

# SOBRE LA PROBABLE FUNCIO DELS DISTINTS TIPUS D'ORGANS NERVIOSOS TERMINALS AFERENTS, EN ELS MUSCLES

per

J. F. FULTON

J. PI-SUÑER BAYO

Un muscle extensor intacte, d'animal descerebrat, presenta, en unir-se'l a un galvanòmetre, sèries irregulars de febles corrents d'acció, com ja indicaren Dusser de Barenne (7) i Buytendijk (4). Si el tendó d'aquest muscle se separa de la seva inserció anatòmica, quedant així en condicions de contraure's sense cap mena de resistència, ja no s'observen els corrents d'acció, a què ens hem referit (9, 10 i 11), llevat que el cap de l'animal estigui girat cap al costat del muscle observat (16). Quan aquest muscle sofreix una tracció, per lleugera que sigui, reapareixen els corrents d'acció. Si ara excitem aquest muscle estirat, donant lloc a sèries de reflexos rotulians, observarem la presència de corrents d'acció més intensos en començar cada contracció reflexa. Durant la contracció no s'observen els corrents irregulars, però immediatament després d'iniciar-se la relaxació muscular, reapareixen (fig. 1). Els temps de reaparició de les respostes elèctriques, depèn de l'escurçament que hagi sofert el muscle en la contracció reflexa; així, en un experiment en el qual el muscle sofrí un escurçament de 0'05 mm.

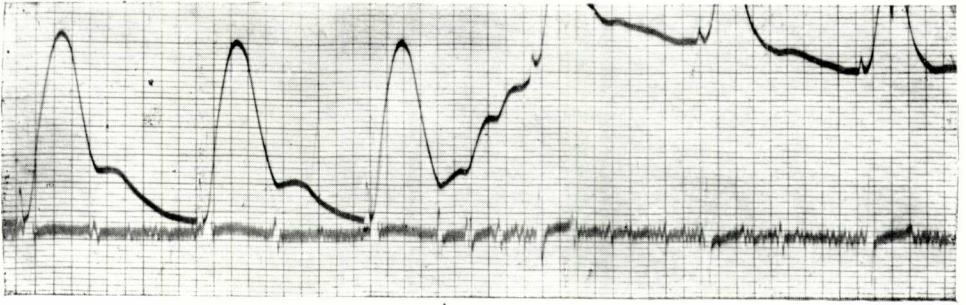
varen reparèixer a la meitat de la relaxació, però en un altra en el qual l'escurçament fou de 0'02 mm. no s'observaren quasi fins al final d'aquella. El primer corrent d'acció que es presenta en la relaxació és relativament intens, comparat amb els que el segueixen, i precedeix a un segon salt en el registre mecànic. Aquesta segona ona (24 i 3) ha estat atribuïda a una resposta final miotàtica (3 i 10) i s'observa constantment en els reflexos tendinosos en preparacions d'animals descerebrats. Després d'aquesta segona ona s'observen les oscil·lacions galvanomètriques pròpies dels múscles antigràvids en els animals descerebrats (fig. 1). Anem a intentar una interpretació d'aquests fenòmens.

En discutir el problema dels reflexos tendinosos i els receptors dels reflexos de tracció, cal precisar dos casos distints, segons les condicions mecàniques del múscle: 1.<sup>r</sup>, múscles en els quals la tensió està augmentada de manera passiva per una força tractora aplicada al tendó; i 2.<sup>n</sup>, múscles en els quals la tensió està augmentada per contracció activa. Si la tensió fos l'estímul adequat per als òrgans terminals aferents responsables d'aquestes reaccions miotàtiques, el seu augment, per qualsevol de les dues causes, provocaria el reflex *miotàtic*. Si això fos cert, els receptors musculars productors d'aquests reflexos haurien d'estar col·locats «en sèrie» (fig. 2) amb els elements que sostenen la tensió (exemple, els òrgans terminals dels tendons). Però les nostres observacions indiquen que la contracció activa d'un múscle prèviament sotmès a tracció, aparentment suprimeix o «separa» l'estímul dels receptors de tracció, ja que durant el curs de la contracció activa desapareixen els corrents d'acció que, en bona lògica (10 i 8) s'associen als reflexos produïts per aquest tipus de receptors. És versemblable, doncs, que els elements sensorials estiguin col·locats, no en sèrie,

sinó «paral·lelament» a les fibres actives musculars (fig. 3). Els termes «en sèrie» i «en paral·lel» que expressen amb claredat la concepció teòrica de la localització dels òrgans terminals segons la nostra hipòtesi, ens foren suggerits pel doctor Halowell Davis, a qui devem expressar, un cop més, el nostre agraïment per la seva valuosa col·laboració en tot moment.

Les figs. 2 i 3 aclariran millor aquests conceptes; en la fig. 3 el fus sensitiu és estimulat per la tracció i dóna lloc al reflex corresponent en les fibres musculars *a* i *b*, però quan aquestes fibres es contreguin d'una manera activa, elles mateixes preservaran a *s* d'un nou estímul, sostenint la tensió que pogués aplicar-se. Quan *a* i *b* comencin a relaxar-se, una part de la força tractora actua novament sobre *s*, que és estimulat, i s'inicien novament els fenòmens observats amb anterioritat a la contracció muscular activa. D'aquesta manera pot explicar-se la producció dels reflexos tendinosos i dels reflexos de tracció.

Quan un muscle està sotmès a una tensió inicial moderada, alguns d'aquests òrgans aferents de la sensibilitat a la tensió, són estimulats de temps en temps i es produeixen els corrents d'acció irregulars observats en els muscles «tònics» (7). Quan es produeix el reflex tendinós, un gran nombre d'aquests petits òrgans sensitius queden sense llur estímul específic per la contracció activa del muscle, que sosté sobradament la lleu tensió inicial; però en sobrevenir la relaxació, és la mateixa palanca del miògraf que dóna lloc a una tracció sobre el muscle, estimulants els òrgans terminals, que hem suposat, paral·lelament a les fibres, i produint la segona ona, o apèndix miotàtic de la contracció reflexa, amb el seu corrent d'acció corresponent. L'aplicació d'un estímul elèctric ipsilateral, d'intensitat adequada, pot inhibir aquesta segona ona miotàtica, sense inhibir el reflex tendinós



↑  
Fig. 1

Sèrie de reflexos en un gat sense cervell amb el cap girat vers el costat del quadríceps observat.

Traçat superior, miògraf. Traçat inferior, corda del galvanòmetre. La sageta indica el moment d'aplicació d'un xoc elèctric de tancament damunt el ciàtic del mateix costat. Línies verticals : temps = 0'02 de segon. Observi's la immobilitat relativa de la corda durant la contracció reflexa, la segona contracció, menor (al final de la relaxació), i el corrent d'acció que l'acompanya.

Fig. 2. — Les terminacions sensibles *S* estan disposades «en sèrie» amb les fibres contràctils *a* i *b*. En aquestes condicions, qualsevol tensió, activa o passiva, excitarà *S* indiferentment.

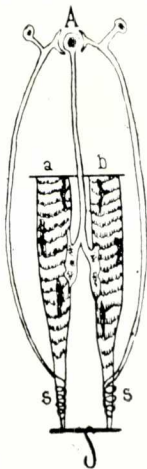


Fig. 2

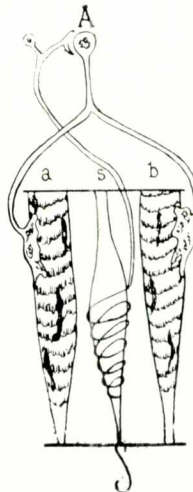


Fig. 3

Fig. 3. — Les terminacions sensibles *S* estan disposades «paral·lelament» a les fibres *a* i *b*.

A) Cèl·lula de motriu medul·lar.



(3 i 10). El corrent d'acció associat a aquesta segona ona també desapareix; el descens del miògraf en la relació, fins a un nivell inferior a l'anterior al reflex, demostra l'existència d'un substratum tònic previ, al qual se suma la contracció per reflex tendinós.

Aquest substratum (contracció tònica) es deu, en gran part, al reflex de tracció (15 i 10), com a resposta contínua a una tracció constant. El reflex tendinós, segons aquesta interpretació, seria una manifestació breu i intensa (15 i 10) d'aquesta mateixa contracció latent.

En intentar relacionar aquestes observacions amb els coneixements morfològics referents a les terminacions nervioses aferents en els múscles, trobem diversos fets suggestius.

Els òrgans terminals musculars poden dividir-se en dos grups : a) Els disposats «en sèrie» amb les fibres contràctils; llur excitant específic és, segurament, la tensió, activa o passiva, i envien, als centres nerviosos, dades relacionades amb les alteracions de la tensió. D'aquest grup els més importants són els òrgans de Golgi, que es troben amb major abundància en les regions tendinoses i aponeurítiques properes a la inserció de les fibres musculars. b) Òrgans disposats «paral·lelament», corresponents als que hem esquematitzat en la fig. 3. Són, principalment, els fusos musculars de Kühne. A aquests atribuïm, amb un fort apriorisme, les respostes anomenades miotàtiques, i entre elles, com a cas particular, les mal anomenades tendinoses (rotuliana, etc.).

En primer lloc, aquests reflexos, pels òrgans «paral·lels», poden presentar-se independentment de l'existència de tendó en la preparació, i pot seccionar-se aquest sense observar cap alteració en la resposta (24). Podem, doncs, excloure, com a productores d'aquest tipus de reflex, les terminacions pròpies dels tendons; dels òrgans situats

entre les fibres contràctils, els més corrents són els petits fusos, trobant-se també un altre tipus, descrit per Regaud i Favre (20), al qual es podria atribuir també aquesta funció. Sherrington (21) ha afirmat que les propietats i la morfologia dels petits fusos s'adapten a una sensibilitat mecànica, i especialment a la tracció. Els fusos són llargs i semblen aptes per a ésser estimulats per qualsevol força que tendeixi a augmentar encara més llur longitud : nosaltres mateixos hem observat que una pressió exercida en sentit transversal a l'eix del muscle (tal com la produïda per la pressió entre dos dits) dóna lloc a una resposta reflexa molt semblant al reflex tendinós, quan s'inicia bruscament, i als reflexos de tensió, quan és gradual. Posteriorment a aquestes observacions, el doctor Denny-Brown, d'Oxford, ens ha comunicat, particularment, els mateixos resultats obtinguts per ell. L'explicació d'aquest fenomen podria trobar-se en l'allargament que sofreix la massa muscular, de volum variable, en disminuir, per la pressió, el seu diàmetre transversal.

Altres observacions recolzen també la hipòtesi : el brevíssim temps de latència d'aquests reflexos, per exemple (vegi's especialment Jolly) (14). És tan breu, que és necessària una velocitat de conducció de 80 a 100 m. per segon, per a poder-se produir, el reflex, en el temps observat. Les fibres aferents són de diversos diàmetres (21 i 22), i és un fet conegut, per les observacions de Gasser i Erlanger (12), que les fibres de major diàmetre són més ràpidament conductives. En conseqüència, és d'una gran importància, per a assegurar aquesta velocitat de conducció necessària, el diàmetre de les fibres nervioses, i no devem oblidar que els petits fusos són, de totes les terminacions nervioses aferents, les que s'uneixen a fibres de major diàmetre (21). Les terminacions innervades per fibres de 3 o 4 micres de diàmetre no poden ésser

de cap manera productores d'aquest tipus de reflexos, ja que llur velocitat de conducció, mesurada per mitjà de l'oscil·lògraf (12), exclou en absolut aquesta possibilitat.

Unes paraules sobre la distribució dels fusos de Kühne en els distints múscles del cos humà. S'han descrit en quasi tots els múscles de les quatre extremitats, però són més abundants en els més distals (20 i 22). No es troben en els múscles extrínsecs dels ulls (22) ni en els múscles de l'expressió (20 i 22); però, en canvi, són molt abundants en els múscles de la masticació. És significatiu que els múscles que no tenen fusos siguin els que no estan afectats o ho són molt poc, per la gravetat, i els que sofreixen menys excitacions per tracció. No està en contradicció amb aquesta tesi el fet que els múscles dels grups extensors presentin també fusos, ja que aquests múscles, en determinades condicions donen, perfectament, respostes a la tracció activa (2 i 17), i llur tracció passiva produeix sempre reflex (6 i 10).

Pot afirmar-se, en discutir aquesta tesi, que l'absència de corrents d'acció durant el temps de duració del reflex és deguda a l'autoinhibició durant la contracció muscular. La contracció activa és capaç de produir efectes autoinhibitoris (6 i 10, cap. 17), i, evidentment, això pot ésser responsable de la desaparició dels corrents d'acció, però és difícil d'explicar, únicament per aquest mecanisme d'inhibició, la reaparició dels corrents d'acció durant el període de relaxació muscular i la variació dels temps d'aquesta reaparició segons l'escurçament permès al múscle per la distància dels seus punts de fixació. Deu dir-se, a més, que els corrents d'acció desapareixen també quan el múscle es connecta amb la palanca isomètrica per sota del seu tendó, pel que l'efecte no pot atribuir-se als òrgans sensitius tendinosos, presents per damunt del punt de fixació



Byrnes (5) ha observat inflamacions dels fusos sensitius en la paràlisi agitant, i en aquesta malaltia es conserven quasi sempre els reflexos de tipus del rotulià. Cal pensar, de totes passades, que la degeneració que descriu Byrnes no és completa, i, a més, el procés patològic no ha d'atacar probablement la totalitat dels fusos, assegurant els no atacats la persistència del reflex.

Pot criticar-se la nostra hipòtesi des de molts punts de vista; per exemple, que la contracció activa pot estimular els fusos de Kuhne per compressió lateral. Solament podem dir que, fins ara, no hi ha evidència que l'excitació tingui lloc pel mecanisme descrit, però no hi ha res, tampoc, que exclogui aquesta possibilitat, que, per molts motius, sembla la més lògica.

*Les terminacions tendinoses.* — Quina funció s'ha d'assignar als òrgans terminals del sistema nerviós col·locats en sèrie, amb els constituents actius del múscle? Hem suggerit ja la possibilitat que siguin estimulats per la tensió i enviïn, als centres nerviosos, dades sobre la tensió activa o passiva del múscle. Una de les propietats més significatives dels tendons és el dolor que produeix la seva pressió. Altres classes de sensacions són, a més, captades pels òrgans tendinosos; així, els múscles oculars, que no tenen fusos i són, en canvi, molt rics en òrgans de Golgi. La delicadíssima acomodació ocular es fa d'una manera inconscient, i solament en els casos de fadiga o d'espasme sobrevé el dolor, de vegades originat en els múscles veïns. És possible que quan els estímuls que reben aquestes terminacions són moderats, no siguin suficients per a produir dolor, però ho siguin per a donar lloc a la resposta reflexa adequada, i que un augment considerable, anormal, en l'estímul sigui el que produeixi el dolor, en actuar sobre aquest mateix tipus de terminacions.

La demostració que les terminacions nervioses dels

tendons i de les aponeurosis donen lloc a inhibicions musculars, la devem a Sherrington (23, pàg. 150), que va observar, en el muscle vastocrural dret, en un animal descerebrat, en passar un objecte camús pel punt d'inserció del muscle, prop del fèmur, elongacions parcials, que interpretà com a inhibicions reflexes, i que, posteriorment, va demostrar que eren produïdes per excitació de terminacions inhibidores pertanyents al mateix muscle. Una altra observació que demostra també l'existència d'autoinhibidors és l'estimulació faràdica de l'extrem central d'una de les branques dels nervis del quadríceps, que dona lloc (d'una manera similar) a una inhibició reflexa de la part de muscle restant (22 i 10). Nosaltres hem obtingut inhibició de la rigidesa per compressió d'un tendó recentment aïllat, la qual cosa demostra, un cop més, l'existència de terminacions inhibidores en el tendó, i un de nosaltres (Fulton) ha publicat una sèrie de casos clínics amb clonus del genoll inhibít per la percussió del tendó d'Aquiles. S'ha de recordar, a més, que els clínics interpreten com a signe de degeneració de les arrels posteriors, la insensibilitat a una pressió enèrgica sobre el mateix tendó.

*Laboratori de Fisiologia. Harvard Medical School.*

## BIBLIOGRAFIA

1. *Adrián, E. D.*, i *Y. Zotterman*, Journ. Physiol., LXI, 151; 1926.
2. *Asayama, C.*, Quart. Journ. Exper. Physiol., IX, 265; 1915.
3. *Ballif, L.*, *J. F. Fulton* i *E. G. T. Liddell*, Proc. Roy. Soc., XCVIII B, 589; 1925.
4. *Buytendijk, F. J. J.*, Zeitschr. f. Biol., LXI, 35; 1912.
5. *Byrnes, C. M.*, Arch. Neurol. and Psychiat., XV, 407; 1926.
6. *Cooper, S.*, i *R. S. Creed*, Journ. Physiol., LXII, 273; 1927.
7. *Dusser de Barenne, J. G.*, Zentralbl. f. Physiol., XXV, 334; 1911.
8. *Forbes, A.*, i *M. Cattell*, Ibid., LXX, 140; 1924.
9. *Fulton, J. F.*, Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., XXIII, 600; 1926.
10. *Fulton, J. F.*, Muscular contraction and the reflex control of movement. Baltimore: The Williams & Wilkins Co., 644 págs.; 1926.
11. *Fulton, J. F.*, i *E. G. T. Liddell*, Proc. Roy. Soc., XCVIII B, 577; 1925.
12. *Gasser, H. S.*, i *Erlanger, J.*, Ibid., LXXV, 522, 1927.
13. *Head, H.*, Studies in neurology. Oxford: University Press., 2 vols., 862 págs.; 1920.
14. *Jolly, W. A.*, Quart. Journ. Exper. Physiol., IV, 67; 1910.
15. *Liddell, E. G. Q.*, i *C. S. Sherrington*, Proc. Roy. Soc., XCVI B, 212; 1924. Ibid., XCVII B, 267; 1925.
16. *Pi-Suñer, J.*, i *J. F. Fulton*, American Journal of Physiology. En premsa; 1928.
17. *Pi-Suñer, J.*, i *J. F. Fulton*, Ibid., LXXXIII, 548; 1928.
18. *Ranson, S. W.*, The anatomy of the nervous system, 2nd ed., Philadelphia, Saunders, 412 págs.; 1925.
19. *Ramón y Cajal, S.*, Histologie du Système nerveux de l'homme et les vertébrés, 2 ts., XIV, 986 págs. París: Maloine, 1909.
20. *Regaud, C.*, i *Favre*, Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs de l'appareil locomoteur. (Dispositifs nerveux kinesthésiques), 140 págs. Publicat anteriorment en el vol. I de la Rev. gén. d'hist. Lyon & París: A. Storck & Cie., 1904.
21. *Sherrington, C. S.*, Journ. Physiol., XVII, 211; 1894.
22. *Sherrington, C. S.*, The muscular sense. *Sharpey-Schafer's*, Text-book of physiology, II, 1002; 1900.
23. *Sherrington, C. S.*, Quart. Journ. Exper. Physiol., II, 109; 1909.
24. *Sherrington, C. S.*, Brain, XXXVIII, 191; 1915.