

Contrôle nerveux de la motricité somatique.

I\ Remarques générales.

Un muscle se contracte en réponse à un ordre moteur venant du système nerveux central.

La contraction musculaire donne deux réponses observables :

- Un raccourcissement du muscle qui entraîne le déplacement d'un segment de membre (→ mouvement). → C'est la contraction phasique, isotonique : le tonus musculaire reste identique.
- Le développement d'une force importante sans mouvement apparent. → C'est la contraction tonique, isométrique, sans raccourcissement.

Chaque muscle peut assurer les deux contractions mais on trouve deux grandes catégories de muscles qui, en fonction de leur emplacement sur le squelette, seront toniques ou phasiques.

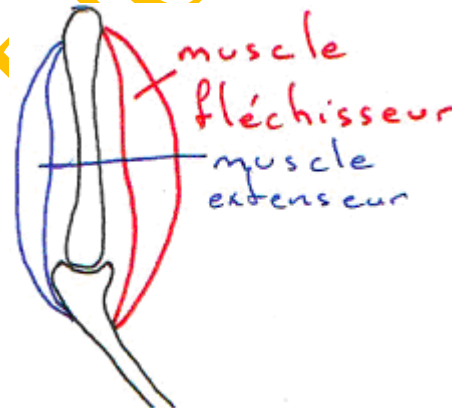
Les muscles qui assurent le mouvement sont plutôt distaux : en position distale, à l'extrémité des membres.

Les muscles assurant le tonus sont situés dans l'axe du corps (axiaux) et comprennent aussi les muscles extenseurs des extrémités.

Ces muscles ont des caractéristiques cellulaires différentes :

- Muscles toniques : ils sont rouges (très irrigués), on y met en évidence des contractions lentes et de longue durée.
- Muscles à mouvement : ce sont des muscles pâles à contractions rapides qui sont rapidement fatigués.

Quand un mouvement se produit, il y a mise en jeu de deux muscles antagonistes afin que l'articulation soit mobilisée.



Lors de la contraction d'un muscle, son antagoniste est relâché par inhibition de son motoneurone (de l'antagoniste). Attention, il n'y a pas d'ordre moteur qui induise l'allongement. Un ordre moteur provoquera la contraction ou l'inhibition d'un muscle. L'allongement est un phénomène extérieur mécanique.

On verra que la motricité est organisée de façon hiérarchique. Les mouvements les plus simples sont les réflexes et les activités automatiques (marche, toux) dont le contrôle est essentiellement assuré par la moelle épinière.

Un niveau de complexité supérieur concerne le tonus et la posture : faculté de maintenir la position du corps. (exemple : la station debout).

Le contrôle de la posture et du tonus met en jeu le tronc cérébral et le cervelet, et, prend en compte des réafférences sensorielles des yeux et de l'oreille interne.

Le troisième niveau de complexité concerne les mouvements volontaires. Ils nécessitent l'initiation du mouvement (motivation, idée), la programmation et la réalisation motrice (rôle du lobe frontal). Il y a aussi l'intervention parallèle des ganglions de la base et du cervelet dans le contrôle de la programmation et l'exécution du mouvement.

La voie de sortie finale où convergent tous les ordres moteurs est le motoneurone α , situé dans la corne ventrale de la moelle épinière.

II\ Le système musculaire.

Fibre musculaire = cellule musculaire.

Le muscle n'est pas qu'un organe moteur. Il possède, au niveau des tendons et de la partie charnue, des récepteurs sensoriels. L'innervation du muscle comporte des fibres sensorielles et des fibres motrices.

A\ Innervation motrice.

On distingue trois types de motoneurones innervant le muscle. Leur corps cellulaire est situé dans la corne ventrale de la moelle épinière (nerf rachidien) ou dans les noyaux moteurs du tronc cérébral (nerfs crâniens).

1\ Le motoneurone α .

Ce motoneurone quitte la moelle épinière par la racine ventrale et vient innerver le muscle par l'intermédiaire d'une jonction neuromusculaire. Il innerve les fibres musculaires extrafusales

Un motoneurone α se divise en plusieurs collatérales qui innervent chacune, une fibre musculaire.

L'ensemble des fibres innervées par un seul motoneurone constitue « l'unité motrice ». Le rapport d'innervation peut être de 1/10^{ème} à 1/100^{ème}. Il dépend de la fonction du muscle : 1/10^{ème} pour les muscles phasiques (contrôle fin de l'activité motrice) ; 1/100^{ème} pour les muscles toniques.

Une fibre musculaire ne reçoit qu'une fibre nerveuse → un ordre du motoneurone α provoque la contraction de l'ensemble des fibres constituant l'unité motrice.

2\ Le motoneurone γ .

Les motoneurones γ sont plus petits et moins nombreux que les α . Ils ont toutefois la même localisation. Ils innervent exclusivement les fibres intrafusales (ou fusorales), c'est-à-dire, contenues dans le fuseau neuromusculaire qui est un des récepteurs sensoriels situés dans le muscle.

Un motoneurone va innerver plusieurs fuseaux.

3\ Le motoneurone β .

Chez les mammifères et chez l'Homme, ce troisième type de motoneurone présente une innervation mixte : innerve à la fois les fibres intrafusales et extrafusales.

B\ Innervation sensorielle.

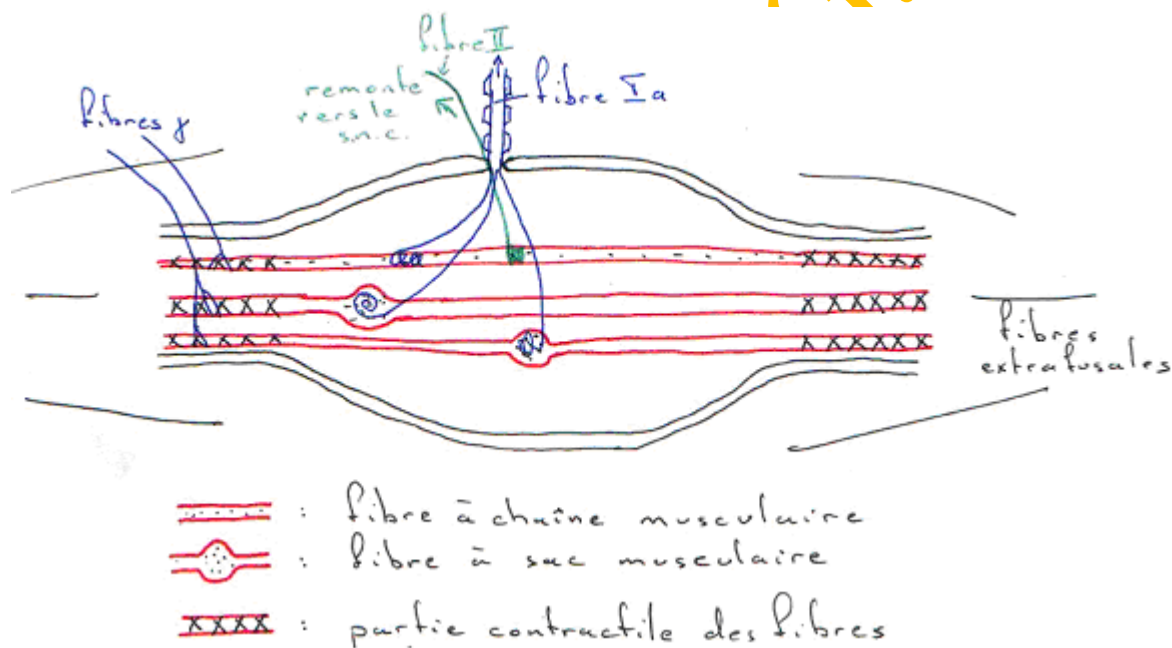
À l'intérieur du muscle, dans les tendons et au niveau des articulations se trouvent des récepteurs sensoriels à l'origine de la proprioception (composante de la somesthésie, cortex pariétal). La proprioception, c'est la sensation de percevoir son propre corps : position dans l'espace, par rapport à la gravité, des segments de membres les uns par rapport aux autres.

On trouve deux types de récepteurs musculaires. Les récepteurs proprioceptifs sont associés à des fibres sensibles réparties en groupes en fonction de leur diamètre :

- Les fibres des groupes 1 et 2 : ces fibres sont de gros diamètre et myélinisées. Leur vitesse de conduction est rapide.
- Les fibres des groupes 4 et C : ces fibres sont fines, amyélinisées, associées à la transmission de la douleur (vitesse plus lente).

1\ Le fuseau neuromusculaire.

Le fuseau neuromusculaire est un organe sensoriel qui se répartit à l'intérieur de la partie charnue du muscle. Ces fuseaux sont situés parallèlement aux fibres musculaires. Ce sont de petits organes ovoïdes délimités par une capsule conjonctive remplie d'une substance gélatineuse.



Ils contiennent des fibres musculaires intrafusales particulières :

- Les fibres à chaîne musculaire.
 - Les fibres à sac musculaire.
- La partie contractile de ces fibres est aux extrémités.

Le fuseau neuromusculaire est un organe sensoriel avec :

- Des fibres afférentes. On en trouve qui innervent la zone centrale des fibres intrafusales
→ ce sont les fibres Ia : elles innervent les fibres à sac ou à chaîne.
- Des fibres de groupe II qui innervent les fibres à chaîne.

Ces fibres sensorielles ont un corps cellulaire situé dans le ganglion spinal (racine dorsale).

Le fuseau neuromusculaire présente une innervation motrice. Les motoneurones γ innervent la partie distale des fibres intrafusales. En formant des jonctions neuromusculaires.

α \ Fonctionnement du fuseau neuromusculaire.

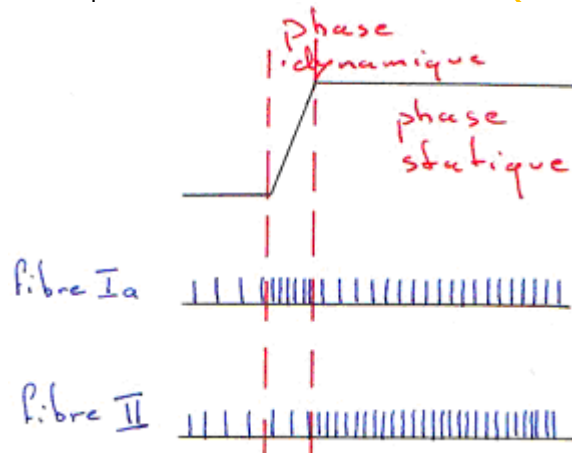
Le fuseau neuromusculaire est sensible à l'étirement du muscle. Quand ce dernier s'allonge, on enregistre des trains de potentiels d'action qui remontent vers la moelle épinière par les fibres Ia et II.

L'étirement de la partie centrale des fibres est à l'origine d'une déformation mécanique des terminaisons sensorielles qui s'enroulent dans cette région.

Des canaux membranaires s'ouvrent sous l'effet d'actions mécaniques (déformations) et sont à l'origine d'un potentiel de récepteur au niveau de la terminaison. Si le seuil de dépolarisation est atteint, il y a apparition de potentiels d'action au niveau du premier nœud de Ranvier (à la sortie de la fibre de la capsule). Les informations remontent vers la moelle épinière où elles sont utilisées dans un réflexe. Ces informations, par des collatérales ascendantes, vont gagner le cortex pariétal où elles seront utilisées pour la perception consciente du corps et des membres et dans la mise en jeu de boucles de régulation longues du mouvement.

β \ Codage de l'information.

Les fibres Ia et II ne codent pas exactement les mêmes informations.



La fréquence sur les fibres II dépend de la nouvelle longueur atteinte par le muscle : elle ne code pas la phase dynamique.

Les fibres Ia codent la vitesse de la variation de longueur du muscle alors que les fibres II codent la longueur instantanée du muscle.

→ Le fuseau neuromusculaire code les deux paramètres.

Quand le fuseau neuromusculaire est étiré par allongement du muscle, le système nerveux est renseigné en permanence des variations de longueur.

Pendant la contraction musculaire, le fuseau neuromusculaire est silencieux : la partie équatoriale est distendue, donc, il n'est plus sensible. Les fibres fusimotrices γ vont alors intervenir pour faire retrouver la sensibilité intrafusale. Ces fibres γ sont commandées par le système nerveux central. Un ordre moteur véhiculé par ces fibres entraîne la contraction des parties polaires des fibres intrafusales. Si elles se contractent, il y a étirement de la région équatoriale : → c'est la restauration de la décharge des fibres sensorielles.

Le fuseau neuromusculaire est un récepteur sensoriel dont le niveau de sensibilité est défini par le système nerveux central (pour contrôler le tonus et la tension du muscle pendant le mouvement).

Pour un mouvement fin, on trouve deux types de fibres γ :

- Les fibres γ dynamiques : elles vont augmenter la sensibilité du fuseau à la phase dynamique d'étirement.

- Les fibres γ statiques : leur effet est d'augmenter la fréquence de base de décharge : il y a perte de sensibilité du fuseau. Ce codage intervient plus dans le contrôle du tonus.

2\ Le récepteur de Golgi.

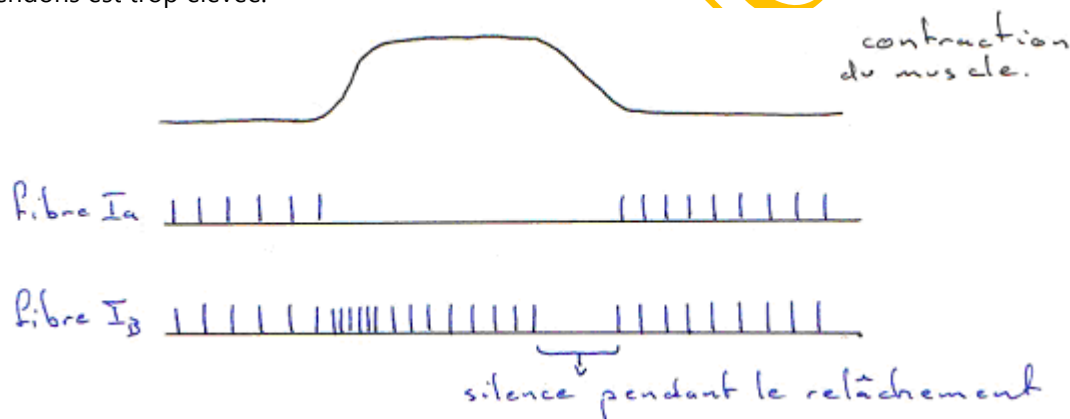
Le récepteur de Golgi est présent dans les tendons (partie d'insertion du muscle sur l'os). Il est constitué de faisceaux de collagène entouré d'une capsule. Ces faisceaux sont placés en série avec les fibres squelettiques.

Le récepteur est innervé par une fibre sensorielle de gros diamètre (fibre Ib) ainsi que par d'autres axones du groupe 3 au rôle inconnu.

Cette fibre dont le corps cellulaire est situé dans le ganglion de la racine dorsale remonte vers la moelle épinière.

Ce récepteur n'a pas d'innervation motrice. Le stimulus efficace est la contraction du muscle. Quand le muscle se contracte, les unités motrices sont contractées, ce qui provoque l'étirement du récepteur (à cause de la traction sur les tendons). La déformation mécanique est à l'origine du train de potentiels d'action enregistrés sur la fibre Ib.

Ce récepteur présente une réponse statique et une réponse dynamique pendant la contraction. Il renseigne le système nerveux sur la force de contraction exercée par le muscle sur les tendons. Cette information peut être utilisée dans un réflexe de relâchement brutal de la contraction, si la tension sur les tendons est trop élevée.



Le muscle en tant que système musculaire possède deux récepteurs qui permettent au système nerveux central d'être informé en permanence sur la longueur du muscle et sur la force de contraction.

III\ Activités réflexes médullaires.

En général, un réflexe correspond à une connexion qui s'établit dans le système nerveux central entre une afférence sensorielle et une afférence motrice.

En fonction de la localisation des récepteurs sensoriels par rapport à l'effecteur musculaire, on distingue deux classes de réflexes : les réflexes intrinsèques et les réflexes extrinsèques.

Les arcs réflexes peuvent être plus ou moins complexes et faire intervenir les structures supra-médullaires. Les réflexes médullaires s'établissent au niveau de la moelle épinière (dans la substance grise). Ils persistent après la section de la moelle épinière.

Remarque : chez les mammifères plus évolués, ces réflexes persistent après la section mais vont être modifiés par le système nerveux central.

A\ Réflexes intrinsèques.

Ces réflexes sont déclenchés par des récepteurs situés dans l'organe effecteur. On trouve deux réflexes : le réflexe myotatique qui est déclenché par la stimulation du fuseau neuromusculaire et le réflexe du au récepteur de Golgi (réflexe tendineux de Golgi).

1\ Le réflexe myotatique.

Ce réflexe est la contraction réflexe du muscle, provoquée par son propre étirement. Quand on l'étire, il va se contracter (muscle homonyme).

Ce réflexe est en permanence mis en jeu dans le maintien de la posture (station debout). La contraction réflexe des muscles extenseurs des membres, en permanence étirés par la pesanteur, assure le maintien de l'ouverture des articulations (membres inférieurs)

Si ce contrôle ne se fait plus, c'est la chute.

Ce réflexe myotatique n'est pas visible immédiatement. De façon clinique, on le met en évidence par la percussion du muscle extenseur de la cuisse ou de la cheville.

α \ Circuit nerveux.

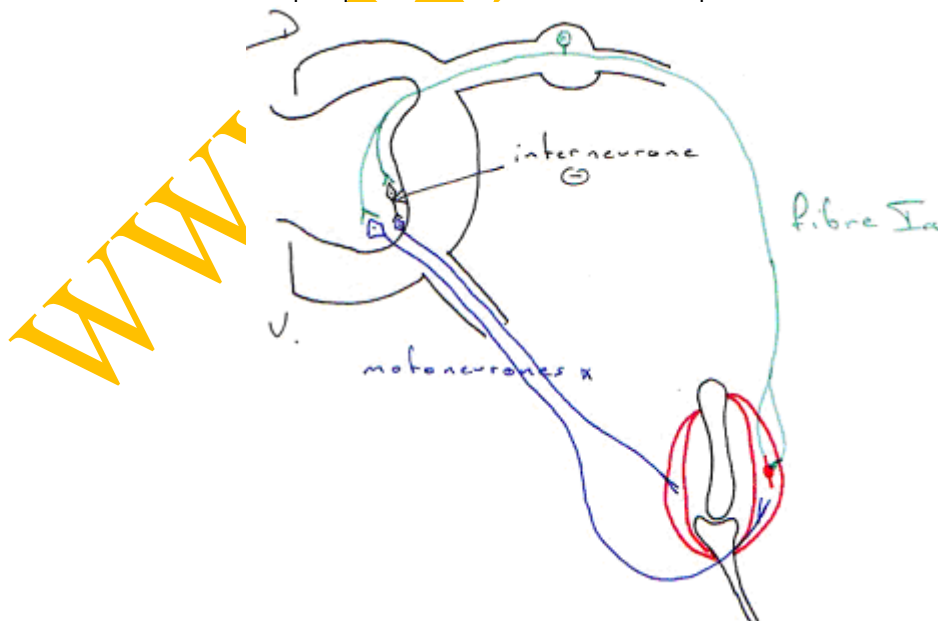
L'étirement du muscle provoque l'étirement des fuseaux neuromusculaires et donc, des trains de potentiels d'action passent sur les fibres Ia. Cette information, codée en fréquence, atteint la moelle épinière par la racine dorsale. Les fibres Ia se connectent de façon monosynaptique avec les motoneurones α qui innervent le muscle.\$

Chaque motoneurone α reçoit plusieurs boutons synaptiques de chacune des fibres Ia provenant du muscle.

→ On enregistre des PPSE qui vont être soumis à des intégrations spatiales et temporelles. Cette synapse est excitatrice et le neurotransmetteur est le glutamate.

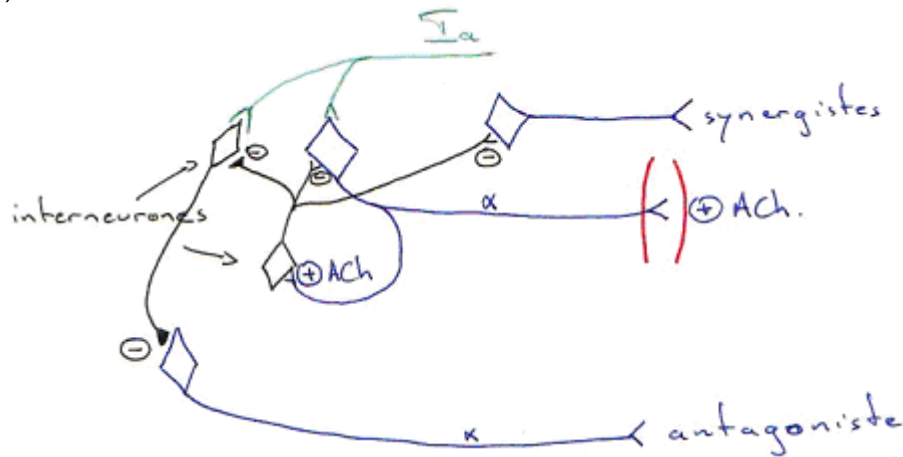
Les mêmes fibres Ia inhibent, par l'intermédiaire d'un interneurone inhibiteur, le motoneurone α du muscle antagoniste : c'est le principe de « l'innervation réciproque ». Les mêmes afférences inhibent les muscles antagonistes avec un interneurone qui utilise comme neurotransmetteur le GABA ou la glycine pour inhiber le motoneurone α antagoniste.

Cette inhibition réciproque est nécessaire si l'on veut que l'articulation fonctionne.



β \ Autorégulation des motoneurones α .

Les motoneurones α sont soumis à une inhibition récurrente (leur niveau d'activité est autocontrôlé).



Le motoneurone émet une collatérale qui vient exciter un interneurone inhibiteur (GABA ou glycine) : c'est la cellule de Renshaw. Le motoneurone s'auto-inhibe et inhibe le taux de décharge sur les fibres α et donc, la force de contraction développée par le muscle.

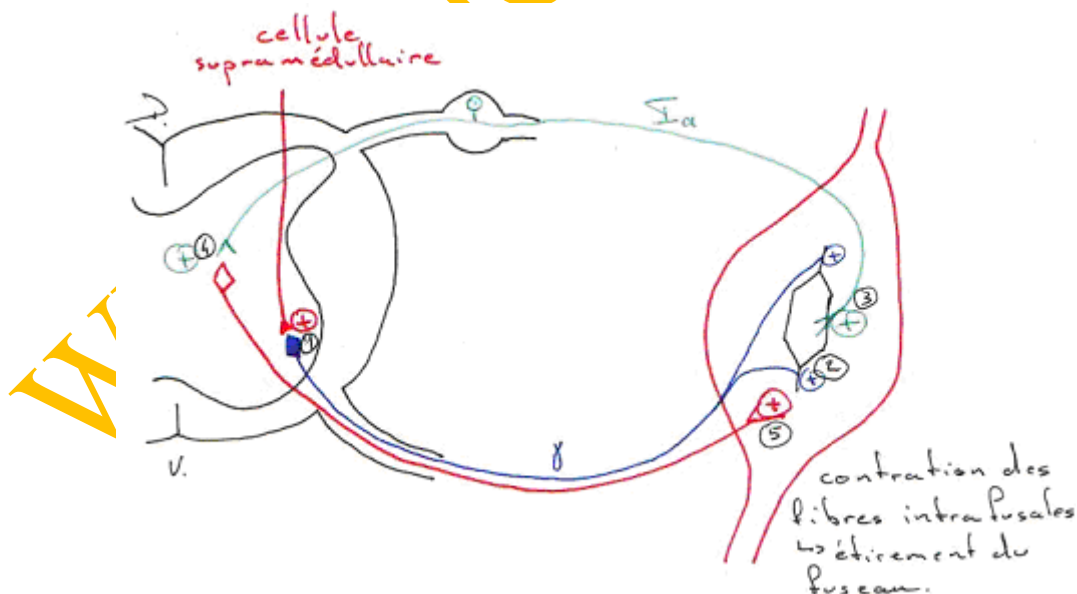
La cellule de Renshaw inhibe les motoneurones γ qui innervent le muscle et les motoneurones des muscles synergistes (muscles qui accompagnent le muscle homonyme). Par contre, elle lève l'inhibition sur le muscle antagoniste.

→ Régulation de tous les systèmes associés.

γ La boucle γ .

Quand un muscle est étiré, par voie réflexe, il reprend sa longueur initiale : c'est un système rigide. Le réflexe myotatique, isolé de toute régulation, s'oppose au mouvement. Ce réflexe est ajusté en permanence, ce qui permet d'ajuster la longueur du muscle.

Ce système d'ajustement est assuré par les fibres γ fusimotrices : on parle de « boucle γ ».



Le muscle se met à la longueur définie par le programme moteur. La longueur du muscle est contrôlée en permanence par la boucle γ → un muscle ne peut que se contracter.

On observe d'abord l'activation de γ puis celle d' α . Dans les mouvements volontaires, il y a co-activation des motoneurones α et γ , ce qui signifie que la programmation centrale d'un mouvement

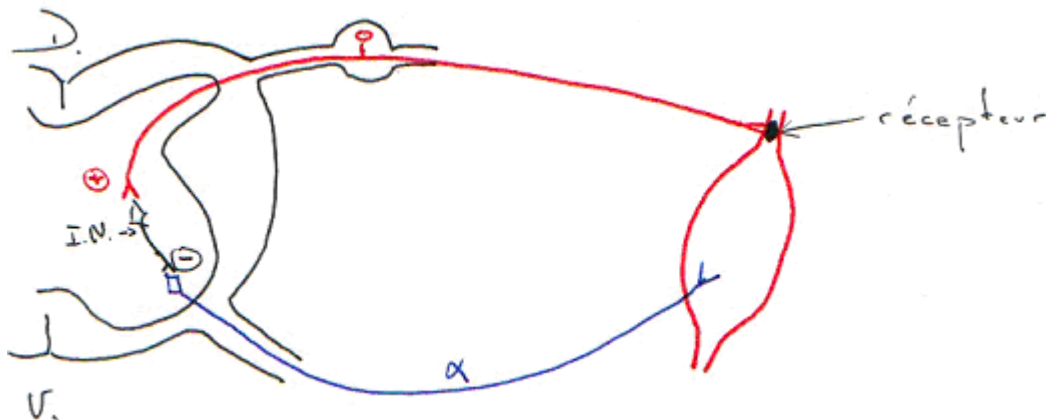
comporte simultanément l'activation des motoneurones α et γ → la programmation du mouvement **et** du tonus musculaire est nécessaire.

La mise en jeu du système γ fusimoteur assure plusieurs fonctions. Ce système règle la sensibilité du fuseau. Quand le muscle est contracté, le récepteur retrouve sa sensibilité grâce au motoneurone γ .

La boucle γ permet de fixer la longueur du muscle à une valeur définie par les centres moteurs : c'est « le point de consigne ». Le réflexe myotatique permet de maintenir ce point mais ce dernier peut varier à tout moment.

2\ Le réflexe tendineux de Golgi.

Il s'agit de l'inhibition des motoneurones α innervant un muscle, en réponse à la contraction du même muscle.



Quand le muscle est contracté, la latence du motoneurone est supérieure à celle observée dans le réflexe myotatique. Il doit y avoir intervention d'un interneurone inhibiteur.

La fibre Ib active, par voie polysynaptique, les motoneurones des muscles antagonistes.

→ C'est un réflexe d'inhibition autogénique, développé dans les muscles extenseurs. Dans les muscles fléchisseurs, le réflexe n'est pas symétrique. On a montré que l'inhibition des motoneurones α (PPSI) apparaît en début de stimulation (de la contraction du muscle). Quand la contraction est maintenue, l'inhibition disparaît.

Cela signifie que la décharge des afférences Ib est inhibée au niveau central par un contrôle de type présynaptique. Le contrôle de l'inhibition pré-synaptique a lieu au niveau de la moelle épinière, sur les entrées sensorielles.

Ce réflexe permettrait de réaliser des contractions harmonieuses en évitant les paliers et d'amortir des variations d'intensité des contractions. Par contre, quand la contraction est trop violente, on observe un relâchement brutal (réflexe myotatique inverse) qui correspond à une forte inhibition de motoneurone α .

→ C'est un réflexe pour la protection des tendons.

B\ Les réflexes extrinsèques.

Les réflexes extrinsèques sont déclenchés par la stimulation de récepteurs sensoriels cutanés et musculaires non localisés dans l'organe effecteur. On trouve par exemple les réflexes ipsilatéraux de flexion qui sont les plus caractéristiques. Ce sont en général des réflexes de protection. Ils mettent en jeu une coordination musculaire importante.

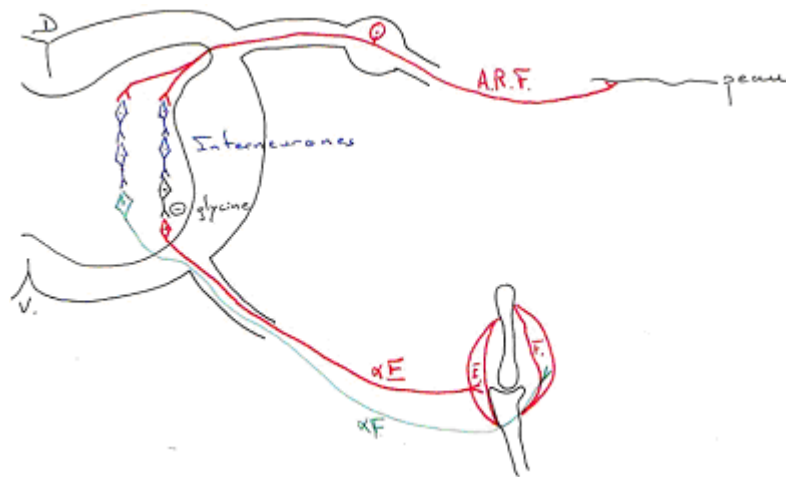
Les fibres afférentes concernées sont :

- Les fibres A δ ou C, d'origine cutanée. Elles sont fines, amyélinisées et correspondent souvent à des terminaisons libres dans la peau. Elles sont généralement associées aux stimulations douloureuses (haut seuil pour le déchargement).
- Toutes les fibres sensibles d'origine musculaire sauf les grosses fibres (Ia et Ib).
- ➔ Ces fibres forment l'ensemble de « Afférents du Réflexe de Flexion » (ARF).

Ces fibres atteignent les couches dorsales de la moelle épinière et vont se connecter de façon largement polysynaptique avec les motoneurones qui commandent les muscles fléchisseurs et les muscles synergistes.

Le passage de l'information se fait avec un délai de 3 à 4ms, donc, il y a 3 ou 4 synapses qui sont traversées.

Les mêmes afférences, par innervation réciproque, provoquent l'inhibition des muscles extenseurs.



C'est un circuit polysynaptique.

La glycine intervient dans la perméabilité membranaire au chlore. Les informations venant des ARF stimulent les segments médullaires adjacents en hauteur : ➔ les collatérales montent et/ou descendent sur les interneurones longitudinaux (dans la moelle épinière).

Ceci explique que le réflexe de flexion peut s'étendre aux autres membres, en fonction de l'intensité de la stimulation.

Si la stimulation est faible, le réflexe reste situé au membre stimulé. Si l'intensité augmente, la flexion du membre stimulé s'accompagne de l'extension du membre opposé de la même ceinture. Si l'intensité est très forte, on observe en plus, des réponses inversées pour les membres de l'autre ceinture.

Cette extension croisée et de réponses inversées pour l'autre ceinture mettent en jeu des interneurones médullaires qui sont évidemment stimulés par les ARF.

D'autres réflexes extrinsèques sont connus et utilisés cliniquement pour tester l'intégrité des voies nerveuses :

- Notamment réflexe cutané plantaire qui provoque la flexion des orteils (réflexe de Babinski). ➔ Il y a un contrôle des centres supra-médullaires sur les réflexes.
- Réflexe cutané abdominal : contraction des muscles abdominaux provoquée par la stimulation de la peau du ventre.
- Réflexe crémastérien : rétraction des testicules provoquée par la stimulation de la face interne des cuisses.

➔ Il y a un contrôle permanent des centres médullaires par le système nerveux central.

IV\ Contrôle du tonus et de la posture.

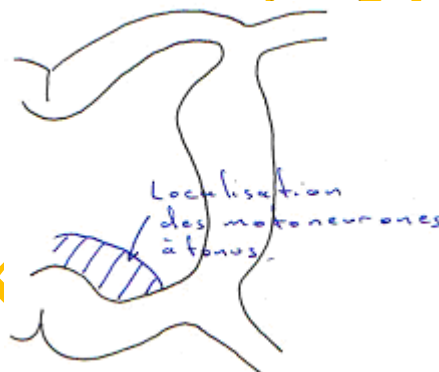
La posture est position particulière et stable du corps dans l'espace. Son maintien est un phénomène actif, sous le contrôle du système nerveux central. Ce contrôle nécessite la coordination d'activités réflexes motrices. La posture a trois fonctions essentielles :

- S'opposer à la gravité (lutter contre l'affaissement du corps).
- Assurer l'équilibre du corps immobile quand une force externe s'ajoute au poids : rétroactions correctives.
- Coordonner le maintien de l'équilibre du corps avec l'exécution d'un mouvement : anticipation du contrôle de la posture.

Ce sont des régions différentes de l'encéphale qui exercent ces régulations mais qui sont toutes situées au niveau du tronc cérébral. L'activité musculaire qui sous-tend la posture, bien qu'inconsciente (non perçue), est permanente : c'est le tonus musculaire. Celui-ci est permanent et accompagne les activités motrices.

A\ Contrôle médullaire du tonus.

Ce tonus musculaire correspond à l'état de tension des muscles au repos. Il est entretenu par le taux de décharge des motoneurone α . La décharge de ces neurones est elle-même déterminée par la décharge des afférences Ia. Le tonus est particulièrement développé dans les muscles axiaux et les muscles extenseurs. Les motoneurones concernés occupent la partie médiane de la corne ventrale.



Le tonus est maintenu par le réflexe myotatique. Ce tonus est en permanence réajusté par la boucle γ qui va déterminer la fréquence de décharge de base des fibres Ia. Cependant, si l'on sectionne la moelle épinière, le tonus est complètement modifié : la section haute (inter-coliculaire) ou décérébration entraîne une hypertonie \rightarrow opisthotonos (rigidité de décérébration) ; la section basse de la moelle épinière provoque l'hypotonie. La lésion des motoneurones α , ou la section des afférences Ia entraînent aussi l'hypotonie.

\rightarrow La moelle épinière, seule, n'est pas capable d'assurer le tonus adapté. Elle est donc sous l'influence de centres supra-médullaires.

B\ La formation réticulée.

La formation réticulée est localisée dans le tronc cérébral et s'étend du mésencéphale au bulbe rachidien. Elle occupe la partie centrale du tronc cérébral. Elle se présente sous forme de réseau désorganisé de fibres à l'intérieur desquelles sont dispersés les corps cellulaires. On observe des faisceaux ascendants activateurs ou inhibiteurs sur le cerveau antérieur. On trouve aussi des faisceaux descendant activateurs ou inhibiteurs.

Cette structure reçoit, par des collatérales, des informations de toutes les modalités sensorielles qui ne sont pas décodées mais qui servent d'activateur général et maintiennent un niveau d'éveil cérébral. La formation réticulée est le « commutateur du cerveau ».

Les faisceaux ascendants servent à l'activité : veille/sommeil. Les faisceaux descendant vont permettre d'ajuster le contrôle moteur en fonction de l'état de veille/sommeil.

La formation réticulée pontique (du pont de Varol) constitue un système activateur descendant. Les fibres réticulospinales se connectent par des voies directes ou indirectes sur les motoneurones α et γ . Les synapses activatrices entraînent une augmentation du tonus musculaire et des réflexes médullaires, en général.

La formation réticulée bulbaire constitue un système inhibiteur descendant sur les mêmes motoneurones (extenseurs) et fusimoteurs (γ).

→ Ces deux systèmes antagonistes exercent leurs effets de façon simultanée : le tonus dépend de l'équilibre entre les deux. Pendant le sommeil, le tonus diminue ou disparaît complètement pendant la phase de sommeil paradoxal.

La formation réticulée est responsable des ajustements apriori du tonus musculaire en vue de la réalisation du mouvement.

→ Cette formation exerce un contrôle anticipateur.

C\ Noyau vestibulaire et cervelet dans les ajustements correcteurs de la posture.

La posture peut être modifiée par des événements extérieurs et imprévisibles, ce qui sous-entend la capacité de correction, donc, de rétroaction sensorielle.

Tous les sens participent à ces réajustements. Les récepteurs sensoriels les plus sollicités sont les récepteurs à l'équilibre de l'oreille interne : les récepteurs vestibulaires.

1\ Les récepteurs vestibulaires.

Les récepteurs vestibulaires sont localisés dans la partie interne de l'oreille, appelée vestibule. Le vestibule comporte des canaux semi-circulaires disposés dans chaque plan de l'espace. A la base de chaque canal se trouve une ampoule qui contient les récepteurs sensoriels.

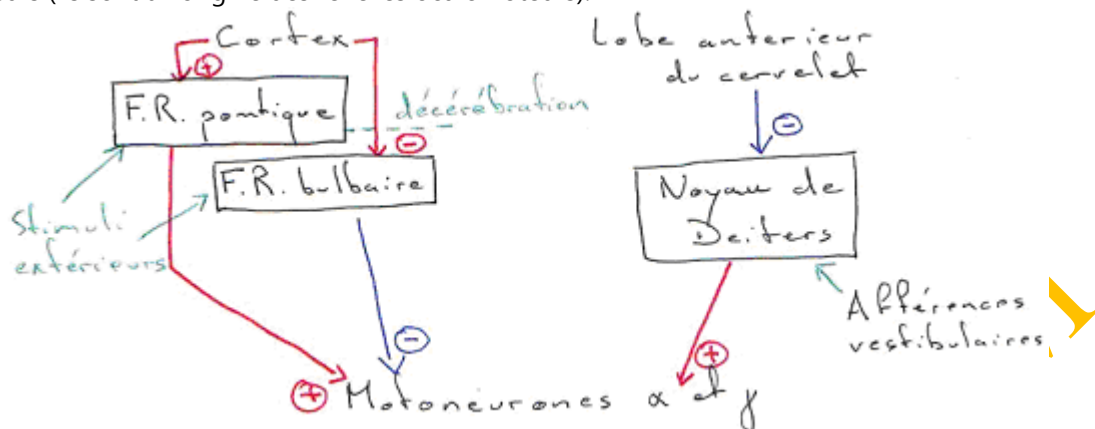
Ces récepteurs portent le nom de « crêtes ampullaires ». Ces crêtes sont constituées de cellules ciliées. Les récepteurs sont sensibles aux accélérations angulaires de la tête. A la base des canaux semi-circulaires, on trouve deux sacs : « utricule » et « saccule ». Chacun renferme un organe sensoriel constitué de cellules ciliées : les « maculas ». Ces organes sensoriels sont sensibles aux déplacements linéaires de la tête dans les trois plans de l'espace. La sensation se fait grâce aux déplacements des « otolithes » qui sont des cristaux de CaCO_3 placés sur les cils. Par inertie, ces cristaux entraînent le déplacement des cils. Dans certains cas (pathologies), il y a déplacement des otolithes dans les crêtes, ce qui provoque des vertiges.

Toutes ces cellules ciliées sont innervées par le nerf vestibulaire qui gagne le tronc cérébral et se projettent sur les noyaux vestibulaires. Le noyau le plus concerné dans ces réactions de correction est le noyau latéral ou « de Deiters ».

Les informations en provenance des vestibules sont reçues par ce noyau de Deiters. Les afférences se projettent également sur la partie caudale du cervelet. Les noyaux vestibulaires et le cervelet envoient en retour, des informations sur la moelle épinière pour corriger le dérèglement de la posture.

Le noyau de Deiters est à l'origine du faisceau vestibulo-spinal qui atteint tous les segments ipsilatéraux. Le faisceau exerce une excitation des motoneurones α et γ des muscles antigravitaires et contribue, avec la formation réticulée pontique, à l'activation tonique posturale.

Les cellules du noyau de Deiters sont elles-mêmes sous le contrôle inhibiteur du cervelet. Par voie indirecte, le cervelet exerce donc une action inhibitrice sur le tonus : ce sont les réactions compensatrices qui sont également décrites à partir d'informations visuelles qui gagnent les colliculi supérieurs (ils sont à l'origine des réflexes oculomoteurs).



Dans le cas d'une décérébration, on supprime totalement l'influence inhibitrice de la formation réticulée bulbaire. L'influence de la formation réticulée pontique est maintenue.

→ On a donc une hypertonie.

La rigidité de décérébration est atténuée par la section des racines dorsales de la moelle épinière (car on supprime la boucle γ).

Si l'on provoque la lésion du noyau de Deiters, on abolit la rigidité du côté de la lésion chez l'animal décérébré.

Si, chez un animal décérébré, on provoque la lésion du lobe antérieur du cervelet, on accroît la rigidité et la section des racines dorsales, dans ce cas, n'abolie pas la rigidité (activation des motoneurones α).

V\ Les mouvements volontaires.

Un mouvement volontaire est sous la dépendance du néocortex moteur ou extra-moteur et sous celle de structures comme les ganglions de la base ou du cervelet.

Un mouvement volontaire peut être divisé en trois phases :

- La phase préparatoire, au cours de laquelle se fait l'identification de l'objet, sa reconnaissance, sa position et la position du corps par rapport à l'objet. Cette phase est sous le contrôle du cortex sensoriel associatif (cortex frontal).
- La phase de programmation du mouvement à accomplir.
- La phase d'exécution du mouvement au cours de laquelle, on distingue différentes étapes :
 - Initiation du mouvement ou mouvement balistique (rapide et ample). Cette partie est initiée par les ganglions de la base. Elle va au bout sans rétroaction sensorielle : c'est le déplacement initial du segment concerné.
 - Ajustement. Le mouvement se ralentit et est contrôlé par des réafférences sensorielles. Cette phase implique la participation du cervelet.
 - Préhension (saisie de l'objet). Elle met en jeu la motricité fine des extrémités. Cette motricité est directement contrôlée par l'aire motrice primaire.

A\ Les territoires corticaux moteurs.

Les territoires corticaux moteurs se situent dans le lobe frontal. En avant du sillon de Rolando se situe le cortex moteur primaire.

À l'avant de ce cortex, on trouve l'aire motrice supplémentaire (ou aire motrice secondaire). La troisième aire motrice (cortex pré-moteur) est à l'avant et à la base du cortex moteur.

Les stimulations électriques délivrées dans le cortex moteur primaire entraînent des contractions de muscles isolés dans la moitié du corps opposé à la stimulation.

On peut montrer qu'au sein du cortex moteur primaire est contenue une représentation somatique de tous les muscles : → c'est **l'homunculus moteur**, équivalent de l'homunculus somesthésique.

Remarque : la représentation de la force est beaucoup plus grande que celles des autres parties du corps, sauf les doigts et la musculature de la parole. La représentation des zones peut être modifiée en fonction des aptitudes et des apprentissages.

La stimulation de l'aire motrice supplémentaire provoque le mouvement d'un membre (coordination entre muscles antagonistes).

La stimulation de l'aire pré-motrice provoque des réactions d'orientation de toute une partie du corps (elle implique la coordination bilatérale).

On a vu que l'aire motrice I est l'aire d'exécution du mouvement. Les aires pré-motrice et supplémentaire étaient la localisation d'un programme moteur transmis à l'aire primaire. Si l'aire primaire est lésée, la stimulation des deux autres aires ne se traduit pas par des mouvements.

Les aires supplémentaires et pré-motrices contiennent une mémoire des programmes moteurs.

Les neurones de l'aire primaire du cortex moteur ne codent pas uniquement la contraction d'un muscle mais commandent aussi la force que doit développer un muscle au cours du mouvement.

B\ Les voies motrices descendantes.

Les informations convergent vers la corne ventrale.

Les aires motrices corticales sont à l'origine de voies motrices descendant vers les motoneurones de la moelle épinière (voies cortico-spinales). Les cellules de la couche 5 du cortex (cellules pyramidales) sont à l'origine de ces voies. Ces fibres corticales empruntent la capsule interne, se rassemblent dans les pédoncules cérébraux où elles forment les faisceaux pyramidaux.

« Faisceau pyramidal » est dû à la forme de faisceau au niveau du bulbe et non aux fibres pyramidales.

Ces fibres sont issues des cortex moteurs mais aussi du cortex somesthésique.

Les fibres motrices se terminent sous la corne ventrale. Les fibres somesthésiques se terminent dans la corne dorsale où elles contrôlèrent le niveau des entrées sensorielles (fibres Ia, Ib, ...)

Les $\frac{3}{4}$ des fibres du faisceau pyramidal croisent la ligne médiane au niveau des pyramides bulbaires et se terminent dans la partie latérale de la corne ventrale. → C'est le faisceau cortico-spinal latéral qui contrôle essentiellement la musculature des membres et des extrémités.

Le $\frac{1}{4}$ restant entre directement dans la moelle épinière et constitue le faisceau cortico-spinal ventral : les fibres, une fois arrivées à leur destination, croisent la ligne médiane dans la moelle épinière pour atteindre les motoneurones de la partie médiane de la corne ventrale. Ces fibres contrôlent la musculature axiale.

Une partie des fibres issues des cortex moteurs font relais dans le tronc cérébral. Certaines s'arrêtent dans le mésencéphale (au niveau du noyau rouge) à partir duquel émerge le faisceau rubro-spinal qui se termine sur les motoneurones de la partie latérale (membres et extrémités).

Les derniers : les dernières fibres font relais au niveau de la formation réticulée. Elles donnent les faisceaux réticulo-spinaux se terminant dans la partie médiane de la moelle épinière.

→ Le cortex moteur dispose ainsi de deux voies pour influencer les motoneurones spinaux :

- La voie directe ou voie pyramidale.
- La voie indirecte qui passe par le noyau rouge et la formation réticulée.

La voie cortico-spinale est récente phylogénétiquement et n'est pas terminée à la naissance chez l'Homme.

La section de la voie directe n'entraînera pas de paralysie mais les mouvements fins, la dextérité et la rapidité des mouvements seront abolis.

La section du faisceau pyramidal entraînera une hypertonie médullaire et une hyporéflexivité (extrinsèque). Le réflexe de Babinski disparaîtra aussi.

C\ Sources d'information des aires motrices.

La principale source d'information est le cortex frontal (aire d'association) qui planifie les actions complexes. Le complexe frontal reçoit lui-même des informations des aires associatives, pariétales, ...

Le cortex frontal va élaborer l'action après avoir intégré toutes ces informations et va commander l'activité des aires motrices, pré-motrices, supplémentaires.

→ Les ordres d'exécution sont assurés par l'aire motrice primaire.

L'exécution du programme moteur est alors sous contrôle des réafférences sensorielles.

D\ Contrôle de l'exécution et de la programmation motrice.

1\ Le cervelet.

Le cervelet est important dans la coordination du mouvement et du guidage, surtout grâce aux informations visuelles.

Le cervelet peut être divisé en trois parties :

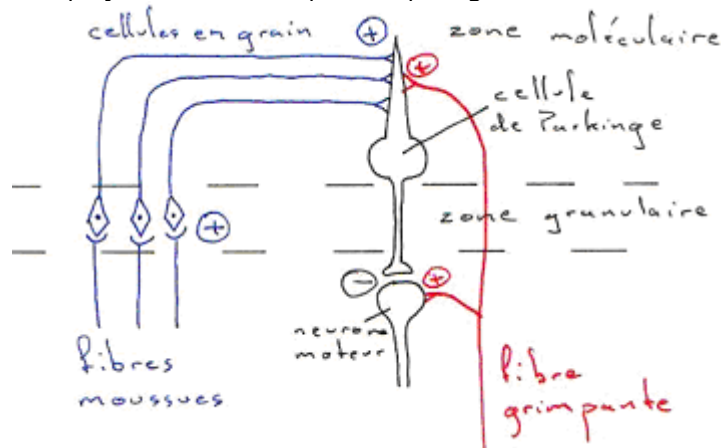
- Le cérébrocervelet : il reçoit des afférences corticales qui font un relais au niveau du pont et croisent la ligne médiane.

- Le vestibulocervelet : il reçoit les afférences en provenance des vestibules de l'oreille interne.

- Le spinocervelet : il reçoit les afférences des propriocepteurs de la moelle épinière.

Dans le vestibule et le spinocervelet, les afférences sont ipsilatérales (pas de croisement).

Les efférences du cervelet sont issues des noyaux moteurs cérébelleux et se dirigent vers le thalamus. Le thalamus renvoie lui-même ces informations sur le cortex moteur et pré-moteur. → Il n'y a pas de projection directe du cervelet sur les motoneurones médullaires (de la moelle épinière). Le cervelet a donc accès aux projections cortico-spinales qui organisent les contractions coordonnées.



La cellule de Parkinge est la seule voie efférente du cortex cérébelleux. Ainsi, la fibre grimpante qui se connecte directement sur la cellule de Parkinge et qui laisse les informations sur les noyaux des motoneurones. Cette fibre provient d'un noyau du mésencéphale (l'olive inférieure) qui reçoit elle-même des informations du noyau rouge des voies extrapyramidales.

La cellule de Parkinge reçoit des fibres parallèles dont les corps cellulaires sont les cellules en grain qui reçoivent elles-mêmes des informations venant des noyaux du pont de la moelle épinière et des vestibules par l'intermédiaire des fibres moussues.

Toutes les afférences sont excitatrices, sûrement glutamaergique. La seule efférence (cellule de Parkinge) est inhibitrice sur les noyaux moteurs cérébelleux.

Le cervelet reçoit des informations venant des cortex moteurs (pont) qui constituent une copie du programme moteur envoyé à la moelle épinière : c'est la copie d'efférence.

Il reçoit également des réafférences sensorielles qui vont renseigner à chaque instant sur l'exécution du mouvement en cours.

La confrontation de ces deux types d'informations permet de vérifier si le programme moteur est correctement exécuté.

Par un phénomène de dépression synaptique (à côté des cellules en grain), l'inhibition tonique exercée par la cellule de Parkinge peut être levée sur les noyaux moteurs. → Le noyau moteur sous la cellule de Parkinge peut être amené à corriger le mouvement.

Ce type de régulation a également été démontré dans les apprentissages moteurs.

→ Il y a donc une confrontation des informations entre le cortex et les récepteurs sensoriels qui permettent une modulation du programme moteur.

2\ Les ganglions de la base.

Les ganglions de la base sont dans les hémisphères cérébraux, sous la couche corticale. Ils comportent :

- Le striatum ou néo-striatum = noyau caudé + putamen.
- En allant vers la ligne médiane, on trouve le globus palidus ou pallidum.
- Encore plus profondément, on atteint le noyau sous-thalamique ou corps de Luys.

Le globus palidus et noyau sous-thalamique appartiennent au diencephale. Le striatum appartient, lui, au télencéphale. Ce sont les noyaux gris centraux ou ganglions de la base.

La substance noire (dans le mésencéphale) fait partie des noyaux gris centraux.

Cet ensemble joue un rôle déterminant dans l'initiation et l'arrêt des mouvements.

Les voies d'entrée des informations se font sur le striatum. La seule voie de sortie est constituée par la partie interne du globus palidus (= bulbe latéral + secteur interne).

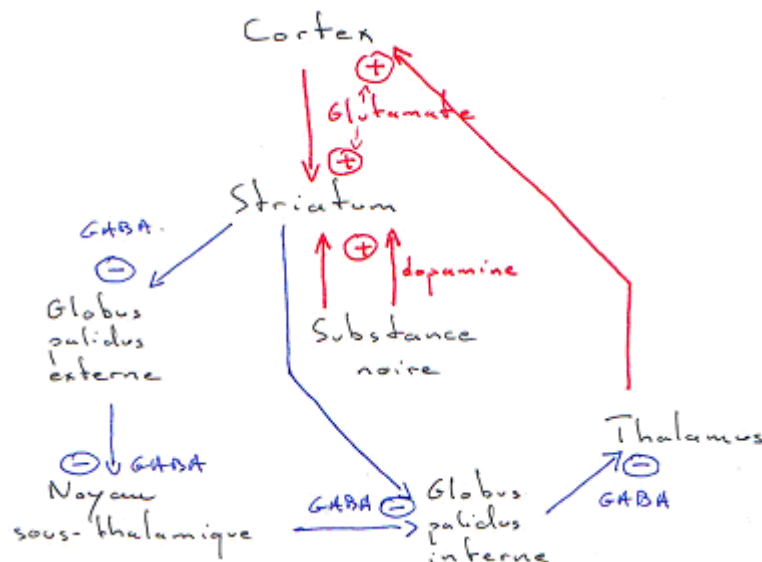
Le noyau caudé reçoit des afférences d'aires corticales associatives et plurimodales. Il devrait intervenir dans le déclenchement d'actes moteurs complexes : dans les aspects cognitifs du mouvement (intention, signification).

Le putamen reçoit des afférences provenant d'aires sensorielles primaires. Il devrait traiter des informations en rapport avec le contexte sensoriel dans lequel le mouvement sera exécuté.

Le striatum reçoit d'importantes afférences dopaminergiques issues de la substance noire. Cette dernière reçoit en retour des projections du striatum.

On peut distinguer deux voies de sortie : directe et indirecte.

- Directe : elle se projette du striatum sur le globus palidus interne.



- Indirecte : cette voie établit un premier relais sur le globus pallidus externe, qui, lui-même, se projette sur le noyau sous-thalamique qui renvoie l'information sur le globus pallidus interne.

La voie directe faciliterait l'initiation en induisant la désinhibition tonique du thalamus. La voie indirecte entraînerait une inhibition tonique accrue sur ce thalamus.

→ Les deux voies ont un effet opposé et interviendraient sur l'initiation et l'arrêt des mouvements.

Les pathologies extrapyramidales résultent de dérèglements de ces voies. Comme pathologies, on peut trouver :

- La maladie de Parkinson. C'est une maladie qui provoque l'hypokinésie et est caractérisée par des tremblements et une mauvaise initiation des mouvements. Cette maladie est due à la dégénérescence de voies dopaminergiques venant de la substance noire. → La voie directe est déficiente et le mouvement ne peut être déclenché. Les traitements sont : une ingestion de L-Dopa qui peut aider l'initiation et le contrôle des mouvements ; ou, une stimulation électrique du noyau sous-thalamique.
- La chorée de Huntington. Il y a spécifiquement une dégénérescence des neurones épineux du striatum qui se projettent sur le globus pallidus externe. Il en résulte un dysfonctionnement de la voie indirecte et notamment, une diminution des effets activateurs du noyau sous-thalamique sur le globus pallidus interne. Ces dérèglements ont pour effets une très forte désinhibition sur le thalamus qui provoque des mouvements désordonnés brusques et sans signification qui se greffent sur des programmes moteurs normaux. La maladie est accompagnée de troubles du comportement, d'irritabilité puis de démence et enfin de mort. Dans cette pathologie, les mouvements sont possibles.
- Lors de syndromes moteurs pyramidaux, d'atteintes des cortex moteurs et des voies descendantes, il y a une incapacité à effectuer des mouvements. Les réflexes sont diminués sauf le réflexe myotatique qui lui, est augmenté.