

# NEUROSCIENCES & comportements

## 1<sup>ère</sup> partie : Neuroanatomie fonctionnelle

### Chapitre 9 – TONUS ET MOTRICITE

La physiologie du mouvement comprend la motricité, les réflexes et le tonus musculaire. Les mécanismes qui contrôlent le mouvement sont complexes et imparfaitement connus. Le motoneurone  $\alpha$  de la corne antérieure de la moelle et les fibres musculaires striées qui en dépendent représentent la voie finale commune vers laquelle convergent les différentes influences qui vont venir modifier, moduler leur fonctionnement. Il est habituel dans un but de simplification, d'envisager des niveaux d'intégration successifs.

#### I - Niveau médullaire

Des activités motrices fondamentales sont déjà inscrites dans la moelle. Elles représentent des mécanismes réflexes : réflexes proprioceptifs en extension, réflexes nociceptifs en flexion. Pour ce qui concerne les réflexes, il faut mentionner aussi les réflexes viscéraux.

#### II - Niveau du tronc cérébral

Ces activités sont asservies par le dispositif du tronc cérébral qui mettent à profit les afférences vestibulaires et cutanées pour ordonner le redressement et les adaptations posturales.

- **L'adoption de la station érigée nécessite un renforcement de l'activité des muscles antigravifiques (c'est-à-dire des muscles extenseur physiologiques).** Ce tonus antigravifique repose sur le réflexe myotatique. Le dispositif essentiel qui assure de façon tonique l'activation du réflexe myotatique de muscles antigravifiques et la substance réticulée activatrice descendante, dont l'action est essentiellement assurée par le faisceau réticulo-spinal médian. Ce mécanisme n'est pas le seul qui intervienne au niveau du tronc cérébral et les noyaux vestibulaires par l'intermédiaire de la voie vestibulo-spinal exercent une action facilitatrice sur le tonus des muscles extenseurs.
- **Le déplacement actif ou passif d'une partie du corps par rapport à l'axe de la vertical entraîne une série d'adaptations automatiques du tonus musculaire en vue du maintien de l'équilibre. Ces adaptations posturales des réflexes antigravifiques nécessitent une intégration des stimulations afférentes proprioceptives, vestibulaires, cutanées, visuelles.** Celle-ci se produit pour une part au niveau du tronc cérébral supérieur, mais elle n'est assurée de façon définitivement efficace qu'au niveau thalamo-palidal.

#### III - Niveau cérébral

**L'étage le plus évolué est représenté par le cortex cérébral et le néo-striatum (noyau caudé, putamen).**

La fonction concernée ici et le contrôle du mouvement propositionnel (téléogénique), mouvement dirigé vers le monde extérieur qui peut revêtir l'aspect d'une réponse « automatique » ou celui d'un mouvement « volontaire ».

- **Les noyaux gris centraux** assurent la formulation globale de ce mouvement en intégrant et modulant les acquisitions des niveaux sous-jacents. La participation autonome des noyaux gris centraux au mouvement propositionnel est probable en raison du développement considérable des relations entre striatum et cortex cérébral. Des réactions motrices fondamentales telles que la préhension, l'évitement, la rotation de la tête et des yeux sont intégrées à ce niveau.
- **Le cortex cérébral** exerce une action très générale sur la motilité. Les expériences de stimulation et de destruction localisée montre que cette propriété loin d'être limitée au cortex moteur pré-rolandique est étendue à de très nombreuses régions du cortex. Néanmoins une distinction s'impose entre la zone motrice principale que ces efférences cortico-spinales (faisceau pyramidal) mettent directement en rapport avec les dispositifs segmentaires de la moelle et les autres régions qui n'exercent leurs effets moteurs qu'indirectement par l'intermédiaire des formations grises sous corticales (cortex extrapyramidal) et de la substance réticulée. La motilité qui persiste après section du faisceau pyramidal est relativement riche mais elle est remarquable par son caractère global et syncinétique. Cette donnée ainsi que l'étroite relation fonctionnelle que présente le cortex moteur principal avec l'air pariétal où se terminent les voies de la sensibilité discriminative et avec le noyau ventro-latéral du thalamus laissent présager du rôle essentiel de ce cortex moteur principal dans les adaptations spatio-temporelles du mouvement en fonction des qualités de la stimulation.

#### IV - Niveau cérébelleux

Le cervelet placé en dérivation sur le dispositif sensori-moteur qui règle le mouvement n'est indispensable à aucune des formes de la motilité. Néanmoins la défaillance du contrôle cérébelleux se marque dans chacune de ces activités par la perte de leur coordination harmonieuse.

*Une telle division en secteurs étagés constitue cependant une simplification excessive qui ne doit pas masquer l'extrême complexité des mécanismes qui contrôlent le mouvement (fig. 1).*



### Fonctionnement de l'unité motrice

Toute décharge d'un neurone moteur active l'ensemble des fibres musculaires qui constituent l'unité motrice.

- Transmission de l'excitation de la cellule musculaire striée

Elle se fait suivant le mode général de la transmission synaptique : la dépolarisation de la membrane présynaptique qui traduit la stimulation axonale déclenche la libération d'acétylcholine dans la fente synaptique à partir des vésicules synaptiques. L'acétylcholine modifie la perméabilité aux ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{K}^+$  de la membrane plasmique de la cellule musculaire formant l'appareil sous neural et en provoque la dépolarisation (potentiel de plaque motrice) qui, si elle est d'amplitude suffisante, est à l'origine d'un potentiel propagé. La présence de cholinestérase en excès assure la réversibilité instantanée de l'action du transmetteur, de telle sorte que la plaque motrice au repos l'arrivée est disponible à nouveau.

Par ailleurs, l'enregistrement prolongé de l'activité électrique d'une plaque motrice en l'absence de toute stimulation du nerf, met en évidence des potentiels de plaque miniature (mepps) qui correspondent à la libération irrégulière spontanée du contenu d'une vésicule synaptique (quanta de neurotransmetteur).

- La contraction musculaire.

La contraction des myofibrilles répond à la modification des liaisons assurant filaments d'actine et de myosine. Il en résulte un glissement des uns et des autres avec raccourcissement global des sarcomères. Cette modification structurale est associée à une déphosphorylation de l'ATP musculaire et est étroitement dépendante des modifications de la concentration en ions  $\text{Ca}^{2+}$  du réticulum sarcoplasmique.

### Sémiologie de l'unité motrice

Les perturbations de l'activité de l'unité motrice peuvent intéresser :

- son versant nerveux : lésion du neurone moteur (syndromes neurogènes périphériques) ;
- son versant musculaire : altération primitive de la fibre musculaire (syndrome myogène) ;
- la jonction neuro-musculaire perturbations de l'unité motrice résultant d'une dégradation de l'efficacité synaptique à la jonction neuro-musculaire. Dans des blocs neuro-musculaires existe un contraste entre le désordre majeur du fonctionnement et l'intégrité anatomique relative de l'unité motrice.

## Les réflexes

Un réflexe est une *réponse motrice involontaire* à une stimulation sensitive ou sensorielle. L'activité réflexe intégrée à un niveau segmentaire est soumise au contrôle des structures sus-jacentes. L'examen des réflexes est donc un test qui évalue à un moment précis la réactivité du système nerveux dans son ensemble.

### Organisation physiologique

Le support anatomo-fonctionnel de la liaison qui unit un stimulus spécifique à une réponse déterminée est un *arc réflexe*.

#### 1. Les réflexes d'origine proprioceptive

- **Le réflexe monosynaptique ou myotatique correspond à la variété phasique du réflexe ostéo-tendineux (fig. 3).**

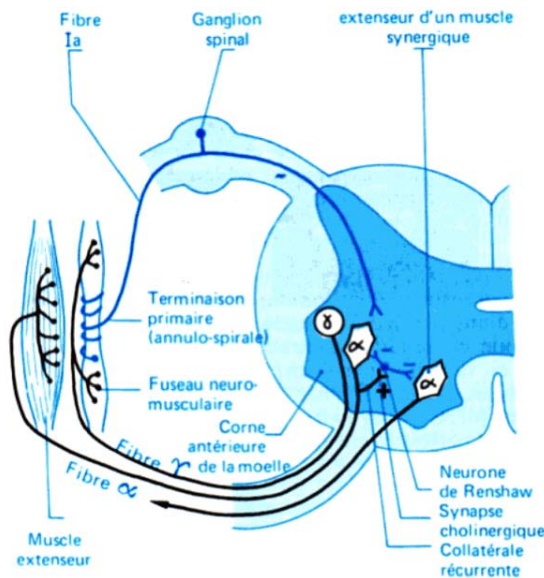


Fig. 3 – Exemple de réflexe monosynaptique: le réflexe myotatique

Le récepteur formé par la terminaison primaire du fuseau neuro-musculaire est sensible à l'étirement. Par l'intermédiaire des fibres Ia à conduction rapide du fuseau, qui cheminent dans le nerf périphérique, la volée afférente est transmise à la moelle où par une seule synapse elle gagne les motoneurones "commandant les fibres musculaires d'où vient l'excitation".

Plusieurs systèmes modulent l'efficacité du réflexe myotatique par contrôle du niveau d'excitabilité des motoneurones.

Les motoneurones  $\gamma$ , situés au voisinage des précédents dans la corne antérieure de la moelle, innervent la partie contractile du fuseau neuro-musculaire et déterminent sa sensibilité à l'étirement. Ces motoneurones  $\gamma$  sont contrôlés de façon indépendante par les structures supra-segmentaires. Dans le circuit *récurrent inhibiteur de Renshaw*, l'axone du

motoneurone  $\alpha$  donne une collatérale récurrente qui s'articule avec un interneurone. Celui-ci inhibe le motoneurone  $\alpha$  ainsi que les neurones moteurs synergiques voisins évitant ainsi une synchronisation excessive de l'activité des motoneurones.

- **D'autres réflexes sont sous la dépendance des afférences proprioceptives.**

— *Innervation réciproque* : les mêmes afférences qui déterminent le réflexe monosynaptique ont une action inhibitrice par l'intermédiaire d'un interneurone sur les muscles antagonistes du muscle étiré. Ainsi toute modification dans la fréquence des influx transmis par les fibres Ia d'un muscle donné retentit nécessairement sur les motoneurones de ce muscle, des muscles synergiques et des muscles antagonistes. A l'ensemble des muscles d'une articulation donnée qui sont ainsi mutuellement dépendants on a donné le nom d'*unité mototatique*.

— *Réflexe mototatique inverse* : l'activation des *organes tendineux* de Golgi transmise par les fibres Ib inhibe, par l'intermédiaire d'un interneurone, les motoneurones des muscles synergiques et facilite au contraire les motoneurones des muscles antagonistes. Cette réaction correspondrait à un réflexe de protection mettant le muscle à l'abri de la rupture en cas de tension excessive.

— *Réflexes de posture* : il s'agit de la contraction qui survient dans un muscle après l'arrêt du mouvement passif de raccourcissement de ce dernier. Le rôle et les voies de ces activités réflexes sont mal connus.

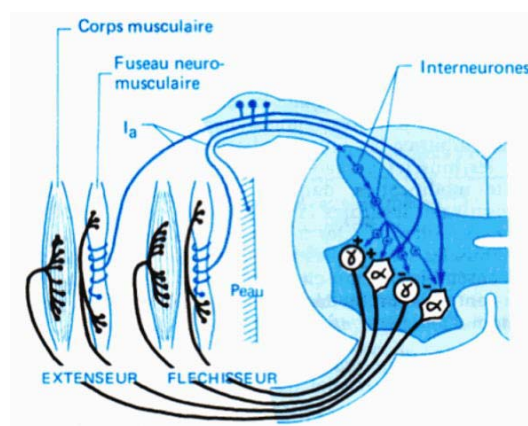
## 2. Les réflexes d'origine cutanée

L'arc réflexe est toujours polysynaptique : les afférences sont véhiculées par des fibres d'origine cutanée (diamètre inférieur à celui des fibres Ia) et plusieurs interneurons s'interposent entre elles et les motoneurones  $\alpha$ , voie éfférente obligée.

Les réflexes polysynaptiques déclenchés les par des stimuli nociceptifs sont des réflexes en flexion à finalité protectrice. La réaction de retrait qui en résulte est influencée par le siège de la stimulation (fig. 4).

Les réflexes polysynaptiques déclenchés par des stimuli non nociceptifs ont une organisation est une signification moins bien connue.

La sémiologie des réflexes comprend leur étude, et l'examen de leurs anomalies.



**Fig. 4 – Exemple de réflexe polysynaptique: le réflexe de retrait d'un membre en réponse à un stimulus nociceptif**

## La voie motrice principale : le syndrome pyramidal.

Au sens strict le faisceau pyramidal désigne l'ensemble des fibres qui constituent la pyramide bulbaire mais sous le terme de syndrome pyramidal on groupe un ensemble de troubles moteurs et réflexes qui traduit la lésion des fibres empruntant le trajet de ce faisceau sur le sa totalité ou en partie. L'hétérogénéité anatomo-fonctionnelle du faisceau pyramidal étant clairement démontrée, il est sûr que le syndrome pyramidal ne correspond pas à une lésion touchant uniquement les fibres pyramidales.

### 1. La voie pyramidale

- **Organisation anatomique (fig. 5)**

La totalité des fibres composant le faisceau pyramidal provient de neurones situés dans le cortex cérébral. Toutefois la contribution des aires motrices (frontale ascendante, ou aire 4 et aire prémotrice, ou aire 6) n'est que d'environ 40 %. Un autre contingent vient des aires pariétales mais 30 à 40 % des fibres prennent naissance ailleurs que dans les aires centrales.

Au niveau de la circonvolution frontale ascendante existe une disposition somatotopique que reproduit l'homonculus de Penfield : la face, la main et le pouce occupent une place considérable.

Le cortex moteur contrôle la musculature contralatérale mais pour l'extrémité céphalique et la musculature axiale du cou et du tronc, l'existence d'une représentation bilatérale est certaine.

À partir de leur origine corticale, les fibres pyramidales descendent dans le centre ovale puis la capsule interne. À ce niveau le faisceau cortico-bulbaire, destiné aux noyaux somato-moteurs des nerfs crâniens est en avant du faisceau cortico-spinal.

Dans le tronc cérébral, le faisceau pyramidal occupe les 4/5 internes du pied du pédoncule puis est dissocié par les fibres ponto-cérébelleuses dans le pilier de la protubérance. Regroupé dans la pyramide bulbaire, il subit dans la partie basse du bulbe un entrecroisement partiel qui intéresse 80 % des fibres.

Dans la moelle le faisceau pyramidal croisé descend dans la partie postérieure du cordon latéral et le faisceau pyramidal direct, plus grêle, dans le cordon antérieur.

Le faisceau cortico-bulbaire (généculé) s'épuise à différents niveaux du tronc cérébral en donnant des fibres croisées et directes aux noyaux moteurs des nerfs crâniens. De nombreuses collatérales sont destinées à la substance réticulée.

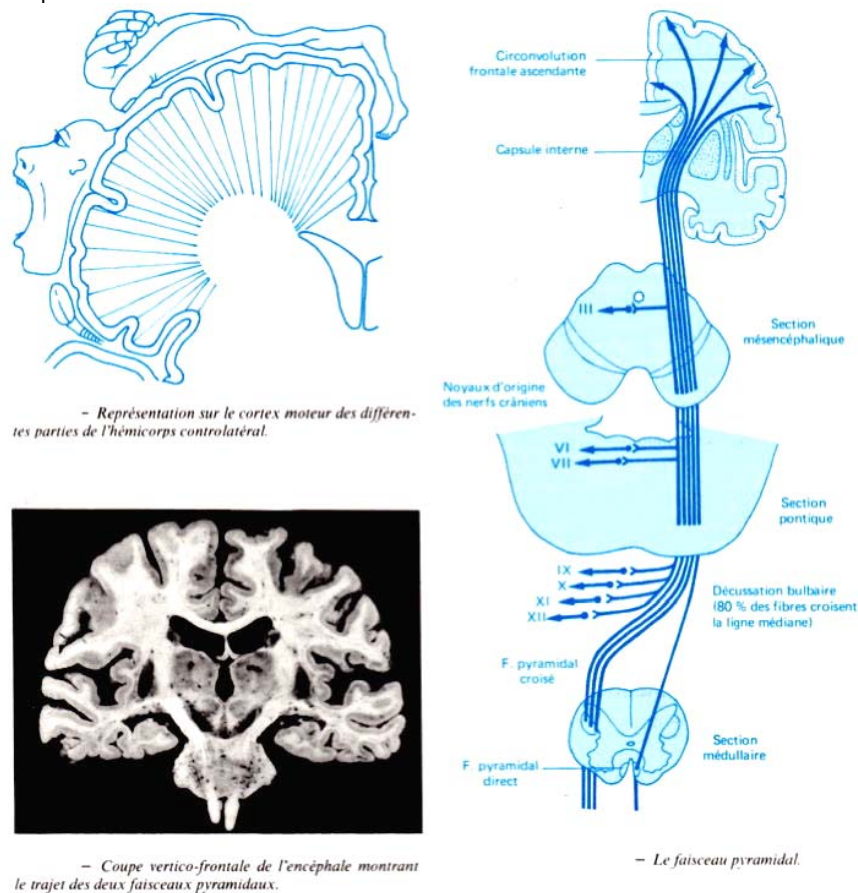
La plupart des connexions avec les neurones moteurs périphériques ne se font pas directement, mais par l'intermédiaire d'un système de neurones intercalaires. Les connexions cortico-motoneuronales directes empruntent probablement au sein du faisceau pyramidal le contingent de grosses fibres myélinisées à conduction rapide.

- **Physiologie élémentaire**

La voie pyramidale apparaît comme un chaînon indispensable du système contrôlant certaines formes privilégiées de mouvements volontaires notamment les mouvements finement ajustés de la main et des doigts. Les influx cortico-spinaux modulés au niveau par de multiples afférences permettent la fragmentation des synergies primitives en mouvements isolés. Ils assurent la sélectivité du mouvement en inhibant les synergies inscrites à l'échelon médullaire segmentaire entre les différents muscles.

Les modifications résultant d'une interruption du faisceau pyramidal dépendent chez l'animal du niveau de la lésion:

- Une destruction corticale (aire 4) comme l'interruption du faisceau pyramidal au niveau de la pyramide bulbaire donne lieu à une hémiplégie flasque. L'hypertonie d'un type particulier qui est le symptôme majeur du syndrome pyramidal clinique ne fait donc pas partie de cette variété particulièrement pure du syndrome pyramidal expérimental. Il est possible qu'elle résulte de l'interruption de fibres cortico-réticulaires (soit distinctes, soit collatérales des axones pyramidaux) douées d'une action inhibitrice sur la formation réticulée activatrice descendante. Cette dernière, privée de ses influences inhibitrices, exercerait par des voies descendantes extrapyramidales, une action excitatrice sur les mécanismes réflexe segmentaires proprioceptifs.
- Au cours des atteintes médullaires, l'hypertonie spastique est souvent très accusée. Ceci tient probablement au fait que les influences facilitatrices s'exerçant sur les motoneurons  $\gamma$  passe par le faisceau réticulo-spinal médian qui est le faisceau descendant le plus diffus et donc le plus difficile à interrompre.



**Fig. 5 - Anatomie du faisceau pyramidal**

## 2. Sémiologie analytique du syndrome pyramidal

### L'hypertonie pyramidale

Marquée au minimum par une exagération des réflexes ostéotendineux, la spasticité est le symptôme essentiel du syndrome pyramidal.

L'hypertonie spastique se manifeste lors de la mobilisation passive qui étire un muscle, sous la forme d'une contraction réflexe qui s'oppose à l'étirement qui lui a donné naissance.

La spasticité prédomine toujours et souvent n'existe que sur l'un des éléments des différents couples musculaires agoniste-antagoniste qui agissent sur une articulation donnée.

L'hypertonie spastique et l'expression clinique de l'exagération du réflexe myotatique d'étirement.

### Les modifications des réflexes cutanés

L'inversion du réflexe cutané plantaire constitue le signe de Babinski.

On observe aussi l'abolition de certains réflexes polysynaptiques non nociceptifs.

Certains réflexes d'origine cutanée sont à l'inverse facilités par la lésion de la voie pyramidale.

### Les difficultés de commande volontaire

En cas de lésion aiguë et récente, il existe souvent au début une impossibilité totale de toute commande motrice volontaire dans le territoire correspondant.

La répartition du déficit moteur est globalement inverse de celle de l'hypertonie.

Le déficit prédomine aux extrémités distales et sur la motilité élaborée de la face.

### Les syncinésies

Les syncinésies de coordination consistent dans le fait que la contraction volontaire de certains groupes musculaires entraîne la contraction involontaire syncinétique de groupes musculaires fonctionnellement synergiques.

Les syncinésies globales sont déclenchées par un effort effectué contre résistance par un membre sain et tendent à reproduire en l'exagérant la topographie de l'hypertonie.

### 3. Syndrome pyramidal et niveau lésionnel

Au cours des atteintes encéphaliques, un seul faisceau pyramidal est touché. Les troubles observés n'intéressent que un hémicorps : c'est l'hémiplégie qui est croisée par rapport à la lésion.

Dans les atteintes médullaires, les voies motrices correspondant aux deux côtés sont en général touchées du fait de leur proximité : c'est la paraplégie ou tétraplégie.

Le syndrome pseudo bulbaire est la conséquence de lésions bilatérales du faisceau géniculé. Il se caractérise par un état paréto-spasmodique touchant la face, la langue, le pharynx, le larynx et les masticateurs.

## Le système extrapyramidal

La sémiologie extrapyramidale groupe l'ensemble des désordres de la motilité qui résulte de la perturbation du fonctionnement des dispositifs extrapyramidaux, et en particulier des noyaux gris centraux.

### 1° - Organisation anatomo-fonctionnelle du système extrapyramidal

Les dispositifs extrapyramidaux (fig. 6 )

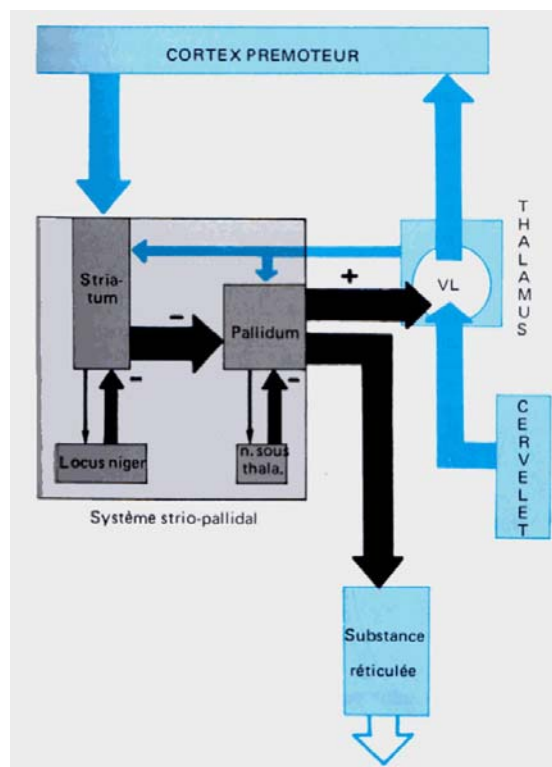


Fig. 6 – Le système extra-pyramidal

La complexité anatomique du système extrapyramidal s'oppose à l'organisation relativement simple du système pyramidal. De nombreuses structures en font partie : au niveau du cortex de cérébral, la région prémotrice située en avant de l'aire 4; parmi les structures profondes, le striatum, le pallidum et certains noyaux du thalamus qui constituent le dispositif central du système ; au niveau de la partie haute du tronc cérébral, le noyau sous-thalamique, le locus niger et le noyau rouge qui complètent les formations thalamo-striées et ; enfin la substance réticulée.

Les relations qui existent entre ces différentes structures sont complexes et encore mal connues. Multiples, souvent bilatérales, elles forment des circuits qui se contrôlent mutuellement à tout moment.

Une schématisation à l'extrême permet d'envisager un dispositif central, le système strio-pallidal, avec son double contrôle interne assuré par le locus niger et le noyau sous-thalamique. Ce système reçoit à tout moment des informations venant du cortex prémoteur et de la substance réticulée. En échange il envoie des informations vers la substance réticulée et par le thalamus vers le cortex prémoteur (boucle cortico-thalamo-corticale). Celui-ci outre son influence sur le système strio-pallidal projette sur les niveaux sous-jacents par l'intermédiaire du faisceau pyramidal et de leur substance réticulée.

La substance réticulée représente ainsi l'aboutissement de nombreuses voies venant de différents niveaux du système extrapyramidal. D'elle, partent des faisceaux à projection bilatérale qui vont moduler l'activité des motoneurones  $\alpha$  et  $\gamma$ .

### Spécificité fonctionnelle du système strio-pallidal

Corps striés et thalamus forment le centre des dispositifs extrapyramidaux. Une spécificité certaine existe dans le fonctionnement des différentes structures. Ainsi, le striatum, intégrateur des afférences thalamiques et corticales, exerce une action inhibitrice globale sur les mécanismes moteurs et donc probablement sur le pallidum. Celui-ci, effecteur

obligatoire du système, a une action excitatrice importante sur ces mêmes mécanismes. Le locus niger et le noyau sous thalamique sont un frein inhibiteur majeur du fonctionnement respectif des striatum et du pallidum. Quant au thalamus, il est à la fois une des sources principales des afférences du système (noyau centre médian) et les premiers relais des projections strio-pallidales vers le cortex. C'est au niveau de son noyau ventro latéral que se fait la convergence des informations extrapyramidales et cérébelleuses. L'importance de cette convergence a été rendue manifeste par le succès dans certains troubles de la motilité de la chirurgie stéréotaxique dont ce noyau est la cible privilégiée.

Les études biochimiques ont permis de préciser certains aspects de cette spécificité. Le striatum est riche en acétylcholine et en dopamine, substances qui exercent sur son fonctionnement une activité respectivement excitatrice et inhibitrice. Il a été démontré que le contrôle dopaminergique du striatum s'exerce par des neurones nigro-striés dont le corps cellulaire et situé dans le locus niger, structures également très riches en dopamine. Il est probable que ces neurones s'articulent dans le striatum avec des neurones cholinergiques, et que ces derniers agissent sur les neurones effecteurs du striatum dont le neuromédiateur pourrait être le GABA (fig. ).

La connaissance des neuromédiateurs et des chaînes neuronales qui les utilisent au niveau des noyaux gris restent encore fragmentaires. Elle est d'ores et déjà riche de conséquence dans le traitement d'affections extrapyramidale.

### Fonction des noyaux gris centraux

L'organisation anatomique des dispositifs extrapyramidaux explique la formulation très globale de leur action sur l'ensemble de l'économie. Ils assurent dans le contrôle du mouvement une triple action :

- couronnant les mécanismes du tronc cérébral et intégrant les informations d'origine vestibulaire et visuelle, ils achèvent l'acquisition de la station érigée ;
- modulant ces activités toniques fondamentales et leur superposant des activations phasiques, ils rendent possibles les adaptations posturales ;
- sous le contrôle du cortex extrapyramidal, ils organisent les réponses motrices globales aux stimulations extérieures et sous-tendent l'activation de la voie cortico-spinale à laquelle sont dévolues les adaptations fines du geste.

## 2° -Sémiologie extrapyramidale

Le dysfonctionnement du système extrapyramidal n'entraîne pas de paralysie mais des perturbations toniques et des modifications de l'activité motrice qui peuvent se faire dans le sens d'une diminution (akinésie) ou d'une augmentation (hyperkinésie).

En dehors de quelques exceptions, la valeur localisatrice d'un signal appartenant à cette sémiologie est faible. Résultat en effet de la perturbation d'un système de contrôle complexe, son origine est à chercher dans les conditions d'équilibre qui se sont reformés après lésion d'un ou de plusieurs éléments de ces circuits. Des lésions de topographie différente peuvent entraîner une perturbation motrice du même ordre, probablement parce qu'elles modifient dans le même sens l'équilibre des circuits engagés dans le mouvement.

### Le syndrome parkinsonien

L'akinésie se définit par la rareté du geste et par les difficultés éprouvées par un sujet à réaliser la moindre performance motrice. Trouble de l'initiation et de l'exécution du mouvement, elle se manifeste à la face (aspect figé du visage) et aux membres (disparition des mouvements spontanés). La perte des mouvements automatiques et associés (balancement des bras à la marche par exemple) est à la base des perturbations observées dans le mouvement volontaire et qui se traduisent par un retard à l'initiation motrice, un déroulement ralenti et hésitant du geste, une impossibilité d'exécuter des activités conjuguées (marionnettes).

Composantes négatives du syndrome parkinsonien, l'akinésie traduit l'activité inhibitrice excessive du striatum sur le pallidum activité qui n'est plus modulée par le contrôle dopaminergique nigro strié.

### L'hypertonie parkinsonienne (rigidité) est plastique

Le tremblement parkinsonien a pour caractéristique essentielle sa survenue exclusive au repos lorsque une position de relâchement musculaire est maintenue dans l'immobilité depuis quelques instants. Il s'agit d'un tremblement lent d'amplitude variable surtout net aux extrémités. Il prédomine aux membres supérieurs ou les oscillations digitales ont permis les comparaisons classiques comme émettre du pain, rouler une cigarette etc.

### Des perturbations de la statique, de la parole, de l'écriture

Elles sont la conséquence de cette triade fondamentale. La marche est lente, à petites enjambées. Les difficultés prédominent à la mise en route ou le démarrage est parfois impossible ou marqué par un piétinement sur place, et lors de la rencontre d'un obstacle.

La parole est rare, lente, monotone et sourde. Ailleurs l'articulation est défectueuse, saccadée ou bloquée par la répétition itérative d'un mot ou d'une syllabe (palilalie). Le tracé de l'écriture est lent et irrégulier. Surtout il existe une micrographie qui s'accroît dans le cours de la ligne.

### Les dystonies

Les dystonies sont caractérisées par l'apparition d'un trouble du tonus lors du maintien de certaines attitudes (position de bout en particulier) et par sa disparition, au moins au début de l'affection, au repos.

Le spasme de tension

Le torticolis spasmodique

### Les mouvements anormaux

Les tremblements se définissent par des oscillations rythmiques involontaires que décrit tout ou partie du corps autour de sa position d'équilibre. Le tremblement essentiel était tremblement d'attitude. Le tremblement intentionnel apparaît au cours d'exécution d'un mouvement.

Les myoclonies sont des contractions volontaires et brèves d'une partie, d'un ou de plusieurs muscles, avec ou sans déplacement du segment sur lequel ce ou ces muscles agissent.

Les mouvements choréiques et athétosiques correspondent à des troubles des activités musculaires synergiques. Ils sont exagérés par l'attitude et l'activité volontaire.

## L'équilibration et l'appareil vestibulaire

L'appareil vestibulaire adresse au système nerveux des informations sur *la position et les déplacements de la tête dans l'espace*. Une participation équilibrée des *deux appareils vestibulaires* est nécessaire à leur bon fonctionnement. La sémiologie vestibulaire s'explique par une rupture de cet équilibre physiologique. Le contrôle étroit des dispositifs cérébelleux, l'efficacité des régulations de suppléance à partir des afférences somesthésiques et visuelles rend compte de la *capacité d'adaptation du système nerveux aux perturbations vestibulaires*.

### 1° Anatomie et physiologie de l'appareil vestibulaire (fig. 7 et 8)

#### Les récepteurs vestibulaires

Ils sont constitués d'un épithélium de cellules ciliées dont les cils, enrobés dans une masse muco-gélatineuse (cupula) plongent dans le liquide endolymphatique. L'organisation anatomique de ces récepteurs est celle de *mécano-récepteurs sensibles aux déformations susceptibles de s'exercer sur les cils*.

- *Les récepteurs utriculaires et sacculaires* sont des *récepteurs de position, sensibles à la pesanteur*. Leur fréquence de décharge dépend de la position de la tête dans l'espace et ils concourent aux **réactions d'adaptation statique**.

- *Les récepteurs des canaux semi-circulaires* sont des *détecteurs d'accélération angulaire* et sont stimulés par le déplacement du courant endolymphatique. Il existe un tonus constant de ces récepteurs. Leur fréquence de repos s'accroît pour une rotation dans un sens déterminé et devient nulle pour une rotation en sens opposé. Ils concourent aux **réactions d'équilibration**.

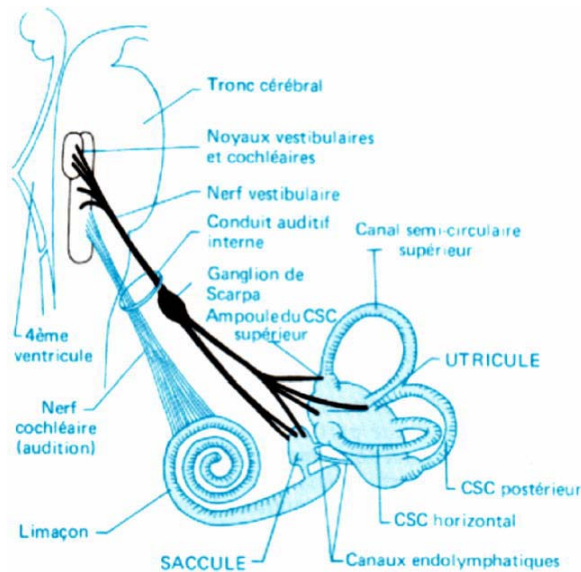


FIG. 7 - Appareil vestibulaire : origine, nerf, noyaux.

#### Nerf vestibulaire et noyaux vestibulaires

Le ganglion de Scarpa situé au fond du conduit auditif interne renferme le corps cellulaire des neurones du nerf vestibulaire. Celui-ci accolé au nerf cochléaire parcourt le conduit auditif interne puis traverse l'angle ponto-cérébelleux pour gagner dans le bulbe les noyaux vestibulaires. Ils sont au nombre de quatre (supérieur, latéral, médian, inférieur) et sont situés sous le plancher du quatrième ventricule.

Complexes et dispersées, les projections des noyaux vestibulaires se font essentiellement dans trois directions : **la moelle** par le biais du faisceau vestibulo-spinal qui s'articule directement avec les motoneurones alpha ; **le cervelet avec lequel l'appareil vestibulaire a des rapports privilégiés puisque d'une part les mêmes noyaux qui envoient au cervelet reçoivent de lui en retour, et que d'autre part cette double projection est organisée somatopiquement** ; **les noyaux oculo-moteurs et la substance réticulée** par des fibres formant une grande partie de la bandelette longitudinale postérieure. Certaines informations vestibulaires gagnent le thalamus et le cortex.

#### Intégration des messages vestibulaires

Le ganglion de Scarpa situé au fond du conduit auditif interne renferme le corps cellulaire des neurones du nerf vestibulaire. Celui-ci accolé au nerf cochléaire parcourt le conduit auditif interne puis traverse l'angle ponto-cérébelleux pour gagner dans le bulbe les noyaux vestibulaires. Ils sont au nombre de quatre (supérieur, latéral, médian, inférieur) et sont situés sous le plancher du quatrième ventricule.

Complexes et dispersées, les projections des noyaux vestibulaires se font essentiellement dans trois directions : **la moelle** par le biais du faisceau vestibulo-spinal qui s'articule directement avec les motoneurones alpha ; **le cervelet avec lequel l'appareil vestibulaire a des rapports privilégiés puisque d'une part les mêmes noyaux qui envoient au cervelet reçoivent de lui en retour, et que d'autre part cette double projection est organisée somatopiquement** ; **les noyaux oculo-moteurs et la substance réticulée** par des fibres formant une grande partie de la bandelette longitudinale postérieure. Certaines informations vestibulaires gagnent le thalamus et le cortex.

- **L'action des noyaux vestibulaires sur la musculature spinale** s'exerce par l'intermédiaire de la substance réticulée et par la voie vestibulo-spinale. Les afférences vestibulaires contribuent à favoriser le tonus des muscles extenseurs et interviennent dans les réflexes de redressement. En l'absence du contrôle de la vue, le redressement de la tête est un réflexe d'origine vestibulaire qui précède la mise en jeu des réflexes proprioceptifs assurant le redressement du corps par rapport à la tête.

- **Les réactions oculaires** d'origine vestibulaire sont de deux types : d'une part, des *réactions statiques* prennent naissance dans le système des récepteurs utriculaires et fixent les yeux dans une position déterminée pour chaque position de la tête ; d'autre part des *réactions phasiques* prennent naissance dans les canaux semi-circulaires et sont telles que la



stimulation d'un canal tend à provoquer un déplacement du regard dans la direction opposée. Cette déviation phasique est lente, elle tend à être brusquement interrompue par une secousse rapide de direction opposée. La répétition de ces secousses lentes et rapides constitue le *nystagmus*.

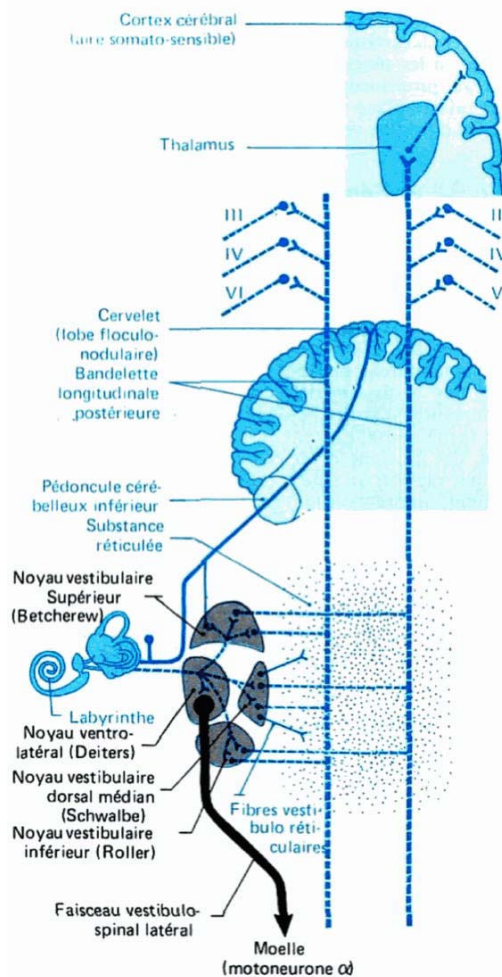
• **Les projections vestibulaires ascendantes** qui s'intègrent au niveau de la région tectale, de la région thalamo-pallidale et thalamo-striée, et enfin du cortex cérébral, participent à l'élaboration du schéma corporel et au contrôle du geste. Ces afférences contribuent aussi au maintien de la station debout et aux réactions d'équilibration, notamment lorsque les afférences visuelles font défaut. D'une façon générale, si les réactions à la poussée sont avant tout d'ordre proprioceptif musculaire, les réactions de l'organisme placé sur un sol mouvant sont principalement d'origine vestibulaire.

## 2° Sémiologie vestibulaire

### Le syndrome vestibulaire clinique

• Le vertige **labyrinthique** est une sensation de rotation dans un sens déterminé donnant l'impression de déplacement des objets environnants. La station debout et la marche peuvent être impossibles. Des nausées, des vomissements, divers troubles végétatifs (sueurs, bradycardie) peuvent accompagner la sensation vertigineuse. Entrent aussi dans le cadre des vertiges, des illusions diverses de déplacement des objets par rapport au sujet : oscillations du cadre environnant, impression de roulis ou de déplacement vertical. Par contre les impressions vertigineuses fréquemment rencontrées (sensation interne de déséquilibre, instabilité) doivent être interprétées avec précaution ; seuls parfois l'expérience clinique et les examens complémentaires permettront de distinguer celles relevant d'une cause organique et celles rencontrées chez les anxieux, hystérophobiques ou déprimés.

• **Le déséquilibre d'origine vestibulaire** se manifeste chez le sujet debout, pieds joints, les yeux fermés, par une *déviaton latéralisée* de l'axe du corps qui peut aller jusqu'à la chute (signe de Romberg labyrinthique). On modifie le sens de cette déviation en changeant la position de la tête. Par ailleurs si le sujet, les yeux fermés fait successivement cinq pas en avant, cinq pas en arrière, il apparaît une déviation de la marche en direction du déficit vestibulaire (marche en étoile).



**Fig. 8 - Représentation schématique des noyaux vestibulaires et de leurs principales projections.**

Les quatre noyaux vestibulaires sont connectés entre eux et avec leurs homologues du côté opposé. Ils sont en relation étroite avec la bandelette longitudinale postérieure, le cervelet (lobe flocculo-nodulaire), la réticulée du tronc cérébral. Par ailleurs, les informations vestibulaires gagnent le thalamus et le cortex cérébral où elles se projettent au voisinage de la face dans l'aire somato-sensible contro-latérale. Les noyaux vestibulaires exercent un contrôle direct sur la moelle (faisceau vestibulo-spinal issu du noyau de Deiters).

• **Les déviations segmentaires** font apparaître l'action qu'exerce chaque canal semi-circulaire sur le tonus musculaire dans son plan de fonction : *déviaton de l'index* à l'épreuve des bras tendus se produisant du côté où le labyrinthe est déficitaire.

• **Le nystagimisme** est une oscillation involontaire rythmique et conjuguée des globes oculaires. Il se définit par le sens dans lequel il bat, qui est, par convention, celui de la secousse rapide et par sa direction (nystagmus horizontal, vertical, rotatoire, multidirectionnel). Le nystagmus résultant d'une *lésion périphérique* est de direction mixte, horizontale et

rotatoire ; en revanche le nystagmus des *lésions centrales* apparaît souvent pur, étant schématiquement horizontal pour les lésions protubérantielles, rotatoire pour les lésions bulbaires et vertical pour les lésions pédonculaires.

#### L'exploration vestibulaire instrumentale

Elle consiste dans l'étude des réactions provoquées, nystagmus surtout, lors d'une stimulation artificielle des labyrinthes.

- **Dans l'épreuve calorique**, l'eau froide produit normalement une déviation de la tête et des yeux vers le côté stimulé et un nystagmus battant vers le côté opposé. L'eau chaude produit des effets inverses. Pour explorer les canaux horizontaux, la tête est penchée de 60° en arrière ; pour explorer les canaux verticaux, la tête est penchée de 45° latéralement.

- **L'épreuve giratoire** stimule les canaux semi-circulaires par rotation ; le fauteuil qui tourne à la vitesse de 5 à 10 tours en 20 secondes est arrêté brutalement. On observe la réaction labyrinthique qui se produit à l'arrêt : le nystagmus bat dans le sens opposé à la rotation.

- **L'électronystagmographie**. Son principe repose sur l'enregistrement du champ résultant de la différence de potentiel qui existe entre la rétine et la cornée. L'axe électrique qui en résulte correspond sensiblement à l'axe du globe oculaire. L'enregistrement par des électrodes périorbitaires du champ électrique permet d'observer fidèlement les déplacements de l'œil dans les diverses directions. Les diverses variétés de nystagmus spontané et provoqué peuvent être ainsi enregistrées et quantifiées.

#### Les deux grands types de syndrome vestibulaire

- **Le syndrome vestibulaire périphérique** {oreille interne, nerf vestibulaire) est global, unilatéral et harmonieux, c'est-à-dire que les troubles sont systématisés et se font tous dans le même sens. Le caractère rotatoire du vertige est net ; l'atteinte cochléaire concomitante est habituelle (hypoacousie).

- **Le syndrome vestibulaire central** (noyaux et voies vestibulaires supra-nucléaires) est dissocié, discordant, dysharmonieux. Il n'y a pas de latéralisation franche des signes et le nystagmus est souvent marqué, à l'inverse des vertiges. Il n'y a pas d'atteinte cochléaire, mais on peut trouver d'autres signes d'atteinte du système nerveux central.

## Le contrôle cérébelleux

Placé en dérivation sur les dispositifs sensori-moteurs le cervelet n'est indispensable à aucune des formes de la motilité mais fonctionne comme un organe de contrôle extrêmement élaboré dont la défaillance se marque dans chacune des activités motrices.

### 1° Nature et mécanisme du contrôle cérébelleux

- Le cervelet a un rôle essentiel dans le **contrôle du tonus et du mouvement**. Il intervient dans la coordination spatiale et temporelle des contractions musculaires élémentaires qui sous-tendent les réflexes de redressement, le maintien de la posture érigée, la modulation de l'attitude et assure la mesure (force, direction du geste propositionnel.)

L'organisation anatomique et celle de ses projections expliquent son intervention globale dans la mise en jeu de ces diverses régulations. Il paraît établi (v. Première partie, chapitre III) que le cervelet médian assure une action prédominante sur la musculature axiale alors que les hémisphères cérébelleux sont étroitement liés à l'élaboration du geste fin et précis des extrémités.

- Certaines données expérimentales suggèrent une **interprétation de la physiologie du cervelet** en fonction de l'équilibre entre les activités alpha et gamma. En fait l'action excitatrice des noyaux du cervelet modulée par le cortex cérébelleux s'exerce sur les deux types de dispositifs qui travaillent en synergie et non en concurrence.

- Le cervelet dispose d'un grand nombre de boucles rétro-actives lui permettant de **corriger l'activité motrice** en fonction de l'erreur détectée suivant le principe du *contrôle rétro-actif* (feed-back). A ce mécanisme nécessairement imparfait semble se juxtaposer un *contrôle programmé* en fonction des acquisitions antérieures. En effet, le nombre considérable de liaisons synaptiques au sein du cervelet suggère une fixation possible de l'expérience sous forme de modifications structurales synaptiques. Suivant une telle conception l'automatisation d'un mouvement correspondrait à la superposition au contrôle rétro-actif d'un *contrôle programmé* dont le cervelet, parfaitement informé sur l'état du mouvement et sur le niveau des voies effectrices, assurerait la charge en fonction des programmes imprimés dans son cortex à la faveur des expériences antérieures.

### 2° Les manifestations fondamentales: du déficit cérébelleux

L'utilisation des termes consacrés par l'usage facilite l'analyse des désorganisations de la station debout, de la marche, du mouvement volontaire que l'on observe chez les cérébelleux. Si ces différentes facettes de la sémiologie cérébelleuse se recoupent parfois elles n'en constituent pas moins les aspects élémentaires de la perturbation motrice cérébelleuse.

- **L'hypotonie musculaire** donne lieu à une exagération de la passivité sans hyperextensibilité des articulations. Dans l'*étude du ballant*, on provoque des mouvements passifs alternatifs rapides, étirant successivement agonistes et antagonistes d'une même articulation. Ces épreuves (ballant du poignet, ballant des épaules recherché par des mouvements imposés de rotation du tronc, ballant du pied) doivent être jugées comparativement d'un côté par rapport à l'autre.

*Le caractère pendulaire des réflexes* montre que cette passivité est liée à la mise en jeu inefficace des antagonistes. Dans la *manœuvre de Stewart-Holmes*, on demande au sujet d'effectuer une contraction musculaire contre résistance (plier l'avant-bras sur le bras, maintenir le bras tendu en avant) puis on fait cesser brusquement la résistance : le sujet normal est capable de mettre fin immédiatement à l'activité musculaire en cours ; le cérébelleux ne peut le faire et il en résulte un déplacement d'autant plus ample et d'autant plus énergique que la résistance initiale était plus forte (la main vient par exemple frapper l'épaule).

- **La dysmétrie et l'hypermétrie** traduisent l'amplitude exagérée des mouvements (intensité et durée) chez le cérébelleux. Elles se manifestent nettement dans le geste volontaire : en demandant au malade de porter l'index sur le nez ou le lobule de l'oreille, ou de porter le talon sur le genou du côté opposé. Que les yeux soient ouverts ou fermés, la direction du mouvement est bonne mais son amplitude est exagérée. Le mouvement dépasse son but, ce qui nécessite une correction, elle-même excessive.

- **L'asynergie** se définit comme un trouble de l'association des mouvements élémentaires. Le déroulement harmonieux de l'activité motrice nécessite à chaque instant une répartition définie de l'activité entre différents muscles synergiques et antagonistes.

Les troubles de cette harmonisation spatiale et temporelle des composantes du mouvement (décomposition du mouvement) constituent l'asynergie.

- **La dyschronométrie** est un trouble de la rapidité du mouvement. Elle désigne aussi bien un retard anormal à la mise en route de l'activité qu'une prolongation excessive de l'action en cours. Elle apparaît dans des épreuves telles que faire porter simultanément les index sur le nez.

- **L'adiadococinésie** désigne l'incapacité d'effectuer successivement et à un rythme rapide des mouvements de sens opposé (faire les marionnettes par exemple). L'adiadococinésie cérébelleuse se marque par l'amplitude anormale des mouvements et par la mise en jeu des territoires proximaux s'opposant à la fixation posturale nécessaire à une exécution normale.

#### Le syndrome cérébelleux dans les principales formes de l'activité motrice

- **Dans la station debout**, le trouble de l'équilibre entraîne exceptionnellement la chute et se manifeste par une *instabilité* anormale de l'axe du corps et des réponses réflexes d'équilibration présentes, mais mal coordonnées et partiellement inefficaces. La sémiologie est surtout nette *dans les syndromes cérébelleux bilatéraux*, où le sujet, les bras en abduction excessive élargit son polygone de sustentation. L'équilibre antéro-postérieur est imparfaitement maintenu par une activité incessante et anarchique des jambiers antérieurs (danse des jambiers antérieurs). Les réactions à la poussée sont trop tardives pour être efficaces et l'équilibre ne peut être maintenu que par un brusque pas en arrière ou de côté suivant le sens de la poussée. La mauvaise répartition du tonus en fonction de la verticalité peut apparaître, même en position assise ; c'est l'ataxie du tronc.

- **Les perturbations de la marche**, lorsqu'elles sont modérées, n'apparaissent que de façon intermittente : instabilité au demi tour, difficulté à la descente des escaliers, impossibilité de courir, de s'arrêter brusquement ou de contourner un obstacle. La démarche caractéristique des *syndromes cérébelleux est festinante* : chaque pas entraîne une déviation latérale excessive et il est impossible au malade de suivre une ligne droite matérialisée (démarche pseudo-ébrioise). La mise en route est hésitante et retardée, l'arrêt incertain, les pas ont une amplitude et un rythme variable. *Dans les syndromes unilatéraux*, la jambe du côté atteint est lancée trop haut et retombe violemment, le malade avance en zig-zag dévié du côté lésé.

- **Le dérèglement des adaptations posturales** est déjà évident derrière les perturbations de l'équilibration et de la marche. Il contribue aussi aux anomalies du mouvement volontaire. Néanmoins quelques tests la mettent spécialement en évidence : lors de l'accroupissement, il se produit normalement un décollement du talon. Ce phénomène ne se produit pas, de façon unie ou bilatérale chez les cérébelleux ; si l'on demande à un sujet debout de se pencher volontairement en arrière, on observe spontanément un certain degré de flexion des genoux. Cette adaptation posturale est ici abolie. Enfin dans le passage de la position couchée à la position assise, il se produit normalement une activation des muscles du plan postérieur des deux membres inférieurs qui les maintient sur le plan du lit. Chez le cérébelleux ce phénomène ne se produit pas et le, ou les membres inférieurs s'élèvent au-dessus du plan du lit.

#### ● Parmi les perturbations des gestes propositionnels

la maladresse est parfois évidente : le malade lâche involontairement les objets ; ses gestes excessifs et mal mesurés l'exposent à se heurter, à renverser, à casser ; il éprouve de grandes difficultés à manipuler des objets de petite dimension et à coordonner efficacement ses mouvements lorsqu'il doit se boutonner ou remonter sa montre.

En dépit de leur caractère artificiel, les épreuves usuelles (doigt-nez ; talon-genou ; renversement des mains) montrent bien que l'asynergie, la dysmétrie, l'adiadococinésie et la dyschronométrie sont les troubles fondamentaux qui sous-tendent cette maladresse gestuelle.

- **Dans l'écriture**, les lettres sont de grande taille et anarchiques dans leurs dimensions ; on relève des jambages démesurés témoignant de la dysmétrie. Un test simple consiste à faire tracer rapidement les barreaux d'une échelle (le trait horizontal franchit les limites verticales).

- **Le «tremblement» cérébelleux** n'est pas un vrai tremblement mais le résultat d'une série d'arrêts et de reprises dans la contraction musculaire du fait de l'asynergie, de l'asynchronisme des contractions entre muscles agonistes et antagonistes. Il n'apparaît que lors du mouvement, s'accroissant souvent du début à la fin du geste. Il est parfois associé à un tremblement oculaire, fait d'oscillations égales, et par là différent d'un nystagmus. En fait ce «tremblement» n'appartient qu'à certaines variétés de syndromes cérébelleux et notamment à ceux qui intéressent le noyau dentelé et le pédoncule cérébelleux supérieur.

- **La dysarthrie cérébelleuse** ne s'observe que dans les lésions bilatérales. La parole cérébelleuse est traînante, mal articulée et en outre *scandée, explosive* en raison d'irrégularités, non dans le rythme de l'émission, mais dans la force de la voix qui est sans cesse changeante, d'un mot à l'autre, voire d'un phonème à l'autre au cours d'un même mot.

## DOCUMENTS ANNEXES extraits de "Science et Vie"

### 1-Comment le cerveau commande le bon geste.

Entre les gestes réflexes et les gestes intentionnels, l'être humain dispose de la fascinante capacité d'effectuer le geste le plus adapté à son environnement. On en sait un peu plus sur la façon dont la préparation du geste, dans le cerveau, intègre les informations issues de l'environnement, pour que les muscles effecteurs réalisent, au doigt et à l'œil, le bon travail.

Imaginez un instant que vous vous apprêtiez à réaliser un geste aussi simple que prendre un verre d'eau. Essayez maintenant de définir tous les détails de l'activation et de l'inactivation des muscles impliqués. Non seulement il est difficile de nommer tous ces muscles, mais si l'on y parvient, il sera également difficile de déterminer l'ordre et la durée précise de leur activation et de leur inactivation. Pourtant, lorsque vous voyez le verre et que vous voulez le saisir pour boire, vous faites le geste sans avoir à réfléchir aux mécanismes utilisés par votre cerveau, votre moelle et vos muscles. Votre cerveau dit : « bouge » et les muscles le font. Dans la moelle, les motoneurons contrôlent les muscles en leur commandant de se contracter dans un ordre précis, avec la durée et la force nécessaires. Mais qu'est-ce qui contrôle ces neurones ? Le cortex cérébral et plus précisément le cortex moteur a des projections directes vers la moelle.

#### Le contexte fait l'action

Ces petites scènes imaginées montrent comment le simple stimulus (un simple verre d'eau) vous imposent des réactions bien différentes : le contexte modifie l'action. C'est dire que le cerveau n'est pas une simple machine à commandes. Depuis l'entrée jusqu'à la sortie, tous les traitements qu'il effectue sont modifiés par le contexte. Les interactions entre influences du contexte et automatismes représentent une des questions les plus fascinantes de la recherche sur le contrôle moteur.

On pourrait multiplier les exemples de la façon dont le système nerveux central contrôle et parfois même élimine des réflexes. Une chose est claire : le contrôle moteur est plus qu'une simple commande « go ». De temps en temps, une intervention consciente est nécessaire

pour effectuer un mouvement correct ; à d'autres moments elle dérange plutôt. Parfois, le mouvement n'est qu'un pur réflexe ; parfois un contrôle conscient modifie ce réflexe.

Le plus élémentaire des mouvements se présente ainsi comme une structure biomécanique d'une extrême sophistication. Devant la nécessaire complexité du système de contrôle neuro-musculaire qui détermine les paramètres du mouvement, l'idée s'impose que l'exécution motrice est le résultat d'une construction élaborée. Cette dernière se réconcilie à travers une série d'opérations menées par le système nerveux central. Ces opérations permettraient de définir un cahier des charges détaillées, de préciser le contenu de la planification, de traduire ce plan en un exemple structuré d'ordres adressés aux muscles et, enfin, de contrôler le travail de ces derniers. Le mouvement apparaît donc comme le résultat d'une organisation strictement déterminée.

À une telle construction, un fait s'oppose pourtant immédiatement : la remarquable adaptabilité de l'activité motrice. L'intervention puissante de mécanismes de régulation s'impose donc comme une absolue nécessité. Ces mécanismes doivent être capables à tout moment de faire en sorte que le mouvement exécuté soit aussi conforme que possible à la demande de l'environnement. Avant même que l'autorégulation sensorielle contribue aux corrections ultimes au cours du mouvement, un ensemble d'ajustements préparatoires va intervenir. Il va modifier, affiner et déjà adapter les opérations les plus précoces de l'organisation motrice en fonction des informations disponibles.

Donc, les messages de commande émis par le cortex moteur sont eux-mêmes déclenchés par d'autres messages (figure). Ces signaux arrivent au cortex moteur en provenance d'autres aires corticales, mais aussi de structures sous corticales, comme les ganglions de la base ou le cervelet. Ces structures envoient alors des messages au cortex moteur via une structure de relais également sous corticale : le thalamus. Comment ces différents signaux corticaux et sous-corticaux collaborent-ils pour élaborer les messages envoyés par le cortex moteur vers la moelle épinière et, de là, vers les muscles ?

En 1875, le neurologue J. H. Jackson proposa une organisation hiérarchique du cerveau en trois niveaux. Dans cette organisation, le cortex moteur, avec son accès direct à la moelle épinière, ne se situe qu'à un niveau moyen : il est soumis aux influences des régions du cerveau d'ordres supérieurs. Ce concept est aujourd'hui largement accepté. De nombreuses observations modernes viennent en effet renforcer l'idée d'une position intermédiaire du cortex moteur, bien qu'une simple organisation fonctionnelle via marche du cerveau soit, de nos jours contestée. À l'époque de Jackson, ces hypothèses sur l'implication du cerveau dans la genèse d'un acte moteur ne faisaient pas l'unanimité chez les scientifiques.

Deux opinions diamétralement opposées ont ensuite vu le jour au début du xxe siècle. Pour le neurologue D. Ferrier et ses collègues le cortex moteur était le seul endroit responsable de l'organisation-initiation du mouvement volontaire. En revanche pour Sherrington et ses collègues ces aires corticales n'étaient que le point de départ et non le centre du mouvement. Jackson l'avait déjà prédit sur la base d'observations de patients épileptiques ayant une pathologie cérébrale.

### **La perception et interprétation.**

L'étude de la motricité resta longtemps tributaire de contraintes méthodologiques et techniques qui limitaient l'exploration fonctionnelle des structures nerveuses centrales. Puis le développement de techniques d'enregistrement de l'activité bioélectrique des cellules nerveuses pendant la préparation et l'exécution du mouvement a permis d'étudier en détail les processus centraux. Dans les années 60, le neurophysiologiste Evans fut le premier à utiliser ces techniques. La question qui se posait est la suivante : lorsqu'un changement rapide dans notre environnement exige d'entreprendre une action particulière, comment le système nerveux central organise-t-il cette action pour produire un comportement adapté ?

Les travaux de psychologie cognitive ont permis d'identifier trois opérations de traitements, successivement menées dès la perception et l'interprétation du signal. La première est de sélectionner, dans un répertoire de réponse possible celle qui est adaptée à la situation. Cette réponse déterminée de façon globale est symbolique. Elle ne définit pas un effecteur particulier, mais plutôt un but comportementale, une cible à atteindre. La deuxième opération consiste à définir les caractéristiques de la réponse sélectionnée. Au cours de cette opération de planification ou de programmation du mouvement est définie une séquence de contraction musculaire nécessaire pour réaliser la réponse choisie. La troisième opération consiste à exécuter le mouvement. C'est elle qui est à l'origine de l'activation des circuits de commande de la musculature, responsable de la mécanique observable du geste.

Pour illustrer la séquence entre la sélection de la réponse et la planification du mouvement, prenons l'exemple de la saisie du verre d'eau. Il s'agit donc de la sélection de la réponse où rien n'est jusqu'alors spécifié. Mais connaissant ou non la fragilité du verre, sachant ou non que l'eau est bouillante, voyant ou non arriver un enfant qui risque de s'en saisir, vous effectuerez le mouvement très différemment. La distinction entre la première et la seconde opérations, c'est-à-dire entre la sélection et la planification du mouvement, a déjà été évoqué au siècle dernier par Jackson.

Cet auteur avait une classification des mouvements selon leur degré d'automatisme. Il décrit un patient qui ne pouvait bouger ni la langue ni le visage lorsqu'on le lui demandait, mais était capable de le faire en mangeant. Il était donc incapable d'exécuter intentionnellement un mouvement qu'il pouvait très bien réaliser de façon automatique. Ces différentes catégories, des plus automatiques au plus volontaires, reflètent une évolution des centres nerveux vers un niveau de complexité de plus en plus grand.

### **Le temps de réaction**

L'acte moteur présente donc deux propriétés fondamentales. D'un côté, il est le résultat d'une planification élaborée. De l'autre, il est l'objet d'une régulation permanente afin de rester conforme à la demande de l'environnement. Les recherches menées en psychologie cognitive et en neurosciences s'efforcent d'élucider cette apparente contradiction. Pour l'essentiel, on utilise un protocole expérimental dans lequel on demande de répondre à un stimulus sensoriel par l'exécution d'un mouvement particulier, puis en notant le temps qui s'écoule entre l'apparition de ce stimulus et le début du mouvement. On appelle ce temps écoulé « le temps de réaction ». Ce type d'expériences permet de tirer des conclusions sur le temps minimum nécessaire pour déclencher une activité motrice en réponse à une stimulation sensorielle.

Le raisonnement est simple. Il repose sur l'hypothèse que ce temps de réaction est celui qu'il faut au système nerveux pour effectuer les opérations de traitements depuis le stimulus jusqu'à l'initiation du mouvement demandé. On peut alors observer comment ce temps varie en fonction de l'information, fournie par avance au sujet, sur les caractéristiques du mouvement. Le temps de réaction est d'autant plus court que le sujet dispose d'informations préalables. Il est modifié non seulement par la quantité de l'information, mais aussi par sa nature. La conclusion la plus importante qu'on peut tirer de ce type d'expériences est que l'information préalable doit intervenir pendant le processus de planification du mouvement. Ce fait doit améliorer l'efficacité de ce processus et contribuer ainsi au raccourcissement du temps de réaction. La question est, dès lors, de savoir quels mécanismes neuronaux sont impliqués et quel rôle joue le cortex moteur dans ce processus.

Afin de mieux comprendre ce qui se passe, on peut étudier les différentes étapes de la construction d'un acte moteur de manière sélective. Pour ce faire, on analyse les changements d'activité électrique des neurones individuels du cortex moteur chez un singe conditionné à effectuer une tâche motrice. Le protocole de la tâche utilisée dans ces études suit toujours le même principe. Lors d'un essai expérimental, deux signaux sont présentés successivement. Le signal informatif, présenté en premier, fournit une information préalable sur une ou plusieurs caractéristiques du mouvement que l'animal doit effectuer après l'apparition d'un deuxième signal, le signal impératif. On peut conditionner des singes à une épreuve sensori-motrice simple : par exemple, pointer à droite et ou à gauche sur une cible lumineuse plus ou moins éloignée. Le signal informatif fournit soit une information complète (l'animal connaît d'avance, c'est-à-dire avant l'arrivée du signal impératif, la direction et l'amplitude du mouvement) soit une information partielle (l'animal connaît seulement d'avance la direction ou l'amplitude). Les effets obtenus sont très clairs : le temps de réaction est plus court lorsque l'information préalable porte sur la direction plutôt que sur l'amplitude du mouvement.

Les enregistrements de l'activité unitaire de neurones du cortex moteur mettent en évidence trois catégories de neurones. Dans la première catégorie, on trouve des neurones activés seulement pendant l'exécution du mouvement, donc seulement après l'apparition du second signal, le signal impératif. Ceci n'est guère surprenant puisque ces neurones font partie du cortex moteur considéré comme

responsable de la production des mouvements. Les neurones de la deuxième catégorie sont activés seulement par la présentation du premier signal, le signal informatif, et ceci, très souvent, sélectivement par rapport au contenu informationnel de ce signal. Aucune trace d'activité liée au mouvement ne peut être décelée. C'est déjà beaucoup plus surprenant : cela montre en effet que le cortex moteur n'est pas purement « moteur », mais également « associatif ». Enfin les neurones de la troisième catégorie présentent simultanément les deux propriétés, reliant donc un processus à un autre.

Ces résultats mettent en lumière deux points particulièrement intéressants. Tout d'abord, le déroulement temporel de l'activité des trois catégories de neurones correspond clairement au déroulement du processus nécessaire à la production du mouvement. Ensuite, l'activité sélective des différents neurones montre leur implication respective dans les opérations spécifiques à différents paramètres du mouvement, comme la direction, l'amplitude, la force, etc.

Ceci explique, en partie, comment le système nerveux central assume son rôle, face à une stimulation : sélectionner une réponse comportementale, programmer le mouvement adéquat et, enfin, l'exécuter. Cependant, ceci n'explique pas encore ce qui détermine le raccourcissement du temps de réaction. On a pu montrer que l'activité d'une cellule nerveuse augmente à la suite d'un stimulus informatif. On a pu montrer que le temps de réaction est plus court lorsqu'on dispose d'une information préalable, par rapport à la situation où elle fait défaut. Il paraît donc logique de suggérer que cette activité neuronale sélective est, d'une façon ou d'une autre, à l'origine de ce raccourcissement du temps de réaction.

Un test très simple consiste à rechercher une corrélation statistique entre le taux d'activation neuronale et le temps de réaction. Le résultat de ce test montre qu'il existe en effet une corrélation entre ces deux facteurs. Il suggère donc que l'augmentation de l'activité neuronale, en fonction de l'information fournie par le premier stimulus, induit un raccourcissement du temps de réaction.

### Transformation en série

Envisagés tant du point de vue de la psychologie cognitive que des neurosciences, les mécanismes qui assurent la transition entre le traitement de l'information apportée par le signal et l'exécution d'une réponse motrice adaptée soulève une question cruciale si l'on veut comprendre la remarquable adaptabilité comportementale dont font preuve les mammifères supérieurs. Les réponses qu'y ont apportées les psychologues expérimentaux comme les neurophysiologistes ont longtemps fait appel à la seule notion de fonctionnement « sériel ».

Cela signifie que le résultat de la transformation de l'information effectuée au cours d'une opération de traitements serait ensuite transmis à une autre opération, où il ferait l'objet d'une autre transformation plus élaborée. La question qui se pose est donc de savoir si les opérations de traitements des informations, depuis la perception du stimulus jusqu'à l'exécution du mouvement, se déroulent en stricte succession (une opération ne pouvant commencer avant que la précédente soit terminée) ou si elles peuvent être menées simultanément.

Une expérimentation simple permet d'élucider cette question. Un singe doit soit fléchir, soit le poignet à la suite d'une discrimination perceptible très simple, donc rapidement accomplie, entre deux signaux lumineux, l'une présentée à sa droite l'autre à sa gauche. Cependant, l'exécution du mouvement va, en plus, dépendre d'une discrimination perceptible difficile, donc lentement accomplie, entre deux stimulus situés très près l'un de l'autre. Bref, selon l'emplacement précis du stimulus, le mouvement doit être soit exécuté, soit retenu. Question : le système moteur va-t-il commencer à programmer la réponse sur la base première information qui lui est transmise ? celle concernant donc la direction du mouvement du premier, flexion extension, et « attendre » l'instruction lui indiquant de l'exécuter ou non, ou alors entreprendra-t-il cette programmation qu'une fois en possession de ces deux informations complémentaires ?

L'analyse de l'activité neuronale du cortex moteur confirme l'hypothèse d'un traitement « parallèle ». Une partie des neurones impliqués dans la spécification de la direction du mouvement est activée dès que celle-ci est connue, ce, alors même que le système perceptif n'a pas encore communiqué l'information nécessaire pour prendre la décision d'exécuter ou non le mouvement.

Jusqu'ici, nous avons seulement parlé de neurones individuels et de leur contribution à différents processus. Cependant, tout le monde sait aujourd'hui que le traitement de l'information, même le plus élémentaire, n'est pas représenté dans l'activité d'un seul neurone, mais dans l'activité globale de centaines voire de milliers de neurones. De nombreux neurones du cortex cérébral changent d'activité en fonction des différents paramètres du mouvement, par exemple la direction. Cependant, on ne sait pas très bien comment, en tant que membre d'un groupe, ils interagissent seuls maxillaires et collaborent lors de l'élaboration d'une tâche motrice.

Comment la direction du mouvement était le côté au sein des groupes de neurones du cortex moteur ? l'expérience suivante apporte les éléments de réponse. D'abord, on entraîne un singe exécutif du mouvement de pointage, de qu'une cible centrale, dans toutes les directions distribuées alentour. Lorsqu'on enregistre pendant l'exécution de cette tâche l'activité des neurones du cortex moteur, on peut constater que beaucoup d'entre eux module leur activité en fonction de la direction du mouvement. Mais contrairement à ce qu'on pensait jusqu'alors, le spectre de leur sélectivité n'est pas très étroit, mais plutôt large. En effet bien que chaque neurone présente une décharge maximale pour une direction donnée, sa « direction préférée » et, il reste néanmoins actif au cours de mouvements orientés différemment. Il est d'autant plus que la trajectoire de mouvement se rapproche davantage de son orientation préférée. Donc, la notion d'une large compétence (ou, ce qui revient au même, d'une faible spécialisation) nous éloigne de la métaphore du « clavier » de moteur cortical. Les « touches », dont chacune correspondrait à un muscle, ce serait activé en séquence pour composer la mélodie cinétique des commandes neuromusculaires. Mais cette idée que la participation d'un neurone à la spécification directionnelle du mouvement est plus quantitative que qualitative à une conséquence plus importante encore : la spécification du mouvement doit nécessairement faire intervenir une collaboration fonctionnelle entre neurones.

Lorsqu'on fait l'addition après un calcul approprié, de l'activité de toute une population de neurones, on constate que la sélectivité de la population est beaucoup plus précise que celles d'un neurone individuel. La figure quatre montre en effet que la direction du mouvement (un mouvement vers la cible numéro trois) et représenté dans l'activité de la population de façon précise, et ceci, même pendant la période préparatoire, donc entre l'apparition des deux signaux, pendant laquelle l'animale devait en fait être immobile.

L'étude de la collaboration et de l'interaction entre neurones faisant partie des populations entières et donc une tâche particulièrement fascinante qui va nous aider à mieux comprendre la genèse de l'élaboration d'un acte moteur et donc du comportement.

## 2-Les premiers pas.

Comme pour toute activité motrice complexe, l'acquisition de la marche implique la maturation du système nerveux. Mais pas seulement. Pour l'enfant, elle correspond aussi, et peut-être avant tout, à un véritable apprentissage.

Chaque parent a pu observer la succession des stades qui accompagnent le développement postural et moteur de l'enfant : d'abord la maîtrise de la tête, suivie de celle de la position assise, puis de la position debout, enfin de la marche. Gesell, en 1946, a expliqué cette succession par un développement orienté et progressif. Orienté : du haut du corps jusqu'au bas du corps (développement céphalo-caudal) et pour chaque membre des segments les plus proches de l'axe du corps au plus éloignés (proximo-distal). Progressif : chaque étape impliquait un accroissement du contrôle du tonus musculaire et de la coordination des mouvements rendus possibles par la maturation du système nerveux. Un aspect de ce développement continue d'intriguer les parents comme les spécialistes. Quel lien y a-t-il entre la marche automatique du nourrisson est celle que l'enfant commence à maîtriser vers un an ? la ressemblance entre ces deux activités est en effet frappante. À l'instar de ce qu'il fera plus tard tout seul, le nouveau-né, maintenu en position verticale et en appui sur une surface plane, produit un mouvement alterné des jambes. L'explication la plus souvent avancée reprenait les thèses de McGraw (1943). La marche du nouveau-né est une activité réflexe contrôlée par des centres sous-corticaux. Quand, avec le développement du contrôle cortical, se met en place une activité motrice de mieux en mieux maîtrisée, cette activité réflexe est inhibée.

Un courant de pensée plus récent aborde la question d'une manière différente. Thelen (1983) observa que cette activité persiste dans le « pédalage » que produit l'enfant de quatre à six semaines couché sur le dos ou maintenu immergé à mi-corps en position verticale. À l'opposé, si l'on ajoute une masse à sa jambe (à quatre semaines la masse ajoutée est égale au poids moyen gagné dans les deux semaines

suyvantes), la fréquence de mouvement de cette dernière diminue. De même, à cinq ou six mois, période à laquelle on n'observe généralement aucune activité alternée des jambes, celle-ci apparaît quand l'enfant est maintenu soulevé sur un tapis roulant. Il adapte même sa fréquence de pas à la vitesse de déroulement du tapis (Thelen, 1991). Que montrent ces travaux ? Qu'en manipulant les conditions d'exercice d'une activité alternée des jambes qui rappelle celle de la marche, on peut soit la provoquer, soit la réduire.

Pour effectuer cette activité locomotrice (marche, course, saut à cloche-pied, ou toute activité impliquant le corps tout entier) de nombreux systèmes sont mobiles. On peut en citer quelques-uns : le système musculaire qui permet le déplacement des segments corporels ainsi que les ajustements posturaux ; les oscillateurs spinaux qui contrôlent l'activité rythmique alternée des membres (Grillner, 1975) ; les systèmes sensoriels, visuel, labyrinthique et proprioceptif ; le système physique en action, c'est-à-dire le corps dont les caractéristiques anthropométriques varient avec l'âge ; le système cognitif chargé de traiter les informations disponibles, etc. On peut donc considérer toute activité motrice comme la résultante d'une activité intégrée de ces différents systèmes. Ces caractéristiques dépendront ainsi du mode de fonctionnement de chacun des systèmes mobilisés et des conditions contextuelles de leur fonctionnement selon les propriétés de la tâche à effectuer.

L'activité locomotrice d'un enfant qui, vers 12 mois, commence à marcher, est en fait assez différente de celle de l'adulte. Les caractéristiques des premiers pas de marche indépendante sont bien connues. Les pas sont petits. L'écartement des pieds est important. La fréquence de pas est plus grande que chez l'adulte. La marche ne s'accompagne pas d'un balancement des bras. Le posé du pied se fait à plat et non par le talon. La marche en canard est fréquente. D'un point de vue musculaire, on observe de nombreuses contractions des muscles agonistes et antagonistes.

Comme mode de locomotion humaine, la marche consiste à déplacer son corps selon un axe antéro-postérieur, grâce à une succession de simple-appui (appui unipodal) et de double-appuis (appui bipodal). Ce déplacement, au plan fonctionnel, la caractéristique essentielle de la tâche locomotrice, ne sera possible que grâce à la création de force propulsives. Ces dernières sont générées par la création et la modulation de deux distances entre eux le centre de pression (le barycentre des forces réactives au sol) et la projection au sol du centre de gravité du marcheur.

Cette activité conduite à une situation de déséquilibre. De fait, le centre de pression et le centre de gravité du sujet ne se trouvent pas l'un sur l'autre jamais sur la même verticale (définition de l'équilibre : pour qu'un corps rigide reposant sur un plan horizontal soit en équilibre, deux conditions doivent être réunies : un, la résultante des forces externes, la réaction R du plan et des forces gravitaires, mg, poids du corps, doit être égal à zéro ; deux, la somme des moments de toutes ces forces relativement à G, centre de gravité, doit être nulle. Une conséquence de ces deux conditions est une distance nulle entre le barycentre des forces réactives, centre de pression, et la projection au sol du centre de gravité. En outre, si la projection du centre de gravité se trouve en l'intérieur de la surface d'appui délimitée par le contour des deux pieds, le polygone de sustentation, alors l'équilibre peut être rétabli. Il n'en est pas de même si le centre de gravité se projette à l'extérieur du polygone de sustentation, situation qui entraîne alors une chute de l'objet considéré). Toutefois, au cours d'un cycle, c'est-à-dire entre deux contacts au sol du même pied, la distance si qui séparent ces deux points sera plus ou moins grande. En outre, la projection du centre de gravité peut se faire hors de la base de sustentation. C'est ce qui se passe durant la phase d'appui unipodal où le déséquilibre est alors maximal. On comprend ainsi l'importance d'une activité posturale constante pour contrebalancer la stabilité liée à une activité même de la marche et éviter une perte d'équilibre conduisant éventuellement à une chute.

Pour l'enfant, les débuts de la marche représentent une expérience totalement nouvelle : il lui faudra être capable de produire et de contrôler la succession de déséquilibres unipodaux et bipodaux nécessaires à une progression dans le plan antéro-postérieur. Or à cette époque, l'enfant est incapable de maîtriser l'équilibre sur un pied, il n'acquerra cette capacité que plus tard. Apprendre à marcher peut ainsi être décrit comme le processus d'intégration de nécessités posturales et dynamiques. Les premières portent sur la stabilisation du corps pour éviter une perte d'équilibre est donc une chute ; les secondes, sur la création des conditions dynamiques permettant de déplacer le corps vers l'avant. Il faut par conséquent apprendre à intégrer, c'est-à-dire à interpréter et à utiliser les informations sensorielles disponibles.

Les résultats d'une étude longitudinale suggèrent que l'acquisition de la marche autonome par l'enfant est un processus en deux étapes.

La première phase, interprétée comme une phase d'intégration de la posture et du mouvement, dure, selon les enfants, de trois à cinq mois. Elle est caractérisée par une évolution très rapide des paramètres de la marche. Passant de 0,20 m/s à 0,80 m/s, la vitesse moyenne de progression augmente, ainsi que la longueur du pas et la fourchette de vitesses utilisées ; la marche devient véritablement fonctionnelle. Simultanément, l'écartement des pieds diminue fortement ainsi que la durée relative du double appui. Ces deux derniers paramètres sont généralement considérés comme indexant les aspects posturaux de la marche. L'enfant qui commence à marcher utilise une base de support très large, comparativement à l'adulte. Il minimise ainsi les conséquences possibles du déséquilibre produit. De même, l'importante durée du double appui est interprétée comme nécessaire au bon rétablissement de l'équilibre. On observe parallèlement la mise en place d'une corrélation significative entre fréquence de pas et vitesse comme c'est le cas chez l'adulte. D'où l'hypothèse suivante : durant cette première phase d'acquisition de la marche, afin de résoudre un probable moteur particulier, déplacer son corps vers l'avant par une succession d'appui uni et bipodaux, l'enfant « apprend à utiliser » les contraintes mécaniques du système composé de son corps, du sol sur lequel il marche et de la gravité.

Pour autant, le fait que la marche devienne efficace n'implique pas que l'enfant utilise la même « stratégie de propulsion » que l'adulte chez l'un et chez l'autre, les valeurs de l'accélération verticale au cours du pas apparaissent en effet très différentes. Cette accélération est interprétée comme un indicateur de l'activité antigravitaire. En d'autres termes, elle renseigne sur la capacité à maintenir la position du centre de gravité à un niveau qui oscille de manière périodique autour d'une constante pour une succession de pas. À l'extrême fin du simple appui, cette valeur, positive chez l'adulte, et toujours négative chez l'enfant, ce qui traduit une situation de chute dynamique du centre de gravité.

### Une longue expérience.

La seconde phase est une phase d'ajustement. Elle correspond à une période d'affinement du contrôle de la marche. C'est durant cette étape, au terme d'environ six à sept années de marche indépendante, c'est-à-dire à partir de l'âge de sept ou huit ans, que l'enfant parvient à produire une stratégie de propulsion de type adulte.

Cette période est marquée par une évolution caractéristique des valeurs de l'accélération verticale mesurée à l'instant de la transition entre le simple appui et le double appui, moments de déséquilibre maximal. Après trois années de marche indépendante, ces valeurs deviennent positives (les valeurs adultes ne seront cependant atteintes environ que deux ans plus tard) : la stratégie de propulsion a changé l'enfant n'est plus en situation de chute à la fin du simple appui. Il est devenu capable, grâce à un contrôle posturale unipodal plus efficace, de se propulser durant le simple appui. Ces résultats vont dans le sens des études qui ont montré que, avant l'âge de sept ans, l'enfant n'utilise pas dans la marche un pattern d'activité musculaire semblable à celui de l'adulte.

C'est aussi durant cette période que semblent se développer les phénomènes anticipateurs (spatiaux et temporels) de la marche tels qu'ils ont été décrits chez l'adulte. Une analyse de la phase d'initiation de la marche chez des enfants commençant à marcher, ainsi que chez des enfants de 2,5 à 8 ans, permet de faire l'hypothèse que la capacité d'un contrôle pro actif de l'action n'existe pas au départ mais se construit progressivement avec l'expérience locomotrice. Ce contrôle pro actif du mouvement recouvre deux fonctions essentielles : 1) il permet d'anticiper le déséquilibre produit par le passage d'un appui bipodal à un appui unipodal, et donc de s'y préparer ; 2) l'activité anticipatrice initie les conditions de l'action à venir. Ce deuxième aspect a été à notre connaissance moins systématiquement exploré. Sa fonction dans le cas de la marche est très explicite : cette activité anticipatrice conditionne la création de forces propulsives. Lors de la phase de transition entre la position debout stable et la première oscillation de la jambe, une des caractéristiques du comportement anticipateur tient en un recul du centre des pressions (barycentre des forces réactives au sol) avant que ce dernier ne se déplace dans le sens de la marche. Ce recul est une valeur absolue proportionnelle à la vitesse qui sera atteinte à la fin du premier pas. Il sert donc à créer des conditions dynamiques de la marche.

Le mouvement de l'enfant qui commence à marcher ne présente aucune des caractéristiques de l'anticipation. Ce n'est qu'après quelques mois de marche, c'est-à-dire au début de cette deuxième phase d'acquisition, que l'on en observera certaines caractéristiques de manière plus ou moins aléatoire tout d'abord puis plus systématiquement à quatre ans, c'est-à-dire après environ trois années d'expérience de la marche. La présence de comportements anticipateurs ne signifie toutefois pas que ceux-ci soient organisés comme ils le sont chez l'adulte. En particulier, ce recul du centre des pressions n'est corrélé avec la vitesse à venir qu'à partir de 6 ans environ. Vers 8 ans, les valeurs de la corrélation restent encore nettement plus faibles que chez l'adulte. On constate donc que l'acquisition d'un contrôle nature de la marche nécessite pour l'enfant de sept à huit années d'expérience !

Comme cela a déjà été dit, le jeune marcheur pose le pied à plat. Chez l'adulte, au contraire le contact se fait par le talon. Une analyse de la fréquence de contact par le talon avec l'âge de marche montre que ce comportement apparaît brusquement au moment de la transition entre les deux périodes mises en évidence.

Comment expliquer ce développement présent chez chaque enfant ? Si l'apparition du contact par le talon résultait directement de la maturation des neurones comme cela est suggéré, on ne voit pas pourquoi il apparaîtrait pour chaque enfant à la fin de la première période d'apprentissage de la marche et ce, quelle que soit la durée de cette période. Pour certains, l'absence de contact par le talon serait due à l'état immature du système nerveux de l'enfant que, qui ne permettrait pas la dorsiflexion du pied durant l'oscillation de la jambe. Or, bien avant le début de la marche autonome, on peut observer cette dorsiflexion qui est le plus souvent suivi d'un posé de pied à plat ! Notre hypothèse est que ce comportement est dû manque de maîtrise posturale. Les caractéristiques du mouvement du tout jeune marcheur (pas grands, grand écartement de pieds, durée relative du double appui importante, etc.) sont ici interprétées comme une adaptation fonctionnelle à la stabilité de l'enfant ne permettant pas le contact par le talon. Ce ne serait qu'à partir du moment où l'enfant a acquis une maîtrise posturale suffisante que se mettrait en place un mode de locomotion plus efficace impliquant l'utilisation du contact par le talon.

#### La nécessaire exploration de l'espace.

En conclusion nous aimerions souligner l'intérêt et la nécessité de distinguer, dans les études sur le mouvement, différents niveaux de causalité, chacun relevant de logiques explicatives différentes. Dans les activités locomotrices, le corps se déplace mon espace grâce à la création de forces qui engendrent un mouvement. À un autre niveau, il est nécessaire de considérer l'activité neuro-musculaire indispensable pour engendrer ces forces, différents patterns d'activité musculaire pouvant conduire, à un niveau global, au même résultat du point de vue des forces générées. C'est pourquoi une explication de l'acquisition de la marche en termes essentiellement de maturation du système nerveux, plus largement du système neuro-musculaire, nous semble partielle. Si un certain degré de maturation du système nerveux est indispensable à la mise en place d'activités motrices complexes, un telle que la marche, il n'en explique pas directement les caractéristiques comportementales.

On insiste sur le fait que l'acquisition de la marche correspondrait pour l'enfant à un véritable apprentissage. On peut en effet poser hypothèse que la mise en place d'un contrôle fin de la marche nécessite l'exploration de l'espace de la tâche. C'est elle qui permettrait la construction, développement, de stratégies locomotrices adaptées à l'état du système locomoteur et à l'environnement immédiat.

Dans cette perspective il devient plus aisé d'expliquer pourquoi cet enfant de 14 mois, bon marcheur, se remet soudain à quatre pattes lorsqu'il se trouve face à une pente de 15 à 20°. Le changement d'environnement a en effet entraîné une modification importante de la tâche. Monter ou plus encore, descendre une pente nécessite pour l'enfant de construire une nouvelle stratégie de production et de modulation de forces propulsives très différentes l'une de l'autre. La mise en place de cette nouvelle stratégie implique que l'enfant puisse explorer les propriétés du nouveau couplage environnement-tâche et découvrir de nouvelles solutions motrices adaptées.

La situation de l'enfant non voyant est elle aussi intéressante. Des résultats préliminaires ne suggéreraient pas de différence notable dans la stratégie motrice utilisée par ces enfants dans les premières semaines de marche. Ainsi ce ne serait qu'au moment où l'enfant a la capacité de se déplacer aisément dans l'espace, que l'absence de vision le contraindrait à adopter une stratégie qui lui évite de heurter un obstacle. L'enfant utilise une stratégie d'exploration de l'espace à partir d'une succession de pas dont un sur deux a une longueur nulle (après avoir fait un pas, le pied controlatéral est ramené à hauteur de l'autre). Il a été noté que pour l'un des enfants il suffisait que la mère mette la main sur son épaule, lui procurant ainsi un point d'ancrage dans l'espace, pour qu'il adopte une stratégie de marche semblable à l'enfant voyant. Il a donc suffi qu'un élément nouveau, apparemment mineur, mais essentiel dans le cas de l'enfant non voyant, pour que l'organisation comportementale de son action soit substantiellement modifiée.