

Le pilotage du moteur musculaire

*La contribution des neurosciences
à l'étude des activités physiques et sportives*

par **Jacques PAILLARD**

Professeur à l'Université d'Aix-Marseille

Ce premier séminaire de neurobiologie des comportements moteurs organisé dans le cadre de l'I.N.S.E.P. est un événement qu'il faut saluer. J'aimerais, avant toute chose, en souligner l'importance et l'originalité au double titre de sa forme et de son contenu.

S'agissant tout d'abord de sa forme : celle que ses promoteurs ont souhaité lui donner ne manquera pas d'apparaître, dès l'abord, comme un pari ambitieux. Les difficultés du dialogue entre l'homme de laboratoire et celui de terrain, entre le fondamentaliste et le praticien sont bien connues. Elles ne sont pas spécifiques à votre domaine et tous les secteurs de la recherche scientifique les rencontrent au même titre. Les exigences de rigueur de l'analyse expérimentale imposent toujours, quel qu'en soit le domaine, des restrictions et des contraintes qui apparaîtront généralement comme un appauvrissement, voire une dénaturation des réalités que rencontre l'ingénieur ou l'éducateur sur le terrain de sa pratique. Aussi, les «surfaces de dialogue» ne sont-elles pas si faciles à circonscrire tant reste grande la distance qui sépare les deux protagonistes, s'agissant en particulier des informations dont chacun dispose sur les connaissances de l'autre.

Contribuer à réduire cette distance peut, sans doute, constituer le premier objectif accessible d'un tel séminaire. Mais ses organisateurs, je crois le comprendre, aspirent à beaucoup plus encore. Accepter de voir ses modèles théoriques interpellés ou contestés par le praticien est un exercice auquel le fondamentaliste ne se prête qu'avec réticence.

Consentir à voir ses pratiques empiriques contestées ou invalidées par l'homme en blouse blanche n'est pas une attitude facile à assumer chez l'homme de terrain. Chacun campe sur ses positions avec la certitude, probablement fondée, de ne pas parler le même langage ou, tout au moins, de décrire sous les mêmes mots des réalités différentes. Combiner la formation du chercheur et l'expérience du praticien en une seule personne constitue sans doute la solution idéale mais utopique d'un tel problème. Par contre, associer le fondamentaliste et le praticien dans une recherche commune sur le terrain constitue l'issue la plus accessible. En se donnant pour objectif la prospection de nouvelles voies d'approche des conditions de la performance sportive et la formulation, sur ce terrain, de problèmes susceptibles d'une investigation scientifique, ce séminaire devrait contribuer à nous rapprocher des objectifs théoriques qu'il ambitionne d'atteindre.

S'agissant maintenant de son contenu : la matière proposée à la réflexion des participants, à savoir *la contribution des neurosciences à l'étude des comportements moteurs*, me paraît ouvrir un vaste champ de voies d'approches nouvelles ou, en tout cas, encore largement inexplorées, des problèmes que pose l'analyse du geste sportif et de l'éducation physique en général.

Que l'intérêt majeur se soit porté jusqu'ici, s'agissant du rendement de la machine motrice, sur les déterminants bio-énergétiques et bio-mécaniques de son fonctionnement, n'est pas pour surprendre. Il s'agit bien là de préoccupations basales pour une ingénierie du moteur biologique. Mais nous ne pouvons ignorer que les performances de ce moteur vont dépendre aussi de la qualité de son pilotage. Nous savons bien que la même voiture, aussi puissant que soit son moteur et aussi finement réglé soit-il, peut avoir des performances très variables suivant les capacités de son conducteur. Nous savons aussi que les besoins énergétiques du pilote sont pratiquement négligeables en regard de ceux de la voiture. S'intéresser au support nerveux des commandes motrices, aux conditions qui en favorisent ou qui en dégradent l'exécution et la coordination c'est donc prendre en compte, à côté des contraintes bio-énergétiques et bio-mécaniques qui en limitent le rendement, les contraintes bio-informationnelles qu'imposent aux machines biologiques la structure et les modes de fonctionnement de leur système nerveux (Paillard, 1977).

L'approche neurophysiologique des contrôles moteurs trouve son articulation naturelle avec les approches métaboliques et bio-mécaniques du fonctionnement musculaire comme avec celles, biochimiques, du niveau neuronique. Elle appelle en outre, et tout aussi naturellement, une articulation avec les approches psychologiques dans leurs dimensions cognitive et affective. Et c'est bien, en effet, l'objectif que se fixe une approche psychobiologique de l'acte moteur intégré (Paillard, 1980)

Le terrain des activités sportives apparaîtra ici comme privilégié. Peu de champs d'application offrent en effet à l'expérimentation des situations aussi standardisées et des performances aussi bien codifiées dans leurs règles d'exécution et d'évaluation. C'est un terrain d'expérience que les neurosciences ne devraient pas tarder à investir pour leur plus grand profit et pour celui des sciences de l'activité physique.

Les différents thèmes spécifiques qui seront abordés au cours de ce cycle de conférences contribueront, je l'espère, à illustrer ce point de vue. De ce fait, cet exposé introductif entend rester à un niveau plus général. Il s'efforcera de repérer, dans le grand courant des idées et des recherches actuelles sur la neurobiologie et la psychophysiologie des contrôles moteurs, quelques-unes des lignes de force susceptibles de recadrer nos perspectives d'approche de la performance motrice humaine.

S'agissant des fonctions de pilotage du moteur musculaire, un premier point doit retenir notre attention : celui des ressources exceptionnelles du module de commande d'un muscle pris isolément qui peut être considéré comme un *servo-moteur assisté* capable de changer automatiquement de régime suivant les exigences de la commande et les contraintes mécaniques que rencontre son fonctionnement.

LE MUSCLE COMME ÉLÉMENT D'UNE UNITÉ SERVO-MOTRICE

□ DES COMPOSANTS MULTIPLES

Le moteur musculaire, nous le savons, est commandé par impulsions. Chaque unité motrice répond à une impulsion du message nerveux de commande en produisant un quantum de force. Ce générateur élémentaire va dépendre, dans ses caractéristiques intensives et temporelles, du type d'unité motrice considérée.

On reconnaît aujourd'hui aux muscles squelettiques un équipement composé de deux types extrêmes d'unités : les unes rapides, puissantes et fatigables; les autres lentes, faibles et résistantes à la fatigue; un troisième type de caractéristiques intermédiaires complète cet équipement (Burke et coll., 1973) (figure 1). Ces trois types d'unités motrices sont commandés, dans le noyau moteur du muscle, par des motoneurones de tailles différentes dont le seuil d'excitabilité est d'autant plus élevé que leur taille est plus grande. Les axones moteurs qui en émanent se répartissent suivant la grandeur de leur diamètre et, par suite, suivant leur vitesse de conduction (figure 1).

La proportion respective de ces divers types d'unités motrices est variable suivant les muscles. Elle l'est aussi, pour un même muscle, suivant les individus. Cette variabilité intra et inter-individuelle dépend de facteurs génétiques (Costill et coll., 1976) et de l'état

d'entraînement. Les effets de l'entraînement interviendraient principalement sur les caractéristiques myocontractiles des unités de type intermédiaire.

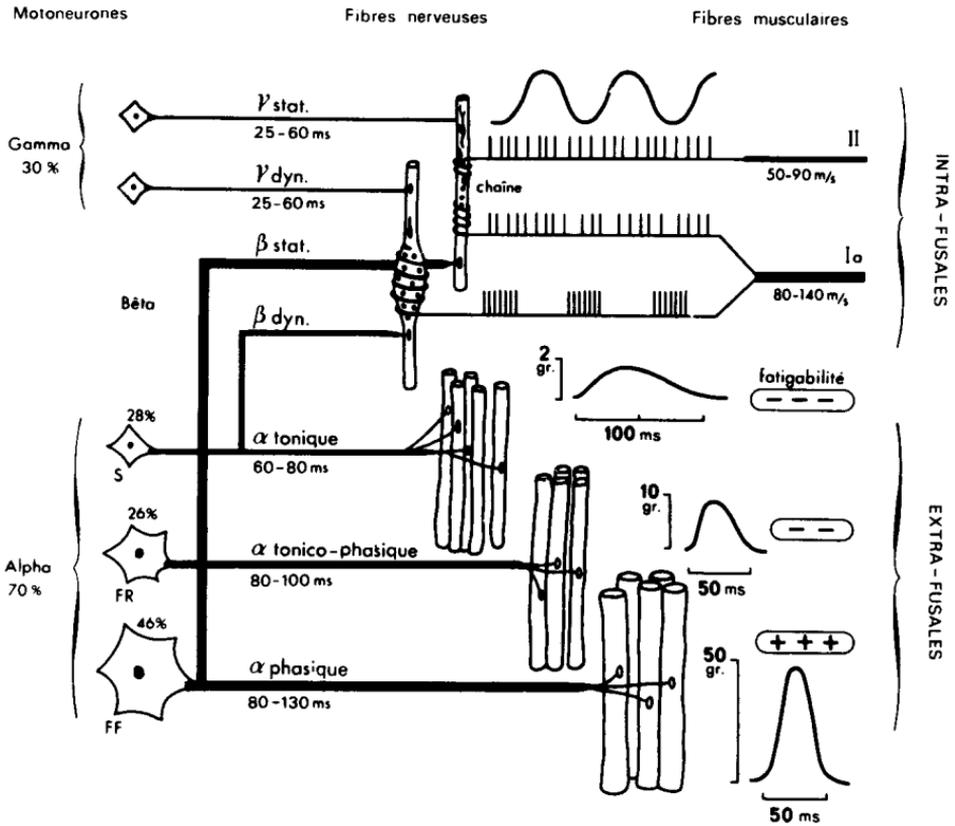


Figure 1 — Divers types de motoneurons alpha et gamma composent le noyau moteur du muscle. Les pourcentages et les vitesses de conduction indiqués correspondent aux effectifs et mesures recueillies dans le muscle soléaire du chat. Les lettres S, FR, FF, correspondent respectivement à la nomenclature : slow, fast-resistant et fast-fatigable. Les caractéristiques de contraction et de fatigabilité des divers types de fibres musculaires extrafusales sont tirées du travail de Burke et coll. (1973) sur le soléaire « à chaîne » et « à sac », en réponse à un étirement sinusoidal du muscle, est schématisée d'après les résultats de Matthews (1972). On notera la réponse phasique des messages en provenance de la fibre à sac innervée par le gamma dynamique et la réponse tonique de ceux provenant de la fibre à chaîne innervée par le gamma statique. La distribution des fibres bêta statiques, respectivement sur les fibres à sac et les fibres à chaîne, est schématisée d'après les données de Laporte et coll. (1981).

□ UNE PÉDALE D'ACCÉLÉRATEUR

La contraction du muscle résulte de la commande nerveuse de l'unité servomotrice. Les signaux de commande se distribuent de façon homogène sur l'ensemble des motoneurones du module de contrôle. Une simple variation d'intensité de la commande, par changement de la fréquence des impulsions et du recrutement du nombre de lignes actives, entraînera la mise en jeu échelonnée d'unités motrices de plus en plus puissantes par recrutement des motoneurones de taille de plus en plus grosse, donc de seuil d'excitabilité de plus en plus élevé (Loi de Henneman, 1975). Ainsi, selon la mobilisation d'une pédale d'accélérateur qui peut être abaissée plus ou moins loin et plus ou moins vite, le générateur de force répondra en conséquence (figure 2).

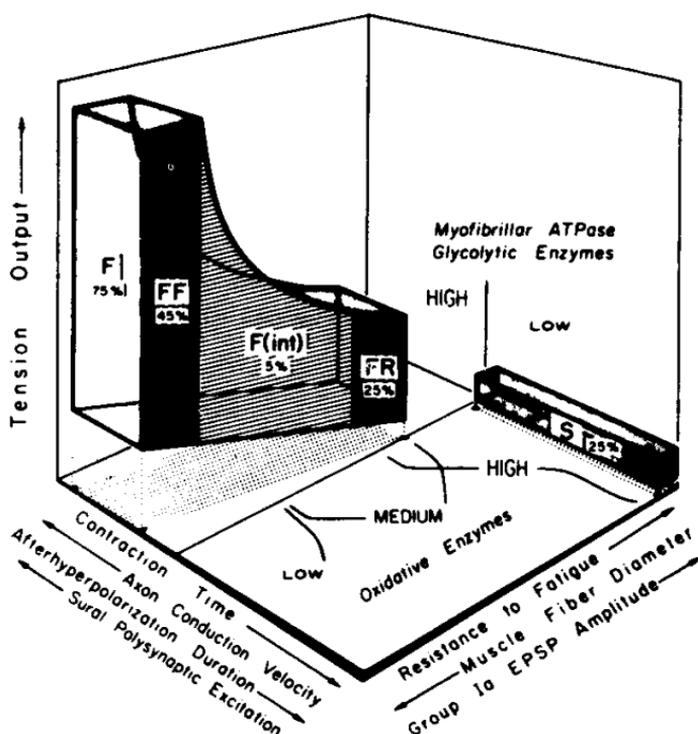


Figure 2 — Représentation, d'après Burke (1980), des divers types de motoneurones composant le noyau moteur.

— FF : (fast-fatigable) rapide et fatigable; FR (fast-resistant) rapide et résistante à la fatigue; S (slow) lente (en fonction de leurs caractéristiques).

— Force engendrée (en ordonnée).

— Temps de contraction; vitesse de conduction; durée du potentiel retardé d'hyperpolarisation; sensibilité aux afférences polysynaptiques engendrées par stimulation du nerf sural (sur l'axe longitudinal à gauche de la figure).

— Résistance à la fatigue; diamètres des fibres musculaires; amplitude du potentiel postsynaptique d'excitation en réponse à une stimulation des afférences du groupe Ia (sur l'axe longitudinal à droite de la figure).

On connaît aujourd'hui l'extrême subtilité du travail de ce bio-générateur de force qui dispose d'une pluralité de circuits d'asservissement lui permettant de linéariser ses valeurs de sortie en dépit des facteurs endogènes et exogènes qui affectent l'impédance mécanique de ses éléments constituants. On parle désormais de *servo-moteur* pour désigner l'unité fonctionnelle que constituent un muscle, son module de commande et le riche équipement des transducteurs mécaniques intramusculaires (fuseaux neuromusculaires, récepteurs tendineux) qui alimentent ses circuits d'autorégulation (J. Paillard, 1980).

□ UN EMBRAYAGE AUTOMATIQUE

Si la métaphore de la «*pédale d'accélérateur*» décrit assez bien la simplicité du contrôle intensif que doit exercer la commande centrale sur le moteur musculaire, celle du «*changement de vitesse automatique*» peut aussi traduire l'existence de différents régimes de travail du servo-moteur. L'embrayage sur ces régimes va résulter à la fois de la vitesse d'exécution requise pour le mouvement commandé et de la résistance externe qu'il doit vaincre. C'est ainsi que l'on reconnaît aujourd'hui deux régimes de sollicitation du moteur musculaire : progressif et impulsif.

- **Dans le mode progressif** (ou incrémentiel), l'activité contractile soutient continûment le mouvement durant toute sa trajectoire intensive (isométrique) ou extensive (isotonique) (activité en rampe de Kornhüber, 1971). Cette activité traduit la pente de recrutement des unités du noyau moteur (appui progressif sur la pédale d'accélérateur). Les contrôles de la pente de la rampe, soit $dF : dt$, et de la durée d'application de la commande permettront un réglage précis de la distance parcourue (figure 3). Pour un certain seuil de vitesse, toutefois, l'énergie cinétique du segment déplacé n'est plus absorbée par les forces résistantes qui résultent des frictions articulaires et de l'étirement passif de la musculature antagoniste. Un freinage actif devient alors nécessaire. Ici intervient un changement de régime du moteur et une commutation de la commande dans le mode impulsif.

- **Le mode impulsif** (ou balistique) va tirer parti de la masse inertielle du segment déplacé. Il opère par sollicitation brusque et massive de l'ensemble des motoneurons du noyau moteur. Les signaux de commande vont parvenir au muscle à l'intérieur d'une fenêtre temporelle étroite de durée fixe (100ms) (figure 3). Compte tenu de l'étalement des vitesses de conduction dans les axones moteurs de diamètres différents, la largeur de cette fenêtre serait compatible avec l'hypothèse d'un barrage inhibiteur des circuits rétroactifs de Renshaw résultant de l'activation quasi-synchrone de la population des motoneurons. La commande centrale, là encore, par simple réglage intensif (appui brusque mais à profondeur variable sur la pédale d'accélération) serait dispensée des contraintes du calibrage

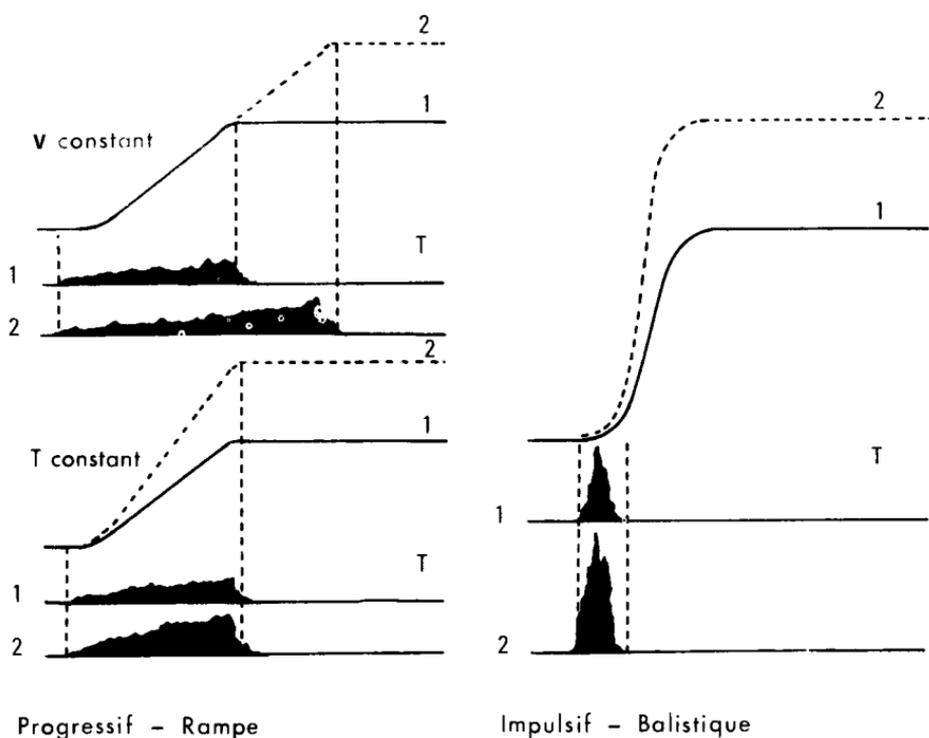


Figure 3 — Schématisation des deux modalités de travail, progressive et impulsive, du noyau moteur. La contraction en rampe peut atteindre une amplitude de mouvement donnée : soit en opérant à vitesse constante (constance de la pente de recrutement de l'EMG) et à durée variable (figure du haut); soit à durée stable mais à vitesse variable (figure du bas).

Le mouvement balistique est déclenché par une bouffée EMG brève (100ms) dont l'amplitude détermine la vitesse maximale du mouvement et, par suite, l'amplitude du mouvement dans les conditions d'un freinage purement passif.

temporel de la fenêtre de distribution des messages. La densité des impulsions qui composent ce train de messages bref (l'activité des motoneurons de grande taille joue évidemment ici un rôle important) va spécifier l'accélération initiale de la masse inertielle. Cette masse est alors projetée sur une trajectoire balistique qui, après avoir atteint une vitesse maximale, va se trouver freinée par les forces résistantes passives et actives (figure 4). L'intervention de ces dernières dans le réglage de la distance parcourue permet de distinguer deux paliers de vitesse : le premier reste compatible avec une utilisation économique des seules forces passives; l'autre exige, lorsqu'une plus grande rapidité d'exécution est requise, un freinage qui est également automatique.

Il est déclenché, à partir d'un seuil critique, par l'intensité du signal de commande lui-même. L'intervention des boucles cérébelleuses dans cette régulation est aujourd'hui démontrée (voir Massion et Sasaki, 1979).

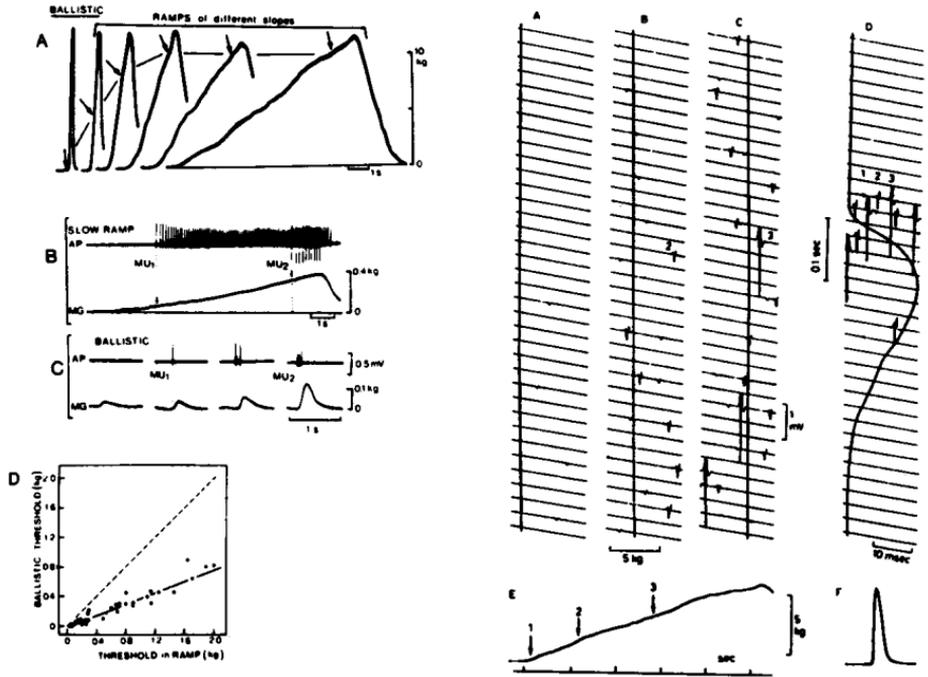


Figure 4 — Modalités de recrutement des unités motrices dans un mouvement balistique et dans un mouvement en rampe d'après Desmedt (1980).

A — Passage du régime en rampe au régime balistique dans le muscle tibial antérieur chez l'homme pour atteindre à vitesse variable un palier de force de 10kg.

B — Recrutement des unités motrices (MU1 et MU2) et potentiel d'action (AP) au cours d'un mouvement en rampe atteignant 0,4kg de force dans le muscle interosseux dorsal du pouce chez l'homme.

C — Recrutement de ces mêmes unités motrices pour diverses contractions balistiques de force variable.

D — Relation entre le seuil de force (en kg) pour le recrutement de 50 unités motrices de muscle interosseux dorsal au cours d'une contraction en rampe (abscisses) et balistique (ordonnées).

Schéma de droite : d'après Desmedt et Godaux (1977). Ordre de recrutement de diverses unités du muscle interosseux dorsal du pouce chez l'homme au cours d'un mouvement en rampe (ABC) et d'un mouvement balistique (D). On remarquera que l'ordre de recrutement 1, 2 et 3 de trois unités motrices, repérées d'après leur amplitude, est préservé dans les deux modalités de travail du noyau moteur.

□ L'INTERVENTION DES CIRCUITS DE SERVO-ASSISTANCE

Ces deux régimes de travail du moteur musculaire, qui semblent relever de deux modalités différentes de son pilotage, se distinguent, en outre, par le degré d'assistance que chacun requiert de la part des rétroactions proprioceptives.

Alors que la commande en rampe peut faire l'objet d'une assistance continue pendant le cours de son exécution (feedback), la commande balistique, du fait de sa brièveté et du délai d'intervention des boucles rétroactives, ne peut bénéficier de l'assistance proprioceptive. Elle va pratiquement travailler en *boucle ouverte* (feedforward).

La plage d'intervention des boucles proprioceptives va, en outre, varier suivant la tension de travail du muscle. Deux régimes ont été identifiés suivant le niveau de tension auquel le générateur de force travaille :

- **Un régime «basse tension».** On admet aujourd'hui que la mise en jeu additive des divers types d'unités motrices engage, suivant les comportements moteurs, une fraction plus ou moins grande du contingent de ses unités (figure 5). On reconnaît aussi que l'intervention des boucles fusoriales (compensation de charge) n'est efficace que dans une marge de tension inférieure à 15% de la tension maximale. Cette marge intéresse d'ailleurs la plupart des activités posturales antigravitaires et des mouvements habituels de faible amplitude.

- **Un régime «haute tension».** La reconnaissance récente des contrôles de raideur du ressort musculaire vient d'ouvrir un chapitre nouveau de la physiologie du mouvement. Le moteur musculaire apparaît ici comme assimilable à un ressort de raideur variable (force de rappel) capable d'assurer une part importante (estimée à 40% dans les activités locomotrices par exemple : Grillner et Udo, 1971) des opérations de compensation de charge que l'on attribuait jusqu'ici exclusivement aux rétroactions du réflexe myotatique.

Selon Houk (1979) le jeu combiné des rétroactions fusoriales et golgiennes (récepteurs tendineux) contribuerait à une linéarisation de la courbe tension-longueur du muscle dont *la raideur* serait ainsi maintenue constante quelle que soit la longueur du muscle, au moins dans la marge de *tension supérieure à 15% de la tension maximale*.

Le succès que rencontre actuellement *le modèle de masses élastiques* (Spring mass model, Gelfand et coll., 1971), s'il permet d'augurer une intéressante convergence des approches bio-mécaniques et neuro-informationnelles, ne doit pas pour autant conduire, comme certains le suggèrent (Scott-Kelso et coll., 1980), à exclure la validité explicative des modèles cybernétiques et à dénier tout rôle aux régulations proprioceptives.

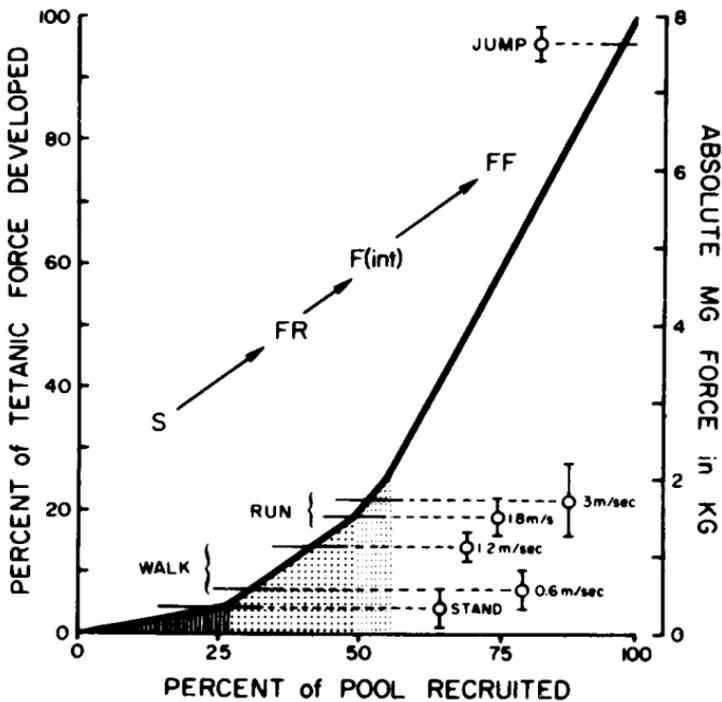


Figure 5 — Modèle de recrutement des unités motrices commandant le muscle gastrocnémien médian du chat. En trait plein la courbe cumulative de force engendrée par la mise en jeu progressive des unités toniques lentes (S), tonico-phasiques rapides mais résistantes à la fatigue (FR) et des unités phasiques fatigables (FF) (voir figure 2). L'échelle en ordonnées est graduée en fonction de la tension maximale (8kg) obtenue par stimulation tétnanique. Les niveaux de force développés durant la station, la marche, la course à diverses vitesses et le saut ont été mesurés à l'aide d'une jauge de contrainte chroniquement implantée sur le tendon du muscle (Burke, 1980).

□ LA SIGNIFICATION DES CONTRÔLES GAMMA

Il serait, en effet, peu raisonnable, dans la perspective du «Spring mass model», de considérer l'extrême subtilité d'organisation du système moteur de fibres gamma qui contrôle le fuseau neuromusculaire comme un luxe sans utilité réelle pour le fonctionnement du moteur musculaire.

Sans doute, le rôle fonctionnel des contrôles «gamma» dans la régulation du mouvement, malgré d'importantes clarifications (J. Paillard, 1976a; 1980), n'est-il pas encore pleinement compris. Mais on retiendra, pour notre propos, l'importante précision apportée récemment (Laporte et coll., 1981) par l'étude de l'innervation dite «bêta» du fuseau neuromusculaire (collatérale des axones moteurs innervant à la fois les fibres extra et intra-fusales). Elle révèle le couplage des motoneurones

de petite taille (toniques) à une innervation bêta dynamique du fuseau et ceux de grande taille (phasiques) à une innervation bêta statique (figure 1).

Le gamma dynamique du fuseau est connu comme favorisant la détection des changements d'état du système (signaux de vitesse et d'accélération) avec une extrême sensibilité aux faibles étirements. Son couplage aux contingents des motoneurons alpha toniques laisse supposer son intervention dominante dans les activités de stabilisation posturale et les mouvements fins.

Pour sa part, le gamma statique, qui favorise l'émission des signaux concernant *l'état de longueur* du muscle, pourrait intervenir dans la régulation de mouvement de grande ampleur en association avec les signaux de tension des récepteurs tendineux.

□ EN CONCLUSION

Nous retiendrons de ce premier point la finesse d'organisation du générateur de force musculaire. Il offre aux commandes centrales le service d'un véritable *moteur servo-assisté* à «changement de vitesse automatique» capable de gérer ses ressources contractiles en fonction des exigences intensives (vitesse-tension) et extensives (distance-durée) de la commande et des contraintes mécaniques endogènes et exogènes que rencontre son fonctionnement.

La reconnaissance d'une pluralité de régimes de fonctionnement du moteur musculaire permet d'individualiser à faible vitesse et pour les petits déplacements un régime «basse-tension» où s'effectuent la plupart des activités posturales qui accompagnent nos comportements habituels et les mouvements fins. Ces activités bénéficient donc normalement pour leur flexibilité de l'assistance des régulations proprioceptives. Le régime «haute-tension», pour sa part, fait intervenir le contingent des générateurs puissants mais hautement fatigables qui composent le module de commande et, selon la loi générale de «moindre coût énergétique» (qui régit toute l'organisation de la machine biologique), il tend à favoriser une utilisation optimale des forces passives du système.

Le pilotage se limite, dans tous les cas, à la modulation en intensité et en durée d'un simple signal de commande (la pression sur la pédale d'accélérateur).

LE PROGRAMME CÂBLÉ COMME ÉLÉMENT D'UNE UNITÉ SYNERGISTIQUE SERVO-ASSISTÉE

Nos mouvements résultent de la mise en jeu coordonnée d'un ensemble d'unités servo-motrices qui exercent leur force sur les leviers articulés du squelette osseux. Le jeu de cette coordination résulte essentiellement

d'un *codage structural d'adresse* inscrit dans le câblage du réseau des connexions neuroniques.

□ LES UNITÉS ÉLÉMENTAIRES DE LA LOGIQUE CÂBLÉE

- A un premier niveau nous trouvons le mouvement mono-articulaire à un degré de liberté ou mouvement de rotation d'un segment sur un axe (articulation du coude ou du genou par exemple). Il suppose l'action coordonnée, autrement dit la *synergie*, d'au moins deux muscles exerçant leurs forces en opposition (muscles antagonistes). Le module de commande de cette *unité synergistique* sera agencé de telle sorte qu'une commande en flexion, par exemple, devra s'accompagner du silence du muscle antagoniste. Cette logique de l'innervation réciproque est directement inscrite dans le plan de câblage des neurones qui composent le module (Paillard, 1976a). On peut parler ici d'une *logique câblée d'innervation réciproque* dont la réalité nous est démontrée par les analyses microphysiologiques et microneuroanatomiques modernes. Ces analyses nous révèlent aussi que cette logique câblée est assistée dans son fonctionnement par le jeu de boucles proprioceptives rétro-actives qui assurent le couplage fonctionnel des deux unités servomotrices de base en une *unité synergistique*.

- Le même principe va se retrouver dans l'organisation des unités synergistiques d'ordre immédiatement supérieur qui vont combiner les contrôles coordonnés de plusieurs degrés de liberté. La synergie de flexion et d'extension d'un membre pluri-articulaire (7 degrés de liberté : 3 degrés pour chacune des deux articulations en rotule de l'épaule et du poignet et 1 degré pour l'articulation en charnière du coude) dispose également d'une logique câblée super-ordonnée à celle des unités synergistiques plus élémentaires avec ses circuits de servo-assistance associés.

- De cette logique d'organisation résulte une extrême simplification de la tâche de pilotage qui, toutefois, ne peut plus se contenter d'une «pédale d'accélérateur» mais suppose aussi un «volant» permettant de diriger l'action dans l'espace.

Au niveau de l'unité élémentaire d'innervation réciproque, deux directions sont mécaniquement possibles : l'extension et la flexion. Le choix de l'une d'entre elles repose fondamentalement sur une opération «d'adressage» de la commande, autrement dit sur une distribution sélective du message de commande sur l'un ou sur l'autre des deux servo-moteurs couplés. Au niveau du membre, c'est la configuration spatio-temporelle des adresses qui détermine sa trajectoire dans l'espace.

Le *codage intensif*, le *codage structural d'adresse* et le *codage temporel* résument, en fait, les exigences fondamentales du codage de la fonction de pilotage du moteur musculaire. La servo-assistance de ces

trois types de codage n'obéit pas aux mêmes finalités fonctionnelles. On peut donc prévoir que cette différence se reflétera dans la logique câblée des modules de commande d'ordre supérieur.

□ LES PROGRAMMES CÂBLÉS FINALISÉS

Les logiques câblées intéressant des programmes moteurs biologiquement signifiants sont de plus en plus nombreuses à être identifiées, notamment dans les structures du tronc cérébral (Paillard, 1976b; Siegel, 1979). Elles imposent la notion de l'existence de blocs fonctionnels rigidement câblés contenant leur code d'adresse interne et leur propre générateur de code temporel de séquences. Ces blocs ne demandent, pour être sollicités par le système de pilotage, qu'un signal intensif correctement adressé sur le réseau de contrôle du module de commande de l'unité synergistique considérée; l'exécution restant confiée à l'automatisme des fonctions d'assistance dont l'unité est dotée.

• Les programmes locomoteurs

Ils constituent actuellement l'un des modèles les mieux étudiés par la neurophysiologie (Grillner, 1975). Ils se décomposent en quatre sous-programmes commandant les activités rythmiques de chacun des quatre membres. Chacun de ces programmes peut s'exécuter sans le secours de ses circuits d'assistance (désafférentation). Il dispose donc d'une logique câblée interne (codage structural d'adresse).

La distribution des signaux proprioceptifs issus d'un muscle sur l'ensemble des noyaux moteurs commandant les muscles impliqués révèle l'existence de connexions conformes à l'assistance d'une séquence rythmique d'extension-flexion du membre (Eccles et Lundberg, 1958). Un oscillateur local assure ici le codage temporel des séquences (Stein, 1978).

Le couplage des oscillateurs locaux des membres supérieurs et celui des membres inférieurs constituent deux sous-unités synergistiques. Le réflexe d'extension croisée de Sherrington (extension de la patte contralatérale provoquée par la flexion réflexe d'un membre) traduit l'existence d'une assistance réflexe à l'exécution de la figure locomotrice.

Les modifications de cadence de la marche vont résulter d'un codage intensif banal fourni par une structure de contrôle localisée dans le mésencéphale (noyau cunéiforme) et dont la simple stimulation électrique artificielle suffit à déclencher le programme locomoteur complet (Shik et coll., 1966). Les variations de fréquence de cette stimulation suffisent à accélérer l'exécution du programme en asservissant les codages temporels de niveaux inférieurs. Là encore, un changement de vitesse automatique permet, pour un certain seuil du codage intensif, d'opérer la commutation du programme de marche à celui de trot puis à celui de galop pour des intensités supérieures. Le saut va représenter ici la modalité balistique du transport du corps. Autrement dit, le pilotage

de la fonction locomotrice exige une simple «pédale d'accélération» au niveau du noyau cunéiforme. L'exécution reste confiée aux automatismes de la cascade des unités synergistiques servo-assistées qui sollicitent, avec l'intensité voulue, et dans l'ordre séquentiel convenable, les servo-moteurs des nombreux muscles impliqués dans cette action complexe. Cette exécution exige aussi un couplage étroit avec les unités synergistiques posturales qui assurent fondamentalement le positionnement antigravitaire du corps, mais aussi son positionnement directionnel (voir Paillard, 1968).

• Les programmes d'orientation directionnelle

Lorsque le programme locomoteur exige d'être orienté (ce qui est généralement le cas) le guidage directionnel du transport du corps sera assuré par l'orientation de la tête. On va retrouver, là encore, des «points nodaux» du système qui tiennent hiérarchiquement sous leur contrôle l'unité synergistique à fonction locomotrice et l'unité synergistique à fonction posturale antigravitaire. Ils procèdent par réglage de la balance tonique des secteurs droit et gauche du corps et dévient la trajectoire locomotrice dans la direction qu'a prise la tête. Ce guidage directionnel est régi par trois opérateurs contrôlant les directions suivant trois axes perpendiculaires (Hess, 1957) : *l'axe vertical* (direction des forces de pesanteur) autour duquel s'opèrent les rotations droite-gauche dans le plan horizontal; *l'axe horizontal* perpendiculaire au précédent dans un plan frontal par rapport à l'axe antéro-postérieur du corps autour duquel s'effectuent le relèvement et l'abaissement de la tête dans le plan sagittal médian; enfin *l'axe longitudinal* du corps lui-même autour duquel on provoque la torsion de la tête et du corps par une stimulation appropriée. Cette remarquable organisation inscrite dans la logique câblée du système nous montre, là encore, que le simple contrôle (par codage intensif) de la configuration des trois paramètres d'orientation directionnelle permet l'orientation de la tête dans toutes les directions d'un espace tridimensionnel euclidien. On notera qu'on retrouve la même logique illustrée de manière caricaturale dans le contrôle des mouvements de l'œil : trois unités synergistiques composées des paires de muscles antagonistes qui assurent les rotations de l'œil dans l'orbite suivant trois axes perpendiculaires (Paillard, 1971). Est-il besoin de rappeler la similitude d'organisation des trois canaux semi-circulaires de l'organe labyrinthique et les connexions directes (circuit disynaptique) qui relie les récepteurs de chacun de ces trois canaux aux modules de commande des trois paires de muscles antagonistes qui gouvernent la motricité oculaire?

Un raisonnement analogue pourrait être fait à propos des programmes posturaux de maintien d'équilibre de la posture érigée du corps qui s'intègrent dans une unité synergistique, elle aussi dotée de sa logique d'adresse câblée et de ses circuits d'assistance (Paillard, 1966b; Gahéry et Massion, 1981) (figure 6).

FEEDFORWARD AND FEEDBACK ADJUSTMENT OF POSTURE

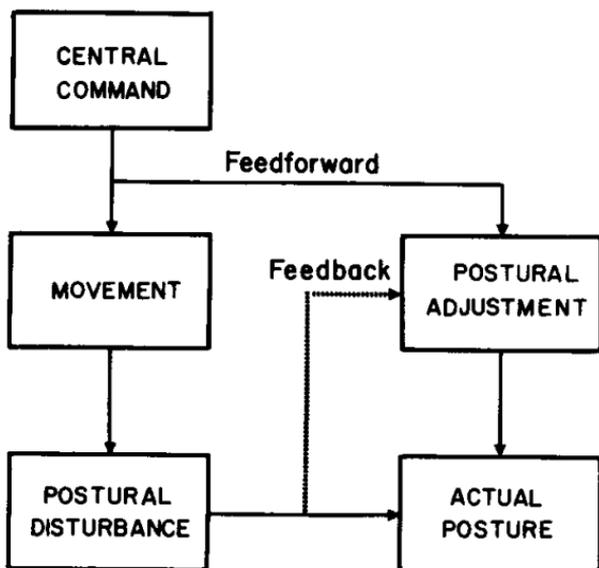


Figure 6 — Schéma de principe de l'association des commandes posturales anticipées (feedforward) et assistées (feedback) au programme d'exécution du mouvement (Gahéry et Massion, 1981).

□ L'INTERVENTION DES CIRCUITS D'ASSISTANCE

La flexibilité d'exécution des programmes câblés repose, le plus souvent, sur une cascade de dispositifs d'assistance dont l'entrée en jeu va dépendre soit de l'ampleur de l'écart à compenser, soit de la rapidité du changement. Les signaux de vitesse d'installation de la perturbation sont généralement cruciaux pour le déclenchement des réactions de rattrapage.

Un modèle très général semble s'appliquer à toutes les opérations de pilotage automatique destinées à atteindre une position finale (définie dans un certain système de référence). Le programme de base tend à amener le système à proximité de la cible dans une zone-cible où il peut être pris en charge par un circuit d'assistance qui assure son positionnement précis sur l'objectif à atteindre (Green, 1972).

• **L'étude de la réaction de pointage** chez l'homme illustre parfaitement le jeu combiné de ces deux mécanismes dans le transport de l'extrémité d'un membre sur une cible visuelle (Paillard et Beaubaton, 1978). Un programme de projection du membre en direction et en distance est déclenché en «feedforward» sur la base des signaux calibrant la localisation de la cible à atteindre. Sa précision n'est qu'approximative ainsi que le révèle la performance en «boucle

ouverte » (sans guidage visuel). En «boucle fermée», cependant, ce programme contribue à amener le membre dans la région de la vision centrale où un feed-back correcteur de l'écart positionnel permet un ajustement final précis. On notera que le programme initial peut bénéficier d'une correction rapide (100ms) de sa trajectoire en vision périphérique basée sur l'intervention du canal de détection du mouvement, alors que le feedback terminal utilise le canal de position de la vision centrale dont les délais d'intervention sont plus longs (200ms) et qui exige, pour opérer, une réduction de la vitesse du mouvement.

• **L'ancrage positionnel de l'œil** sur des cibles visuelles constitue un autre modèle particulièrement étudié de régulation de cette nature. Son analyse démontre, là encore, l'existence de deux circuits fonctionnant en parallèle et en succession.

Le premier est alimenté par des signaux d'origine vestibulaire qui déclenchent un mouvement compensateur de l'œil dans l'orbite lorsque la tête tourne (réflexe oculo-vestibulaire présent dans l'obscurité). Il assure une stabilisation approximative de la direction actuelle du regard et opère dans une bande passante relativement élevée (mouvements rapides de la tête).

Le second est alimenté par un signal visuel de glissement de l'image sur la rétine (réflexe opto-cinétique). Il assure une stabilisation précise de la fovéa sur la cible regardée mais opère dans une bande passante nettement plus basse que celle de l'assistance vestibulaire et demande plus de temps.

□ EN CONCLUSION

L'existence d'une logique câblée d'unités synergistiques hiérarchisées et assemblées en unités de programmes finalisés, dotées des circuits d'assistance correspondants, indique que les valeurs à contrôler par le système de pilotage d'un comportement moteur complexe restent toujours remarquablement simples au regard de la complexité des paramètres contrôlés par les unités systémiques sous-jacentes.

Ces conclusions valent cependant pour autant que l'on s'adresse aux circuits génétiquement précâblés de la machine biologique. Ces derniers représentent des dispositifs préadaptés aux caractéristiques morphologiques de l'espèce considérée qui anticipent les contraintes écologiques de son environnement habituel. Le problème se trouve alors posé de l'écart que peut tolérer le système par rapport aux performances de sa logique câblée pour continuer à fonctionner en pilotage automatique. En d'autres termes, la marge de flexibilité permise par les fonctions d'assistance va définir une limite au-delà de laquelle le pilotage devra faire appel à un niveau supérieur de contrôle et piloter «à vue» en quelque sorte. On débouche ici directement sur le problème des niveaux de contrôle et des apprentissages moteurs.

APPRENTISSAGE MOTEUR ET NIVEAUX DE CONTRÔLE

L'apprentissage d'une nouvelle habileté motrice suppose la programmation, sur le jeu du clavier des unités servo-motrices, d'une mélodie cinétique non initialement inscrite dans la logique câblée du système (Paillard, 1960).

La question principale qui se pose à l'analyse neurobiologique est celle des limites qu'imposé au choix de nouvelles configurations d'activités neuroniques le pouvoir que possède le système de commande de remodeler ou de supprimer celles qui existent déjà dans son répertoire câblé. Il s'agit ici, essentiellement, d'un remaniement des codages d'adresse donc d'une modification structurale de la connectivité du système.

□ LE REMODELAGE DE LA LOGIQUE CÂBLÉE

• Une approche expérimentale : l'inversion chirurgicale des tendons

Un modèle de choix est offert ici par les *expériences de transpositions tendineuses*. Les expériences classiques de Sperry (1945) (cité dans Paillard, 1960) ont montré que le rat, chez lequel on inverse les attaches tendineuses de l'articulation moyenne du membre inférieur, voit son programme locomoteur irréversiblement perturbé. La pauvreté des contrôles pyramidaux sur les secteurs lombaires a pu être invoquée à l'origine de cette insuffisance. Mais là où le rat échoue, le singe réussit apparemment beaucoup mieux et c'est l'homme qui, de ce point de vue, présente les réadaptations les plus rapides et les plus satisfaisantes. Les anciennes observations cliniques de Scherb (1938) (cité dans Paillard, 1960) sur les transpositions tendineuses au niveau du membre inférieur, chez l'homme, montrent la capacité qu'a le sujet de remodeler la logique câblée de l'unité synergistique du membre, au moins lorsqu'il contrôle attentionnellement son action, car les montages primitifs imposent à nouveau leur loi lorsque le sujet s'abandonne aux régulations d'une locomotion automatique. Les résultats observés au niveau des membres supérieurs chez l'homme traduisent généralement une excellente restauration fonctionnelle. C'est ainsi que la transposition du long fléchisseur des doigts, pour pallier la paralysie des muscles radiaux extenseurs du poignet consécutive à des atteintes traumatiques du nerf radial, s'accompagne d'une insertion de ce muscle fléchisseur dans l'unité synergistique de stabilisation du poignet en extension, cette dernière étant indispensable au bon fonctionnement de la griffe digitale.

Ce muscle physiologiquement fléchisseur y assume alors correctement une fonction d'extension. Ce qui suppose un remaniement d'adresse de la commande sur le module terminal d'innervation réciproque. Un tel remaniement n'est possible que grâce à l'existence

de connexions cortico-spinales directes sur les motoneurones (le système cortico-motoneuronal). Cette emprise directe des commandes pyramidales sur les modules de commande des unités servo-motrices leur permet de court-circuiter les contraintes des logiques câblées du niveau spinal qui interviennent normalement dans le jeu des mouvements habituels.

• Le rôle des voies cortico-spinales

Une étude de Heffner et Masterton (1975) faite sur 69 espèces de mammifères et utilisant un indice biométrique de dextérité digitale a montré que cet indice corrèle avec la densité des terminaisons cortico-spinales dans les cornes antérieures de la moelle. Ce qui témoigne du rôle du système pyramidal dans le contrôle direct de la motricité distale. Ce constat, toutefois, ne résume pas le rôle fonctionnel de cette importante voie de contrôle de la motricité (Paillard, 1978). Une très faible partie du contingent de fibres qui le composent (3%) semble impliquée dans le contrôle monosynaptique des motoneurones. La majeure partie des fibres semble intervenir au niveau même de la logique câblée des montages du niveau spinal et du tronc cérébral les désignant comme un instrument de choix pour le remodelage des codages «d'adresse» de ces niveaux. Un important contingent de collatérales semble dévolu aux contrôles des relais de distribution des rétroactions intervenant dans les circuits d'assistance. L'importance de ce système s'accroît dans l'échelle animale corrélativement aux capacités d'acquisition d'habiletés motrices nouvelles (Paillard, 1978).

Un problème important, encore irrésolu, concerne l'automatisation de la performance motrice remodelée. Doit-on supposer que le remodelage structural qui caractérise l'accomplissement d'un acte nouveau, non inscrit dans la logique précâblée des systèmes, s'accompagne d'une stabilisation des connexions nouvelles au niveau même des liaisons synaptiques des niveaux spinaux et mésencéphaliques ou que cette stabilisation intervient en amont des structures pyramidales? La section des pyramides supprime les apprentissages moteurs non compatibles avec la logique câblée mais préserve ceux qui le sont, comme l'ont montré les expériences de Ioffe (1973). Il n'est pas encore démontré qu'un acte nouveau surentraîné et incompatible avec la logique câblée persiste après pyramidotomie. Nous restons tout aussi ignorants des modalités de remaniement des circuits d'assistance, remaniement qui semble indispensable à la constitution d'une nouvelle unité synergistique.

□ LES NIVEAUX DE CONTRÔLE

Quoi qu'il en soit du rôle du système pyramidal dans le remodelage des structures de connectivité du système, deux niveaux de contrôle de ces processus doivent être considérés (figure 7).

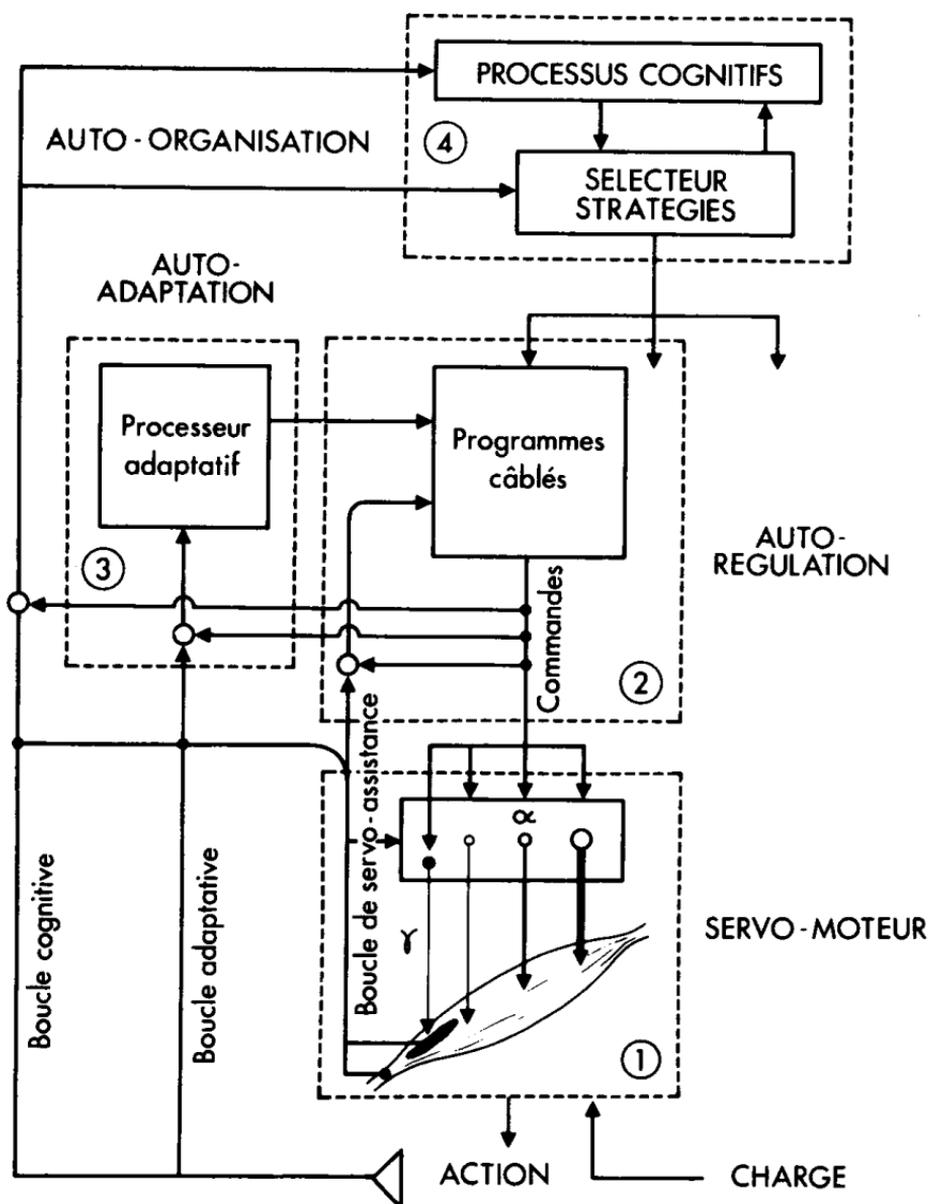


Figure 7 — Représentation schématique des niveaux de contrôle de la performance motrice.

- 1 — Le servo-moteur avec son module de commande et ses boucles de régulation interne.
- 2 — L'auto-régulation des programmes câblés par les boucles de servo-assistance contrôlées par la sortie efférente.
- 3 — L'auto-adaptation qui met en jeu un processeur adaptatif susceptible de modifier la structure interne du programme câblé.
- 4 — L'auto-organisation par les processus cognitifs intervenant dans les contrôles attentionnels de la performance et dans le choix des stratégies (Paillard, 1980).

Le premier relève des activités dites *cognitives* qui se caractérisent, au moins en partie, par la demande attentionnelle qu'elles requièrent pour leur accomplissement. Le second concerne le processus *adaptatif* du niveau sensorimoteur qui opère de manière autonome, sans solliciter le contrôle attentionnel du sujet.

• Le contrôle cognitif de la performance

La distinction entre processus intentionnel et conscient et processus automatique et inconscient, bien qu'intuitivement satisfaisante, manque ici de support opérationnalisable. La notion de *charge attentionnelle*, récemment introduite par les psychologues (Keele, 1973), et dérivée des conceptions *du canal unique à capacité limitée* (Welford, 1967) est probablement susceptible d'une approche neurobiologique plus directe. La naissance récente des «*neurosciences cognitives*» et les espoirs qu'elle nous permet de fonder dans leurs futurs développements (Posner, 1981) ouvrent des perspectives nouvelles pour un rapprochement des approches psychologiques et neurophysiologiques (Paillard, 1980). L'étude des processus adaptatifs du niveau sensorimoteur est, par contre, plus directement à la portée des approches neurobiologiques conventionnelles. Les ressources qu'ils offrent aux opérations de pilotage de la performance motrice seront maintenant considérées.

• L'auto-adaptation sensorimotrice

Comme nous l'avons vu précédemment, la servo-assistance des unités de la logique câblée confère à ce niveau une flexibilité d'exécution leur permettant de corriger l'action en cours en fonction des contraintes non prévues dans la commande initiale. Il s'agit en fait, ici, d'une *régulation cybernétique sans mémoire* et dont les limites d'intervention sont précisément définies par les caractéristiques (bande passante) des détecteurs de signaux correcteurs qui les alimentent, les délais de transmission dans les voies qui les acheminent et leur pouvoir d'intervention sur le module de commande contrôlée (gain de la boucle).

Le processus adaptatif interviendra généralement lorsque les contraintes imposées à l'exercice de l'action viennent déborder les capacités de la régulation servo-assistée. Il s'accompagne d'une modification structurale plus ou moins durable de la structure de connectivité de la logique câblée. Il s'agit ici d'une *régulation à mémoire* qui inscrit dans la structure une anticipation de la contrainte à surmonter. Elle sera directement prise en compte par les commandes supérieures.

La tendance générale de tout processus d'apprentissage moteur est d'incorporer ce qui est reconnu comme régulier et prévisible dans les conditions d'accomplissement de l'acte moteur nouveau au niveau du «*feedforward*» de la commande, autrement dit de *l'anticipé proactif*.

Lorsque la performance doit s'exécuter dans des conditions invariantes et parfaitement prévisibles, le système tendra même à optimiser son

action en opérant en boucle ouverte, c'est-à-dire en supprimant le jeu de ses rétroactions correctrices.

Les ressources de ces processus adaptatifs sont encore mal connues et mal étudiées. Les modifications structurales qui les sous-tendent, comme tout processus de mémoire, exigent un certain temps pour s'établir et se consolider. Ils s'apparentent donc, par bien des aspects, aux processus d'apprentissage étudiés par les psychologues, mais en différent par leur caractère essentiellement automatique. Il s'agit ici d'un véritable automatisme d'acquisition qui échappe aux contrôles cognitifs du sujet. Ils posent des problèmes encore mal évalués suivant la nature des codages qui font l'objet d'un remodelage : celui du codage intensif (changement de gain), du codage structural d'adresse (ouverture et fermeture de voies existantes) ou du codage temporel (couplage d'oscillateurs) posent des problèmes de nature différente, encore insuffisamment étudiés. Divers modèles expérimentaux font actuellement l'objet des investigations physiologiques.

1 — La compensation adaptative de charge

La perturbation brusque d'une activité en cours (maintien postural d'une position ou exécution d'un mouvement donné) par une charge transitoire suffisamment importante déborde les capacités de la servo-assistance des unités périphériques. Elle donne lieu à une première réponse de courte latence (20ms) qui traduit la tentative infructueuse de régulation de la boucle de servo-assistance spinale. Elle est suivie d'une réponse compensatrice retardée dont le délai (60ms) est interprété comme faisant intervenir une boucle transcorticale dont l'action se reflète dans les décharges unitaires des neurones du cortex moteur (Evarts and Fromm, 1978). Elle peut aussi être suivie, si cette seconde correction est elle-même insuffisante, par une réponse de longue latence (120ms) qui exprime la mobilisation du niveau cognitif avec les délais du classique temps de réaction des psychologues. Les études montrent que la répétition de cette perturbation et la distribution de signaux annonciateurs du moment de son apparition entraînent une adaptation durable et anticipatrice du gain de la boucle transcorticale sans plus nécessiter la mobilisation de la réponse tardive du niveau cognitif, mais aussi sans influencer pour autant la réponse compensatrice précoce du niveau spinal. Gilbert et Tach (1977) ont pu observer dans ces conditions des modifications durables de la transmission synaptique au niveau de la liaison entre fibres grimpantes et cellules de Purkinje du cervelet. La boucle néo-cérébelleuse est donc supposée intervenir dans ces corrections durables. Le cervelet apparaît également comme le candidat le plus valable pour ces opérations de recalibrage adaptatif dans les phénomènes de réadaptation des coordinations oculo-vestibulaires.

2 — L'adaptation du réflexe oculo-vestibulaire

Le réflexe oculo-vestibulaire constitue un second modèle de processus adaptatif abordé par les analyses neurophysiologiques récentes (Ito, 1972). Il concerne une réaction compensatrice de l'œil observée pendant une rotation rapide de la tête. Comme nous l'avons rappelé ci-dessus, ce réflexe contribue à la stabilisation de l'oeil sur les cibles qu'il fixe dans son environnement physique. Il est d'une remarquable efficacité puisque le mouvement de l'œil dans la tête, contrairement au mouvement de la tête, est rigoureusement compensatoire. La logique câblée de cette réaction est aujourd'hui identifiée (figure 8). Elle implique la convergence sur les noyaux vestibulaires du signal de vitesse élaboré aux niveaux des détecteurs labyrinthiques de la tête et de signaux

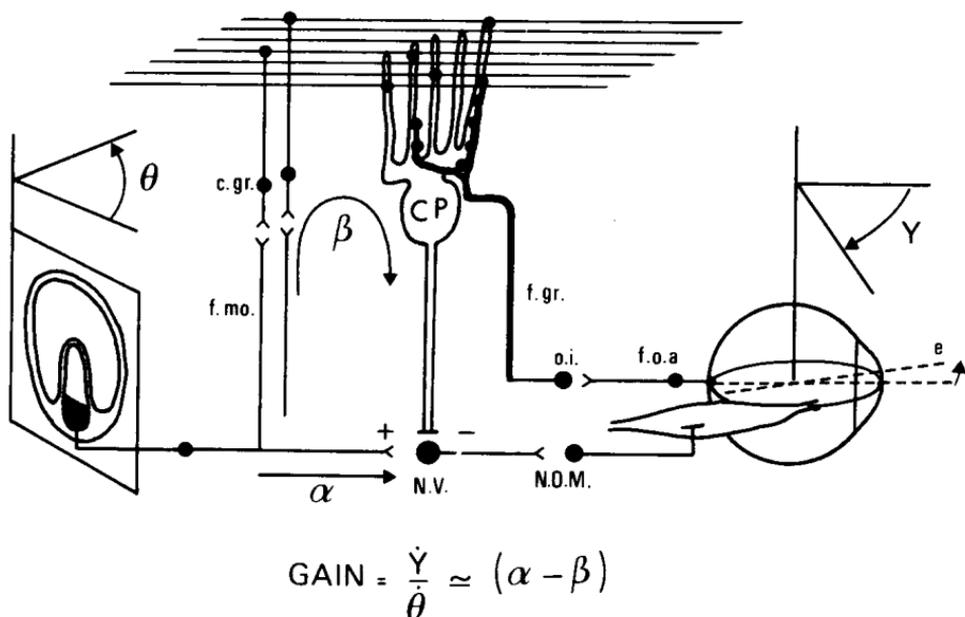


Figure 8 — Adaptation du réflexe oculo-vestibulaire. Le gain du réflexe est exprimé par le rapport entre la vitesse angulaire de l'œil (Y) et celle de la tête (θ). La voie principale du réflexe (de gain α) est doublée par une voie parallèle empruntant la boucle cérébelleuse du lobe flocculo-nodulaire (dont le gain est β). La théorie de Ito (1972) propose que le gain de la boucle cérébelleuse peut être modifié durablement de manière adaptative par l'information visuelle parvenant aux cellules de Purkinje (CP) par la voie des fibres grimpantes (f.gr.) après détection de l'erreur au niveau de l'olive inférieure (o.i.). Toute dissymétrie résultant d'une perturbation affectant l'un quelconque des circuits impliqués dans l'expression du réflexe est détectée par le glissement de l'image rétinienne (e) et sollicite le processus adaptatif de recalibration du gain. Canaux semi-circulaires (CSC). Noyaux vestibulaires (NV). Noyaux oculo-moteurs (NOM). Fibres moussues (f.mo.) distribuant les signaux d'origine vestibulaire sur le système de fibres parallèles après relais dans les cellules en grain (c.gr.). Faisceau optique accessoire (f.o.a.) (D'après Robinson, 1976).

visuels évoqués par le glissement de l'image sur la rétine qui résulte du mouvement de l'œil. Ces deux signaux sollicitent, en fait, une boucle cérébelleuse que le signal visuel alimente par les fibres grimpantes, après relais dans l'olive inférieure, et le signal vestibulaire par les fibres moussues. Le port de lunettes grossissantes perturbe le réglage de cette compensation puisqu'elles réduisent l'angle dont doit tourner l'œil pour rester sur la cible lorsque la tête tourne. On constate alors une adaptation progressive du gain de la boucle compensatrice qui redevient normale après une dizaine de jours de port de lunettes (Melvil Jones, 1977). La recalibration de ce gain exige pour se produire l'intégrité de la boucle cérébelleuse. Elle persistera après enlèvement des lunettes et devra subir un nouveau processus d'adaptation pour s'ajuster aux conditions de vision antérieure. Ce phénomène n'est pas sous le contrôle conscient du sujet. Sa bonne accessibilité aux techniques microphysiologiques appliquées à l'animal chronique, la bonne connaissance que nous possédons aujourd'hui de la microcircuiterie cérébelleuse, et celle que nous commençons à avoir de la neurochimie des transmetteurs qui interviennent aux divers relais synaptiques de ces circuits, stimulent un courant impressionnant de recherches consacrées à l'élucidation de ces mécanismes (Henn et coll., 1980). Ils peuvent nous fournir une clé pour la compréhension du rôle fonctionnel des structures cérébelleuses et olivaires dans les performances motrices (Szentagothai et Arbib, 1975).

3 — *L'adaptation des réflexes posturaux*

La logique câblée des montages posturaux se prête également bien à l'étude des processus adaptatifs (Nashner, 1976). Nombreuses sont les activités sportives qui nécessitent une réorganisation des réponses posturales de base. La mobilisation des programmes posturo-cinétiques relève des principes généraux que nous énoncions précédemment avec l'existence de commandes proactives (feedforward) associées synergiquement aux commandes du mouvement et de boucles rétroactives en feedback qui assurent leur servo-assistance (Gahéry et Massion, 1981) (voir figure 6). Nous pouvons rappeler ici l'étude de Heffner et Master-ton (1975), mentionnée précédemment, qui comporte la classification d'une soixantaine d'espèces de mammifères d'après l'importance de leur faisceau pyramidal et surtout d'après le site de projection des fibres de ce faisceau aux divers niveaux de la moelle spinale. Il est intéressant de remarquer que l'on trouve dans le groupe des mieux dotés des espèces peu favorisées du point de vue de leur indice de dextérité digitale, tel que le dauphin, le cheval, la chèvre, l'ours mais qui sont, par contre, bien connues pour leurs capacités acrobatiques et, par suite, pour leur aptitude à remodeler leurs montages posturaux de base (Paillard, 1980).

4 — *La recalibration des coordinations visuo-manuelles après déviation prismatique du champ visuel*

Elle offre un remarquable champ d'étude des processus adaptatifs.

Elle indique comment les feedbacks nés de la vision du mouvement entraînent un recalibrage progressif (et durable) du programme de projection du membre en direction de la cible.

Son étude psychophysiological vient de révéler l'existence de boucles adaptatives fonctionnant en parallèle et alimentées par des canaux visuels différenciés (détection des changements de position en vision centrale et détection du mouvement en vision périphérique) et dont les effets additifs, en vision normale, peuvent être aisément dissociés par des artifices expérimentaux, tels que ceux de la restriction du champ visuel et de l'utilisation d'un éclairage stroboscopique (Paillard et coll., 1981). Une précision importante apportée par cette étude concerne la sensibilité sélective du canal de mouvement de la vision périphérique aux informations nées de la vision d'un mouvement actif alors qu'il ne semble pas accepter celles issues d'un déplacement passif du membre. Par contre, l'adaptation observée en vision centrale par le canal sensible aux changements de position est obtenue dans les conditions aussi bien active que passive du mouvement générateur des signaux visuels recalibrants.

□ EN CONCLUSION

Le problème des apprentissages moteurs pose encore de nombreuses questions sans réponses au plan neurophysiologique. Si on peut envisager le rôle possible des voies pyramidales dans le remodelage des logiques câblées du tronc cérébral, le problème du siège de la consolidation de ces remaniements reste posé. La prise en considération des niveaux de contrôle de la performance motrice s'impose ici, avec la nécessaire distinction entre les contrôles qui s'exercent au niveau des opérations cognitives et ceux qui relèvent des processus adaptatifs du niveau sensori-moteur. Ces derniers se caractérisent essentiellement par leur caractère automatique et ne nécessitent pas la mobilisation des processus attentionnels du sujet. L'importance de leur contribution dans les apprentissages moteurs est encore mal évaluée. Leur étude neurophysiologique et psychophysiological ouvre une importante voie nouvelle d'investigations dans le domaine des activités physiques et sportives. Nous n'avons pas parlé de leur rôle au cours du développement et de la croissance. Il est certainement essentiel pour la constitution des invariants spatiaux et temporels sur lesquels s'élaborent les coordinations sensori-motrices. Nous n'avons pas évoqué non plus la problématique de l'activité-passivité (Paillard, 1976) qui ouvre aux éducateurs des perspectives d'un stimulant intérêt.

Nous pourrions multiplier les exemples mais c'est un des objectifs de ce séminaire, je le pense, de déployer le champ des thématiques nouvelles qui se dégagent des approches de la performance motrice par les sciences du système nerveux.

Ces thématiques ne peuvent que s'enrichir de l'apport des disciplines de base qui connaissent actuellement un essor sans précédent. Elles appellent aussi un effort grandissant de formulation de nouveaux modèles du fonctionnement nerveux. Ces modèles ne deviendront réellement explicatifs que s'ils sont aptes à recevoir la sanction écologique de leur validité.

Ma conviction est que l'étude psychophysologique de la performance motrice humaine sur le terrain d'application qui est le vôtre peut contribuer à donner à cet effort de validation nécessaire des modèles neurobiologiques le support approprié. C'est la voie dans laquelle nous devons résolument nous engager.

BIBLIOGRAPHIE

- BURKE (R.E.)- Motor unit types : functional specialization in motor control. *TINS*, 1980, 29, 255-258.
- BURKE (R.E.) et coll.- Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J. physiol.* (London), 1973, 234, 723-748.
- COSTILL (D.L.) et coll.- Skeletal muscle enzymes and fibre composition in male and female track athletes. *J. appl. physiol.*, 1976, 40, 149-154.
- DESMEDT (J.E.)- Motor unit types, recruitment patterns and plasticity with usage in health and disease. Karger, Basel, 1980.
- DESMEDT (J.E.), GODAUX (E.)- Ballistic skilled movements : load compensation and patterning of motor command. In : J.E. Desmedt (Ed.), *Cerebral motor control in man : long loop mechanisms*. Prog. clin. Neurophysiol., Karger, Basel, 1978, 4, 21-55.
- ECCLES (R.M.), LUNDBERG (A.)- Integrative pattern of the synaptic action on motoneurons of hip and knee muscles. *J. physiol.* (London), 1958, 144, 271-298.
- EVARTS (V.E.), FROMM (C.)- The pyramidal tract neurons as summing point in a closed loop system in the monkey. In : J.E. Desmedt (Ed.), *Cerebral motor control in man : long loop mechanisms*. Prog. clin. Neurophysiol., Karger, Basel, 1978, 4, 56.
- GAHERY (Y.), MASSION (J.)- Coordination between posture and movement. *Tins*, 1981, 4, 199-202.
- GELFAND (I.M.) et coll.- Models of the structural-functional organization of certain biological systems. Cambridge, Mass. MIT Press, 1971.
- GILBERT (P.C.F.), THACH (W.T.)- Purkinje cell activity during motor learning. *Brain res.*, 1977, 128, 309-328.
- GREENE (P.H.)- Problems of organization of motor systems. In : *Progress in theoretical biology*, vol. 2, ROSEN (R.) and SNELL (F.M.) (Eds), New-York, Academic Press, 1972, 303-338.
- GRILLNER (S.)- Locomotion in vertebrates : central mechanisms and reflex interaction. *Physiol. Rev.*, 1975, 55, 247-304.
- GRILLNER (S.), UDO (D.)- Motor unit activity and stiffness of the contracting muscle fibres in the tonic stretch reflex. *Acta physiol. scand.*, 1971, 81, 422-424.
- HEFFNER (R.), MASTERTON (B.)- Variation in form of the pyramidal tract and its relationship to digital dexterity. *Brain behav. evol.*, 1975, 12, 161-200.
- HENN (V.), COHEN (B.), YOUNG (L.R.)- Visual-vestibular interaction in motion perception and the generation of nystagmus. *Neurosciences res. prog. bull.*, 1980, 18, 460-651.

- HENNEMANN (E.).- Principles governing distribution of sensory input to motor neurons. In: *Central processing of sensory input leading to motor output*. Evarts E.V. (Ed.). MIP Press, Cambridge Mass., 1975, 281-291.
- HESS (W.R.).- The functional organization of the diencephalon. Grune and Stratton, New-York, 1957.
- HOUK (J.C.).- Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes. *Ann. rev. physiol.*, 1979, 41, 99-114.
- IOFFE (M.E.).- Pyramidal influences in establishment of new motor coordinations in dogs. *Physiol. behav.*, 1973, 11, 145-153.
- ITO (M.).- Neural design of the cerebellar motor control System. *Brain res.*, 1972, 40, 81-84.
- KEELE (S.W.).- Attention and human performance. Pacific palisades. Goodyear Calif., 1973.
- KORNHUBER (H.H.).- Motor functions of cerebellum and basal ganglia : the cerebello-cortical saccadic (ballistic) clock, the cerebello-nuclear hold regulator and the basal ganglia ramp (voluntary speed smooth movement) generator. *Kybernetic*, 1971, 8-157.
- LAPORTE (Y.), EMONENT-DENAND (F.), JAMI (L.).- The skeleto-fusimotor or beta-innervation of mammalian muscle spindles. *TINS*, 1981, 4, 97-99.
- MASSION (J.), SASAKI (K.).- Cerebro-cerebellar interactions. Elsevier, North-Holland, Amsterdam, 1979, 297p..
- MATTHEWS (P.B.C.).- Mammalian muscle receptors and their central actions. Arnold, London, 1972, 630p..
- MELVIL JONES (G.).- Plasticity in the adult vestibulo-ocular reflex arc. *Phil. trans. r. soc. B.*, 1977, 278, 319-334.
- NASHNER (L.M.).- Adapting reflexes controlling the human posture. *Exp.brain res.*, 1976, 26, 59-72.
- PAILLARD (J.).- The patterning of skilled movements. In: *Handbook of physiology. Neurophysiology*, sect. I, vol. III, Amer. physiol. soc., Washington, 1960, 1969-1708.
- PAILLARD (J.).- Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Cahiers de psychologie*, 1971, 14, n°4, 261-316.
- PAILLARD (J.).- Le codage nerveux des commandes motrices. *Rev. E.E.G. Neurophysiol.*, 1976a, 6, 453-476.
- PAILLARD (J.).- Tonus, posture et mouvement. In : *Traité de physiologie*, Kayser Ch. (Ed.). Tome III, ch. 6, Flammarion, Paris, 1976b, 521-728.
- PAILLARD (J.).- L'acte moteur comme facteur d'adaptation et de progrès évolutif. In : *Sports et progrès de l'homme*. Colloque Intern. F.S.G.T., Éd. français réunis, 1976c, 71-108.
- PAILLARD (J.).- La machine organisée et la machine: organisante. *Revue de l'éducation physique belge*, 1977, 27, 19-48.
- PAILLARD (J.).- The pyramidal tract : two million fibres in search of a function. *J. physiol.*, (Paris), 1978, 74, 155-162.
- PAILLARD (J.), BEAUBATON (D.).- De la coordination visuomotrice à l'organisation de la saisie manuelle. In : *Du contrôle moteur à l'organisation du geste*, Hecaen H. et Jean-nerod M. (Eds), Masson, Paris, 1978, 225-260.
- PAILLARD (J.).- Nouveaux objectifs pour l'étude neurobiologique de la performance motrice intégrée : les niveaux de contrôle. In : *Psychology of motor behavior and sport*, Nadeau C.H., Halliwell W.R., Narell K.M, Roberts G.C. (Eds), 1979, Human Kinetic Publishers, Champaign, 1980, 561-584.

- PAILLARD (J.), JORDAN (P.), BROUCHON (M.).- Visual motion cues in prismatic adaptation : evidence for two separate and additive processes. *Acta Psychologica*, 1981, 48, 253-270.
- POSNER (M.I.).- Cognitive neurosciences. Towards a science of synthesis. Proceedings of «cognitive psychology», Royaumont, MIT Press, 1980, (sous presse).
- ROBINSON (D.A.).- Adaptive gain control of vestibulo-ocular reflex by the cerebellum. *J. neurophysiol.*, 1976, 39, 954-969.
- SCOTT-KELSO (J.A.) et coll.- On the concept of coordinative structures as dissipative structures. II Empirical lines of convergence. In : *Tutorial in motor behavior*, Stelmach G.E. and Requin J. (Eds), North Holland Company, 1980, 49-70.
- SHIK (M.L.), SEVERIN (F.V.), ORLOVSKY (G.N.).- Control of walking and running by means of electrical stimulation of the midbrain. *Biophysics*, 1966, 11, 756-765.
- SIEGEL (J.M.).- Behavioral functions of the reticular formation. *Brain res.* 1979, 1, 69-105.
- SZENTAGOTHAÏ (J.), ARBIB (M.A.).- Conceptuel models of neural organization. MIT Press, Cambridge Mass., 1975.
- WELFORD (A.T.).- Single channel operation in the brain. In : *Attention and Performance*, Sanders A.F. (Ed.), Amsterdam, North-Holland, 1967.

RÉSUMÉ

L'importance bien reconnue des contraintes métaboliques et bio-mécaniques comme principaux facteurs limitants de la performance motrice continue d'orienter l'essentiel des efforts de recherche biologique dans le domaine des activités sportives. Curieusement par contre, les limitations inhérentes à l'organisation structurale et fonctionnelle du système nerveux dans sa fonction de pilotage de la machinerie musculaire sont rarement prises en considération. Les neurosciences dans leurs progrès récents offrent de nouveaux modèles pour la compréhension des capacités et des limitations des mécanismes nerveux de contrôle des activités motrices et suggèrent de nouvelles voies pour évaluer leur contribution aux processus d'acquisition des habiletés motrices et leur sollicitation optimale dans les performances de haut niveau. On peut attendre dans ce domaine une impulsion nouvelle de la recherche sportive sur une base neurobiologique.

SUMMARY

Metabolic and bio-mechanical constrains are well recognized as the main limiting factors of motor performance. Their importance continues to promote most of the current biological research in studies of sporting activity. In contrast the limitations inherent to the structural and functional organization of the nervous system in its function of steering of the muscular machinery are seldom given their due consideration. Recent advances in neurosciences offer new models for the understanding of the capacity and limitations of motor control mechanisms. They suggest new ways of evaluating their contribution to the acquisition of motor skills and to the tuning of the motor performance at its highest level. They must give an impetus to a neurobiological based research on sport.