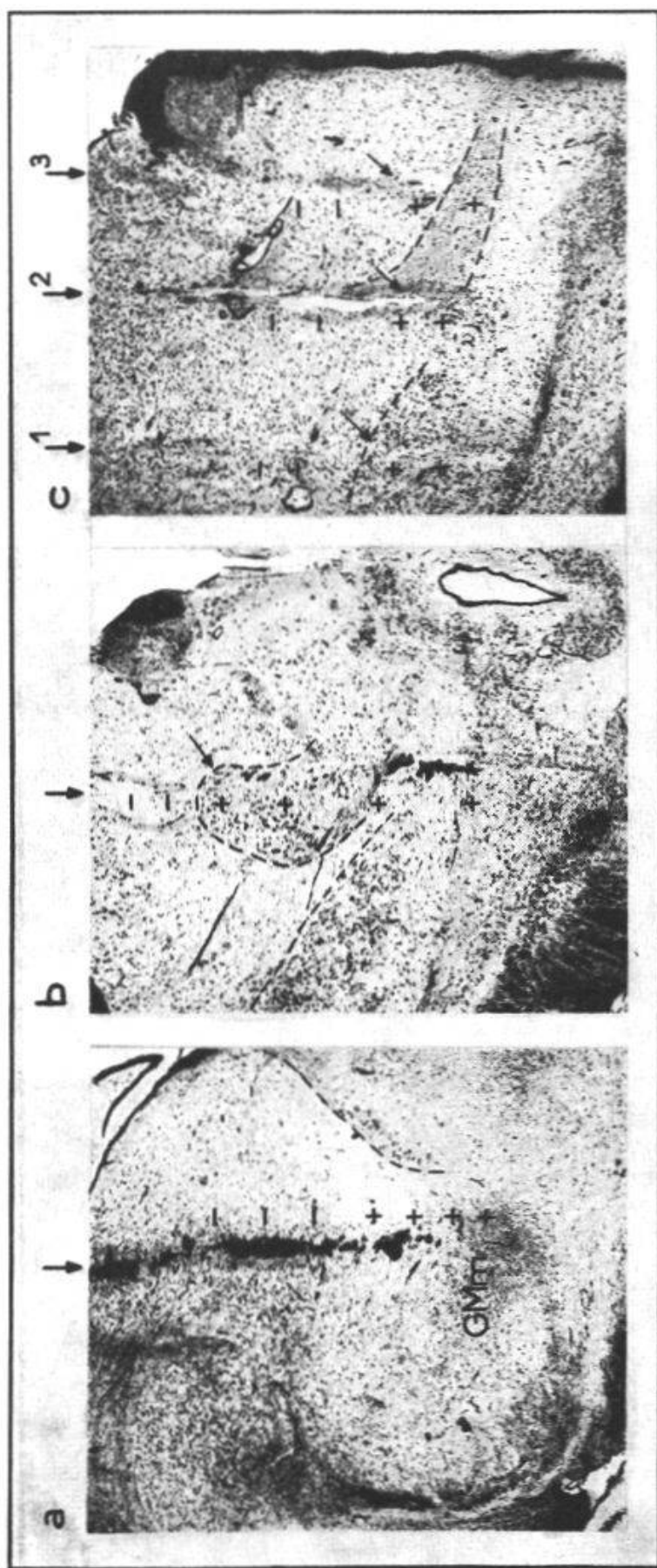


Fig. 17. Divers exemples d'identification histologique des niveaux thalamiques à seuil élevé (—) et à seuil bas (+) pour l'obtention d'une décharge pyramidale réverbérée. — a: Pénétration au niveau frontal de la commissure postérieure. Abaissement du seuil au voisinage de la pars magnocellularis du GM (GMm). — b et c: Assez bonnes coïncidences de cet abaissement du seuil lorsque l'électrode pénètre, en b, dans la lame médullaire interne dont le contour est marqué par la flèche (vraisemblablement le centre médian), en c, dans le noyau ventral postérieur, en C 2 et C 3, à un niveau plus antérieur de la lame médullaire interne (hauteurs repérées par des flèches). — Toutes les sections sont frontales et effectuées selon les plans conventionnels Horsley-Clarke. La coupe a correspondu approximativement au niveau A de la figure 16, les coupes B et C, au niveau C.

corps genouillé-cortex pyramidal. Ces faits pourraient en tout cas permettre de penser que le passage, ou l'un des passages, de la voie primaire visuelle ou acoustique vers le cortex moteur se détache initialement des relais géniculés correspondants, ceci en accord avec les résultats de *Liu et Shen* (1958) mais non avec ceux de *Thompson et Sindberg* (1960), ces derniers relatifs, pour le moins, à la voie acoustique.

Remarquons enfin, qu'au niveau mésencéphalique, la région préteectale ne s'est pas révélée efficace, et ne semble pas, par conséquent, à notre avis, contenir de voie activatrice des pyramides (hypothèse précédemment suggérée par *Wall et collab.*, 1953).

2. *Identification des projections sensorielles au niveau du périmètre thalamique.* – Telle quelle, l'analyse précédente révélait l'étendue des structures qui, au niveau du thalamus postérieur, participent à la projection vers le cortex pyramidal et à l'activation du tractus moteur; elle ne permettait néanmoins aucune conclusion directe quant à la répartition, au sein de ces structures, des afférences efficaces appartenant soit à l'une ou l'autre catégorie sensorielle, soit à une projection purement centrale. De toute évidence, une identification oscillographique des types de projections sensorielles devait constituer une étape complémentaire – mais non la dernière – dans la détermination de la voie de projection vers le cortex moteur.

Dans cette catégorie de recherches, notre propre contribution aura été limitée à quelques aspects relatifs aux afférences visuelles et acoustiques. On en fera état, en second lieu, après avoir auparavant examiné un certain nombre d'acquisitions antérieures relatives à la modalité somesthésique.

Pour ce qui est en effet des voies de la sensibilité somatique, il est bien établi maintenant que, chez le chat, des projections existent au niveau de trois groupes de structures du thalamus postérieur.

Le complexe ventral postérieur (dit «ventrobasal») en est évidemment la composante la plus classique; son organisation a été récemment bien résumée (*Rose et Mountcastle*, 1959).

Le groupe postérieur, déjà défini ci-dessus, s'étendant du noyau postérieur de *Rioch* à la pars magnocellularis du corps genouillé médian et au noyau supragéniculé (*Knighon*, 1950; *Whitlock et Perl*, 1959; *Poggio et Mountcastle*, 1960).

Dans le second, comme aussi le troisième groupe, il est reconnu qu'il n'existe – à l'inverse du premier, que peu, ou pas de distribution somatotopique des projections.

Du point de vue des correspondances thalamocorticales, et outre la projection du groupe ventral postérieur sur le cortex somatique I – fait bien connu – il est hautement probable que le système postérieur (tout au moins sa partie antérieure) intéresse essentiellement l'aire somatique II (*Rose et Woolsey*, 1958; *Poggio et Mountcastle*, 1960).

Quant au groupe médian (centre médian-parafasciculaire), il se projette en particulier sur le cortex sigmoïde antérieur, ainsi qu'en attestent des expériences de stimulation de ce noyau (*Albe-Fessard et Rougeul*, 1958), dont nous avons d'ailleurs confirmé les données au cours des recherches exposées ci-dessus (en III, 1).

Ainsi, et sans que le problème soit absolument résolu, est-il raisonnable de suggérer que nous sommes en présence de trois types de projections somesthésiques activatrices des pyramides; deux d'entre elles pour le moins ont été identifiées ci-dessus par l'enregistrement pyramidal (système spécifique I d'une part, système moteur de l'autre). La caractérisation des réponses pyramidales propres à l'aire II – dans la mesure où, selon les données qui viennent d'être rappelées, les projections qui la sollicitent devraient être bilatérales – n'a pas pu être faite avec certitude, on l'a vu ci-dessus (p. 361).

Examinons à présent les données qui existent relativement aux projections visuelles et acoustiques.

La littérature nous apporte en fait deux catégories de documents. D'une part, l'existence d'afférences visuelles et acoustiques a été plusieurs fois signalée au niveau des groupes nucléaires ventromédians, centre médian et lame médullaire interne en particulier (*Dell, 1952; Ingvar et Hunter, 1955; Liu et Shen, 1958; Albe-Fessard et Mallart, 1960*).

D'un autre côté, une étude systématique du groupe postérieur du thalamus y a révélé la présence de projections acoustiques (*Rose et Woolsey, 1958; Poggio et Mountcastle, 1960*), fait vraisemblablement en rapport avec l'observation précédemment signalée de réponses acoustiques au voisinage de l'aire somatique II, et qui justifierait l'individualisation d'une aire auditive III (*Bremer, Bonnet et Terzuolo, 1954; Buser et Heinze, 1954*).

Une fois encore, l'efficacité «réflexogène» de la projection acoustique III (comme celle de la projection somatique II) n'est pas jusqu'à présent ressortie de nos expériences, et la solution de ce problème nous paraît devoir être réservée.

L'intérêt se porte davantage du côté des zones thalamiques plus médianes, et de l'identification, à leur niveau, de projections visuelles et acoustiques éventuellement susceptibles de correspondre à la voie activatrice du tractus pyramidal.

L'exploration, par macroélectrodes stéréotaxiques, du thalamus postérieur¹⁶ a permis, d'identifier, chez le chat sous chloralose, un certain nombre de points de projections visuelles et acoustiques à localisation ventromédiane. Pour considérer comme probable que nous nous trouvions effectivement sur la voie de passage de ces influx sensoriels vers le cortex moteur, nous nous sommes basés, et sur la localisation des points actifs, et sur les caractéristiques chronologiques et dynamiques des réponses ainsi recueillies (fig. 18).

a) De telles réponses devaient nécessairement avoir une latence

¹⁶ En collaboration avec *A. Roger* puis *J. Bruner*.

compatible avec l'hypothèse d'une transmission ultérieure vers le cortex moteur ipsilatéral¹⁷, c'est-à-dire être inférieures au délai de la réponse corticomotrice au stimulus correspondant et recueillie simultanément.

b) L'observation, fréquemment faite alors, de variations concomitantes de l'amplitude des réponses thalamiques et corticomotrices, sous l'effet de divers paramètres (intensité du stimulus, dépression passagère sans modification de réponses de la voie primaire, etc.) était également suggestive d'un rapport étroit entre les deux catégories de projections.

c) La plupart du temps, les points actifs ainsi isolés répondaient tout à la fois aux stimulations visuelles et acoustiques. Dans ce cas, purent s'observer, dès le niveau thalamique, d'importants phénomènes de facilitation mutuelle intersensorielle par l'application en succession à intervalle approprié (12–15 ms) d'un stimulus lumineux puis sonore; ces processus étaient en tous points semblables à ceux que l'on pouvait observer simultanément sur le cortex moteur et également, on l'a vu, dans le tractus pyramidal.

d) Les niveaux particuliers ainsi identifiés se sont toujours inclus dans le périmètre «réflexogène» pour la voie pyramidale, tel qu'il a été défini ci-dessus¹⁸.

Finalement, la caractérisation histologique de ces zones actives s'est révélée complexe à notre sens, du fait qu'elles intéressent, partiellement au moins, des structures de transition mal individualisées.

Dans le plan frontal de la commissure postérieure, certains points ont été localisés dans la partie médiane du GMm, d'autres à la limite du mésencéphale (nucleus limitans), d'autres probablement aussi dans le noyau supragéniculé (fig. 18 a).

Plus antérieurement (niveau du maximum de développement du groupe cm-pf), des activités répondant aux conditions posées furent observées dans le centre médian, d'autres dans la zone immédiatement latérale qui prolonge en quelque sorte la zone active postérieure: carrefour du noyau limitans, de la bordure médiane du GMm et du noyau supragéniculé (fig. 18 b).

Au niveau plus antérieur encore (pôle caudal du noyau dorsomédian), les repérages ont indiqué, avec une bonne approximation, les noyaux «intralaminaires» et la lame médullaire interne (fig. 18 c).

¹⁷ Le problème de la bilatéralité des connexions ne sera pas considéré ici.

¹⁸ Ces diverses caractéristiques (a–d) distinguent assez nettement les réponses ventromédianes décrites ici, de celles identifiées plus dorsalement dans le complexe latéral et postérieur «associatif» (Buser, Borenstein et Bruner, 1959; Buser et Bruner, 1960).

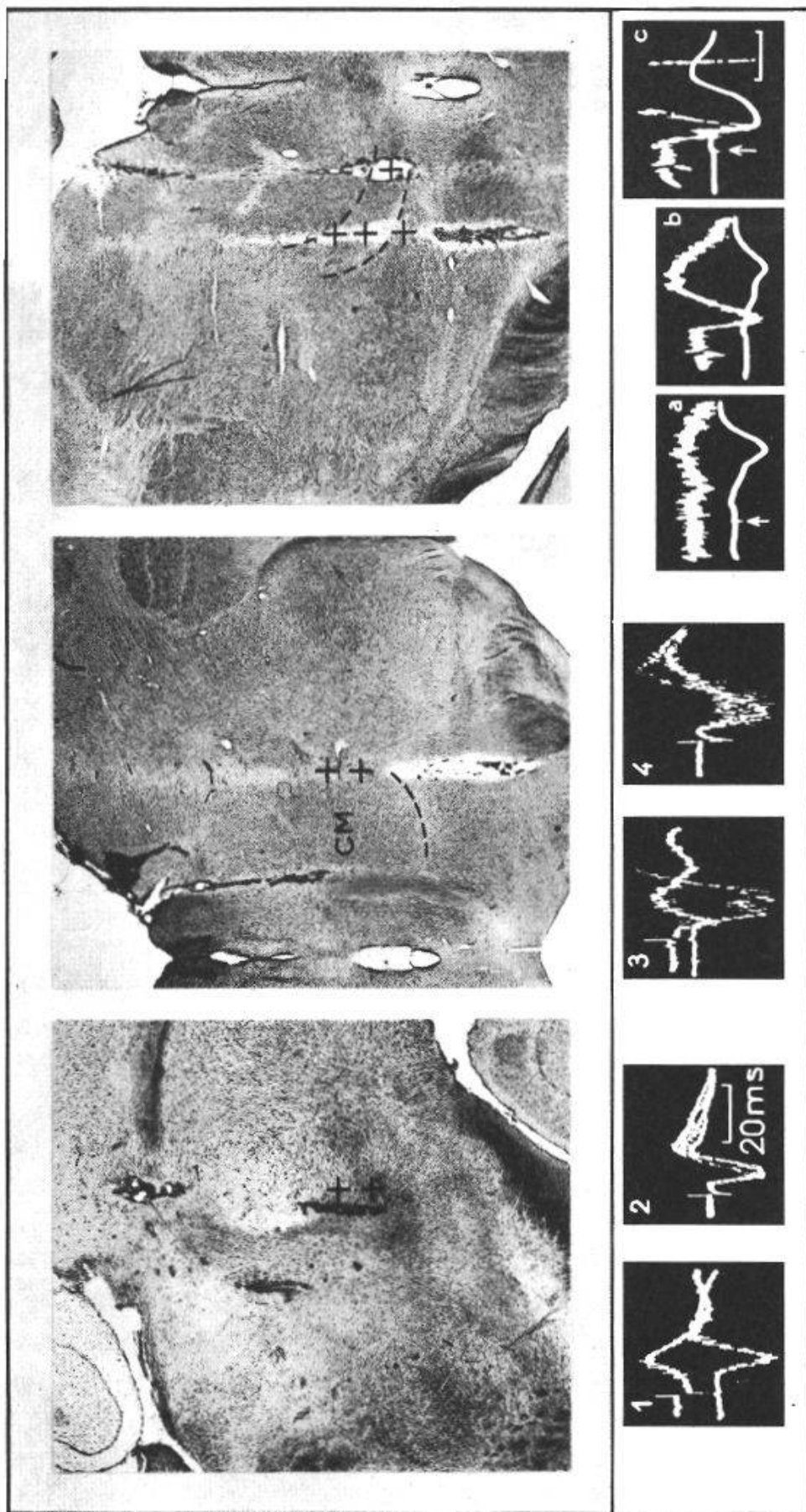


Fig. 18. Exemples d'identification des voies de projection sensorielle, visuelle ou auditive, vers le cortex moteur. - Gauche: L'électrode se trouve à la limite du GMm et du nucleus limitans (++) (plan A, fig. 16). - Cliché 1: stimulant le chiasma optique par choc isolé, on recueille une réponse en ce point thalamique (tracé supérieur) ainsi qu'une décharge dans la pyramide ipsilatérale (tracé inférieur). - Cliché 2: On stimule ce même point thalamique et on recueille une décharge pyramidale. - Milieu: Même expérience pour une stimulation plus antérieure (approximativement niveau B de la fig. 16). Le point efficace (++) est cette fois en bordure latérale du centre médian (CM). - 3: Réponse thalamique (tracé supérieur) et pyramidale (tracé inférieur) à la stimulation du chiasma optique. - 4: Réponse pyramidale à la stimulation du niveau thalamique identifié. - Droite: Pénétrations en un plan plus antérieur encore; identification (+) de réponses dans la zone intralaminare (délimitée par des tirets). - Cette fois, on a testé la réactivité du thalamus (tracé supérieur) et du cortex moteur (tracé inférieur) au son (a), à la lumière (b) et à l'association des deux stimuli (c). Noter en c l'effet de facilitation thalamique et corticale. Temps pour a, b, c: 50 ms. Même base de temps (20 ms) pour 1, 2, 3 et 4. (D'après Buser et Bruner.)

En résumé, cette identification – sans doute encore insuffisante – de la voie de passage des influx visuels et acoustiques vers le cortex moteur laisse-t-elle apparaître deux renseignements intéressants :

a) Du point de vue topographique, il semble qu'une voie commune aux deux modalités existe, en arrière au niveau de la zone thalamique complexe limitrophe du mésencéphale (GMm, supragéniculé, limitans) et se retrouve, en avant, plus caractéristiquement localisée dans le système intralaminaire. Ces résultats confirment en quelque manière des données, ou des hypothèses antérieures (*Hunter et Ingvar, 1955; Feng, Liu et Shen, 1956*).

b) L'existence de processus de facilitation intermodalaire au niveau du thalamus et les convergences hétérosensorielles que ceux-ci supposent, reporte en quelque sorte à cet étage une partie du rôle intégrateur que l'on était tenté – *a priori* – d'attribuer au cortex lui-même (fig. 18 a-c).

Cette seconde partie appelle à son tour deux remarques d'ordre plus général.

1. L'examen du rôle du cervelet, et plus encore celui des aires corticales primaires, visuelle et acoustique, dans l'activation pyramidale, ne manque pas d'évoquer des schémas déjà anciens, souvent purement théoriques d'ailleurs, et qui suggéreraient précisément, à côté d'une organisation linéaire de chaînes réflexes, l'existence de circuits hiérarchisés, disposés en parallèle et dont on pouvait prévoir que leur intervention serait en quelque sorte « facultative ». Le cas des aires corticales primaires nous paraît constituer un exemple particulièrement frappant d'un tel « *contrôle contingent* », exercé par une structure qui n'est topologiquement pas indispensable au mécanisme réflexe.

D'autres recherches devront préciser davantage le mécanisme de ces effets; elles devront nous dire aussi jusqu'à quel point leur intervention est spécifique dans le conditionnement ou l'élaboration d'un acte moteur par un signal sensoriel déterminé, et se distingue ainsi d'une action corticale plus diffuse.

2. Le cortex pyramidal, ou plus précisément sa partie polysensorielle, c'est-à-dire le cortex moteur proprement dit, apparaît évidemment comme une aire d'intégration sensorimotrice par excellence (*Leyton et Sherrington, 1917*). On s'interroge alors quant aux possibilités de saisir, effectivement, chez les Carnivores tout au moins, ce rôle intégrateur du cortex moteur dans l'exécution du mouvement volitionnel. De nombreuses études ont été consacrées à la description des troubles de la motricité et du tonus après lésion corticale ou pyramidale (voir bibliographie dans *Buser et Rougeul, 1961*). Rares sont par contre les renseigne-

ments que nous possédons relativement au problème – plus complexe – de l'intégration « sensori-motrice ».

Avant tout, doit-on rappeler les analyses précises, effectuées sur le chien, par *Konorski* et son groupe. On note en particulier que les ablations corticales fractionnées touchant soit le cortex préfrontal (zone peu développée chez le chat) soit le cortex moteur, soit l'aire somatique, ont modifié différemment le comportement de l'animal dans une épreuve de conditionnement alimentaire-moteur (*Stepien* et collab., 1958, 1959, 1961). Des expériences de notre groupe (*Buser* et *Rougeul*, 1961), réalisées cette fois sur le chat, et dont il n'a pas été fait état ici, furent directement centrées sur ce problème de l'intégration sensorimotrice: observant également les performances d'animaux dépourvus de cortex pyramidal (c'est-à-dire « sensori-moteur ») dans le conditionnement alimentaire moteur (réalisation d'un mouvement volontaire à un signal), nous pûmes conclure: a) que l'absence totale de cette aire ne supprime pas la capacité d'apprentissage et d'exécution du mouvement conditionné; b) que des modifications quantitatives (irrégularité des latences) et qualitatives (modalité-même d'exécution) sont néanmoins observables de façon prolongée chez de tels animaux.

Telle n'est évidemment qu'une première ébauche de solution du problème posé ci-dessus. Ces données suggèrent toutefois, si elles sont valables, que le rôle de structure intégratrice que nous cherchons à attribuer au cortex moteur, ne peut effectivement se traduire que dans le détail même de l'élaboration psychomotrice, et non pas par une simple suppression de celle-ci, après ablation de l'aire efficace.

Enfin, la part qui revient à la voie pyramidale *sensu stricto* dans cette régulation motrice reste sans aucun doute à délimiter avec précision. Il est certain que les mécanismes extrapyramidaux, dont l'œuvre de *W. R. Hess*, comme aussi les travaux de *Bucy*, de *C. et O. Vogt*, de *Hassler*, de *Monnier* et son groupe ont pu souligner toute la diversité comme aussi la complexité des circuits qu'ils impliquent, ne peuvent être ignorés, lorsqu'on tente de se faire une idée d'ensemble des processus de la coordination sensorimotrice.

Résumé

Dans ce travail ont été décrits – et discutés à la lumière d'acquisitions antérieures aux nôtres – un certain nombre de documents relatifs à l'organisation fonctionnelle du cortex pyramidal chez le chat.

Ces données ont été obtenues, les unes sur préparation « aigüe », anesthésiée au chloralose, ou curarisée après dissipation d'une anesthésie transitoire à l'éther, d'autres sur l'animal non contraint normal, et porteur d'électrodes implantées à demeure, soumis ou non, selon le cas, à un apprentissage du type alimentaire-moteur.

1. a) Il peut être considéré comme acquis qu'il existe des projections visuelles et acoustiques au niveau du cortex sigmoïde antérieur; la présence d'un foyer de projections somesthésiques distinct de celui des aires somatiques I et II est également confirmée.

L'analyse du cortex moteur par microélectrodes confirme ces faits, en montrant qu'une large proportion des unités neuroniques isolées à son niveau sont à « polyvalence sensorielle », c'est-à-dire soumises tout à la fois à des sollicitations somesthésiques, visuelles et acoustiques.

b) L'exploration du tractus pyramidal au niveau pontique confirme qu'une émission « réflexe » de décharges corticifuges par le cortex moteur peut avoir lieu en réponse à chacun des trois types de message qui l'atteignent. L'association, à intervalle court, de deux stimuli hétérogènes détermine en outre une notable facilitation de la décharge résultante.

Les réponses corticales motrices, ainsi que les décharges pyramidales qui leur correspondent, s'observent non seulement sous chloralose, mais également sous curare et même chez l'animal normal. Dans l'exécution d'un mouvement volitionnel, une évolution de ces réponses motrices s'observe, qui est mentionnée.

2. On s'est préoccupé, ensuite, de l'organisation des voies acheminant les influx sensoriels vers le cortex moteur. Trois ensembles de structures ont été successivement considérés à ce point de vue.

a) Il est montré tout d'abord que les aires corticales de projection primaire, visuelle et auditive, ne sont pas indispensables à l'activation réflexe de la voie pyramidale par des stimuli sensoriels correspondants. Néanmoins, la stimulation électrique de ces mêmes territoires provoque une décharge pyramidale, de même que toute modification expérimentale de leur excitabilité retentit – à court terme – sur la réactivité du cortex moteur. Ces influences s'exerceraient par l'intermédiaire du sous-cortex.

b) La cérébellectomie totale ne supprime pas non plus la possibilité d'une activation sensorielle du cortex moteur. Néanmoins, il est à nouveau montré que le cortex cérébelleux est également susceptible de modifier la réactivité pyramidale aux stimuli sensoriels, soit l'augmentant, soit la diminuant.

c) L'organisation des voies au niveau du thalamus postérieur est enfin envisagée. On s'est tout d'abord appliqué à délimiter dans leur ensemble, et par stimulation électrique stéréotaxique, les structures thalamiques susceptibles d'activer le cortex moteur et la voie pyramidale. Des résultats sont apportés et d'autres antérieurs rappelés, qui permettent de considérer comme vraisemblable que les voies activatrices visuelles et acoustiques, en particulier, empruntent ces structures médianes appartenant soit au groupe centre médian-parafasciculaire, soit aux amas nucléaires limitrophes latéralement et postérieurement. Il est également suggéré, enfin, que les voies correspondant à ces modalités se chevauchent, au moins partiellement, et que les facilitations intermodales observées pour la réponse pyramidale pourraient avoir leur siège dès ce niveau.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurden einige Daten über die funktionelle Organisation des Cortex pyramidalis der Katze im Lichte auch einiger früherer Untersuchungen als der unsrigen beschrieben und diskutiert.

Diese Versuche wurden durchgeführt an Sofortpräparaten unter Anästhesie mit Chloralose oder unter Curare nach Abklingen einer vorübergehenden Äthernarkose einerseits und andererseits an normalen Tieren, die Träger implantierter Elektroden waren und – je nach dem Fall – einem alimentär-motorischen Training unterworfen wurden.

1. a) Das Vorhandensein visueller und akustischer Projektionen im Cortex sigmoides anterior kann als erwiesen gelten. Die Gegenwart eines Herdes somästhetischer Projektionen, welcher sich von jenem der somatischen Felder I und II deutlich unterscheidet, ist ebenfalls höchst wahrscheinlich. Die Analyse des Cortex motorius mittels Mikroelektroden bestätigt diese Gegebenheiten; sie zeigt, daß einem großen Teil der isolierten Neuronen-Einheiten in diesem Rindengebiet eine sensorielle Polyvalenz eigen ist, d. h. daß sie gleichzeitig sowohl auf visuelle als auch akustische und somästhetische Stimuli reagieren können.

b) Die Ableitung von der Pyramidenbahn im Gebiet der Brücke bestärkt die Auffassung, daß der Cortex motorius als Antwort auf alle drei Typen der ihn erreichenden Botschaften auf dem Reflexwege cortico-fugale Entladungen ausstrahlen kann. Im übrigen wird die daraus resultierende Entladung durch die in kurzen Intervallen erfolgende Assoziation zweier heterogener Stimuli in bemerkenswerter Weise gebahnt. Die «motorischen» Rindenreaktionen sowie die entsprechenden pyramidalen Entladungen werden nicht nur bei Chloralose-Anästhesie, sondern auch bei Curareeinwirkung und sogar beim normalen Tier beobachtet. Bei der Ausführung einer willkürlichen Bewegung werden, wie erwähnt, Änderungen dieser motorischen Rindenreaktionen beobachtet.

2. Man hat sich in der Folge auch mit der Struktur der Bahnen befaßt, welche die sensorielle Stimuli zur motorischen Rindenregion führen. Unter diesem Gesichtspunkt sind hintereinander 3 Strukturgruppen betrachtet worden.

a) Zuerst wurde gezeigt, daß die Rindenfelder der primären visuellen und auditiven Projektionen für die Reflexaktivierung der Pyramidenbahn durch entsprechende sensorielle Stimuli nicht unerläßlich sind. Gleichwohl ruft eine elektrische Reizung dieser selben Regionen eine pyramidale Entladung hervor, so wie auch jede experimentelle Veränderung ihrer Erregbarkeit sich innert kurzer Zeit auf die pyramidale Reaktivität auswirkt. Diese Einflüsse geschehen durch Vermittlung des Subcortex.

b) Aber auch eine Abtragung des Kleinhirns vermag die Möglichkeit einer sensoriiellen Aktivierung des Cortex motorius nicht zu unterdrücken. Immerhin konnte erneut gezeigt werden, daß die Kleinhirnrinde ebenfalls fähig ist, die pyramidale Reaktivität auf sensorielle Stimuli in verstärkendem oder abschwächendem Sinne zu beeinflussen.

c) Auch die Struktur der Bahnen im Gebiet des Thalamus posterior wird einer Betrachtung unterzogen. Man hat sich zuerst darum bemüht, die Thalamusstrukturen, welche den motorischen Cortex und die Pyramidenbahn zu aktivieren vermögen, in ihrer Gesamtheit durch stereotaxe elektrische Reizung abzugrenzen. Auf Grund der dargestellten Ergebnisse und früher zitierter Angaben darf als wahrscheinlich angenommen werden, daß die visuellen wie auch die akustischen Bahnen durch die medialen thalamischen Strukturen (d.h. durch den Nucleus centrummedianum, parafascicularis oder die seitlichen und hinteren limitrophen Kernanhäufungen und die Lamina medullaris interna) führen.

Es drängt sich auch die Vermutung auf, daß die verschiedenen Bahnen, welche diesen Modalitäten entsprechen, wenigstens teilweise konvergieren und daß gewisse intermodalitäre Interaktionen, wie sie für die pyramidalen Entladungen beobachtet wurden, ihren Sitz in dieser thalamischen Region haben könnten.

Riassunto

In questo lavoro sono stati descritti – e discussi alla luce di acquisizioni anteriori alle nostre – un certo numero di fatti relativi alla organizzazione funzionale della corteccia piramidale nel gatto.

Questi dati sono stati ottenuti gli uni mediante preparato «acuto» anestetizzato al cloralio o curarizzato dopo scomparsa di una anestesia passeggera con etere, gli altri con animale normale non preparato, munito di elettrodi fissi in permanenza e sottoposto o no, secondo il caso, ad un addestramento di tipo alimentare-motore.

1. a) L'esistenza di proiezioni visive ed acustiche a livello della corteccia sigmoide anteriore può essere considerata un fatto acquisito; molto probabile è pure la presenza di un focolaio di proiezioni somestetiche distinto da quello delle aree somatiche I et II. L'analisi della corteccia motrice mediante microelettrodi conferma questi fatti dimostrando che gran numero delle unità neuronali isolate al livello corticale sono dotate di «polivalenza sensitiva», vale a dire sottoposte contemporaneamente a stimoli somestesici, visivi ed acustici.

b) L'esplorazione del tratto piramidale a livello del ponte conferma che la corteccia motrice può emettere «per via riflessa» delle scariche

corticofughe in risposta a ciascuno dei tre tipi di messaggi che le pervengono. L'associazione, a breve intervallo, di due stimoli eterogenei facilita inoltre notevolmente la scarica risultante.

Le riposte corticali motrici, come pure le scariche piramidali corrispondenti, si osservano non soltanto in anestesia con cloralio, ma anche con curaro e perfino nell'animale normale. Si accenna ad una evoluzione di queste risposte motrici che si osservano nell'esecuzione di un movimento volontario.

2. Ci si è preoccupati in seguito dell'organizzazione delle vie che portano gli stimoli sensori verso la corteccia motrice. Sotto questo punto di vista sono stati successivamente considerati tre gruppi strutturali.

a) Si dimostra dapprima che le aree corticali di proiezione primaria, visiva e uditiva, non sono indispensabili all'attivazione riflessa della via piramidale da parte di stimoli sensoriali corrispondenti. Tuttavia la stimolazione elettrica di questi stessi territori provoca una scarica piramidale, mentre ogni modificazione sperimentale della loro eccitabilità si ripercuote - entro breve tempo - sulla reattività piramidale. Queste influenze si eserciterebbero attraverso la regione sotto-corticale.

b) Nemmeno l'asportazione totale del cervelletto sopprime la possibilità di un'attivazione sensitiva della corteccia motrice. Tuttavia si dimostra nuovamente che la corteccia cerebellare è pure suscettibile di modificare la reattività piramidale agli stimoli sensoriali sia aumentandola, sia diminuendola.

c) Viene considerata infine l'organizzazione delle vie nervose a livello del talamo posteriore. Si è cercato dapprima di delimitare nel loro insieme mediante stimolazione stereotattica elettrica le strutture talamiche suscettibili di attivare la corteccia motrice e la via piramidale. Sulla base dei risultati esposti e di risultati precedenti citati si può ritenere come probabile che le vie attivatrici, visive, acustiche e somestesiche interessano tutte e tre queste strutture mediane che appartengono sia al nucleo centro-mediano parafascicolare, sia agli ammassi nucleari limitrofi laterali e posteriori. Vien suggerito inoltre che le vie corrispondenti a queste diverse modalità si intersecano almeno parzialmente, e che certe interazioni tra le diverse modalità, quali si osservano nella risposta piramidale, potrebbero essere localizzate a partire da questo livello.

Summary

This paper describes results concerned with the functional organization of the pyramidal cortex in cat. These data have been obtained, either on "acute" preparations, some under deep chloralose anaesthesia, others

unanaesthetized and curarized, or on normal unrestrained animals, some of them being trained to a motor-alimentary conditioning performance.

1. a) The existence of visual as well as auditory projections to the anterior sigmoid cortex may be considered as well proved. The presence of a focus for somaesthetic projections, distinct from those for somatic area I et II, is equally confirmed.

A microelectrode analysis confirms these facts by showing that a large proportion of single units in the anterior sigmoid gyrus are "polysensory", i.e. may be activated by light, sound, as well as somaesthetic stimuli.

b) Recording from the pyramidal tract at pontine level indicates that all three types of sensory messages may induce a reverberated corticofugal discharge from the motor cortex. Facilitatory effects are observed by combining, with short interval, two stimuli of distinct modalities.

Evoked responses at the motor cortex, as well as corresponding pyramidal discharges, may be observed, not only under chloralose, but also under curare and on normal animals as well.

During the execution of a "volitional" movement in conditioning, an evolution of these responses is observed, which is mentioned here.

2. In discussing, next, the organization of pathways transmitting sensory messages to the motor cortex, three groups of structures have been considered.

a) It was first shown that primary cortical projection fields—visual or acoustic—are not necessary for the existence of sensory projections toward the motor cortex; it is shown, however, that their electrical stimulation may elicit pyramidal discharges, and that modification of their excitability may influence the level of pyramidal responsiveness to sensory stimuli. Such influences are most probably mediated by way of subcortical structures.

b) Total cerebellectomy does not suppress the sensory reactivity of motor cortices. However, previous data are confirmed, showing that stimulation of the cerebellar cortex may either facilitate or inhibit pyramidal discharges to sensory stimuli.

c) The organization of pathways at the level of the posterior thalamus is finally considered. As a first approach, a delimitation was undertaken of thalamic structures which, when electrically stimulated, could activate at low threshold both the homolateral motor cortex and the corresponding pyramidal tract. Results are then described and previous data recalled, which strongly suggest that the pathway for visual as well as acoustic projection into the motor cortex pass through medial thalamic structures pertaining to the intralaminary system and to nucleus centrum medianum parafascicularis. It is also suggested that the path-

ways corresponding to those modalities overlap at least partially at the thalamic level, thus making it probable that intermodal interactions observed for the pyramidal responses may actually take place at these thalamic levels.

- Adrian E. D. et Moruzzi G.*: Impulses in the pyramidal tract. *J. Physiol. (Lond.)* **97**, 153 (1939).
- Albe-Fessard D. et Mallart A.*: Existence de réponses d'origines visuelle et auditive dans le centre médian du thalamus du chat anesthésié au chloralose. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **251**, 1040 (1960).
- Albe-Fessard D. et Rougeul A.*: Activités d'origine somesthésique évoquées sur le cortex non-spécifique du chat anesthésié au chloralose: rôle du centre médian du thalamus. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **10**, 131 (1958).
- Arduini A. et Whitlock D. G.*: Spike discharges in pyramidal system during recruitment waves. *J. Neurophysiol.* **16**, 430 (1953).
- Barron D. H.*: The results of unilateral pyramidal section in rat. *J. comp. Neurol.* **60**, 45 (1934).
- Branch C. L. et Martin A. R.*: Inhibition of Betz cell activity by thalamic and cortical stimulation. *J. Neurophysiol.* **21**, 380 (1958).
- Bremer F., Bonnet V. et Terzuolo C.*: Etude électrophysiologique des aires auditives corticales du chat. *Arch. int. Physiol.* **62**, 390 (1954).
- Brodmann K.*: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Vol. 12. J. A. Barth, Leipzig 1909.
- Brookhart J. M. et Zanchetti A.*: The relation between electrocortical waves and responsiveness of the cortico spinal system. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **8**, 427 (1956).
- Buser P. et Ascher P.*: Mise en jeu réflexe du système pyramidal chez le chat. *Arch. ital. Biol.* **98**, 123 (1960).
- Buser P. et Borenstein P.*: Réponses somesthésiques, visuelles et auditives, recueillies au niveau du cortex associatif suprasylvien chez le chat curarisé non anesthésié. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **11**, 285 (1959).
- Buser P., Borenstein P. et Bruner J.*: Etude des systèmes « associatifs » visuels et auditifs chez le chat anesthésié au chloralose. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **11**, 305 (1959).
- Buser P. et Bruner J.*: Réponses visuelles et acoustiques au niveau du complexe ventromédian postérieur du thalamus chez le chat. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **251**, 1238 (1960).
- Buser P. et Heinze G.*: Effets d'une association de stimuli périphériques hétérogènes sur l'activité de certaines aires corticales chez le chat. *J. Physiol. (Paris)* **46**, 284 (1954).
- Buser P. et Imbert M.*: Sensory projections to the motor cortex in cats: a micro-electrode study. In: *Symposium on sensory communications*. Boston 1961 (sous presse).
- Buser P. et Rougeul A.*: Observations sur le conditionnement instrumental alimentaire chez le Chat. In: *Brain mechanisms and learning*. 1961 (sous presse).
- Calma I. and Arduini A.*: Spontaneous induced activity in pyramidal units. *J. Neurophysiol.* **17**, 321 (1954).
- Corriol J. et Maffre S.*: Etude des potentiels antidromiques corticaux après stimulation électrique de la pyramide bulbairre chez le chien. *Rev. neurol.* **87**, 455 (1952).
- Dell P.*: Corrélations entre le système végétatif et le système de la vie de relation. Mésencéphale, diencéphale et cortex cérébral. *J. Physiol. (Paris)* **44**, 471 (1952).
- Denny-Brown D.*: Disintegration of motor function resulting from cerebral lesions. *J. nerv. ment. Dis.* **112**, 1 (1950).

- Feng T. P., Liu Y. M. et Shen E.*: Pathways mediating irradiation of auditory and visual impulse to the sensorimotor cortex. Proc. 20th int. Physiol. Congr., Bruxelles 1956, p. 997.
- Ferrier D.*: The localization of function in the brain. Proc. roy. Soc. Med. **22**, 229 (1874).
- Foerster O.*: Sensible corticale Felder. Handbuch der Neurologie Vol. 6. J. Springer, Berlin 1936, p. 358.
- Fritsh G. et Hitzig E.*: Über die elektrische Erregbarkeit des Großhirns. Arch. Anat. Physiol. **47**, 300 (1870).
- Garol H. W.*: The «motor» cortex of the cat. J. Neuropath. exp. Neurol. **1**, 138 (1942).
- Gastaut H.*: Etude électrographique de la réactivité des rythmes rolandiques. Rev. Neurol. **87**, 176 (1952).
- Gastaut H. et Hunter J.*: An experimental study of the mechanism of photic activation in idiopathic epilepsy. EEG clin. Neurophysiol. **2**, 263 (1950).
- Gobbel W. G. and Liles G. W.*: Efferent fibers of the parietal lobe of the cat (*Felis domesticus*). J. Neurophysiol. **8**, 257 (1945).
- Goltz F.*: Über die Funktionen des Lendemarks des Hundes. Pflüg. Arch. ges. Physiol. **8**, 460 (1874).
- Grünbaum A. S. F. et Sherrington C. S.*: Observations on the physiology of the cerebral cortex of some of the higher apes. Proc. roy. Soc. **69**, 206 (1901).
- Hernandez-Peon R., Jouvet M. et Scherrer H.*: Auditory potentials at cochlear nucleus during acoustic habituation. Acta neurol. lat.-amer. **3**, 144 (1957).
- Hines M.*: Control of movements by the cerebral cortex in primates. Biol. Rev. **18**, 1 (1943).
- Hitzig G.*: Untersuchungen über das Gehirn. A. Hirschwald, Berlin 1874.
- Holmes G. et May W. P.*: On the exact origin of the pyramidal tracts in man and other mammals. Proc. roy. Soc. **2**, 92 (1909).
- Hunter J. et Ingvar D. H.*: Pathways mediating metrazol induced irradiation of visual impulses. Electroenceph. clin. Neurophysiol. **7**, 39 (1955).
- Ingvar D. H. et Hunter J.*: Influence of visual cortex on light impulses in the brain stem of unanaesthetized cat. Acta physiol. scand. **33**, 194 (1955).
- Jasper H. H. et Penfield W.*: Electrocorticograms in man: effects of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus. Arch. Psychiat. Zeitsch. Neurol. **183**, 163 (1949).
- Kennard M. A.*: Reorganization of motor function in the cerebral cortex of monkeys deprived of motor areas in infancy. J. Neurophysiol. **1**, 477 (1938).
- Kennard M. A. et Culloch W. S. Mc*: Motor response to stimulation of cerebral cortex in absence of areas 4 and 6 (*Macaca mulatta*). J. Neurophysiol. **6**, 181 (1943).
- Konorski J.*: Conditioned reflexes and neuron organization. Cambridge University Press 1948.
- Knighton R. S.*: Thalamic relay nucleus for the second somatic sensory receiving area in the cerebral cortex of the cat. J. comp. Neurol. **92**, 183 (1950).
- Kruger L. et Albe-Fessard D.*: Distribution of responses to somatic afferent stimuli in the diencephalon of the cat under chloralose anesthesia. Exp. Neurol. **2**, 442 (1960).
- Lance J. W. et Manning R. L.*: Origin of the pyramidal tract in the cat. J. Physiol. (Lond.) **124**, 385 (1954).
- Landau W. M.*: An explanation for the so-called ascending impulses in the pyramidal tract. Science **123**, 895 (1956).
- Langworthy O. R.*: The area frontalis of the cerebral cortex of the cat, its minute structure and physiological evidence of its control of the postural reflex. Bull. Johns Hopk. Hosp. **42**, 20 (1928).
- Lassek A. M.*: The pyramidal tract. The effect of pre- and postcentral cortical lesions on the fiber components of the pyramids in monkey. J. nerv. ment. Dis. **95**, 721 (1942).

- Lassek A. M.*: The pyramidal tract: basic considerations of cortico-spinal neurons. *Ass. Res. nerv. ment. Dis. Proc.* **27**, 106 (1947).
- Lebendinskaia S. I. et Rosenthal J. S.*: Reactions of a dog after removal of the cerebral hemispheres. *Brain* **58**, 412 (1935).
- Levin P. M. et Bradford F. K.*: The exact origin of the cortico-spinal tract in the monkey. *J. comp. Neurol.* **68**, 411 (1938).
- Leyton A. S. F. et Sherrington C. S.*: Observations on the excitable cortex of the chimpanzee, orang-utan and gorilla. *Quart. J. exp. Physiol.* **2**, 135 (1917).
- Li C. L.*: The facilitatory effect of stimulation of an unspecific thalamic nucleus on cortical sensory neuronal responses. *J. Physiol. (Lond.)* **131**, 115 (1956 a).
- Li C. L.*: The inhibitory effect of stimulation of a thalamic nucleus on neuronal activity in the motor cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **133**, 40 (1956 b).
- Li C. L.*: Some properties of pyramidal neurons in motor cortex with particular reference to sensory stimulation. *J. Neurophysiol.* **22**, 385 (1959).
- Liddell E. G. T. et Phillips C. G.*: Pyramidal section in the cat. *Brain* **67**, 1 (1944).
- Liu Y. M. et Shen E.*: Some observations on the discharges in the pyramidal and reticulo-spinal tracts elicited by brief auditory and visual stimuli. *Acta physiol. sinica* **22**, 126 (1958).
- Magoun H. W. et McKinley W. A.*: The termination of ascending trigeminal and spinal tracts in the thalamus of the Cat. *Amer. J. Physiol.* **137**, 409 (1942).
- Magoun H. W. et Ranson S. W.*: The behavior of cats following bilateral removal of the rostral portion of the cerebral hemispheres. *J. Neurophysiol.* **1**, 39 (1938).
- Malis L. I., Pribram K. H. et Kruger L.*: Action potentials in «motor» cortex evoked by peripheral nerve stimulation. *J. Neurophysiol.* **16**, 161 (1953).
- Marshall C.*: The functions of the pyramidal tracts. *Quart. Rev. Biol.* **2**, 35 (1936).
- Moruzzi G.*: Sui rapporti fra cervelletto e corteccia cerebrale. I: Azione d'impulsi cerebellari sulle attività corticali motrici dell'animale in narcosi cloralosica. *Arch. Fisiol.* **41**, 87 (1941 a).
- Moruzzi G.*: Sui rapporti fra cervelletto e corteccia cerebrale II: Azione d'impulsi cerebellari sulle attività motrici provocate dalla stimolazione faradica o chimica del giro sigmoideo nel gatto. *Arch. Fisiol.* **41**, 157 (1941 b).
- Moruzzi G.*: Sui rapporti fra cervelletto e corteccia cerebrale. III: Meccanismi e localizzazione delle azioni inibitrici e dinamogene del cervelletto. *Arch. Fisiol.* **41**, 183 (1941 c).
- Oswaldo-Cruz E. et Tsouladzé S.*: Activité évoquée par stimulation de nerfs d'origine musculaire ou cutanée dans le gyrus sigmoïde antérieur du chat. *J. Physiol. (Paris)* **49**, 327 (1957).
- Parma M. et Zanchetti A.*: Ascending reticular influences upon thalamically evoked pyramidal discharges. *Amer. J. Physiol.* **185**, 614 (1956).
- Patton H. D. and Amassian V. E.*: Responses in the corticospinal tract of cat and monkey. *Fed. Proc.* **11**, 119 (1952).
- Patton H. D. et Amassian V. E.*: Single- and multiple-unit analysis of cortical stage of pyramidal tract activation. *J. Neurophysiol.* **17**, 345 (1954).
- Patton H. D. et Amassian V. E.*: The pyramidal tract: its excitation and functions. *Handbook of Physiology, Neurophysiology Vol. 2.* *Amer. Physiol. Soc.* 1959/60, p. 837.
- Penfield W. G. et Boldrey E.*: Somatic motor and sensory presentation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain* **60**, 389 (1937).
- Penfield W. et Rasmussen T.*: The cerebral cortex of man. MacMillan and Co. 1952.
- Penfield W. et Welch K.*: Instability of response to stimulation of the sensorimotor cortex of man. *J. Physiol. (Lond.)* **109**, 358 (1949).
- Perl E. R. et Casby J. U.*: Localization of cerebral electrical activity: the acoustic cortex of cat. *J. Neurophysiol.* **17**, 429 (1954).
- Phillips C. G.*: Intracellular records from Betz cells in the cat. *Quart. J. exp. Physiol.* **41**, 58 (1956 a).

- Phillips C. G.:** Cortical motor threshold and the thresholds and distribution of excited Betz cells in the cat. *Quart. J. exp. Physiol.* **41**, 70 (1956 b).
- Poggio G. F. et Mountcastle V. B.:** A study of the functional contributions of the lemniscal and spinothalamic systems to somatic sensibility. *Bull. Johns Hopk. Hosp.* **106**, 266 (1960).
- Purpura D. P., Housepian E. M. et Grundfest H.:** Analysis of caudate-cortical connections in neuraxially intact and «télencéphale isolé» cats. *Arch. ital. Biol.* **96**, 145 (1958).
- Ricci G., Doane B. et Jasper H. H.:** Microelectrodes studies of conditioning: technique and preliminary results. 1er Congr. int. Sci. Neurol., Bruxelles 1957, p. 401.
- McRioch K.:** Studies on the diencephalon of Carnivora. I: The nuclear configuration of the thalamus, epithalamus and hypothalamus of the dog and cat. *J. comp. Neurol.* **49**, 1 (1930).
- McRioch K. D.:** Studies on the diencephalon of carnivora. III: Certain myelinated-fiber connections of the diencephalon of the dog (*Canis familiaris*), cat (*Felis domesticus*) and aevisa (*Crossarchus obscurus*). *J. comp. Neurol.* **53**, 319 (1931).
- Rose J. E. et Mountcastle V. B.:** The thalamic tactile region in rabbit and cat. *J. comp. Neurol.* **97**, 441 (1952).
- Rose J. E. et Woolsey C. N.:** Cortical connections and functional organization of the thalamic auditory system of the cat. In: *Biological and Biochemical Basis of Behavior*. University of Wisconsin Press 1958, p. 127.
- Rougeul A.:** Observations électrographiques au cours du conditionnement instrumental alimentaire chez le chat. *J. Physiol. (Paris)* **50**, 494 (1958).
- Scarff J. E.:** Primary cortical centers for movements of upper and lower limbs in man. *Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago)* **44**, 243 (1940).
- Scarff J. E. et Rahm jr. W. E.:** The human electrocorticogram. *J. Neurophysiol.* **4**, 418 (1940).
- Schaltenbrand G. et Cobb S.:** Clinical and anatomical studies on two cats without neocortex. *Brain* **53**, 449 (1930).
- Stepien I. et Stepien L.:** The effects of ablations of the sensorimotor cortex on instrumental (type II) conditioned reflexes. I: The lesions of sensory cortex in dogs. *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. 2* **6**, 309 (1958).
- Stepien I. et Stepien L.:** The effect of sensory cortex ablations on instrumental (type II) conditioned reflexes in dogs. *Acta Biol. exp. (Lodz)* **19**, 257 (1959).
- Stepien I., Stepien L. et Konorski J.:** The effects of bilateral lesions on the motor cortex on type II conditioned reflexes in dogs. *Acta Biol. exp. (Lodz)* **20**, 211 (1960).
- Sugar O., Chusid J. G. et French J. D.:** A second motor cortex in the monkey (*Macaca mulatta*). *J. Neuropath. exp. Neurol.* **7**, 182 (1948).
- Thompson R. F. et Sindberg R. M.:** Auditory response fields in association and motor cortex of cat. *J. Neurophysiol.* **23**, 87 (1960).
- Tower S. S.:** The dissociation of cortical excitation from cortical inhibition by pyramid section and the syndrome of that lesion in the cat. *Brain* **58**, 238 (1935).
- Tower S. S. et Hines M.:** Dissociation of pyramidal and extrapyramidal functions of the frontal lobe. *Science* **82**, 376 (1935).
- Travis A. M. et Woolsey C. N.:** Motor performance of monkeys after bilateral partial and total cerebral decortications. *Amer. J. phys. Med.* **35**, 273 (1956).
- Vogt C. et Vogt O.:** Gestaltung der topistischen Hirnforschung und ihre Förderung durch den Hirnbau und seine Anomalien. *J. Hirnforsch.* **1**, 1 (1953).
- Walberg F. et Brodal A.:** Pyramidal tract fibres from temporal and occipital lobes. *Brain* **76**, 491 (1953).
- Wall P., Remond A. G., et Dobson R. L.:** Studies on the mechanism of the action of visual afferents on motor cortex excitability. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **5**, 385 (1953).

- Welker W. I., Benjamin R. M., Miles R. C. et Woolsey C. N.:* Motor effects of stimulation of cerebral cortex of squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *J. Neurophysiol.* **20**, 347 (1957).
- Whitlock D. G., Arduini A. et Moruzzi G.:* Microelectrode analysis of pyramidal system during transition from sleep to wakefulness. *J. Neurophysiol.* **16**, 414 (1953).
- Whitlock D. G. et Perl E. R.:* Afferent projection through ventrolateral funiculi to thalamus of cat. *J. Neurophysiol.* **22**, 133 (1959).
- Whiteside J. A. et Snider R. S.:* Relation of cerebellum to upper brain stem. *J. Neurophysiol.* **16**, 397 (1953).
- Woolsey C. N. et Bard P.:* Motor performance of an adult *Macaca mulatta* following bilateral removal of areas 4 and 6. *Fed. Proc.* **2**, 55 (1943).
- Woolsey C. N., et Chang H. T.:* Activation of the cerebral cortex by antidromic volleys in the pyramidal tract. *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **27**, 146 (1948).
- Woolsey C. N., Settlage P. H., Meyer D. R., Sencer W., Pinto Hamuy T. et Travis A. M.:* Patterns of localization in precentral and «supplementary» motor areas and their relation to the concept of a premotor area. in: *Patterns of organization in the central nervous system.* p. 238-264 (1952).
- Zanchetti A. et Brookhart J. M.:* Corticospinal responsiveness during EEG arousal in the cat. *Amer. J. Physiol.* **195**, 262 (1958).