

Christian XERRI*

Plasticité des représentations somesthésiques et illusions perceptives : le paradoxe du membre fantôme

Résumé : Le phénomène du membre fantôme se rapporte à la sensation fictive de la pérennité d'un membre amputé auquel sont associées la conservation de sensations spécifiques et, parfois, des possibilités de mouvements virtuels. L'exploration de cette illusion permet de mieux comprendre comment s'élaborent, se maintiennent et se modifient les représentations du corps en relation avec leur substratum neurobiologique. La compréhension de ce phénomène perceptif est singulièrement compliquée par les travaux qui démontrent une capacité de remodelage extensif des cartes fonctionnelles des aires primaires du cortex somesthésique et du cortex moteur chez l'adulte, qui concourent aux représentations du corps. Cependant, les mécanismes de neuroplasticité actuellement élucidés peuvent rendre compte des sensations qui sont référées au membre fantôme en réponse à la stimulation de territoires cutanés proche ou distants de l'amputation. L'organisation en réseaux neuronaux largement distribués qui sous-tend l'élaboration du schéma corporel et la perception du soi semble dotée d'une stabilité globale qui fait apparaître comme paradoxale la primauté de l'illusion du membre fantôme sur la réalité du contenu informationnel généré par les organes des sens.

Mots-clés: membre fantôme, sensations référées, cartes corticales, mécanismes de neuroplasticité.

Abstract: Plasticity of somesthetic representations and perceptual illusions: the phantom limb paradox. The phantom limb phenomenon refers to the illusory sensation that a limb survives amputation. The specificity of normal somatosensory sensations associated with phantoms is preserved as is sometimes the ability to move the missing part of the body. Investigation of this perceptual illusion allows gaining insight into the elaboration, persistence and changes of the body image in relation to their neurobiological substrate. The understanding of this perceptual phenomenon is complicated by the experimental data which show that functional maps

* Neurobiologie Intégrative et Adaptative, CNRS/Université de Provence (UMR 6149), 52 Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme, 13397 Marseille cedex 20, France.

in the primary somatosensory and motor areas of the cortex that contribute to the body image retain a capacity for extensive remodelling in the adults. Nevertheless, the neuroplasticity mechanisms elucidated so far can explain the sensations referred to the phantom limb in response to stimulation of skin sites near, or distant from, the amputated limb. The widely distributed neural networks which contribute to the elaboration of the body scheme and self perception display a stability which makes seem paradoxical the primacy of the perceptual illusion over the reality of the information generated by the sensory organs.

Key words: phantom limb, referred sensations, cortical maps, neuroplasticity mechanisms.

I. INTRODUCTION

L'étude phylogénétique de l'organisation du cortex cérébral montre que la complexification du cerveau s'accompagne d'une multiplication d'aires spécialisées dans l'intégration des diverses modalités sensorielles. Dans le cortex visuel, par exemple, on ne dénombre pas moins de 30 aires distinctes qui contiennent une carte partielle ou complète du champ visuel. Dans le cortex somesthésique primaire, où l'on recense 4 aires par hémisphère, les aires 1 et 3b contiennent sous forme d'homonculus, décrit par Penfield et Rasmussen en 1950, une représentation somatotopique complète de l'épithélium sensoriel cutané. Ces représentations résultent de la projection topographique des surfaces sensibles corporelles, après relais des afférences cutanées dans la moelle épinière et le thalamus. Chaque homonculus compose une figurine anisomorphe, image déformée du corps dont la surface et la résolution spatiale dépendent de la richesse de l'innervation périphérique des territoires cutanés représentés, déterminante pour leur acuité sensorielle, ainsi que de leur importance fonctionnelle pour l'espèce : la face, la langue et les mains chez l'homme et le singe sont représentées dans des zones corticales plus étendues, l'intégration des messages sensoriels en provenance de ces territoires mobilisant de plus vastes populations de neurones dont chaque unité est dotée d'un champ récepteur, région cutanée d'une surface de quelques mm².

Au cours des deux dernières décennies se sont accumulés des travaux qui montrent que, contrairement à la conception jusqu'alors dominante, l'organisation du système nerveux central (SNC) n'est pas rigidifiée une fois achevée la maturation des voies nerveuses. La plasticité du SNC continue de s'exprimer, de manière toutefois plus limitée, chez l'adulte et même durant la sénescence. Elle se manifeste en particulier par un remodelage morphologique et fonctionnel de circuits neuronaux différenciés. Il est actuellement bien établi que la plasticité du SNC contribue à l'engrammation neurobiologique de l'expérience. Elle sous-tend les processus d'apprentissage et

d'adaptation comportementale, et favorise la restauration fonctionnelle après lésion nerveuse. Bien que les cartes somesthésiques soient dotées de propriétés d'organisation générale invariantes d'un individu à l'autre, ces représentations en mosaïques fonctionnelles constituent de véritables empreintes idiosyncrasiques du vécu sensoriel, des signatures neurobiologiques individuelles.

Les corrélats perceptifs de la plasticité des représentations corticales, souvent difficiles à analyser, sont encore mal connus. S'agissant de la somesthésie, l'articulation entre les études portant sur la plasticité des cartes corticales après lésion de nerfs périphériques et les études relatives à certaines anomalies perceptives qui se manifestent après amputation d'un membre, a permis de mieux comprendre l'ancrage neurobiologique de l'image du corps et comment le cerveau construit et entretient un percept du soi. Le phénomène du « membre fantôme » correspond à la sensation illusoire d'une survivance du membre amputé ou à une dissociation entre la position ressentie et la position réelle d'un membre paralysé après lésion de la moelle épinière. Corrélativement, la stimulation de territoires cutanés proches ou même très distants de la ligne d'amputation génère des sensations qui sont référées à la région stimulée *et* au membre fantôme lui-même. La première description de l'illusion perceptive du fantôme remonte à Mitchell qui rapporte, en 1872, le cas d'un patient, Georges Dedlow. Celui-ci, déjà amputé d'un bras lors de la guerre de Sécession, se réveille juste après l'amputation chirurgicale de ses deux jambes et se plaint de violentes crampes dans le mollet gauche, qu'il demande à l'infirmière de soulager par des massages. Les descriptions plus systématiques de cette illusion perceptive sont anciennes¹, mais ce phénomène du membre fantôme, considéré comme une simple curiosité clinique durant de nombreuses années, a connu un regain d'intérêt avec la découverte d'une plasticité des représentations corticales et le développement récent des techniques d'imagerie cérébrale confirmant les données de l'expérimentation animale.

II. MALLEABILITE DES REPRESENTATIONS DU CORTEX SOMESTHESIQUE

Les zones corticales de projection des afférences cutanées (aires primaires de représentation) font l'objet d'une réorganisation immédiate après la désafférentation par anesthésie locale², section de nerfs cutanés³ ou amputation digitale⁴. La dénervation sévère par *neurotomie* induit une « mise au silence » partielle dans la zone du

¹ Riddoch, 1941.

² Byrne et Calford, 1991; Calford and Tweedale, 1991.

³ Kalaska et Pomeranz, 1979; Merzenich et coll., 1983; Wall et Cusick, 1984; Turnbull et Rasmusson, 1990.

⁴ Kelahan et Doetsch, 1984 ; Calford and Tweedale, 1991.

cortex somesthésique où se projettent les afférences correspondantes⁵, ce qui entraîne une disparition de la représentation des territoires cutanés dénervés dans les aires corticales primaires. On enregistre ensuite un remodelage rapide de ces cartes somesthésiques lié à l'expression de nouvelles entrées sensorielles dans la zone du cortex désafférenté. En effet, dès les premières minutes après la lésion, certains neurones du cortex dont les champs de réception cutanés étaient initialement confinés au territoire de peau dénervé deviennent sensibles à la stimulation de nouvelles zones cutanées généralement adjacentes⁶. En termes de carte corticale, ces modifications de champs récepteurs se traduisent par une expansion des zones de représentation des régions cutanées adjacentes aux régions dénervées. Le phénomène de réoccupation immédiate des zones corticales évacuées révèle l'existence d'une superposition spatiale des projections sensorielles originaires de zones cutanées voisines sur les neurones corticaux. Il plaide en faveur du démasquage d'un réseau de connectivité latente, auparavant non-exprimé dans les réponses neuronales. Ce démasquage montre qu'en condition normale, l'état des cartes dépend d'un processus de « compétition pour l'espace cortical » entre afférences convergeant vers les mêmes cibles neuronales. L'anesthésie temporaire localisée à des racines dorsales de la moelle épinière⁷, à un doigt⁸ ou plusieurs doigts⁹ produit des modifications transitoires, tout à fait similaires à celles engendrées par une dénervation partielle. Les effets corticaux immédiats des désafférentations partielles sont donc le reflet d'un remodelage cortical a priori dénué de valeur adaptative.

Certains effets des lésions périphériques amorcés dès les premières heures post-lésion se renforcent au cours du temps. La réactivation parfois complète des zones corticales désafférentées par neurotomie peut être effective en quelques jours, voire quelques semaines. *L'amputation partielle de l'index* (phalanges distale et médiane) entraîne 2 années plus tard une réoccupation complète de l'espace cortical de représentation de ce doigt dans 3b, par les afférences originaires de la phalange proximale de l'index et du premier coussinet palmaire, ce qui représente une extension de 4,5 mm et de 1,5 mm dans les dimensions antéropostérieure et médiolatérale de la carte, respectivement¹⁰. Après *amputation de la main ou de l'avant-bras*, les territoires de représentation corticale correspondants sont réoccupés (délais d'observation variant de 1 à 13 ans) par les afférences cutanées provenant des régions intactes du membre et par

⁵ Merzenich et coll., 1983; Wall et Cusick, 1984.

⁶ Merzenich et coll., 1983; Kelahan et Doetsch, 1984; Turnbull et Rasmusson, 1990; Byrne et Calford, 1991.

⁷ Metzler et Marks, 1979.

⁸ Calford and Tweedale, 1991.

⁹ Byrne et Calford, 1991; Rossini et coll., 1994.

¹⁰ Manger et coll., 1996.

les afférences originaires de la face dont la représentation est limitrophe de celle de la main dans l'homonculus¹¹ (Fig. 1).

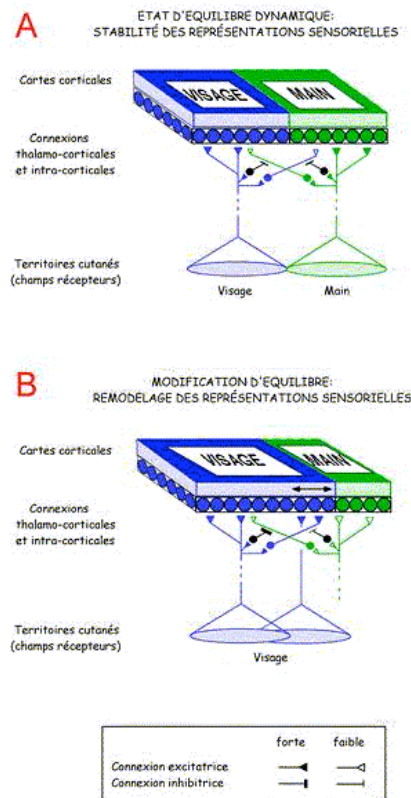


Fig. 1. Schémas illustrant des mécanismes supposés sous-tendre le remodelage des cartes du cortex somesthésique primaire (SI) après amputation.

(A). En condition normale, les aires primaires du cortex somesthésique représentent les surfaces cutanées du corps sous la forme d'une carte somatotopique. Cette représentation sensorielle reflète un équilibre entre influences excitatrices et inhibitrices dans toutes les structures relayant des informations somesthésiques vers le cortex. Des influences inhibitrices masquent une partie du réseau de connectivité et limitent la divergence des entrées sensorielles qu'autorise le plan de connectivité. Ainsi, une partie des connexions n'est pas exprimée dans les champs récepteurs neuronaux et demeure provisoirement dans un état latent. (B). Une désafférentation par amputation de la main entraîne une mise au silence de sa zone corticale de représentation. De plus, elle induit une levée de l'inhibition normalement exercée par les voies afférentes originaires de la

¹¹ Florence et Kaas, 1995.

main sur celles provenant du visage (ou de l'avant-bras), et démasque ainsi certaines projections divergentes. La disinhibition entraîne une expansion rapide des zones de représentation adjacentes aux régions corticales désafférentées (dédiées au visage ou à l'avant-bras): les neurones des secteurs en expansion montrent en effet des champs récepteurs sur les territoires cutanés du visage (ou de l'avant-bras).

Le renforcement progressif de l'efficacité des synapses excitatrices existantes et de celle nouvellement mises en service favorise l'expansion résultant initialement du déséquilibre entre influences antagonistes. Des connexions horizontales excitatrices ou inhibitrices (non représentées), organisées de manière réciproque, concourent également au maintien d'un état d'équilibre entre influences concurrentes et contribuent au remodelage post-lésionnel.

Au cours du temps, les champs récepteurs localisés sur les zones distales proches de la ligne d'amputation deviennent plus petits. L'enregistrement de potentiels évoqués et le recueil d'images cérébrales fonctionnelles chez l'homme confirment les résultats de l'expérimentation animale sur les remodelages des cartes corticales somesthésiques après amputation, et corroborent le fait que ces représentations sensorielles peuvent se réorganiser sur des distances de 2 à 3 cm dans le cerveau adulte¹².

III. PHÉNOMÉNOLOGIE DU MEMBRE FANTÔME

Après amputation d'un bras ou d'une jambe, plus de 90% des sujets font l'expérience du membre fantôme. L'incidence de cette illusion perceptive est peu élevée chez l'enfant (de 20% avant l'âge de 2 ans, à 75% entre 6 et 8 ans), probablement en raison d'un schéma corporel moins consolidé¹³. La sensation fantôme apparaît dès la dissipation des effets de l'anesthésie dans 75% des cas ; elle est retardée de quelques jours ou de quelques semaines dans les 25% restants, cela sans rapport avec l'emplacement de l'amputation. Le membre fantôme présent durant quelques jours ou durant des semaines s'estompe ensuite graduellement chez de nombreux sujets, mais il peut persister durant de nombreuses années chez environ 30% des amputés. Certains patients sont capables de réveiller leur membre fantôme à volonté, par un effort de concentration ou en frottant leur moignon.

Les sujets reconnaissent que leurs sensations sont illusoire, néanmoins celles-ci restent aussi prégnantes que des sensations réelles. Ainsi, certains sujets tentent de descendre de leur lit sur leur pied fantôme, de saisir une tasse ou le téléphone avec leur main fantôme. L'illusion perceptive concerne d'autres parties du corps : elle se peut se manifester après ablation du sein¹⁴, de parties du visage¹⁵, du pénis (les sujets peuvent alors éprouver des sensations d'érection et d'éjaculation¹⁶), après hystérectomie (des crampes

¹² Ramachadran, 1993 ; Yang et coll., 1994 ; Elbert et coll., 1994 ; Flor et coll., 1995.

¹³ Simmel, 1962.

¹⁴ Sholz, 1993 ; Aglioti et coll., 1994.

¹⁵ Hoffman, 1955 ; Sacks, 1992.

¹⁶ Sunderland, 1968.

menstruelles continuent d'être ressenties), ou après ablation de viscères¹⁷.

Le membre fantôme tel qu'il se manifeste chez le sujet amputé occupe généralement une position qui s'intègre dans un schéma postural normal. Lorsque le sujet est assis, la jambe amputée est en position fléchie, le bras amputé « pend » le long du corps. Lorsque le sujet marche, la jambe ou le bras fantôme se meuvent en coordination avec les membres intacts. Moins fréquemment, le membre fantôme se trouve dans une position anormale, inconfortable et douloureuse pour le sujet. Par exemple, le bras peut être replié dans le dos, ce qui oblige le sujet à se tourner pour passer une porte, ou à s'étendre sur le côté pour dormir. Certains patients relatent que leur membre fantôme est pris de mouvements involontaires et désordonnés. Les sujets paraplégiques à la suite d'une section de leur moelle épinière perçoivent souvent des sensations fantômes dans les jambes ou le bassin, alors que ces régions sont insensibles aux stimulations et que les ordres moteurs ne peuvent les atteindre. Immédiatement après l'accident, les zones fantômes peuvent se dissocier du reste du corps : les jambes peuvent être ressenties comme suspendues au-dessus du thorax, même lorsque le sujet est allongé.

Les sensations localisées au membre fantôme sont de nature tactile, thermique ou nociceptive. Ces dernières, souvent intenses, constituent une source de douleur majeure. Par ailleurs ces sensations ré-émergentes sont souvent le témoin du vécu précédent l'amputation. Par exemple, certains sujets qui portaient une bague ou une montre trop serrées ressentent les mêmes impressions dans les doigts de leur main fantôme. D'autres sujets continuent de se plaindre des douleurs imputées à un ulcère ou un oignon qui affectaient le membre avant son amputation. Les douleurs liées à des rhumatismes ou de l'arthrose, éprouvées par temps humide, sont à nouveau ressenties dans le membre fantôme, dans les mêmes conditions d'humidité¹⁸. Lorsqu'un membre déformé est amputé, la déformation affecte aussi son fantôme¹⁹.

Si le membre fantôme reste intégré dans le schéma corporel du sujet amputé, il subit néanmoins des transformations au cours du temps. Lorsque la sensation illusoire du membre s'évanouit graduellement, comme après amputation d'un membre supérieur, dans environ 50% des cas, ce membre est perçu comme s'il se raccourcissait progressivement jusqu'à ce que la main se rattache directement à l'épaule²⁰. Les raisons de ce télescopage du membre fantôme ne sont pas complètement élucidées. Les ordres moteurs adressés au membre amputé, en particulier depuis les aires corticales

¹⁷ Ovesen et coll., 1991.

¹⁸ Melzack, 1990.

¹⁹ Browder et Gallagher, 1948 ; Sunderland, 1968.

²⁰ Weiss et Fishman, 1963 ; Jensen et coll., 1983.

frontales, n'étant pas suivis d'effet, il existe un conflit entre les commandes motrices et l'absence de réafférences sensorielles, proprioceptives ou visuelles, signalant leur exécution. Selon une hypothèse qui reste spéculative, le cerveau, en vue de résoudre ce conflit, inhiberait les signaux émanant notamment des aires frontales, ce qui entraînerait la disparition graduelle du membre fantôme, avec cependant une survivance de la main dont la magnification corticale est la plus importante dans les homonculi sensoriels et moteurs. Une hypothèse alternative, non exclusive de la précédente, attribue le télescopage du membre fantôme aux remaniements qui se manifestent dans les aires du cortex somesthésique, où les zones désafférentées sont graduellement réoccupées par les territoires de représentation adjacents. Cependant, cette hypothèse semble a priori peu compatible avec le fait que certains sujets peuvent à volonté raccourcir ou étirer (pour saisir un objet par exemple) leur membre fantôme. Des personnes atteintes de malformation congénitale les privant d'un membre peuvent aussi faire l'expérience du membre fantôme²¹. Si l'on suppose que ces sujets ont développé un schéma corporel conforme à leur morphologie, cette anomalie perceptive constitue un fait intrigant, même s'il n'est pas exclu que ce phénomène puisse résulter d'un processus d'identification à une normalité.

Les sensations associées au membre fantôme sont plus vives et persistent plus longtemps lorsque l'amputation résulte d'un accident traumatique ou d'une pathologie douloureuse affectant le membre, que lorsqu'elle résulte d'une opération planifiée d'un membre non douloureux. On rapporte, par exemple, le cas d'un patient amputé après qu'une grenade qu'il tenait dans sa main ait explosé. Celui-ci ressentait régulièrement sa main fantôme comme ressermée dans un spasme douloureux. L'influence d'une mémoire de la douleur ressentie avant l'amputation ne doit pas être exclue. Par ailleurs, l'anesthésie locale ou l'ischémie du moignon font disparaître temporairement les sensations fantômes, tandis que sa stimulation le ravive. Des effets centraux se manifestent également lorsque les sensations fantômes sont « réveillées » ou ravivées par un choc émotionnel, un effort de concentration, ou la contraction volontaire des muscles du moignon alors qu'elles sont atténuées par un détournement de l'attention ou une relaxation²².

Dans les premières semaines consécutives à l'amputation, de nombreux sujets se plaignent de spasmes extrêmement douloureux dans la main fantôme qui s'accompagnent d'une sensation d'incrustation des ongles dans la paume. Ces sensations ne s'apaisent qu'au terme de plusieurs minutes, voire plusieurs heures d'efforts de concentration visant à un relâchement de la main fantôme. Ce relâchement peut être facilité lorsque le sujet regarde dans un miroir

²¹ Weinstein et coll., 1964 ; Ramachadran, 1993.

²² Sherman et coll., 1984 ; Jensen et coll., 1985.

placé verticalement, dans un plan parasagittal, l'image de sa main intacte, qu'il interprète comme étant la main amputée, et exécute des mouvements répétés d'extension des doigts²³.

Le phénomène du membre fantôme présente un intérêt indéniable, en ce qu'il permet notamment d'explorer les bases neurologiques de la perception. Il montre que les circuits et réseaux neuronaux qui soutiennent le percept de la partie du corps amputée ou dénervée restent fonctionnels durant de nombreuses années en dépit d'un « re-routage » des entrées sensorielles et d'une réorganisation des cartes somesthésiques dans le cortex. A cet égard, il est intéressant de rapporter le cas d'un sujet amputé d'un bras qui, durant 14 ans avait fait l'expérience du membre fantôme, puis l'avait perdu durant les 10 années suivantes, et chez lequel des stimulations du cortex somesthésique avaient alors réveillé ces sensations fantômes²⁴.

Différentes hypothèses s'appuyant sur des mécanismes périphériques ou centraux ont été avancées pour rendre compte de l'illusion perceptive du membre fantôme. Selon une *première hypothèse*, les sensations émanant de ce membre proviendraient des fibres nerveuses lésées qui, en repoussant, forment des névromes dans le moignon. Or, si la section des nerfs en amont des névromes, tout près du moignon ou au niveau des racines dorsales de la moelle épinière, soulage la douleur du membre fantôme, celle-ci réapparaît généralement, et la sensation du fantôme ne disparaît pas. Une *seconde hypothèse* se fonde sur le fait qu'après section de nerfs sensitifs, les neurones de la moelle épinière privés de leurs influx sensoriels développent une activité spontanée intense et anarchique. Ces décharges neuronales transmises au cortex seraient alors interprétées comme des signaux provenant des récepteurs périphériques. Cette hypothèse n'explique pas que des paraplégiques dont la moelle épinière est sectionnée au niveau cervical ressentent, de manière paradoxale, de vives douleurs dans les jambes et à l'aîne. En effet, les neurones de la moelle qui relaient les messages sensoriels provenant de ces parties du corps sont localisés dans des étages lombaires déconnectés du cerveau en raison de la section spinale haute, mais qui restent normalement afférenté par leurs fibres nerveuses périphériques. L'origine intracérébrale de la sensation fantôme a donc été envisagée. Les aires somesthésiques seraient peu impliquées dans la mesure où leur exérèse ne semble pas abolir cette sensation. Melzack²⁵ a formulé une *troisième hypothèse* qui postule l'existence d'un méta-réseau neural distribué, responsable du schéma corporel, dénommé neuromatrice, qui inclurait 3 grands circuits neuronaux distincts. Le premier comprendrait le thalamus, les aires somesthésiques du cortex et les régions adjacentes du cortex pariétal.

²³ Ramachadran et Hirstein, 1998.

²⁴ Ojemann et Silbergeld, 1995.

²⁵ Melzack, 1990, 1992.

Il transmet et intègre les informations sensorielles concernant le corps et ses postures. Le deuxième circuit siégerait dans le système limbique qui traite les émotions et les motivations. Le troisième circuit engloberait les réseaux corticaux du lobe frontal en charge des activités cognitives, en particulier du souvenir des expériences passées et de l'interprétation des messages sensoriels concernant le soi. Selon Melzack, cette neuromatrice serait en partie précablée, car, comme signalé précédemment, le phénomène du membre fantôme se manifeste aussi chez des enfants congénitalement malformés. Par exemple, Poeck²⁶ rapporte le cas particulièrement illustratif d'un enfant né sans bras qui néanmoins sentait distinctement remuer les doigts de ses deux mains fantômes, et qui les utilisait pour effectuer des calculs mentaux ! L'image du corps serait ainsi sous-tendue par un patron unique d'activité neuronale endogène diffusant dans la neuromatrice et formant une neurosignature individuelle. La spécificité de la neurosignature serait assurée par le maillage anatomique et fonctionnel des connexions entre les neurones de la neuromatrice. Cet assemblage cellulaire génétiquement déterminé serait modulé et configuré par l'expérience selon des règles de plasticité de type Hebbien modulant la force des contacts synaptiques. Il intégrerait et mémoriserait ainsi le vécu du sujet. Toutefois, et on aperçoit ici l'inspiration constructiviste de cette théorie, l'activité endogène de la neuromatrice, distribuée dans de nombreuses populations neuronales, suffirait à élaborer et entretenir l'image du corps, la perception du soi, indépendamment des signaux localisés provenant d'un nombre limité de récepteurs somatiques qui eux n'activent que des sous-populations du réseau neuronal. Il est intéressant de noter que la stimulation magnétique transcrânienne du cortex, chez des patients amputés ou des patients souffrant de lésion de la moelle épinière, induit des sensations référées au membre fantôme ou aux régions anesthésiées²⁷. L'amputation du membre supprime une source d'afférences qui se projetterait sur la neuromatrice, induit un remodelage des cartes du cortex somesthésique, mais n'altérerait pas substantiellement le fonctionnement de la neuromatrice, d'où la pérennité de la sensation d'intégrité de l'image du corps. La neuromatrice analyserait les signaux sensoriels en leur appliquant sa neurosignature spécifique. Les influx nerveux circulant dans cette neuromatrice contiendraient alors non seulement le message sensoriel mais aussi l'information : « cette sensation concerne mon propre corps ». Melzack²⁸ utilise l'analogie de la symphonie musicale dont le thème (la neurosignature) façonne continuellement les sons émis par les différents instruments (les influx sensoriels) et assure ainsi la continuité de l'œuvre. Le concept de neuromatrice pourrait s'intégrer

²⁶ Poeck, 1969.

²⁷ Cohen et coll., 1991a, b.

²⁸ Melzack, 1992.

dans un système plus global d'élaboration du schéma corporel construit également à partir des entrées visuelles, vestibulaires et des efférences motrices. A ce propos, il est intéressant de mentionner une étude récente qui montre que la stimulation des récepteurs vestibulaires chez des amputés réveille la sensation du membre fantôme²⁹.

Un postulat implicite de la théorie de Melzack suppose que l'intensité du percept corporel dépend du nombre de neurones recrutés dans la population globale de la neuromatrice et de la magnitude de leur activité. A cet égard, le phénomène de télescopage du membre fantôme pourrait être induit par la quiescence d'une partie de la population neuronale spécifiquement liée aux régions proximales du membre fantôme. Cet état serait temporaire, dans la mesure où certaines stimulations exogènes ou des états mentaux particuliers peuvent réveiller la sensation d'un fantôme complet. Intellectuellement séduisant, le concept de neuromatrice présente la faiblesse d'être extrêmement difficile à valider expérimentalement.

IV. RÉVERSIBILITÉ DES REMODELAGES CORTICAUX INDUITS PAR L'AMPUTATION, APRES GREFFE DES MAINS

Des travaux récents utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle chez un patient ayant bénéficié d'une allogreffe, 4 ans après l'amputation traumatique de ses deux mains, illustrent les capacités surprenantes de réintégration des territoires corticaux de représentations évacués après amputation³⁰. L'exploration fonctionnelle a été réalisée 6 mois avant et au cours des 2, 4 et 6 mois après cette greffe des mains, pendant que le patient effectuait des contractions des muscles contrôlant les mouvements de l'avant-bras et des doigts. Les résultats obtenus *avant* la greffe montrent que les contractions des muscles extrinsèques mobilisant la main et situés dans l'avant-bras s'accompagnent d'une activation dans la région du cortex moteur primaire normalement dévolue au contrôle des muscles du visage, alors que celles des muscles mobilisant l'avant-bras s'accompagnent d'une activation dans la région corticale normalement dédiée à la main. Ces réorganisations indiquent une redistribution topographiquement organisée de l'adressage des commandes motrices, de sorte que les neurones pyramidaux auparavant impliqués dans les mouvements du visage commandent les muscles des mains, tandis que ceux qui étaient engagés dans les mouvements de la main contrôlent les muscles mobilisant l'avant-bras. Ces remaniements extensifs résulteraient d'une modification de l'efficacité de la connectivité fonctionnelle au sein des circuits et réseaux sensorimoteurs. Par ailleurs, dès le 2ème mois après la greffe, on observe un glissement parallèle des zones d'activation de la main et

²⁹ André et coll., 2001.

³⁰ Giroux et coll., 2001.

de l'avant-bras vers les régions corticales médianes. Cette migration qui tend à rétablir la topologie normale des cartes motrices s'accroît au cours des mois suivants. Les voies afférentes et efférentes ayant été préservées malgré l'amputation, les circuits fonctionnels peuvent être réactivés rapidement une fois rétabli la connectivité périphérique au moyen de la greffe, et restaurée l'efficacité des connexions originales par le rétablissement d'une régulation dynamique normale des commandes motrices par les réafférences sensorielles nées du mouvement.

V. SENSATIONS FANTOMES RÉFÉRÉES

Si l'illusion perceptive du membre fantôme peut se manifester en l'absence de tout stimulus exogène, la stimulation de certaines parties du corps peut être à l'origine de sensations référées à ce fantôme. Le contact des régions de la peau proches de la zone cutanée dénervée (c.-à-d. sur le coude, l'avant bras ou le poignet), après amputation de la main, induit des sensations qui sont correctement localisées sur le site stimulé *et* des sensations qui, elles, sont référées simultanément au membre fantôme. Les sensations projetées sur le fantôme sont souvent plus intenses et les seuils de stimulation plus bas pour celles-ci que pour les sensations attribuées au site stimulé, ce qui suggère une excitabilité accrue dans les circuits neuronaux qui sous-tendent la sensation illusoire³¹.

Des sensations référées au membre fantôme se manifestent également en réponse à la stimulation de régions corporelles éloignées de la lésion, comme sur le visage, du côté ipsilatéral à une amputation³². De manière comparable, après désafférentation du nerf trijumeau innervant la face, des sensations illusoires sont parfois référées au visage en réponse à une stimulation de la main ipsilatérale³³.

Les zones cutanées de déclenchement des sensations référées au fantôme peuvent apparaître immédiatement après l'amputation. Leur localisation et leur surface se modifient au cours du temps³⁴. Une correspondance topographique étroite existe entre la zone de déclenchement et la zone virtuelle où la sensation est référée. On peut ainsi dessiner sur le visage une carte somatotopique de projection des sensations rapportées à la main. Selon Ramachadran, les sensations référées au fantôme conservent leur spécificité modale : le contact d'une zone de déclenchement avec un stimulus chaud, froid, lisse ou rugueux est perçue sur le fantôme avec une « tonalité » sensorielle identique.

³¹ Carlen et coll, 1978.

³² Ramachadran, 1994, Ramachadran et Hirstein, 1998.

³³ Clarke et coll., 1996.

³⁴ Doetsch, 1997.

L'illusion du membre fantôme et les sensations qui lui sont rapportées posent à nouveau la question centrale de la signification perceptive du remodelage des représentations sensorielles du cortex somesthésique induit par une dénervation. Les zones cutanées de déclenchement de ces sensations sont constituées d'agrégats de « nouveaux champs récepteurs », situés sur le visage ou le bras, pour les neurones corticaux privés de leurs afférences initiales. Compte tenu de la rapidité d'occurrence des sensations référées, on doit envisager que le phénomène perceptif résulte en grande partie du démasquage de connexions préexistantes. Les afférences issues des nouveaux champs cutanés situés sur la face, par exemple, et qui formaient, avant la dénervation, des connexions infraliminaires avec les neurones dévolus à la représentation la main, deviennent capables de modifier les décharges de ces neurones qui étaient excités de manière supraliminaire uniquement par ces afférences de la main. Le démasquage rapide de la connectivité latente peut résulter de mécanismes variés comme une levée d'inhibition ou une facilitation, mais également d'une synaptogénèse. La mise en jeu de zones de déclenchement situées à proximité de la région amputée peut être attribuée à une activation se propageant dans le cortex via l'arborisation terminale divergente des axones de neurones thalamocorticaux et des connexions intracorticales courtes, alors que la mise en jeu de zones de déclenchement plus distantes de l'amputation impliquerait davantage les connexions intracorticales longues. La proximité des projections sur les neurones désafférentés serait un facteur déterminant dans la localisation des zones de déclenchement. A cet égard, il faut se souvenir que la représentation du bras et du visage est limitrophe de celle de la main dans l'homonculus anciennement décrit par Penfield et Rasmussen³⁵ et plus récemment par Servos et coll.³⁶. Il reste que malgré le re-routage de l'information dans les réseaux thalamocorticaux (c.-à-d. le fait que les afférences de la face activent maintenant les neurones de la main), les neurones corticaux réafférentés génèrent des patrons spatio-temporels d'activité qui, transférés vers des structures d'intégration de plus haut niveau, conservent leur spécificité informationnelle sur la localisation corporelle originelle et les qualités (température, rugosité....) des sensations évoquées. Ces patrons d'activité ne sont pas fonctionnellement respcifiés dans la mesure où ils restent perceptivement interprétés comme provenant de la main amputée, leur territoire cutané d'origine, car émis par les neurones corticaux qui seraient normalement afférentés par la main (Fig. 2).

³⁵ Penfield et Rasmussen, 1950.

³⁶ Servos et coll., 1999.

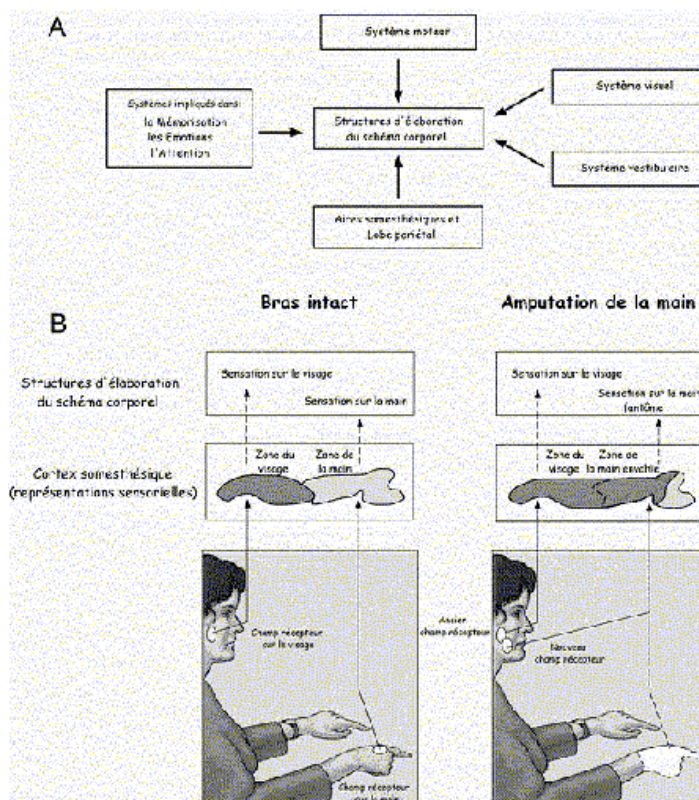


Fig. 2. Remodelage des cartes somesthésiques et sensations référées au membre fantôme.

A. Diagrammes schématiques illustrant des réseaux fonctionnels contribuant à l'élaboration du schéma corporel.

B. En condition normale, la stimulation de champs récepteurs cutanés situés sur le bras, le visage ou sur la main active sélectivement les neurones des zones corticales correspondantes et donne naissance à des sensations qui sont correctement localisées par le sujet sur les régions cutanées stimulées. Après amputation de la main, la plasticité des voies spino-thalamiques et des réseaux thalamocorticaux et intracorticaux se manifeste par un phénomène de re-routage sensoriel, i.e. une activation des neurones de la zone corticale de la main par des afférences originaires de territoires cutanés distants situés sur le visage (ou le bras) qui, normalement, se projettent sur des zones corticales de la main, mais forment des connexions latentes (c.f. texte et Fig. 1). En dépit de ce remodelage de la géographie fonctionnelle du cortex, lorsqu'un champ récepteur cutané sur ces zones distantes de l'amputation est stimulé, le sujet ressent le stimulus non seulement sur les territoires cutanés réellement stimulés, mais aussi, et de manière beaucoup plus intense, sur la main amputée. Les patrons de décharge des neurones corticaux « réafférentés », que ceux-ci soient activés par les récepteurs cutanés du visage ou du bras, sont très semblables par leur structure spatio-temporelle, à ceux antérieurement évoqués à partir des récepteurs cutanés de la main. Seul le codage anatomique de « ligne » qui signe la correspondance topologique entre le corps et ses

représentations corticales primaires, et qui porte l'indication sur la localisation du site périphérique stimulé, a été « brouillé » par le re-routage des projections thalamocorticales et intracorticales. Par contre, les voies existant entre les neurones des aires primaires qui « représentaient » la main et les structures corticales d'intégration supérieure ne sont pas altérées, d'où l'interprétation inchangée sur la localisation du stimulus. Par ailleurs, toutes les qualités sensorielles des stimuli somesthésiques transcodés par les mécanorécepteurs et contenues dans la structure spatio-temporelle des messages afférents sont préservées. Ces sensations référées trouvent leur cohérence dans un schéma perceptif où la main amputée conserve son intégration au corps et reste perçue comme bien réelle, même en l'absence de stimulations exogènes.

Tout se passe donc comme si un « étiquetage perceptif » lié à l'architecture du câblage des voies entre le cortex et les structures impliquées dans la conscience du soi et l'image du corps, alimentées par des stimulations endogènes, prévalait sur l'origine réelle des afférences sensorielles, obérant, par là-même, un réajustement perceptif. La prégnance de l'étiquetage perceptif inhérent à la topologie des voies neuro-anatomiques se manifeste de manière évidente par la coexistence, pourtant contradictoire parce qu'improbable, de sensations correctement assignées à la zone effectivement stimulée : le visage, *et* de sensations référées à une zone du membre amputé. En effet, les deux territoires corticaux de représentation des régions cutanées du visage et du bras sont conjointement activés par la stimulation ponctuelle du visage. De plus, il n'est pas exclu que l'évocation de sensations référées au membre amputé lors des activités de la vie quotidienne contribue à la survivance du fantôme dont elles entretiendraient l'image.

La réversibilité du remodelage dans les aires somesthésiques n'a pas été examinée chez le sujet greffé des deux mains, mais l'analyse de ses capacités perceptives permet d'aborder indirectement cette question. Famé et coll.³⁷ montrent que la sensibilité tactile sur les mains greffées est bien récupérée 5 mois après l'opération. Les auteurs ne mentionnent pas chez ce sujet l'existence de sensations référées à la main, induite par la stimulation du visage, antérieurement à la greffe. Par contre, après la greffe, la stimulation du visage entrave la perception des stimuli appliqués simultanément sur la main ipsilatérale durant une période d'environ 6 mois, le sujet ne percevant que le stimulus sur le visage dans plus de 50% des cas, ce qui semble a priori peu compatible avec l'occurrence d'une sensation référée, avant la greffe. Ce phénomène de masquage perceptif temporaire attribué à l'invasion du territoire cortical de la main par celui du visage dans les aires somesthésiques refléterait un phénomène de compétition entre afférences concurrentes originaires de la main greffée et de la face lors du processus d'intégration corticale des afférences somatosensorielles. La disparition du brouillage perceptif serait concomitante de la réintégration somatotopique des zones de la main dans l'homonculus sensoriel. Elle résulterait d'une ségrégation progressive d'entrées sensorielles discongruentes, par la

³⁷ Famé et coll., 2002.

réactivation des voies somesthésiques et le jeu d'une compétition entre afférences convergeant vers les mêmes zones corticales.

Une étude récente en IRMf, chez des sujets atteints de lésion spinale au niveau thoracique depuis 4 ou 8 ans, apporte une confirmation directe de l'implication du remodelage des cartes fonctionnelles du cortex somesthésique dans le phénomène de sensations fantômes référées³⁸. Cette étude montre des réaménagement très extensifs dans ce type de lésion, car des zones corticales somatotopiquement très éloignées représentant l'avant-bras et le thorax, dont les afférences transitent par la moelle cervicale, sont coactivées par la stimulation de territoires cutanés totalement disjoints (sur les avant-bras droit *et* gauche). Les sujets éprouvent alors des sensations correctement projetées sur l'avant-bras stimulé, mais également des sensations fantômes référées au thorax. Ces données suggèrent également l'existence de réorganisations sous-corticales, en particulier dans le thalamus ou les noyaux de la colonne dorsale, et même dans la moelle épinière. En effet, les remodelages se manifestant dans le cortex ne pourraient, seuls, rendre compte de la coactivation de zones corticales distantes de plus de 15 mm, alors que dans le noyau cuneatus, la proximité des secteurs de représentation du bras et du thorax qui sont limitrophes³⁹ favoriserait cette coactivation. Chez le singe, l'amputation de l'avant-bras induit un bourgeonnement des terminales d'axones afférents dans la moelle épinière ipsilatérale et dans le noyau cuneatus⁴⁰. L'expansion des connexions afférentes peut aussi s'étendre au-delà des frontières entre noyaux de la colonne dorsale⁴¹, permettant ainsi une réorganisation corticale plus extensive, comme celle décrite par Moore et coll.⁴².

³⁸ Moore et coll., 2000.

³⁹ Florence et coll., 1989.

⁴⁰ Florence et Kaas., 1995.

⁴¹ Jain et coll., 2000.

⁴² Moore et coll., 2000.

V. CONCLUSIONS

Le concept de neuromatrice rendrait compte de la conservation perceptive exprimée par l'illusion du fantôme, en dépit d'une reconfiguration locale de la topographie des cartes somesthésiques. Cette reconfiguration est conciliable avec l'émergence de sensations référées au membre fantôme à partir de zones cutanées de déclenchement dont les représentations corticales envahissent celles du membre amputé. Le re-routage des informations somesthésiques et des commandes motrices résultant du remodelage des réseaux sous-corticaux et corticaux n'explique cependant ni l'occurrence de mouvements virtuels volontaires ou involontaires du membre fantôme, ni l'existence de cette illusion perceptive chez des sujets congénitalement privés de membre. La malléabilité des représentations sensorielles dans les aires corticales primaires ne peut à elle seule rendre compte de la complexité des sensations fantômes.

L'élaboration de percepts stables nécessaires à l'organisation des activités comme la planification et l'exécution des commandes motrices implique que le cerveau utilise différentes sources informationnelles. La cohérence de ces informations est probablement extraite par un processus de détection de concordance et d'optimisation qui tendrait à gommer les informations sensorielles en discongruence flagrante avec l'ensemble des informations émanant des autres canaux sensoriels. S'agissant du membre fantôme, il est concevable que l'illusion perceptive soit entretenue par la combinaison de différents facteurs : les messages sensoriels issus des névromes du moignon, le re-routage des projections thalamo-corticales qui permet une réactivation des neurones désafférentés, les décharges corollaires accompagnant les commandes motrices adressées au membre amputé, les mémoires sensorielle et motrice rattachée au membre amputé, ainsi qu'une représentation perceptive en partie génétiquement déterminée. Les informations discordantes transmises par la vision seraient alors occultées, comme le serait l'absence de réafférences proprioceptives en réponses aux commandes motrices envoyées au membre amputé. Toutefois, le télescopage du membre fantôme suggère une repondération progressive, mais non définitive (le fantôme complet peut être réactivé), des différentes sources informationnelles. En première analyse, les représentations illusoire du corps révèlent des schémas perceptifs d'une adaptabilité très limitée qui contraste avec la malléabilité de leur substratum anatomofonctionnel au sein des aires corticales primaires.

L'étude des sensations illusoire qui se manifestent après amputation ou lésion spinale, une fois que le cerveau est privé d'une partie des informations signant l'intégrité du corps, montre bien que celui-ci ne se limite pas à détecter et analyser les stimuli exogènes pour élaborer le percept du soi. Il génère une activité endogène et construit des représentations où la vérité de la perception peut prendre

le pas sur celle des sens. Ce principe semble confirmé par l'existence de phénomènes comme la dysmorphophobie où le patient identifie comme étrangère une partie de son corps, ou bien par l'occurrence de fantômes visuels chez des personnes atteintes de cataracte ou de lésions du cortex visuel, et de fantômes auditifs chez des sujets souffrant de tinnitus. Finalement, on peut regretter l'absence d'une théorie intégrant les sensations fantômes aux représentations du soi. Une telle théorie, ne renvoyant pas exclusivement ce phénomène à des processus neurobiologiques sous-jacents, prendrait en compte la part des processus psychiques, comme le déni de la perte d'une partie du corps, d'une fonction sensorielle ou motrice, l'atteinte de l'image de soi, l'identification à une normalité, ou bien encore les attitudes émotionnelles et affectives de l'individu par rapport à son propre corps.

Références bibliographiques

- Aglioti, S., Cortese, F., Franchini, C. (1994). Rapid sensory remapping in the adult human brain as inferred from phantom breast perception. *Neuroreport*, 5, 473-476.
- André, J.M., Martinet, N., Paysant, J., Beis, J.M., Le Chapelain, L. (2001). Temporary phantom limbs evoked by vestibular caloric stimulation in amputees. *Neuropsychiatry. Neuropsychol. Behav. Neurol.*, 14, 190-196.
- Browder, E.J., Gallagher, J.P. (1948). Dorsal cordotomy for painful phantom limb. *Ann. Surg.*, 128, 456-469.
- Byrne, J.A., Calford, M.B. (1991). Short-term expansion of receptive fields in rat primary somatosensory cortex after hindpaw digit denervation. *Brain Res.*, 565, 218-224.
- Calford, M.B., Tweedale, R. (1991). Immediate expansion of receptive fields of neurons in area 3b of macaque monkeys after digit denervation. *Somatosens. Mot. Res.*, 8, 249-260.
- Carlen, P.L., Wall, P.D., Nadvorna, H., Steinbach, T. (1978). Phantom limbs and related phenomena in recent traumatic amputation. *Neurology*, 28, 211-217.
- Clarke, S., Regli, L., Janzer, R.C., Assal, G., de Tribolet, N. (1996). Phantom face: conscious correlate of neural reorganization after removal of primary sensory neurones. *Neuroreport*, 7, 2853-2857.
- Cohen, L.G., Bandinelli, S., Findlay, T., Hallett, M. (1991a). Motor reorganization after upper limb amputation in man. *Brain*, 114, 615-627.
- Cohen, L.G., Topka, H., Cole, R., Hallett, M. (1991b). Leg paresthesias induced by magnetic brain stimulation in patients with thoracic spinal cord injury. *Neurology*, 41, 1283-1288.
- Doetsch, G.S. (1997). Progressive changes in cutaneous trigger zones for sensation referred to a phantom hand: A case report and review with implication for cortical reorganization. *Somatosensory and Mot. Res.*, 14, 6-16.

- Elbert, T., Flor, H., Birbaumer, N., Knecht, S., Hampson, S., Larbig, W. (1994). Extensive reorganization of the somatosensory cortex in adult humans after nervous system injury. *Neuroreport.*, 5, 2593-2597.
- Famé, A., Roy, A. C., Giraux, P., Dubernard, J.M., Sirigu, A. (2002). Face or hand, not both: perceptual correlates of reafferentation in a former amputee. *Current Biol.*, 12, 1342-1346.
- Flor, H., Elbert, T., Knecht, S., Wienbruch, C., Pantev, C., Birbaumer, N. (1995). Phantom limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature*, 375, 482-484.
- Florence, S.L., Wall, J.T., Kaas, J. (1989). Somatotopic organization of inputs from the hand to the spinal gray and cuneate nucleus. *J. Comp. Neurol.*, 286, 48-70.
- Florence, S.L., Kaas, J. (1995). Large-scale reorganization at multiple levels of the somatosensory pathway follows therapeutic amputation of the hand in monkeys. *J. Neurosci.*, 15, 8083-8095.
- Giroux, P., Sirigu, A., Schneider, F., Dubernard, J.M. (2001). Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands. *Nature neurosci.*, 4, 691-692.
- Hoffman, J. (1955). Facial phantom phenomenon. *J. Nerv. Ment. Dis.*, 122, 143-151.
- Jain, N., Florence, S.L., Qi, H.X., Kaas, J.H. (2000). Growth of new brainstem connections in adult monkeys with massive sensory loss. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 97, 5546-5550.
- Jensen, T.S., Krebs, B., Nielsen, J., Rasmussen, P. (1983). Phantom limb, phantom pain and stump pain in amputees during the first 6 months following limb amputation. *Pain*, 17, 243-256.
- Jensen, T.S., Krebs, B., Nielsen, J., Rasmussen, P. (1985). Immediate and long-term phantom limb pain in amputees: incidence, clinical characteristics and relationship to pre-amputation limb pain. *Pain.*, 21, 267-278.
- Kalaska, J., Pomeranz, B., (1979). Chronic paw denervation causes an age-dependent appearance of novel responses from forearm in "paw cortex" of kittens and adult cats. *Neurophysiol.*, 42, 618-633.
- Kelahan, A.M., Doetsch, G.S. (1984). Time-dependent changes in the functional organization of somatosensory cerebral cortex following digit amputation in adult racoons. *Somatosens. Res.*, 2, 49-81.
- Manger, P.R., Woods, T.M., Jones, E.G. (1996). Plasticity of the somatosensory cortical map in macaque monkeys after chronic partial amputation of a digit. *Proc. R. Soc. Lond.*, 263, 933-939.
- Melzack, R. (1990). Phantom limb and the concept of neuromatrix. *Trends Neurosci.*, 13, 88-92.
- Melzack, R. (1992). Les membres fantômes. *Pour la Science*, 176, 48-54.
- Merzenich, M.M., Kaas, J.H., Wall, J., Sur, M., Nelson, R.J., Felleman, D.J. (1983). Progression of change following median nerve section in the cortical representation of the hand in areas 3b and I in adult owl and squirrel monkeys. *Neurosci.*, 10, 639-665.

- Metzler, J., Marks, P. S. (1979). Functional changes in cat somatic sensory-motor cortex during short-term reversible epidural blocks. *Brain Res.*, 177, 379-383.
- Moore, C.I., Stern, C.E., Dunbar, C., Kostyk, S.K., Gehi, A., Corkin, S. (2000). Referred phantom sensations and cortical reorganization after spinal cord injury in humans. *PNAS*, 97, 14703-14708.
- Ojemann, J.C., Silbergeld, D.L. (1995). Cortical stimulation mapping of phantom limb rolandic cortex. *Journal of Neurosurgery.*, 82, 641-644.
- Ovesen, P., Kroner, K., Ornholt, J, Bach, K. (1991). Phantom-related phenomena after rectal amputation: prevalence and clinical characteristics. *Pain*, 44, 289-291.
- Penfield, W., Rasmussen, T. (1950). *The Cerebral Cortex of Man: A Clinical Study of Localization of Function*. Hafner, New York.
- Poeck, K. (1969). Phantom limbs after amputation and in congenital missing limbs. *Dtsch. Med. Wochenschr.*, 94, 2367-2374.
- Ramachadran, V.S. (1993). Behavioral and magnetoencephalographic correlates of plasticity in the adult human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*. 90, 10413-1420.
- Ramachadran, V.S. (1994). Phantom limbs, neglect syndromes, repressed memories and Freudian psychology. *International Review of Neurobiol.*, 37, 291-333.
- Ramachadran, V. S., Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs. *Brain*, 121, 1603-1630.
- Riddoch, G. (1941). Phantom limbs and body shape. *Brain*, 64, 197-222.
- Rossini P.M., Martino G., Narici L., Pasquarelli A., Peresson M., Pizzella V., Tecchio F., Torrioli G., Romani G.L. 1994. Short-term 'plasticity' in humans' transient finger representation changes in sensory cortex somatotopy following ischemic anaesthesia. *Brain Res.*, 642, 169-177.
- Sacks, O. (1992). Phantom face. *BMJ.*, 304, 364.
- Scholz, M.J. (1993). Phantom breast pain following mastectomy (news). *RN*, 56, 78.
- Servos, P., Engel, S.A., Gati, J., Menon, R. (1999). fMRI evidence for an inverted face representation in human somatosensory cortex. *Neuroreport*, 10, 1393-1395.
- Sherman, R.A., Sherman, C.J., Parker, L. (1984). Chronic phantom and stump pain among American veterans. *Am. J. Phys. Med.*, 18, 83-95.
- Simmel, M. (1962). The reality of phantom sensations. *Social Res.*, 29, 337-356.
- Sunderland, S. (1968). *Nerves and nerve injuries*. 2nd ed. Edinburgh, Churchill Livingstone.
- Turnbull, B.G., Rasmussen, D.D. (1990). Acute effects of total or partial digit denervation on raccoon somatosensory cortex. *Somatosens. Mot. Res.*, 7, 365-389.

- Wall, J.T., Cusick, C.G. (1984). Cutaneous responsiveness in primary somatosensory (SI) hindpaw cortex before and after partial hindpaw deafferentation in adult rats. *J. Neurosci.*, 4, 1499-1515.
- Weinstein, S., Sersen, E.A., Vetter, R.J. (1964). Phantoms and somatic sensations in cases of congenital aplasia. *Cortex*, 1, 276-290.
- Weiss, S.A., Fishman, S. (1963). Extended and telescoped phantom limbs in unilateral amputees. *J. Abnorm. Soc. Psychol.*, 66, 489-497.
- Yang, T.T., Gallen, C.C., Ramachadran, V.S., Cobb, S., Schwartz, B.J., Bloom, F.E. (1994). Noninvasive detection of cerebral plasticity in adult human somatosensory cortex. *Neuroreport.*, 5, 701-704.