

Le codage nerveux des commandes motrices *

Jacques PAILLARD

Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie, C.N.R.S., INP 4,

13274 Marseille Cedex 2.

Les difficultés que rencontre, pour son extension aux sciences du système nerveux et aux phénomènes biologiques en général, le formalisme qui découle de la Théorie de l'information sont aujourd'hui bien reconnues (FESSARD, 1969 b ; ATLAN, 1972). Parmi ces difficultés, celle qui consiste à identifier un code nerveux, sans la connaissance duquel il serait illusoire de prétendre parler d'information, apparaît primordiale. L'ampleur de nos incertitudes en matière de codage nerveux reste considérable. L'identification des symboles mêmes de ce code continue d'être en question (PERKEL et BULLOCK, 1960) et nous sommes le plus souvent incapables de reconnaître parmi ces éléments identifiables lesquels jouent un rôle, le moment où ils jouent ce rôle et le niveau de la structure où ils interviennent. Parmi tous les états discernables que les instruments d'observation du neurophysiologiste permettent d'identifier dans l'organisation spatiale des structures dans les signes électriques de leurs activités, dans l'organisation temporelle des signaux, nous ne savons pas toujours faire la part respective de ce qui est effectivement discerné par le système nerveux en action, de ce qui constitue le signal utile et de ce qui constitue le bruit de fond (FESSARD, 1969 a). Nous restons enfin le plus souvent ignorants du contenu « sémantique » du message transmis et du siège de l'opération de « lecture » qui explicite ce contenu.

On peut, en première approximation, assimiler le système nerveux central à un « canal de communication » avec ses entrées sensorielles (encodage des informations afférentes), ses sorties motrices (programmation des ordres destinés aux organes efférents) et ses opérations centrales de transfert. C'est à ces trois niveaux de traitement de l'information que l'observateur des activités nerveuses peut appliquer ses instruments de déchiffrement du « code nerveux » et qu'il peut tenter de rapprocher le code nerveux du « codage physique » de la réalité extérieure que lui fournissent ses instruments de mesure et de description de cette réalité.

L'analyse du premier niveau, celui de l'encodage nerveux des caractéristiques du stimulus physique est de loin celui qui a le plus retenu l'attention du fait de sa relative facilité d'accès. La comparaison du code physique et du code neurophysiologique permet ici de préciser les caractères des stimulus qui sont préservés au cours du transcodage et ce qui, au moins théoriquement, peut être considéré comme une information traduite dans le langage interne du système nerveux de communication. On connaît les réussites de ce mode d'approche, notamment dans les domaines de la vision et de l'audition et, tout récemment, de l'olfaction. Mais ceci ne permet de préjuger ni de la signification qui sera conférée à ce message codé dans les opérations centrales de lecture ni même, à la limite, de sa prise en considération effective.

Sans envisager les processus complexes de transcodage intéressant le niveau des opérations centrales, à l'analyse desquels des efforts considérables sont consacrés, on s'étonnera, par contre, du peu de travaux consacrés aux problèmes de transcodage intéressant le niveau des sorties motrices du système. A première vue, l'observateur du système nerveux ne paraît pas plus démuné pour une recherche des principes du codage

* Manuscrit remis le 28 juillet 1975. Définitivement accepté le 30 mars 1976.

Rapport présenté à la Réunion de la Société d'EEG et de Neurophysiologie clinique de LF in *Problèmes méthodologiques de l'Étude du Système nerveux*, 3-4 décembre 1974

Tirés à part : J. PAILLARD (à l'adresse ci-dessus).

nerveux dans le compartiment « sortie » du canal de communication qu'il ne l'est dans le secteur, jusqu'ici privilégié par les expérimentateurs, du codage sensoriel à l'entrée de ce même canal. Au niveau des sorties motrices, en effet, la confrontation directe d'un code nerveux d'expression des commandes motrices à un ensemble des descripteurs physiques par lesquels on peut caractériser la réponse motrice elle-même, est possible.

La codification des réponses motrices du système, qu'on la recherche au niveau des caractéristiques biomécaniques du mouvement, des manifestations bioélectriques des activités musculaires ou des finalités fonctionnelles des comportements moteurs, dispose d'un registre étendu de spécification.

On pourrait même inscrire au bénéfice attendu d'une approche du problème à la sortie du canal que cette approche offre une chance d'atteindre, à travers le codage du programme d'action biologiquement significatif, le fil conducteur susceptible de mener au support de la dimension sémantique qui confère aux signaux d'entrée leur véritable contenu informationnel.

1. — L'APPAREIL MUSCULAIRE ET LE CODAGE NERVEUX DE LA FORCE.

La confrontation d'un codage nerveux dans lequel seraient exprimés les ordres communiqués à l'exécutant périphérique avec les divers éléments de codification de la réponse peut se faire à divers niveaux et d'abord au niveau du transcodage terminal entre la commande nerveuse et l'appareil musculaire.

1.1. LA COMMANDE NEUROMUSCULAIRE. Nous n'entrerons pas ici dans le détail de la chaîne des événements physico-chimiques, aujourd'hui bien connus qui réalisent, au niveau de la jonction neuromusculaire, le déclenchement du processus contractile par le signal nerveux incident. On retiendra que, pour le muscle strié des mammifères tout au moins, l'opération de transfert se résume dans la transformation de chaque impulsion nerveuse parvenant à la jonction en une secousse contractile élémentaire codifiable et mesurable soit en termes de tension mécanique (conditions isométriques), soit en termes de changement de longueur du muscle (conditions isotoniques). Le retour à l'état initial exige, comme nous le savons, un certain temps. Ce générateur élémentaire de force peut graduer ses effets dans une certaine marge. La cadence d'arrivée des impulsions nerveuses permet, en effet, d'additionner les effets d'aspiration des bâtonnets d'actine par les bâtonnets de myosine d'où une gradation de l'intensité de la contraction en fonction de la cadence de stimulation. La cadence dite de fusion téτανique marque la saturation du générateur qui engendre, dans ces conditions, une tension environ sept fois supérieure à celle produite par une secousse élémentaire (fig. 1). Cette marque de réglage en intensité et en fréquence d'impulsions peut varier notablement suivant le type de fibres musculaires. On retiendra que sur le versant moteur le codage nerveux du niveau de force développée par le générateur contractile utilise essentiellement la cadence des impulsions nerveuses comme pour le codage de l'intensité du stimulus sur le versant sensoriel.

1.2. L'UNITÉ MOTRICE comprend la grappe des fibres musculaires innervées par les ramifications du même axone moteur. Elle dépend par conséquent des ordres émis par un seul motoneurone. Elle constitue donc le générateur de force élémentaire contrôlable par une seule fibre nerveuse. La sortie de ce générateur peut être réglée de manière continue entre une valeur minimum, correspondant à la somme des effets tensionnels résultant de la secousse élémentaire de chacune des fibres qui composent l'unité, et une valeur maximum, correspondant à la tension développée par l'ensemble des fibres musculaires pour la fréquence de fusion téτανique. A ce niveau donc le générateur de tension que constitue l'unité motrice se trouve soumis aux ordres du motoneurone. Ces ordres codés en fréquence définissent le niveau de tension requis.

La fiabilité du système de transcodage est ici quasi parfaite du fait de la réponse coup par coup de la jonction musculaire.

Les imperfections et les limitations de ce système apparaissent toutefois dans l'étroitesse de la marge de réglage de la pente d'établissement et du niveau de la tension produite; dans l'instabilité de la sortie (tremblement): le maintien d'une tension stable n'est obtenu qu'en régime maximum (tétanos parfait); dans sa fatigabilité. Ces défauts vont être heureusement corrigés au niveau de l'organisation du muscle.

1.3. LE MUSCLE va constituer l'organe moteur élémentaire qui intègre sur ses tendons les forces développées par les unités motrices qui le composent. Les performances mécaniques du moteur musculaire sont bien connues. Ce générateur de force peut, suivant ses conditions de travail (isométrique ou isotonique), produire une tension contre résistance ou réaliser un déplacement de ses extrémités. La force engendrée est graduable dans une marge variable suivant la nature du muscle et le nombre de ses unités motrices.

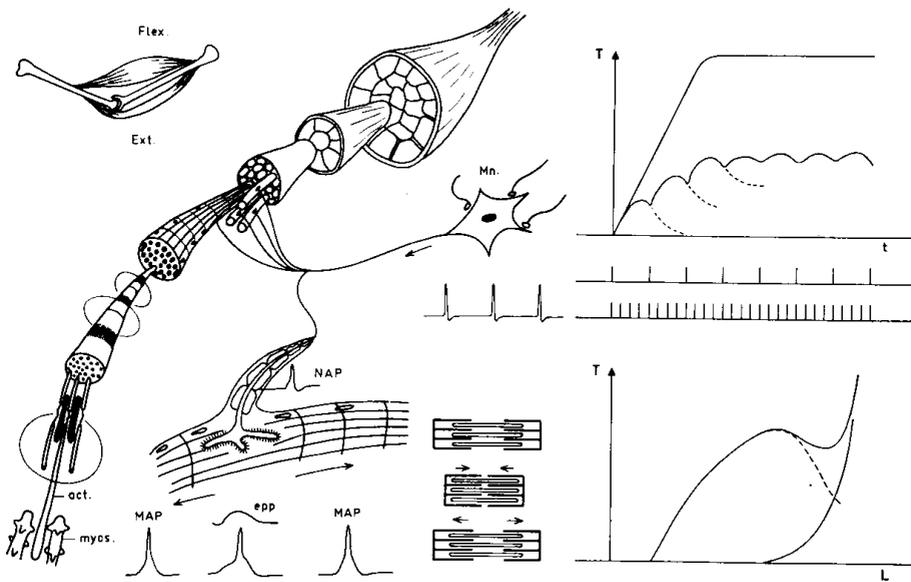


FIG. 1. — De gauche à droite et de haut en bas: schéma de l'unité musculo-squelettique à un degré de liberté (Flex: fléchisseur; Ext: extenseur). Schéma emboîté des structures constituantes du muscle (act: actine; myos: myosine). Unité motrice commandée par un motoneurone (Mn). Jonction musculaire avec potentiel d'action nerveux (NAP), potentiel de plaque motrice (epp) et potentiel d'action musculaire (MAP). Schéma d'emboîtement des filaments d'actine et de myosine au cours d'une secousse contractile. Le diagramme supérieur représente l'évolution de la tension développée en fonction du temps: tétanos parfait pour une cadence élevée des impulsions nerveuses de commande; tétanos imparfait tremblé pour une cadence plus faible. Le diagramme inférieur montre l'évolution de la tension maximale développée (T) en fonction de la longueur du muscle.

Dans cette marge, la stabilité du maintien des divers paliers de tension est relativement bien assurée, dans certaines limites de durée toutefois, limites définies par les caractéristiques de fatigabilité des unités contractiles actives. Enfin, la variation continue de la tension est assurée dans de bonnes conditions et dans une marge de vitesse relativement étendue.

Comment le muscle atteint-il un tel niveau d'efficacité dans le contrôle de ses divers paramètres de fonctionnement à partir d'unités contractiles élémentaires beaucoup moins performantes ?

a. par la multiplication du nombre des unités contractiles indépendantes qui offrent une possibilité nouvelle de gradation de la force intégrée au niveau du tendon par réglage du nombre des unités actives ;

b. par la présence d'un équipement de détecteurs sensoriels de ses propres performances (propriocepteurs), susceptibles de contribuer au réglage rétroactif des commandes nerveuses émises par les motoneurones;

c. par le développement d'une commande motrice particulière (système gamma) assurant le contrôle adaptatif de l'émission de certains de ses propriocepteurs (fuseaux neuromusculaires) sans contribuer de manière directe aux effets mécaniques intégrés par le tendon.

Examinons les exigences que l'existence de ces trois compartiments de l'organisation du muscle impose au codage nerveux des messages de commande:

1.3.1. S'agissant tout d'abord du *compartiment proprement moteur* de l'organe musculaire: le tendon intègre les effets mécaniques résultant de l'activité contractile d'un nombre important de fibres musculaires dites extrafusales (pour les distinguer des

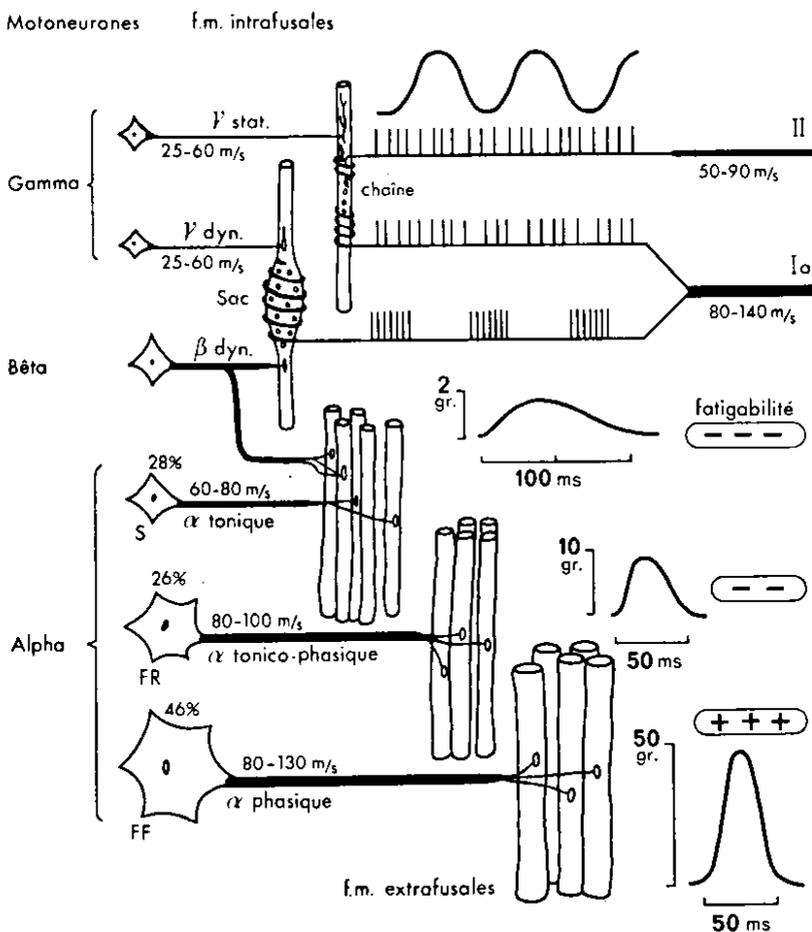


FIG. 2. — Caractéristiques des divers types d'unités motrices et illustration des effets contractiles qu'elles contrôlent d'après BURKE et coll., 1973 et MATTHEWS P.B.C., 1972).

fibres intrafusales qui équipent les fuseaux neuromusculaires). Les unités motrices se caractérisent, en fait, par leur hétérogénéité de taille, de vitesse de contraction, de fatigabilité. La figure 1 illustre les trois grands types d'unités motrices aujourd'hui identifiés. Une certaine dispersion des caractéristiques modales existe d'ailleurs à l'intérieur de chacun des groupes dont les deux types extrêmes correspondent aux catégories dites phasique et tonique, traditionnellement admises en Physiologie. Plus important est le fait qu'à chaque catégorie d'unités correspond une typologie de la population des motoneurones alpha (classiquement aussi on distingue des motoneurones alpha phasique et alpha tonique différenciés par leur taille et le diamètre de leurs axones). Le noyau moteur regroupant les motoneurones alpha qui commandent un muscle présente donc une population de neurones répartis suivant leur taille et dont les messages sont transmis au muscle à des vitesses différentes (voir figure 2).

Cette distinction morphologique de l'appareil moteur suppose-t-elle l'existence de deux modalités d'utilisation du moteur musculaire et par suite de deux systèmes de commandes centrales différenciés: celui des unités toniques pour les activités posturales, celui des unités phasiques pour le mouvement ?

L'hypothèse a orienté bien des spéculations sur l'organisation centrale des commandes motrices. Elle avait pour corollaire important d'impliquer l'existence d'un fractionnement de la population des neurones moteurs dans leur soumission aux commandes centrales et, par suite, d'une dualité de l'organisation des contrôles supraspinaux.

Mais il n'en est rien. En fait, l'hétérogénéité de taille des motoneurones permet de prévoir que ceux-ci étant soumis à des influences centrales distribuées de façon homogène sur l'ensemble de la population du noyau moteur, un simple contrôle d'intensité de commandes centrales permet le recrutement ordonné des divers motoneurones d'après leurs seuils (voir figure 2). Les neurones de petite taille ayant le seuil le plus bas sont les premiers recrutés. Un accroissement continu du niveau d'excitabilité de la population verra se succéder, suivant la répartition de taille des motoneurones, le recrutement de nouvelles unités actives puis l'augmentation de leur cadence individuelle de décharge, assurant ainsi une mobilisation souple et nuancée des divers générateurs de force qui composent le moteur musculaire. Le recrutement précoce des unités motrices toniques explique le fin réglage des tensions initiales du muscle dans les mouvements lents et l'appel au recrutement possible d'unités de plus en plus puissantes pour répondre à une demande accrue. De même, les mouvements à mobilisation rapide supposent un relèvement rapide de l'excitabilité du noyau moteur qui recrute de manière synchrone un important contingent de motoneurones, dont les motoneurones phasiques. La transmission de la commande de ceux-ci étant plus rapide que celle de motoneurones toniques, ils contribuent à une mobilisation rapide de l'appareil contractile.

Cette loi du recrutement établie par HENNEMAN et coll. (1965) semble aujourd'hui bien admise comme principe de mobilisation du noyau moteur tant pour les commandes réflexes que pour les commandes d'origine supraspinale.

On comprend, de ce fait, l'économie des moyens avec laquelle une commande supraspinale peut mobiliser le noyau moteur en modulant finement la force mécanique engendrée. La courbe sigmoïde de recrutement des diverses catégories de motoneurones résulte des spécifications morphologiques de leur taille, autrement dit d'un véritable codage structural de l'ordonnance de leur mise en activité successive.

Deux sources d'interférence peuvent, toutefois, modifier la fidélité du transcodage entre commande nerveuse et tension mécanique produite par le convertisseur musculaire.

D'une part, nous avons vu que les unités motrices qui n'ont pas atteint leur régime de décharge maximum présentent, pour des causes purement inhérentes à la machinerie contractile, une oscillation de la tension produite. Or, on a pu constater que leur régime normal de fonctionnement, et notamment celui des unités de type phasique, était généralement inférieur à celui de la fusion tétanique. Une synchronisation des activités individuelles peut donc engendrer une contraction tremblée. Ce tremblement peut, en effet, s'observer dans certaines conditions (fatigue, dérèglement pathologique). On a invoqué l'influence synchronisante qu'exercent sur les éléments de la population des motoneurones d'une part leur soumission commune aux effets modulateurs de la commande centrale, d'autre part les effets de champ électrique dus à la proximité de ces motoneurones au sein du noyau moteur (effets éphaptiques). La désynchronisation de l'activité des divers motoneurones semble donc requise pour assurer la stabilité de la tension de sortie du générateur contractile au niveau du tendon qui intègre les activités élémentaires. Les circuits de Renshaw alimentés par une collatérale d'axone contribueraient, par une rétroaction inhibitrice distribuée sur les motoneurones voisins, à assurer cette fonction désynchronisante.

D'autre part, réglage de cadence et recrutement cumulatif pourraient ne pas épuiser les possibilités de contrôle du niveau de tension mécanique à la sortie du système. Les physiologistes connaissent depuis longtemps les lois qui relient l'efficacité du processus contractile à l'état de longueur du muscle. Le diagramme tension-longueur illustre tous les manuels de physiologie musculaire. Comme on le sait ce diagramme fait apparaître un optimum de rendement de la machine contractile pour un état donné de son allongement. On peut donc attendre qu'à commande nerveuse constante la tension reste modulable en agissant sur la longueur du muscle. Dans une étude récente, GRILLNER et UDO (1971) ont montré que 40 p. 100 des réglages de la tension développée par le muscle pourraient être, dans les conditions physiologiques d'utilisation, attribués à l'intervention de ce facteur de régulation. Un tel réglage, qui semble aussi intervenir pour compenser les effets de la fatigue, devrait, en tout état de cause, nécessiter une rétroaction sur le noyau moteur d'informations portant sur la tension du muscle et sur son état de longueur. Ceci nous amène à aborder le problème du compartiment sensoriel de l'appareil musculaire.

1.3.2. S'agissant maintenant de l'équipement sensoriel de l'organe moteur, nous retiendrons essentiellement des études modernes concernant le rôle physiologique de ses récepteurs que :

- a) les messages provenant des récepteurs primaires du fuseau (fibres afférentes du groupe Ia) sont porteurs d'informations sur les changements de longueur du muscle et surtout sur la vitesse de ces changements;
- b) les afférences du groupe II (récepteurs secondaires du fuseau) seraient porteuses d'une information sur l'état de longueur du muscle;
- c) les afférences du groupe Ib (récepteurs tendineux de Golgi) sont classiquement considérées comme véhiculant une information sur la tension qu'exerce le muscle sur le tendon.

Ainsi, le noyau moteur dispose de trois catégories d'informations en retour sur les performances mécaniques du muscle: des signaux uniformément codés en fréquence mais dont les voies de distribution centrale différenciées spécifient leurs modalités d'origine et leur confèrent, dans les diverses stations centrales où elles vont se projeter, les caractéristiques respectives de signaux de longueur, de vitesse et de force. L'identification d'un codage nerveux par lignes indexées (labelled lines) de ces trois paramètres de l'exécution de la commande motrice appelle à rechercher la nature de leur transcodage dans les structures centrales et leur contribution éventuelle à l'élaboration du contenu informationnel des commandes motrices elles-mêmes. Nous reviendrons ultérieurement sur ce point.

Nous devons retenir, en outre, que l'émission des récepteurs des fuseaux neuromusculaires se trouve modulable sous l'effet de commandes motrices particulières (commandes fusimotrices). Il appartient d'en préciser la fonction.

1.3.3. Le contrôle « gamma » de l'émission des propriocepteurs fusoriaux a donné lieu à une très abondante littérature (voir MATTHEWS, 1972) depuis sa démonstration initiale en 1945.

Sans entrer dans le détail de l'organisation de ces systèmes, rappelons de manière succincte l'existence de deux types de motoneurones gamma, tous deux de petite taille, incorporés à la population des motoneurones alpha et semblant, comme eux, relever des mêmes modalités de commandes supraspinales. Contrairement aux motoneurones alpha cependant, les motoneurones gamma ne sont pas soumis aux rétroactions proprioceptives d'origine musculaire. Nous aurons à nous interroger sur cette intéressante particularité.

On identifie deux types de motoneurones gamma — dynamique et statique — dont les axones à faible vitesse de conduction (25 à 60 m/s) innervent les fibres musculaires intrafusales. Rappelons que la contraction de ces fibres musculaires ne contribue pas aux effets contractiles intégrés par le tendon du muscle. Elle se traduit par une modulation de l'émission des récepteurs primaires et secondaires du fuseau.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons dire que les commandes gamma-dynamiques prédisposent le récepteur primaire du fuseau à fonctionner comme un détecteur de la vitesse des changements de longueur du muscle (messages distribués par les fibres Ia). Les commandes gamma-statiques accroissent la réactivité des récepteurs secondaires du fuseau et fournissent une information sur l'état de longueur du muscle (informations distribuées par les fibres du groupe II). En outre, ces mêmes commandes gamma-statiques, en l'absence d'une sollicitation conjointe du gamma-dynamique, entraînent l'émission d'informations acheminées par les fibres du groupe Ia, mais spécifient dans ce cas l'état de longueur du muscle et non plus la vitesse du changement d'état. Ceci pose le problème, encore irrésolu, de la spécificité des signaux de vitesse par rapport aux signaux de longueur acheminés par la même voie de distribution centrale (fibre Ia). Il faudrait supposer, ce qui n'est pas invraisemblable, que ces deux signaux se différencient sur ces mêmes voies par leur codage nerveux: bouffées brèves de fréquence élevée pour les signaux de vitesse, train soutenu de fréquence moindre mais régulière pour les signaux de longueur, et qu'ils sont par suite susceptibles d'un décodage spécifique au niveau des motoneurones.

Certaines données concernant l'organisation de ce système bien que difficiles d'interprétation doivent être prises en compte :

- a) des résultats convergents semblent établir la possibilité de commandes centrales indépendantes des motoneurones gamma dynamique et statique;
- b) la coactivation des deux systèmes est également observable;
- c) la coactivation des motoneurones alpha et gamma semble la règle.

Deux hypothèses principales ont été avancées sur le rôle de la boucle gamma dans la programmation du mouvement (fig. 3).

Celle d'un mécanisme d'asservissement à la longueur, initialement proposée par MERTON (1953) (« follow-up length servo »). Elle suppose la possibilité d'une programmation des motoneurones gamma de manière à fixer un certain taux d'émission des récepteurs fusoriaux susceptibles d'activer les motoneurones alpha, de façon réflexe, par la boucle gamma. L'activité réflexe des motoneurones alpha entraîne alors le raccourcissement du muscle jusqu'à ce que le fuseau retrouve sa décharge de base initiale. L'activité des motoneurones alpha cesse alors et le mouvement s'arrête à la longueur prédéterminée par la commande gamma initiale (fig. 3B).

Cette hypothèse a suscité de très nombreux travaux. L'idée d'un asservissement de la décharge des motoneurones alpha à une spécification centrale du degré de raccourcissement exigé du muscle était séduisante. Elle fournissait, en outre, une interprétation intéressante du codage nerveux d'une commande définie en terme de longueur. Sa vérification expérimentale devait toutefois rencontrer de nombreuses difficultés (voir MATTHEWS, 1972). En fait, trois arguments majeurs sont aujourd'hui retenus pour l'écarter: a) l'anticipation de la commande des motoneurones gamma sur celle des motoneurones alpha, que suppose nécessairement cette conception, n'a été vérifiée ni chez le singe (KOEZE et coll., 1968) ni chez l'homme (VALLBO, 1970); b) le gain de la boucle de rétroaction proprioceptive ne semble pas suffisant pour assurer un recrutement adéquat des motoneurones alpha (STEIN, 1974); c) la précision requise pour un tel réglage (STEIN, 1974) semble peu compatible avec les *délais* introduits par le fonctionnement de la boucle gamma et avec le bruit de fond de celle-ci.

La théorie dite de la servo-assistance semble, par contre, aujourd'hui, rallier une certaine unanimité (voir MATTHEWS, 1972). Elle suppose la coactivation « alpha-gamma », confirmée par les observations expérimentales (fig. 3C). On peut, pour simplifier l'argument, supposer que la commande gamma constitue une réplique du programme de commande de l'activité alpha. Son effet est de compenser exactement, par la contraction des fibres intrafusales, l'effet de soulagement du fuseau résultant du programme de raccourcissement des fibres extrafusales.

Si ce raccourcissement est conforme au programme prévu l'émission du fuseau reste inchangée. Par contre, si une résistance imprévue s'oppose au raccourcissement prévu du muscle, le fuseau, lui, continue de se contracter conformément au programme; mais cet accroissement de tension des fibres intrafusales n'étant plus compensé par le raccourcissement du muscle il en résulte un accroissement du volume d'émission des afférences fusoriales et, par suite, une activation réflexe supplémentaire des motoneurones alpha. De telle sorte que l'on peut parler, ici, d'une véritable assistance périphérique à l'exécution du programme de mouvement prévu (HUGON et PAILLARD, 1964).

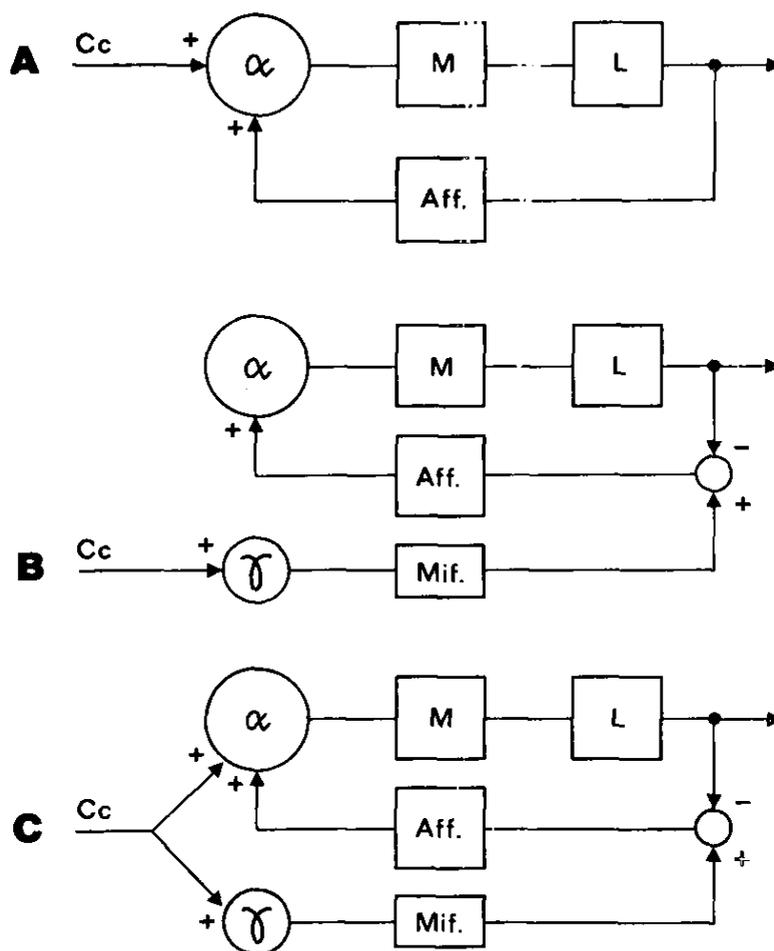


Fig. 3. — Diagramme illustrant diverses conceptions du couple entre d'une part l'activité des motoneurones alpha (a), la musculature extrafusale (M), les changements de longueur (L) et d'autre part l'activité des motoneurones gamma (y), la musculature intrafusale (Mif.) et l'émission des afférences fusoriales du groupe I.

En A. Commande alpha directe par les commandes centrales (C_c) avec rétroaction des afférences proprioceptives.

En B. Commande alpha indirecte par la voie de la boucle gamma.

En C. Coactivation des motoneurones alpha et gamma par les commandes centrales.

Voir commentaires dans le texte.

On peut ajouter à ces deux théories principales celle d'un asservissement à la vitesse nulle, antérieurement proposée par HAMMOND (1960), en complément du servo-mécanisme de position (asservissement à la longueur). Elle semble étayée par l'étude mathématique et de stimulation analogique faite par POULIQUEN et RICHALET (1968) d'une épreuve de maintien postural avec charge (TARDIEU et coll., 1968). Cette étude confirme le rôle négligeable, s'il existe, d'un servo-mécanisme de position. Par contre, les signaux de vitesse semblent responsables des aspects principaux de la correction initiale, alors que des signaux d'accélération ou de force interviendraient pour la détermination de modification, un peu plus tardive, de la contraction musculaire. On retiendra de ces données un rôle possible

des signaux de vitesse d'origine proprioceptive comme agent stabilisateur du maintien postural intervenant dans les mécanismes d'ancrage positionnel (PAILLARD, 1971). L'intervention des contrôles gamma-dynamique pourrait ici trouver sa justification.

En conclusion, nous pouvons retenir de cette rapide analyse des commandes nerveuses impliquées dans le réglage de la contraction musculaire que nous nous trouvons essentiellement en présence d'un générateur de force dont la gradation des effets repose, au niveau de l'unité motrice, sur un codage en fréquence du message nerveux de commande et, au niveau du noyau moteur, sur un principe de recrutement distribué de la population des motoneurones.

L'appareil musculaire ne demande donc, pour sa mise en action par les commandes supraspinales, qu'une instruction codée en fréquence et en nombre de lignes actives. La réponse conjointe de moto-neurones alpha et gamma aux mêmes instructions dote le système d'un circuit d'assistance automatique qui lui donne la flexibilité adaptative nécessaire pour soulager le programme central du détail des opérations de l'étagé musculaire périphérique.

2. — L'APPAREIL MUSCULO-SQUELETTIQUE ET LE CODAGE NERVEUX DU MOUVEMENT MONOARTICULAIRE UNIDIRECTIONNEL (SENS, VITESSE, AMPLITUDE).

La force engendrée par la contraction du muscle est transmise aux segments articulés du squelette par les attaches tendineuses proximales et distales. Le segment proximal restant fixe, il en résultera un mouvement du segment distal par rotation de l'articulation qui les rend solidaires. Nous envisagerons tout d'abord les caractéristiques de l'unité musculo-squelettique monoarticulaire et de son mouvement, puis les spécifications possibles dans le codage nerveux du sens, de la vitesse et de l'amplitude du mouvement commandé.

2.1. L'UNITÉ MUSCULO-SQUELETTIQUE. Le problème le plus simple (et le mieux étudié) est celui de l'articulation dite en charnière (à un seul degré de liberté) sur laquelle agissent deux groupes musculaires aux actions antagonistes. La cocontraction équilibrée des muscles aboutit à une fixation rigide de l'articulation, alors que des mouvements d'extension ou de flexion résultent de leurs activités réciproques. Les populations de motoneurones impliquées dans la commande d'une unité musculaire se trouvent regroupées dans les cornes antérieures de la substance grise médullaire en colonnes verticales. Les colonnes de motoneurones commandant les muscles synergiques et antagonistes qui coopèrent au jeu d'une articulation sont généralement voisines. On peut donc anatomiquement définir un assemblage de colonnes qui réalise l'unité de commande monoarticulaire. L'interdépendance des colonnes d'une unité monoarticulaire s'exprime de deux manières dans leurs structures d'interconnexions.

a) Au niveau de la distribution spinale des afférences proprioceptives d'origine musculaire et tendineuse dont les effets s'expriment suivant la loi dite de l'innervation réciproque. C'est ainsi que les afférences Ia, monosynaptiquement facilitantes des motoneurones du muscle dont elles sont originaires, faciliteront de la même manière les motoneurones du muscle synergique et inhiberont (disynaptiquement) les motoneurones des muscles antagonistes. Il en est de même pour la distribution des afférences Ib d'origine tendineuse dont les actions inhibantes s'exercent disynaptiquement sur les motoneurones homonymes et qui facilitent disynaptiquement les motoneurones antagonistes. La structure de connectivité impose ici une expression réciproque antagoniste des effets des afférences régulatrices. LLOYD (1946), déjà, parlait à ce sujet d'unité myotatique pour caractériser le couplage fonctionnel des unités musculaires associées au jeu d'une articulation (voir figure 4). On retiendra, toutefois, que la section des racines dorsales préserve l'expression « réciproque » de la commande centrale sur les unités musculaires correspondantes.

b) Les commandes d'origine centrale s'expriment, en effet, sur les colonnes de l'unité monoarticulaire à travers le filtrage d'une structure d'interneurones qui impose à toute commande de l'extenseur de provoquer simultanément l'inhibition du fléchisseur et réciproquement, c'est-à-dire à travers la logique d'un codage structural respectant le principe de l'innervation réciproque. Là encore, le support qu'apportent les rétroactions d'origine proprioceptive à l'exécution de la commande centrale apparaît comme celui d'une fonction d'assistance au programme d'innervation réciproque de l'unité musculo-squelettique.

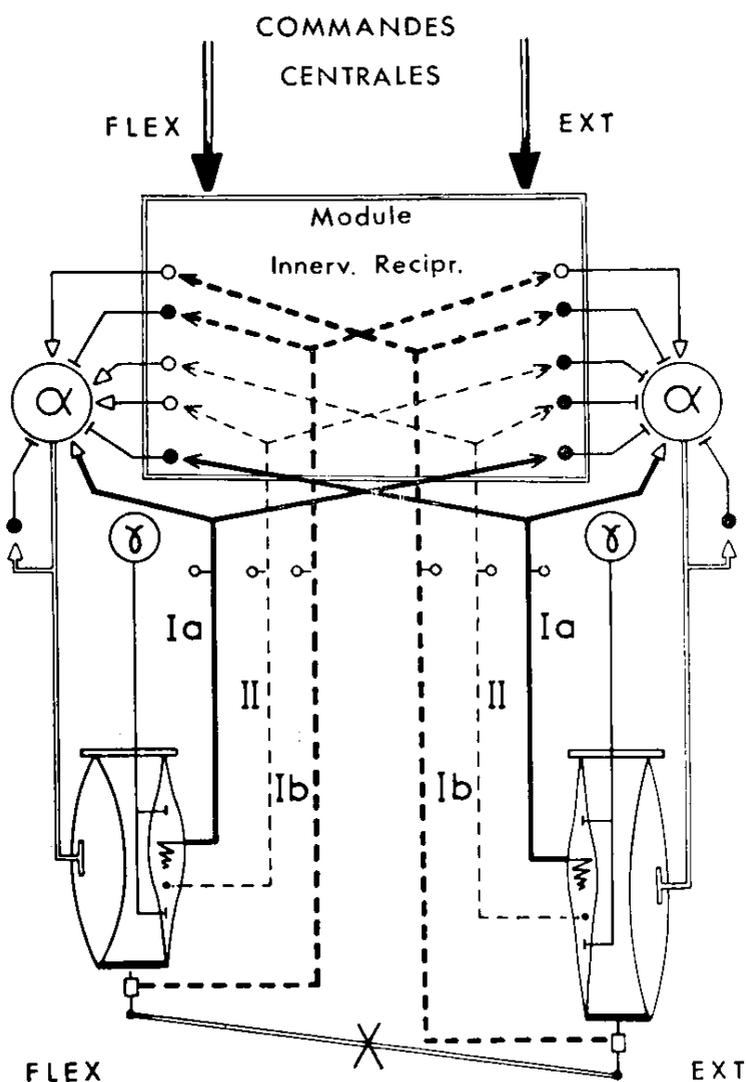


Fig. 4. — Représentation schématique de l'organisation des circuits proprioceptifs d'assistance au niveau de l'unité musculo-squelettique comprenant le muscle extenseur et le muscle fléchisseur agissant sur une même articulation. Le module de transfert où s'organise l'innervation réciproque est représenté par le cadre en double traits à la partie supérieure du schéma. L'organisation de son câblage interne n'a pas été représentée (d'après M. HUGON et J. PAILLARD, 1964).

Un tel arrangement structural du module fonctionnel que constitue l'unité monoarticulaire va exiger de la commande centrale, outre les spécifications d'intensité et de durée qui vont définir la vitesse et l'amplitude du mouvement, le choix du sens de rotation de l'articulation autour de l'axe charnière (extension ou flexion). La cocontraction des muscles antagonistes peut être également requise.

2.2. LE CODAGE DU SENS DE DÉPLACEMENT. Le mouvement va résulter du déséquilibre des forces qui contribuent à stabiliser le bras de levier dans sa position initiale. Le codage du sens de déplacement repose essentiellement sur l'« adressage » différentiel de la commande soit au groupe extenseur, soit au groupe fléchisseur.

C'est le module d'innervation réciproque du niveau spinal qui assure la fonction de déséquilibre avec l'assistance des rétroactions d'origine proprioceptive.

La différenciation relativement tranchée des commandes d'extension et des commandes de flexion dans l'organisation nerveuse centrale montre que le module de déséquilibre spinal doit recevoir des commandes supraspinales elles-mêmes sa spécification sur le sens du déplacement. Cette spécification peut aussi, bien entendu, se trouver inscrite dans un programme fonctionnel câblé du niveau spinal (réflexes de flexion par exemple).

Un aspect particulier du fonctionnement d'un tel module de contrôle du sens de déplacement concerne son aptitude à engendrer une alternance rythmique de ce sens. On trouve, en particulier au niveau de la commande pluriarticulaire des segments du membre, l'expression de tels générateurs rythmiques spinaux qui interviennent dans le réflexe de grattage par exemple, ou mieux encore dans la genèse des alternances rythmiques caractéristiques des activités locomotrices (voir GRILLNER, 1975).

La co-contraction des muscles antagonistes peut aussi être fonctionnellement requise, dans le cas de la stabilisation de l'articulation par exemple ou pour le freinage du mouvement. Dans ce dernier cas, les commandes centrales doivent réaliser, outre la spécification du muscle agoniste, le contrôle du réseau de connectivité responsable de l'innervation réciproque. Elles doivent, en même temps, bloquer, soit au niveau des interneurons impliqués, soit au niveau présynaptique, les circuits de distribution des messages d'origine proprioceptive. Les structures de connectivité impliquées dans de tels contrôles ont effectivement été identifiées.

2.3. LE CODAGE DE LA VITESSE. Le sens du déplacement étant spécifié par l'« adressage » des commandes centrales sur le muscle impliqué, la vitesse du mouvement va dépendre des conditions de mobilisation du noyau moteur. Il existe, en fait, deux modalités de codage suivant la nature du mouvement :

2.3.1. *Le codage « incrémentiel »* caractérise les mouvements lents contrôlés sur toute la trajectoire (ramp movement). C'est, dans ce cas, la pente de recrutement des unités du noyau moteur qui va se traduire par une pente d'établissement du processus contractile correspondant.

Ce mode de codage n'est donc pas fondamentalement différent de celui de la force. Il consiste, en effet, à régler la variation dF/dT du signal de force au cours du temps. En fait, entrent en considération les caractéristiques d'impédance mécanique passive et active de l'appareil musculo-squelettique (forces visco-élastiques, inertie, résistances externes) et les effets des rétroactions freinatrices ou activatrices pouvant provenir de la sollicitation des propriocepteurs.

La rapidité de l'installation de la force peut donc être spécifiée par la commande centrale en codant l'organisation temporelle des impulsions de commande et en réglant le nombre de lignes actives convergeant sur le noyau moteur.

2.3.2. *Le codage « impulsif »* ou balistique caractérise le déclenchement des mouvements rapides. Une impulsion brève spécifie la force de lancement du mouvement qui atteindra une vitesse maximale. Le mouvement se trouve ensuite freiné par les forces résistantes passives ou actives.

Pour pouvoir, en toute rigueur, être considéré comme une activité en « boucle ouverte », le programme de mouvement exige l'élimination des rétroactions régulatrices d'origine musculaire qui sont susceptibles, sinon de modifier la commande initiale du fait de sa trop grande brièveté (100ms), tout au moins de déclencher ou d'assister la contraction réflexe de freinage de l'antagoniste.

Un tel réglage de vitesse pure semble requis pour la programmation des mouvements de percussion, de lancer ou d'alternance rythmique d'une articulation, mouvements n'exigeant pas de spécification de la distance. Dans cette dernière situation, STARK (1968) a pu montrer que la commande centrale s'accompagnait d'un blocage actif des rétroactions

proprioceptives. Du point de vue neurophysiologique, on peut attendre du relèvement brusque de l'état d'excitabilité du noyau moteur un recrutement massif et synchrone d'un grand nombre d'unités: celles de petite taille toniques (probablement en totalité) qui, du fait de la brièveté de la commande, ne peuvent être individuellement sollicitées que par une ou, au maximum, deux impulsions de leurs motoneurones respectifs. Elles contribuent donc relativement peu à la force déployée. Par contre, les grandes unités phasiques (qui du fait de leur vitesse de conduction plus grande seront les premières à atteindre les fibres musculaires) seront appelées à fournir l'essentiel de l'énergie impulsionnelle du muscle et seront responsables de la rapidité de mobilisation de l'appareil contractile. Ceci explique, au niveau de l'efficacité de la performance motrice, qu'un certain conflit puisse exister entre le respect d'une consigne de rapidité et d'une consigne de précision. La gradation fine de la contraction nécessaire à la précision implique l'intervention d'unités à mobilisation plus lente.

2.4. LE CODAGE DE L'AMPLITUDE. On va retrouver deux aspects du codage de l'amplitude du mouvement selon la modalité incrémentielle ou impulsionnelle de mobilisation du noyau moteur.

2.4.1. Dans la *modalité incrémentielle* nous avons vu que la rampe d'établissement de la force spécifie la vitesse du déplacement. La spécification de la distance parcourue exige au plan nerveux, au moins théoriquement, soit une spécification de la durée du message de commande pour une vitesse définie, soit une spécification de la vitesse pour une durée stable.

L'exemple le plus pur que nous connaissons d'un tel codage est celui de la commande des mouvements oculaires saccadiques. La stimulation électrique directe du noyau abducens qui contrôle les déplacements horizontaux des yeux provoque des mouvements dont la vitesse et l'amplitude dépendent de la fréquence et de la durée de la stimulation en stricte conformité avec le principe de codage énoncé ci-dessus.

Dans les conditions physiologiques cependant, les noyaux moteurs oculaires sont activés à fréquence élevée relativement stable (200-400/sec) quelle que soit l'amplitude de la saccade. C'est alors la durée du train d'impulsion qui détermine la distance parcourue (SCHILLER, 1970).

Il a été, par ailleurs, démontré dans le domaine des mouvements squelettiques naturels que, au moins dans une certaine marge d'amplitude, le sujet adopte préférentiellement une durée stable d'exécution de ses mouvements quelle que soit l'amplitude de déplacement, utilisant ainsi un réglage de vitesse à durée constante pour définir cette amplitude.

2.4.2. Dans la *modalité impulsionnelle*, nous avons vu que la commande est codée sous la forme d'une impulsion de force initiale de durée brève dont le réglage d'intensité — l'impédance mécanique restant par ailleurs constante — peut suffire à spécifier la vitesse du mouvement et donc la distance parcourue.

On soulignera que la précision du mouvement requiert, avant tout, une définition précise de l'arrêt du mouvement. Les caractéristiques d'impédance mécanique active et passive du système jouent ici un rôle primordial.

Un nombre important de travaux ont été consacrés à l'étude de ce problème dans le cas du mouvement monoarticulaire unidirectionnel. On trouvera, dans la thèse récente de LESTIENNE (1974) et dans une série de travaux de TERZUOLO et coll. (1974) une revue des problèmes que pose l'intervention d'une activité de freinage de la musculature antagoniste. Cette activité de freinage n'est déclenchée qu'à partir d'un certain seuil de vitesse de sollicitation du muscle agoniste.

Sa date d'intervention resterait indépendante de la charge mécanique du système; ce qui plaiderait en faveur de l'existence d'une programmation centrale assistée, dans son exécution, par les régulations adaptatives des détecteurs proprioceptifs.

En conclusion: L'appareil musculo-squelettique constitue le second niveau d'organisation « systémique » du système moteur. Il comprend un module de traitement assurant le réglage de la répartition d'activités des deux appareils musculaires qui exercent des forces de sens opposé sur le bras de levier d'une articulation. Sa mise en jeu nécessite, de la part des commandes centrales, d'une part une instruction relative au sens du mouvement (à un degré de liberté), d'autre part un codage en intensité et en durée spécifiant les caractéristiques de vitesse et d'amplitude du déplacement. Elle bénéficie du soutien de boucles rétroactives d'origine proprioceptive distribuant leurs effets centraux en conformité avec l'exercice d'une fonction d'assistance à l'exécution des programmes d'innervation réciproque.

3. — LES UNITÉS PLURIARTICULAIRES ET LE CODAGE NERVEUX DES MOUVEMENTS SEGMENTAIRES.

Le mouvement d'un membre résulte du jeu coordonné d'au moins trois articulations dont deux à rotule (articulations distale et proximale, épaule et poignet, hanche et cheville) et une à charnière (coude et genou). Si l'on prend en compte les possibilités de rotation des segments sur leurs axes, on aura donc au maximum $3 + 2 + 3$ soit 8 degrés de liberté pour manœuvrer le membre ce qui représente au moins la coordination de 8 couples de muscles antagonistes. Là encore, on retrouve au niveau des cornes antérieures de la moelle la contiguïté anatomique des colonnes motrices qui coopèrent au jeu des unités articulaires impliquées dans le mouvement global du membre.

Les principes généraux du codage nerveux dégagés de l'étude de l'unité monoarticulaire à un degré de liberté peuvent être étendus aux activités multiarticulaires. La distribution spatio-temporelle des commandes entre les diverses unités de base va définir la trajectoire du mouvement de l'extrémité distale du membre et on doit supposer l'existence d'un module de spécification des séquences de mise en jeu des muscles impliqués.

3.1. *La subordination proximo-distale* constitue une règle de l'organisation de cette nouvelle unité fonctionnelle de l'appareil moteur. L'activité oscillatoire de cette dernière, dans la marche en particulier, dépend d'un générateur rythmique de programme d'extension-flexion du membre. L'existence de tels oscillateurs rythmiques intégrés aux unités pluriarticulaires qui commandent l'activité d'un membre est aujourd'hui démontrée au niveau spinal (voir GRILLNER, 1975).

Le déclenchement de l'activité d'un générateur de séquences rythmées ne dépend que d'une action tonigène d'origine centrale. Le réglage de la cadence d'alternance est obtenu simplement par la variation du niveau de cette commande tonigène (codage d'intensité, là encore). L'oscillateur coordonne les divers modules d'innervation réciproque des unités musculo-squelettiques (monoarticulaires) composant le membre. Il exprime ses commandes rythmiques indépendamment de toute rétroaction d'origine périphérique, mais la fonction d'assistance de programme qu'exercent ces boucles régulatrices externes est par ailleurs confirmée.

Les afférences proprioceptives que nous avons vues contribuer, au niveau de l'unité monoarticulaire, à réaliser une forme d'interdépendance fonctionnelle des diverses unités musculaires suivant la logique d'une fonction d'assistance au programme d'innervation réciproque, se distribuent également au niveau de l'ensemble des unités articulaires participant au mouvement du membre, et ceci suivant une organisation conforme à ce que l'on attend d'une fonction d'assistance au programme des activités locomotrices (ECCLES et LUNDBERG, 1958).

La coordination des activités des deux membres symétriques antérieurs et postérieurs puis la coordination du train antérieur et du train postérieur vont relever du même principe d'organisation aux niveaux hiérarchiques supérieurs. La coordination des paires de membres symétriques antérieures et postérieures va déterminer le déphasage des séquences rythmiques et on retrouve à leur niveau l'existence des boucles croisées d'assistance de programme. Le module de déphasage n'est pas encore identifié.

La coordination des séquences du train antérieur et du train postérieur s'exprime dans les diverses figures locomotrices de la marche, du trot et du galop. Le déchiffrement des connexions propriospinales qui assurent l'interdépendance fonctionnelle de ces sous-systèmes est bien avancé.

3.2. LA SÉLECTION DES DIVERSES FIGURES LOCOMOTRICES résulte d'un module de type automate séquentiel, dont nous avons déjà parlé, avec ses fonctions de décision sélectionnant suivant l'intensité de la commande supraspinale les divers programmes de la marche, du trot ou du galop. On retiendra, de ce point de vue, les très belles expériences inaugurées par SHIK et coll. (1966) sur le chat mésencéphalique marchant sur un tapis roulant et que GRILLNER a appliquées aux activités du train postérieur chez le chat spinal. Une des acquisitions majeures de ce domaine concerne l'identification dans le noyau cuneatus au niveau du mésencéphale d'une structure nodale dont la stimulation électrique répétitive déclenche tout le programme séquentiel de l'activité locomotrice coordonnée des quatre membres. Une augmentation de l'intensité de la stimulation de ce centre permet d'accélérer l'exécution du programme et, pour un certain seuil critique, de déclencher le programme de trot puis de galop.

Ces données nouvelles mettent fin à près d'un demi-siècle de controverses sur l'origine centrale ou périphérique des programmes d'action séquentielle de la locomotion.

En conclusion, les interprétations issues de la réflexologie sherringtonienne ont longtemps prévalu pour interpréter l'organisation séquentielle des programmes moteurs comme résultant de la succession ordonnée d'une « chaîne de réflexes » où les réafférences nées de l'accomplissement de chaque phase fournissent les signaux déclencheurs de la phase suivante. L'étude actuelle des activités locomotrices réaffirme avec vigueur l'existence de programmes centraux, précâblés au niveau spinal et contenant tous les éléments de l'organisation spatio-temporelle des activités multiarticulaires avec la répétition rythmique des cycles qui la composent.

La nature centrale de ces programmes ne minimise pas pour autant l'importance des boucles d'assistance qui s'avèrent capables, à elles seules, d'engendrer et d'entretenir une telle activité séquentielle en fournissant l'activité tonigène d'appui nécessaire au démarrage des oscillateurs autorythmiques.

4. — LE CODAGE DES PROGRAMMES D'ACTION.

La présence dans le système nerveux d'un répertoire de programmes précâblés et génétiquement déterminés n'est guère contestée, comme en témoigne l'abondante littérature scientifique que neurophysiologistes et éthologistes ont consacrée à ce problème (EVARTS, 1971).

L'existence d'activités nerveuses « programmées » suppose en fait l'apposition sur le réseau des connectivités neuroniques d'une certaine organisation structurale suffisamment stable pour constituer une « structure de code » susceptible de s'exprimer dans une « fonction de code » (FESSARD, 1970), c'est-à-dire capable d'engendrer les instructions qui vont définir le déroulement séquentiel des activités musculaires qui vont déterminer le programme d'action.

Il semble, en fait, que l'on soit en présence de différentes classes de programmes moteurs se diversifiant par le degré d'autonomie de leur « fonction de code » à l'égard des informations sensorielles et par la plus ou moins grande capacité de remaniement interne de la « structure de code » qui sous-tend cette fonction.

4.1. LE RÔLE DES INFORMATIONS SENSORIELLES. Il peut être recherché au niveau de la libération, de l'élaboration ou de la modulation des programmes moteurs (voir PAILLARD et BEAUBATON, 1976).

4.1.1. *La libération des programmes d'action.* a) Elle peut exiger une stimulation sensorielle adéquate. De nombreux programmes d'activités comportementales sont déclenchables par stimulation électrique de certains « points nodaux » du réseau de

connectivité qui tiennent sous leur dépendance l'organisation spatio-temporelle d'une activité complexe biologiquement significative. Il s'agit de programmes « presse bouton » comme les qualifie FESSARD (1970). Ce point nodal constitue de fait la structure de « lecture » de l'information libératrice du programme d'action. On doit ici s'interroger sur les mécanismes qui président au tri sélectif des informations « signifiantes » et à la relation qui associe l'opération sélective des entrées à la « fonction de code » du programme de sortie.

b) Un problème particulier se trouve posé lorsque l'information libératrice du programme intervient par son *codage spatial*.

Le problème du déclenchement des saccades oculaires offre, de ce point de vue, un excellent modèle. On y trouve le rôle déclencheur d'une information rétinienne codée dans le référentiel rétinocentrique puis, après transcodage sur la matrice de repérage colliculaire, mise en relation avec la matrice de spécification de programmes moteurs, eux-mêmes codés en direction, sens et amplitude selon un principe « presse bouton » tout à fait évident (SCHILLER et STRYKER, 1972).

Mais le problème devient plus complexe pour les mouvements squelettiques. On doit certainement s'interroger sur l'existence d'une classe particulière de programmes moteurs dont le déclenchement et l'organisation coordonnée restent directement liés aux impératifs d'un codage dans l'espace extérieur référencés à une carte spatiale interne. Le support neurobiologique d'une telle carte doit alors être recherché (voir PAILLARD, 1972).

Plusieurs voies nouvelles d'approche des bases neurophysiologiques du codage spatial des trajectoires de mouvement apparaissent dans les travaux modernes. On peut évoquer l'identification récente dans les aires associatives pariétales chez le singe (HYVARINEN et PORANEN, 1974) de neurones impliqués dans l'organisation des mouvements de transport de la main en direction de cibles visuelles situées dans l'espace proche de préhension et de cibles cutanées visuellement repérées sur la surface du corps. MOUNTCASTLE et coll. (1975) introduisent à ce sujet le concept de « fonction de commande » exercée par ces « neurones de projection ». On peut aussi dans la même ligne citer l'intérêt soulevé par les études de la boucle cortico-cérébello-corticale qui démontrent le rôle de la voie dentato-thalamo-corticale dans le contrôle des mouvements coordonnés de l'épaule et du coude (voir MASSION 1972) et la désignent comme une voie d'expression du codage directionnel des déplacements dans l'espace. Ce que ne contredisent pas certains aspects de la pathologie cérébelleuse et les résultats récents de l'expérimentation animale portant sur l'exclusion réversible ou chirurgicale du noyau dentelé (BROOKS, 1975; TROUCHE et coll., 1976).

c) Nous mentionnerons encore une classe de programmes qui voient leur libération dépendre non plus d'une situation signifiante ou d'un objectif spatialement repéré mais d'un « modèle interne » véritable générateur de trajectoires motrices dont la variété peut être surprenante: graphisme, langage, attitudes, danse, expressions corporelles ... etc. Le support neurobiologique de ce « modèle interne » (l'image motrice ou le projet moteur des anciens auteurs) reste conjectural mais sa recherche suscite un intérêt nouveau chez les auteurs modernes (voir PAILLARD, 1972 ; PAILLARD et MASSION, 1974).

4.1.2. *L'élaboration des programmes d'action.* L'intervention des réafférences sensorielles dans l'organisation séquentielle du programme et dans son codage temporel se trouve ici principalement posée.

a) Il est aujourd'hui reconnu que les activités motrices programmées peuvent résulter de propriétés endogènes d'organisation propres au réseau de connections centrales et non directement dépendantes des rétroactions périphériques (BULLOCK, 1961).

On trouvera dans la revue de DE LONG (voir EVARTS, 1971) une intéressante mise au point sur ces problèmes. Les vertébrés offrent, avec les activités respiratoires, locomotrices, déglutitrices, etc., de multiples exemples d'activités rythmiques endogènes.

La recherche du support nerveux de ces générateurs de rythme conduit à identifier de véritables cellules oscillatrices capables de constituer l'horloge de référence de tels rythmes chez les invertébrés. De la même manière, on a suggéré de nombreux modèles de circuits bouclés susceptibles de rendre compte de propriétés analogues chez les mammifères (voir GRILLNER, 1975).

b) Les exemples de programme séquentiel conforme au schéma de la « chaîne de réflexe » ne manquent cependant pas. Les analyses de l'Ethologie moderne offrent, en particulier, de nombreux modèles d'enchaînement d'actes rigoureusement déterminés par la présence, à la date requise, de l'information déclenchante de la séquence suivante. L'interruption de ces informations bloque irrémédiablement le programme en cours (TRUC et GERVET, 1974). Toutefois, l'absence de blocage d'un programme séquentiel par interruption des boucles externes continue de poser le problème d'un codage temporel interne de ces opérations.

c) On peut, à ce sujet, s'interroger sur le rôle fonctionnel des boucles internes (input informed feedback de RUCH, 1951) qui s'alimentent à des niveaux variés du névraxe en dérivant les commandes efférentes sur diverses structures du tronc cérébral et du diencephale pour se reprojeter sur le cortex moteur par les voies transcérébelleuses ou par des circuits plus directs. Si l'anatomie et la physiologie de ces voies commencent à être mieux connues, leur signification fonctionnelle nous échappe encore largement (OSCARSSON, 1970), bien que de nombreuses hypothèses aient été formulées à ce sujet, en particulier en ce qui concerne la boucle cortico-ponto-néocérébello-corticale (voir MASSION, 1973).

Ces boucles peuvent fournir le support de la construction spatio-temporelle d'un programme d'action. Elles continuent de rester fonctionnelles après que l'on a interrompu les entrées sensorielles d'origine périphérique. De telle sorte que le concept de « chaîne de réflexe » peut trouver, au niveau de ces boucles centrales, un support nouveau comme principe explicatif de l'organisation séquentielle des programmes internes.

4.1.3. *La régulation des programmes d'action*, a) Les informations sensorielles interviennent enfin par leurs influences régulatrices sur l'exécution des programmes. De fait, à tous les niveaux de l'organisation systémique des unités neuro-motrices nous retrouvons la coexistence d'un programme central autonome et d'un dispositif d'assistance par boucles régulatrices externes. C'est une telle fonction d'assistance qui apporte à l'exécution du programme sa « flexibilité » c'est-à-dire sa capacité d'ajustement aux variations imprévisibles des circonstances de son accomplissement.

b) Un second aspect de la régulation des programmes d'action concerne le réglage de leur vitesse d'exécution. La vitesse d'exécution du programme est, dans une certaine marge, modifiable sans que soit altérée la configuration spatio-temporelle générale de l'activité. La partition mélodique que constitue le programme est simplement exécutée plus vite ou plus lentement. Certains faits expérimentaux tirés de l'expérimentation animale et humaine tendraient à impliquer le système dentato-thalamique dans ce réglage (voir BROOKS, 1975).

En outre, HASSLER (1966) a rapporté les effets d'accélération des mouvements que l'on obtient par stimulation élective du Vop (ventral oral nucleus en bordure du VL) chez l'Homme, le sujet subissant, avec surprise, l'accélération de ses mouvements ou de son débit verbal.

Nous avons enfin déjà signalé que le centre locomoteur mésencéphalique était susceptible d'un contrôle efficace de la rapidité de marche de l'animal avec les intéressantes variations de pattern liées aux modalités du trot et du galop.

4.2. LA PLASTICITÉ DES PROGRAMMES MOTEURS. Il ne fait guère de doute que les programmes génétiquement câblés dont nous trouvons de nombreux exemples dans l'organisation nerveuse centrale constituent des blocs rigides imprimés dans le plan de câblage du système.

La rigidité d'un tel câblage n'implique pas pour autant la rigidité d'expression du

programme, nous avons déjà exposé, à ce propos, le problème de la flexibilité que confère à l'exécution de ces programmes la présence des circuits d'assistance. Lorsqu'on parle de la « plasticité » d'un programme on sort, en fait, des marges de flexibilité permises par son organisation interne pour poser le problème du remaniement de son plan de câblage (PAILLARD, 1976).

Il s'agit là d'un très vaste problème qui oriente actuellement un nombre considérable de travaux : trois exemples illustreront les voies nouvellement ouvertes dans ce domaine.

4.2.1. *Le processus d'apprentissage et d'élaboration* d'un programme nouveau se trouve limité par le pouvoir que possède le système de commande de remodeler ou de neutraliser les unités fonctionnelles déjà présentes dans le répertoire (PAILLARD, 1960). Les capacités d'apprentissage moteur vont, de ce fait, dépendre étroitement du degré de contrôle que les niveaux supérieurs du système moteur sont susceptibles d'exercer sur la machinerie des programmes génétiquement inscrits dans le plan de câblage du système.

Les faits expérimentaux tirés des expériences de transpositions tendineuses (voir PAILLARD, 1960) et les données nouvelles que nous possédons sur l'organisation du système pyramidal (BROOKS et STONEY, 1971) incitent à s'interroger sur la part que joue le système cortico-spinal dans ce remodelage. Cette part doit être considérée à un double titre: celui de la finesse du pouvoir de contrôle que la commande efférente possède sur les montages spinaux et celui d'une intervention possible des commandes efférentes dans le remodelage des circuits d'assistance sensorielle.

L'emprise des voies cortico-spinales sur le clavier moteur médullaire s'exprime, en particulier, par la présence d'un contrôle monosynaptique direct des motoneurons et des nombreux interneurons intervenant dans les circuits spinaux. L'Homme, dont le système cortico-motoneuronal est spécialement développé, se révèle capable d'exercer un contrôle intentionnel de muscles isolés, en particulier au niveau des segments distaux. Certaines observations récentes démontrent que ce contrôle peut, dans certaines conditions, descendre au niveau de l'unité motrice elle-même.

En outre, le remodelage des programmes câblés du niveau spinal suppose non seulement la réorganisation de circuits de commandes effectrices mais aussi la neutralisation ou la réorganisation des programmes d'assistance anciens et devenus inadéquats.

On reconnaît aujourd'hui les capacités de contrôle que possèdent les voies pyramidales sur les entrées sensorielles, soit par inhibition présynaptique des voies primaires, soit par intervention directe sur les interneurons spinaux, soit encore par action sur les nombreux relais centraux où leurs possibilités de filtrage du flux d'afférences ont été démontrées (voir figure 5). On peut se demander si ces opérations efférentes de présélection des entrées sensorielles, qui préfigurent les modifications sensorielles attendues comme résultat de l'action projetée, ne traduiraient pas, tout à la fois, la mise en place des circuits d'assistance destinés à corriger les erreurs d'exécution du programme prévu et l'expression du « projet d'action » lui-même. Le problème de l'intervention de ces opérations dans le processus initial de libération du programme d'action reste évidemment posé.

4.2.2. *Une seconde voie d'approche* intéressante concerne la propriété de recalibrage adaptatif des programmes d'action telle qu'elle s'exprime dans le phénomène de recoordination des activités visuo-motrices consécutives à une déviation prismatique du champ visuel. Ce champ de travail offre un terrain privilégié d'étude des mécanismes qui président au codage de l'orientation directionnelle des mouvements commandés et guidés par les informations visuelles. Si l'étude de ce phénomène est bien avancée au plan comportemental (voir revue de WELCH, 1974), par contre l'analyse de ses déterminants neurophysiologiques ne fait que commencer. L'importance du rôle structurant des mouvements actifs, lorsqu'on le compare aux effets des mouvements passifs, incite à rechercher l'origine du processus adaptatif dans l'intervention soit de boucles externes alimentées par les informations proprioceptives spécifiquement associées à la mobilisation intentionnelle de l'appareil moteur, soit de boucles internes alimentées par les messages « corollaires » directement dérivés des voies de commande centrale (voir PAILLARD, 1971).

4.2.3. Nous évoquerons, enfin, le large éventail des problèmes posés par le remodelage plastique du réseau des connectivités neuroniques au cours des premières étapes du développement. Ce champ de recherche, jusqu'ici limité aux structures de traitement des informations sensorielles, devrait rapidement tirer profit d'une approche similaire de la plasticité du plan de câblage des programmes moteurs en fonction des expériences motrices initiales de l'organisme.

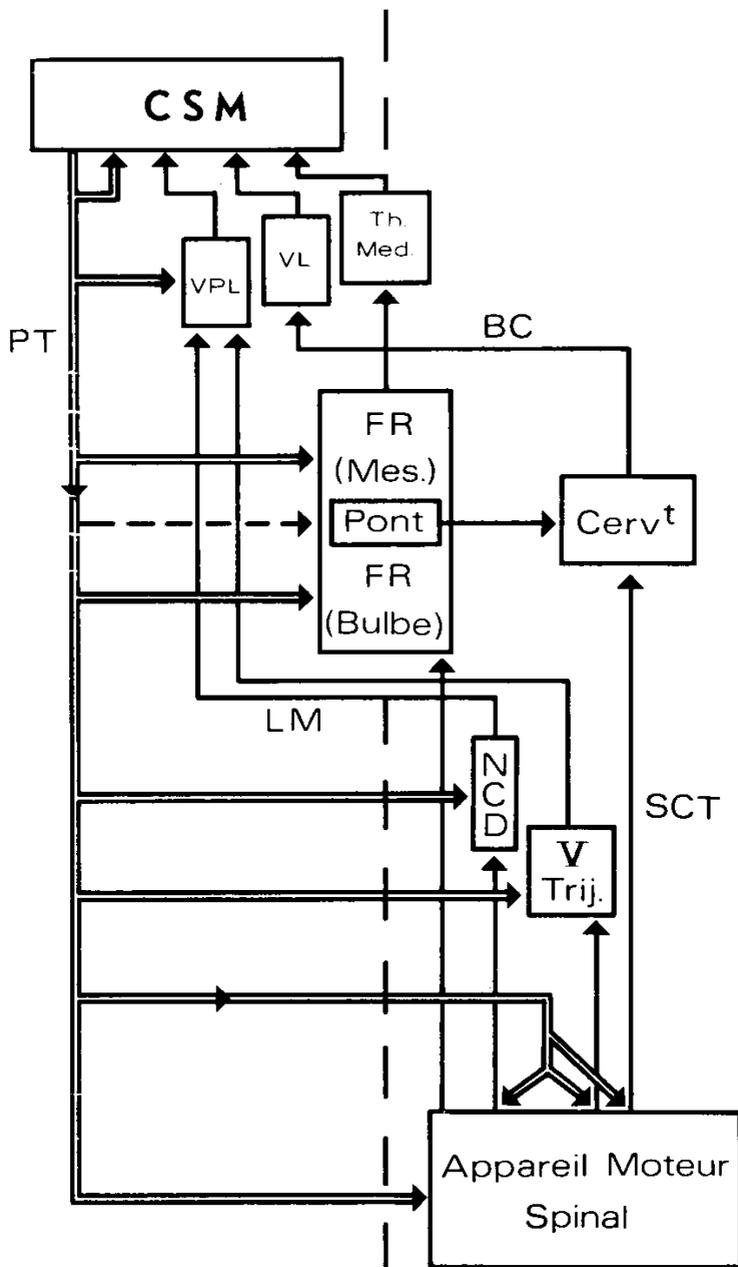


FIG. 5. — Schéma de diverses boucles internes directement alimentées par des collatérales issues des voies corticospinales (PT), issues du cortex sensorimoteur (CSM) (d'après M. WIESENDANGER, 1969).

En conclusion: Plusieurs principes se dégagent d'une étude du codage moteur des programmes d'action.

a) A la conception traditionnelle d'une hiérarchie de boucles réflexes doit se substituer aujourd'hui le principe d'une *organisation modulaire* hiérarchisée. Chaque module

exerce une « fonction de commande » qui s'exprime dans un *certain programme* de mobilisation des unités musculaires. Chaque « fonction de commande » est couplée à une « fonction d'assistance » capable d'assurer au programme une *certaine flexibilité* d'exécution.

b) Il ne semble pas nécessaire d'introduire à ce niveau d'analyse un système de codage des messages nerveux autre que celui d'un code de fréquence à signification de gradation de l'intensité des effets. Ce même support de code suffit à définir par ailleurs la *date*, la pente d'installation et la durée des effets requis.

c) Sans préjuger de la complication d'organisation structurale et fonctionnelle des modules opératoires identifiables aux divers niveaux de l'organisation « systémique » hiérarchisée (WEISS, 1941) qui sous-tend l'expression des comportements moteurs, nous devons considérer comme essentielles la richesse et la rigueur du plan de câblage qui conditionne la spécification et l'adressage correct des instructions émises. De ce fait, la progression de nos connaissances semble requérir l'identification des unités modulaires, le déchiffrement de leur plan de câblage, la compréhension des rapports existant entre le « codage structural » à chaque niveau et la « fonction de transfert » qui opère sur le « codage impulsif » des messages qui y circulent. Elle requiert également l'identification du support et du mode d'intervention des boucles régulatrices internes ou externes qui assistent l'exécution de la « fonction de commande » du module étudié et par suite définissent sa marge de « flexibilité ».

Se trouve enfin posé le problème des possibilités d'insertion de l'unité modulaire dans des unités « systémiques » nouvelles (apprentissage moteur) et celui de la « plasticité » de sa « fonction de commande » par remaniement de son câblage interne.

BIBLIOGRAPHIE

1. ATLAN (H.). L'organisation biologique et la théorie de l'information. *Herman*, éd., Paris, 1972, 300 pp.
2. BROOKS (V. B.). Role of cerebellum and basal ganglia in initiation and control of movements. *J. Canad. Sc. Neurol.*, 1975, 2, 265-277.
3. BROOKS (V. B.) and STONEY (S. D.). Motor mechanisms : the role of the pyramidal system in motor control. *Ann. Rev. Physiol.*, 1971, 33, 337-392.
4. BULLOCK (T. H.). The origins of patterned nervous discharge. *Behaviour*, 1961, 17, 48-59.
5. BURKE (R. E.), LEVINE (D. V.), TSAIRIS (P.) and ZAJAC (F. E.). Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J. Physiol. (Lond.)*, 1973, 234, 723-748.
6. ECCLES (R. M.) and LUNDBERG (A.). Integrative pattern of Ia synaptic actions on motoneurons of bip and knee muscles. *J. Physiol. (Lond.)*, 1958, 144, 271-298.
7. EVARTS (V. E.). Central control of movements. *Neuro. Sc. Res. Progr. Bull.*, 1911, 9, 1-170.
8. FESSARD (A.). Les problèmes du code nerveux. In : MAROIS, M. (Ed.) : *Theoretical physics in biology*, 230-245, *North Holland Publ.*, edit., Amsterdam, 1969 a.
9. FESSARD (A.). Réflexions sur l'impact de l'informatique en Neurophysiologie. *Totus Homo*, 1969 b, 1.
10. FESSARD (A.). Approche neurophysiologique des problèmes de la mémoire. In : *La Mémoire*, Symp. Assoc. Psychol. Scient. de Lgue Frse, P.U.F., éd., Paris, 1970, 59-107.
11. GRILLNER (S.) and UDO (D.). Motor unit activity and stiffness of the contracting muscle fibres in the tonic stretch reflex. *Acta Physiol. Scand.*, 1971, 81, 422-424.
12. GRILLNER (S.). Locomotion in vertebrates : central mechanisms and reflex interaction. *Physiol. Rev.*, 1975, 55, 247-304.
13. HASSLER (R.). Thalamic regulation of muscle tone and the speed of movement. In : PURPURA, D. P., YAHR, M. D. (Eds) : *The thalamus*, New-York Columbia U.P., 1966, 419-438.
14. HAMMOND (P. H.). An experimental study of servo action in human muscular control. Proc. 3, *Inst. Conf. med. Electron.*, Inst. of Elect. Eng., London, 1960, 190-199.
15. HENNEMAN (E.), SOMJEN (G.) and CARPENTER (D. O.). Functional significance of the size in spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.*, 1965, 28, 560-580.
16. HUGON (M.) et PAILLARD (J.). Régulations proprioceptives et activités musculaires de locomotion IV^e Int. Congr. Physic. Med. *Excerpta Med. int. Congr.* Série n° 107, 1964, 418-424.
17. HYVARINEN (J.) and PORANEN (A.). Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys. *Brain*, 1974, 97, 673-692.

18. KOEZE (T. H.), PHILLIPS (C. G.) and SHERIDAN (J. D.). Threshold of cortical activation of muscle spindle and α motoneurons of the baboons hand. *J. Physiol. (Lond.)*, 1968, 195, 419-449.
19. LESTIENNE (F.). Programme moteur et mécanismes de l'arrêt d'un mouvement monoarticulaire. Thèse Faculté des Sciences, Lille, 1974, 200 pp.
20. LLOYD (D. P. C.). Integrative pattern of excitation and inhibition in two-neuron reflex arcs. *J. Neurophysiol.*, 1946, 9, 439-444.
21. LUNDBERG (A.). Supraspinal control of transmission in reflex paths to motoneurons and primary afferents. In : ECCLES, J. C., SCHADE, J. P. (Eds) : *Physiology of spinal cord*, vol. 12, *Progress in Brain Research*, 197-219, Elsevier, edit., Amsterdam, 1964.
22. MASSION (J.). Intervention des voies cérébello-corticales et cortico-cérébelleuses dans l'organisation et la régulation du mouvement. *J. Physiol. (Paris)*, 1973, 67, 117A-170A.
23. MASSION (J.). Le mouvement et son organisation centrale. *Arch. ital. Biol.*, 1973, 111, 481-492.
24. MATTHEWS (P. B. C.). Mammalian muscle receptors and their central actions. *Arnold*, edit., London, 1972, 630p.
25. MERTON (P. A.). Speculations on the servo control of movement. In : *The spinal cord*, Ciba Found. Symp., Little Brown, edit., Boston, 1953, 247-260.
26. MOUNTCASTLE (V. B.), LYNCH (J. C.), GEORGOPOULOS (A.), SAKATA (H.) and ACUNA (C.). Posterior parietal association cortex of the monkey : command functions for opérations within extrapersonal space. *J. Neurophysiol.*, 1975, 38, 871-908.
27. OSCARSSON (O.). Functional organization of spino cerebellar paths. In : IGGO, A. (Ed) : *Handbook of sensory Physiology*, vol II, *Somato sensory System*, Springer, edit., Berlin, 1970, 121-127.
28. PAILLARD (J.). The patterning of skilled movements. In : *Handbook of Physiology*, section I, *Neurophysiology*, 1960, vol. III, 67, 1679-1708.
29. PAILLARD (J.). Les déterminants moteurs de l'organisation spatiale. *Cahiers de Psychol.*, 1971, 14, 261-316.
30. PAILLARD (J.). Le traitement des informations spatiales. In : *De l'espace corporel à l'espace écologique*, Symp. Assoc. Psychol. Scient. de Lgue Frsè, P.U.F., edit., Paris, 1974, 7-54.
31. PAILLARD (J.). Réflexions sur l'usage du concept de plasticité en Neurobiologie. *J. Psychol. Norm. Pathol.*, 1976, 1, 33-47.
32. PAILLARD (J.) et MASSION (J.). Comportement moteur et activités nerveuses programmées. Colloque CNRS n° 226. *Brain Res.*, 1974, 71, 189-575.
33. PERKEL (D. H.) and BULLOCK (T. H.). Neural coding. *Neurosc. Res. Progr. Bull.*, 1968, 6, 221-348.
34. POULIQUEN (R.) et RICHALET (J.). Analyse d'une épreuve de maintien postural. *J. Physiol. (Paris)*, 1968, 60, 261-273.
35. RUCH (T. C.). Motor Systems. In : STEVENS, S. S. (Ed.) : *Handbook of Experimental Psychology*, 154-208, *Wiley and S.*, edit., New York, 1951.
36. SCHILLER (P. H.). The discharge characteristics of single units in the oculomotor and abducens nuclei of the unanesthetized monkey. *Exp. Brain Res.*, 1970, 10, 347-362.
37. SCHILLER (P. H.) and STRYKER (M.). Single unit recording and stimulation in superior colliculus of the alert rhesus monkey. *J. Neurophysiol.*, 1972, 35, 915-924.
38. SHIK (M. L.), SEVERIN (F. V.) and ORLOVSKY (G. N.). Control of walking and running by means of electrical stimulation of the midbrain. *Biofizika*, 1966, 11, 756-765 (English transl.).
39. STARK (L.). Neurological control Systems studies. In : *Bioengineering*, Plenum Press, edit., New York, 1968, 428 p.
40. STEIN (R. B.). Peripheral control of movement. *Physiol. Rev.*, 1974, 54, 215-243.
41. TARDIEU (C.), TABARY (J. C.) et TARDIEU (G.). Étude mécanique et électromyographique de réponses à différentes perturbations de maintien postural. *J. Physiol. (Paris)*, 1968, 60, 243-259.
42. TERZUOLO (C. A.) and VIVIANI (P.). Parameters of motion and EMG activities during some single motor tasks in normal subject and cerebellar patients. In : COOPER, S., RIKLAN, N., SNIDER R. (Eds) *The cerebellum, epilepsy and behavior*, Plenum Press, edit., New York, 1974, 173-215.
43. TROUCHE (E.), BEAUBATON (D.) et GRANGETTO (A.). Effet du blocage réversible par refroidissement du noyau dentelé sur une performance visuo-motrice chez le babouin. Résultats préliminaires. *J. Physiol.*, 1976 (sous presse).
44. TRUC (C.) et GERVET (J.). Influence de la réactivité de la proie sur le comportement de piqûre chez un Sphévide chasseur de chenilles *Noctuidae* : l'Ammophile *Podalonia Hirsuta* Scopoli. Hypothèses sur le mécanisme de l'enchaînement des actes au cours d'un complexe instinctif. *Z. Tierpsychol.*, 1974, 34, 70-97.
45. VALLBO (A. B.). Discharge patterns in human muscle spindle afferents during somatic contraction. *Acta Physiol. Scand.*, 1970, 80, 552-566.
46. WEISS (P.). Self-differentiation of the basic patterns of coordination. *Comp. Psychol. Monog.*, 1941, 17, 1-96.
47. WELCH (R. B.). Research on adaptation to rearranged vision : 1966-1974. *Perception*, 1974, 3, 367-392.
48. WIESENDANGER (M.). The pyramidal tract. Recent investigations on its morphology and function. *Ergebn. Physiol., Rev. Physiol.*, 1969, 61, 71-136.