

LA INFLUÈNCIA DE LES TERMINACIONS NERVIOSSES PROPIOCEPTIVES DE LES EX- TREMITATS POSTERIORIS SOBRE LA POSICIÓ DE LES ANTERIORIS

(OBSERVACIONS EN GATS DESCEREBRATS)

per

J. PI-SUÑER BAYO

J. F. FULTON

La locomoció en els quadrúpedes està assegurada per una perfecta coordinació en els moviments rítmics de llurs extremitats anteriors i posteriors. Hi ha, en la literatura, un gran nombre d'observacions sobre la coordinació de la musculatura de les dues extremitats posteriors o anteriors, independentment. Però la coordinació de conjunt entre els dos grups ha estat més poc estudiada. Les nostres observacions es redueixen a la influència de les sensacions propioceptives procedents del quadríceps sobre les extremitats anteriors.

En el curs d'una altra sèrie experimental tinguérem ocasió d'observar repetidament els fets que exposem a continuació. Probablement, el més pràctic serà copiar íntegrament el protocol d'un dels experiments més brillants i que, dedicat en absolut a aquest punt essencial, pot prendre's com a suma i resum de les diverses observacions independents que ens han portat a aquests resultats.

Una gata, gran, es descerebra amb obertura de la bòveda craniana emprant la cullereta (no mitjançant la guillotina de Sherrington, per a així poder precisar millor el nivell de la secció), a les 9.35. Prèviament s'ha seccionat el nervi ciàtic esquerre i totes les branques que van als múscles del grup flexor, menys la del semitendinós. El cutani extern, el safèn intern, els obturadors i el nervi del sartori, també es tallen; els múscles abductors i adductors de la cuixa s'inutilitzen per ressecció de llurs tendons, així com el tensor de la fàscia femoral. En el costat dret es porta a cap la mateixa operació, però els múscles adductors conserven íntegra llur inervació (nervi obturador). Aquesta dissecció preliminar es porta a cap sota una profunda anestèsia per èter-cloroform, que dura, des de la seva iniciació fins a la descerebració, uns vint minuts. Hem observat que a una menor durada d'anestèsia abans de la descerebració, correspon sempre una supervivència més llarga, i és per això pel que ens hem esforçat en les últimes setmanes a perfeccionar la tècnica, a fi de realitzar l'operació amb el mínim de temps possible.

Després de la descerebració s'omple el crani amb trossos del múscle temporal del mateix animal (a fi d'accelerar la coagulació) i cotó. Es manté alt el cap de l'animal amb lligams; aquest es cobreix perquè es conservi en bones condicions.

Tres hores i mitja més tard l'animal està en bones condicions, sense la més petita hemorràgia intracraneal.

Reflexos. — Abans d'aïllar els tendons dels múscles quadríceps i semitendinós del costat esquerre, s'observa que la flexió forçada del genoll esquerre (allargament del quadríceps) dóna lloc:

1.º A l'extensió de l'extremitat anterior del mateix costat.

2.^a A la flexió de la del costat oposat.

Aquestes posicions anteriors es conserven durant tot el temps que es manté en flexió forçada el genoll esquerre, però a la més lleu relaxació d'aquesta, les extremitats anteriors tornen a llur posició de repòs. De vegades, excepcionalment, la posició de les potes anteriors no es manté durant tot el temps de flexió forçada del genoll, sinó que s'observa una tendència ràpida a tornar a la posició de repòs. La resposta de les extremitats anteriors a l'estímul propioceptiu posterior s'observa amb el cap de l'animal en posició normal i amb el cap girat cap al costat de l'extremitat posterior flexionada, però en aquest últim cas la resposta és molt menys intensa. Aquesta variació és sorprenent, sobretot perquè el tonus muscular encara no variava pel canvi de posició del cap, ja que l'animal estava sota l'efecte del shoc de la descerebració, que no desapareix, pel que nosaltres hem observat, fins a les 5-7 hores després de l'operació. En aquests temps és quan hem aconseguit les respostes reflexes més clares.

A la 1.50 es desinsereixen els tendons del quadríceps i semitendinós. Entre 2 i 3 p. m. s'observa:

1.^r La tracció moderada del tendó rotulià dóna lloc a : a) Extensió de l'extremitat anterior del mateix costat. b) Flexió de la del costat oposat, o sigui els mateixos fenòmens observats després de la flexió del genoll quan els múscles encara estaven units a llurs insercions.

2.^a Faradització lleu (amb rodet tipus Harvard, sense nucli, a 8'5 cm. de distància entre els enrotllats, alimentat per un acumulador a 2 volts, amb 10 ohms de resistència en el circuit primari; xocs d'obertura suprimits mitjançant la clau diferencial de Sherrington), en el tronc nerviós del ciàtic del mateix costat, dóna lloc a la mateixa resposta en les potes anteriors, essent

menor l'efecte amb el cap girat cap al costat estimulat en ambdós casos : amb estímulo faràdic i amb tracció patelar.

3.^r Tracció del semitendíno, músculo flexor del genoll, no produeix efecte apreciable sobre les extremitats anteriors, àdhuc amb traccions tan grans com 700-800 gr. aplicades al tendó. Aquest fet té una gran importància, ja que exclou la possibilitat de què la resposta de les extremitats anteriors sigui deguda a traccions en la pell, ossos o àrees veïnes de les incisions. A més, quan el músculo flexor sofreix una tracció durant la tracció del grup extensor, no s'observa cap disminució inhibidòria en la resposta de les extremitats anteriors.

4.^t La pressió limitada al tendó rotulià, sense cap tracció sobre el músculo, dóna lloc exactament a la mateixa resposta reflexa per part de les extremitats anteriors; de la mateixa manera dóna lloc a la producció del reflex la compressió dels dos tendons entre els dos braços d'una pinça hemostàtica; i igualment la compressió del cos del músculo (sense tracció) entre els del polze i l'índex. Tots aquests estímuls són més efectius amb el cap de l'animal en posició normal, que girat cap al costat excitat.

5.^e Els efectes de la posició sobre les extremitats anteriors van sempre associats a un reflex de Phillipson, simultani i de tipus creuat, amb contracció intensa dels adductors. Sense la secció preparatòria del nervi crural anterior del costat excitat, aquest reflex seria, segurament, bilateral.

A les 3.30 s'uneix la preparació a les palanques d'un doble miògraf isomètric i s'obtenen respostes mitjançant l'excitació del nervi ciàtic amb un feble corrent faràdic i el cap en posició normal, i girat cap al costat excitat (dret). Els reflexos de posició cervical no són tan clars com en altres animals de la nostra sèrie experimental.

Després d'obtinguts diversos traçats fotogràfics, com que l'animal encara està en bones condicions, se separen els múscles del miògraf, se sutura la pell, es tanquen les ferides operatòries i es deixa l'animal, ben tapat, al costat de l'estufa. Són dos quarts de set de la tarda.

L'endemà, a les 9 del matí l'animal segueix en bones condicions, amb respiració tranquil·la, temperatura normal i pols ferm i regular. Explorats els reflexos, tots es troben augmentats en relació al dia anterior. S'observen, així mateix, les respostes de les extremitats anteriors als canvis de posició de les posteriors, així com a la tracció dels múscles aïllats, compressió de tendons, etc.; la influència de la posició del cap sobre la intensitat de la resposta és també més marcada que el dia abans.

A les 11.30 mor l'animal. L'autòpsia demostra l'absència d'hemorràgia cerebral; un petit coàgul, sota la tenda del cerebel, comprimeix lleugerament l'hemisferi dret. La descerebració es fa a nivell de la part mitjana dels peduncles anteriors, però els últims 3 mm. de la part posterior d'aquests estava molt edematosa, i, evidentment, no en condicions d'activitat funcional.

Hem reproduït amb tot detall el protocol corresponent a una de les nostres observacions per la llarga supervivència de l'animal, i per les perfectes condicions en què es troba a tot moment, com es veia per l'estat de la temperatura, pols, pressió arterial, respiració i altres signes externs. Però com que els mateixos resultats han estat obtinguts, repetidament, en distintes preparacions, és possible establir ja algunes conseqüències.

Hem de fer notar, primordialment, el fet que l'estímul de certes formacions nervioses aferents, procedents del múscle quadríceps, dona lloc a extensió ipsilateral i flexió creuada de les extremitats anteriors. Aquesta observació orienta cap a un possible origen propioceptiu

(al menys parcial) de la funció reflexa reguladora dels moviments de locomoció en els quadrúpedes.

La importància d'aquestes reaccions salta a la vista en observar que corresponen exactament al tipus de moviments que asseguren la marxa; en efecte, quan s'estira un quadríceps, la pota posterior d'aquell costat es flexiona i així s'aixeca del sòl; el pes de la part anterior de l'animal es recolza sobre la pota anterior del mateix costat (en columna, segons expressió de Magnus) (8), i la del costat oposat es flexiona per a avançar. Ensenms, pel reflex creuat de Phillipson, l'altra pota posterior queda també en extensió, recolzada en el sòl i sostenint el pes de la part posterior del cos de l'animal. Així, els reflexos observats en les nostres preparacions corresponen en cada moment a les posicions necessàries per a la marxa de l'animal i el seu equilibri estable, repartint el pes del cos entre dues extremitats de distint grup i costat. No creiem, naturalment, que sigui aquest l'únic mecanisme que reguli la marxa, sinó que hi contribueix (12, 1, 3). Sense cap mena de dubte, poden observar-se molts d'altres reflexos recíprocs; potes anteriors sobre posteriors, per exemple, que contribueixen a la coordinació, a part dels mecanismes centrals.

Sembla evident que les reaccions descrites en aquesta nota es produeixen per excitació d'algun grup de terminacions propioceptives. Els òrgans de sensibilitat interna productors del reflex rotulià no són els responsables d'aquests reflexos, ja que sembla, al fins on nosaltres hem arribat, que aquest reflex no està associat a canvis de posició de les extremitats anteriors. Observi's, a més, les respostes reflexes associades a la presència del reflex de Phillipson (9). En un altre lloc, un de nosaltres (3) ha exposat les raons per les quals es considera aquest tipus de reflex sempre com d'origen propioceptiu, i, en pro-

funditzar més, com a conseqüència de l'estimulació de les terminacions inhibidores propioceptives. Entre aquests inhibidors propioceptius, deu col·locar-se el grup de terminacions nervioses anomenades per alguns autors nociptives, el resultat de l'excitació de les quals és la producció de dolor.

Un detingut estudi de la literatura revela la insignificant quantitat de referències a la influència recíproca entre les posicions de les extremitats anteriors i de les posteriors. Spiegel i Werms (13), en llurs estudis sobre els reflexos en els animals descerebrats, afirmen que l'excitació del ciàtic dóna lloc a rotació reflexa de la pota anterior del costat oposat; afegeixen, a més, que aquesta rotació s'acompanya de lleugera flexió, però no esmenten la seva possible relació amb el mecanisme de la coordinació motriu.

Seria d'un gran interès la determinació de les vies modulars de transmissió d'aquests reflexos propioceptius. És versemblant que, encara que siguin d'origen nociptiu, aquests estímuls passin a les extremitats anteriors a través de les associacions intersegmentals, en íntima proximitat amb els tractus espino-talàmics. En començar, creïem que l'extirpació del cervellet donava lloc a la desaparició del reflex; preparacions posteriors no confirmaren aquesta tesi, i més tard, un de nosaltres, en col·laboració amb Harmon (6), va observar que el reflex de les extremitats anteriors, tal com el descrivim en aquestes notes, es presentava també en les preparacions espinals altes, encara que amb intensitat molt més petita que en els animals descerebrats. Creiem, a conseqüència dels resultats d'aquesta última nota (6), que les vies d'aquests reflexos són predominantment intraespinals, àdhuc quan les reaccions poden ésser facilitades pels centres reflexos superiors, exactament de la mateixa manera que en els reflexos de tracció (Denny-Brown i Lidell) (2).

CONCLUSIONS

1.^a La flexió forçada del genoll contra la resistència que ofereix la contracció del múscle quadríceps en gats descerebrats, és causa de l'extensió de l'extremitat anterior del mateix costat i flexió de la del costat oposat, acompanyades d'extensió de l'altra pota posterior. (Phillipson).

2.^a La tracció enèrgica del tendó ròtulià aïllat o la pressió localitzada en el mateix tendó, sense cap mena de tensió exercida directament o indirecta sobre el múscle, produeix les mateixes respostes per part de les altres potes.

3.^a La faradització feble de l'extrem central del ciàtic seccionat o d'un dels seus constituents dóna lloc, també, a la mateixa resposta.

4.^a La tracció enèrgica del semitendinós o d'un altre múscle flexor del genoll no exerceix cap influència sobre la posició de les extremitats anteriors ni de l'altra pota posterior.

5.^a Poden observar-se reflexos tendinosos actius en els flexors del genoll, després de restablir-se l'animal del xoc operatori.

6.^a Aquestes observacions poden orientar sobre el mecanisme de la coordinació motriu en els quadrúpedes.

7.^a Les vies dels reflexos descrits en aquesta nota són, amb probabilitat, predominantment intraespinals.

Laboratori de Fisiologia. Harvard Medical School.

BIBLIOGRAFIA

1. *Brown, T. Graham, i C. S. Sherrington*, The rule of reflex response in the limb reflexes of the mammal and its exception. *Journ. Physiol.*, XLIV, 125-130; 1912.
2. *Denny-Brown, D. i E. G. T. Lidell*, The stretch reflex as a spinal process. *Journ. Physiol.*, LXIII, 144-150; 1927.
3. *Fulton, J. F.*, Muscular contraction and the reflex control of movement. Baltimore: Williams and Wilkins; 1926.
4. *Fulton, J. F., i J. Pi-Suñer*, A note concerning the probable function of various afferent end organs in skeletal muscle. *Amer. Journ. Physiol.*, LXXXVIII, 554-562; 1927.
5. *Girndt, O.*, Physiologische Beobachtungen an Thalamuskatzen. II. Mitt. Die phasischen Extremitätenreflexe der Thalamuskatze im akuten Versuch. *Plüger's Arch.*, CCXIII, 427-486; 1926.
6. *Harmon, P. M., i J. F. Fulton*, Observations upon the knee-jerk in «high» and «low» spinal preparations. *Amer. Journ. Physiol.*, LXXXI, 487; 1927.
7. *Magnus, R.*, Körperstellung. Berlin. Julius Springer; 1924.
8. *Magnus, R.*, Some results of studies in the physiology of posture. (Cameron Prize Lectures, 1926.) *Lancet*, II, CCXI, 531-536, 585-588; 1926.
9. *Phillipson, M.*, L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. *Travaux du Lab. de Physiol. Inst. Solvay. Bruxelles*, VII, II, 1-208; 1905.
10. *Pi-Suñer, J., i J. F. Fulton*, The influence of the proprioceptive system upon the crossed extensor reflex. *Amer. Journ. Physiol.*; 1928. (En premsa.)
11. *Sherrington, C. S.*, On plastic tonus and proprioceptive reflexes. *Quart. Journ. Exper. Physiol.*, II, 109-156; 1909.
12. *Sherrington, C. S.*, Remarks on the reflex mechanism of the step. *Brain*, xxxiii, 1-25; 1910.
13. *Spiegel, E., i R. Worms*, Reflexstudien an decerebrierten Tieren. III. Mitt. *Plüger's Arch.*, CCXVI, 432; 1927.