LE CONTRÔLE DE LA LOCOMOTION

Sylvain Lavoie et Réjean Dubuc

La locomotion, la respiration et la mastication constituent trois fonctions motrices rythmiques de base. La locomotion a pour but de déplacer le corps efficacement et en sécurité dans des environnements souvent très variables. Chez les animaux, cette fonction motrice est essentielle et permet de chercher de la nourriture, d'explorer ou d'atteindre un endroit particulier. Selon l'espèce animale, la locomotion se caractérise par la marche, le vol ou la nage. Ce texte brosse un bref aperçu des mécanismes nerveux qui sont responsables de générer et de contrôler la locomotion.

Le cycle de marche chez l'Homme comporte la phase de support et la phase de balancer. La phase de support, qui se nomme aussi phase d'appui, occupe près de 60% de la durée du cycle locomoteur lorsque la marche s'effectue à une cadence normale. Elle se divise à son tour en trois sous phases: (1) l'acceptation du poids, (2) la phase de mi-support et (3) la phase de poussée ou de propulsion. Durant la phase de support, les extenseurs sont les principaux muscles sollicités. La phase de balancer occupe 40% du cycle locomoteur et au cours de cette phase, la jambe est projetée vers l'avant. Les muscles fléchisseurs sont les principaux muscles actifs pendant cette phase. Il importe aussi de souligner que la durée relative des deux phases change en fonction de la vitesse de marche. Plus la marche est rapide, et plus la durée de la phase de support diminue. La durée de la phase de balancer pour sa part, varie moins en fonction de la vitesse de marche.

Comment la locomotion est-elle contrôlée par le système nerveux?

Même si les modes de locomotion diffèrent chez les différentes espèces de Vertébrés, les mécanismes nerveux responsables de la locomotion sont semblables**. La marche de l'Homme, le vol de l'oiseau et la nage du poisson sont contrôlés par des *régions très semblables* du système nerveux central.**

On reconnaît présentement que la locomotion est générée par des réseaux de neurones localisés dans la moelle épinière qui fonctionnent en grande partie par des automatismes. Les structures supraspinales amorcent et contrôlent la locomotion alors que les informations sensorielles renseignent les réseaux de neurones de la moelle épinière et des centres supraspinaux sur les conditions internes (proprioception) et externes (obstacles etc.).

Des études réalisées sur des animaux au cours du XXe siècle ont permis d'établir que le cortex cérébral n'est pas essentiel pour effectuer des mouvements locomoteurs. Par exemple, chez un animal dont le télencéphale et une partie du diencéphale ont été enlevés (animal décortiqué), la locomotion survient spontanément. L'animal est capable de supporter son poids et de maintenir son équilibre. Il peut même effectuer des mouvements locomoteurs dirigés. Si tout le diencéphale est enlevé (décérébration mésencéphalique), l'animal demeure capable de supporter son poids, mais ne contrôle plus son équilibre. La locomotion ne survient pas spontanément et il est nécessaire de stimuler le mésencéphale pour la déclencher. Si la moelle épinière est sectionnée, la locomotion ne survient pas spontanément et il est nécessaire d'injecter des agents pharmacologiques excitateurs pour l'obtenir. L'animal est incapable de contrôler son équilibre et ne peut supporter son poids après la section de la moelle épinière. Toutefois, quelques semaines plus tard, le tonus musculaire augmente suffisamment pour assurer un support de poids lors de la locomotion de l'animal spinal sur tapis roulant (locomotion qui s'effectue sans un apport pharmacologique; voir plus bas). L'équilibre demeure toutefois précaire et doit être assuré par des moyens externes

pour empêcher l'animal de verser sur le côté.

La majorité des connaissances acquises sur le contrôle qu'exerce le système nerveux au cours de la locomotion ont été recueillies chez le Chat. Avant d'analyser les fonctions locomotrices de la moelle épinière chez cette espèce animale, il est nécessaire de connaître les caractéristiques particulières de sa locomotion. Tout d'abord, le chat se déplace sur quatre pattes; sa locomotion est dite quadrupède. Tout comme la locomotion de l'Homme, le cycle de marche se divise en une phase de support suivie d'une phase de balancer. Durant la phase de support, les extenseurs sont les principaux muscles actifs alors que les fléchisseurs s'activent surtout pendant la phase de balancer. On note aussi que certains muscles bi-articulaires (bi-fonctionnels) montrent deux activations par cycle de marche, comme chez l'Homme. Par exemple, le semi-tendineux, un fléchisseur du genou et un extenseur de la hanche, montre une première activation à la fin de l'activité des extenseurs et une deuxième à la transition entre l'activité des fléchisseurs et celle des extenseurs. Les enregistrements des muscles bi-articulaires ont permis d'établir que l'activité musculaire pendant la locomotion résulte d'activations très précises de plusieurs muscles dans chacun des membres. Il s'agit donc d'un « pattern » complexe et chaque muscle a une signature bien particulière. De plus, le « pattern » d'activation varie selon la vitesse de la locomotion. Les muscles extenseurs sont activés de moins en moins longtemps lorsque la vitesse de marche augmente. Cette relation est pratiquement inexistante pour les muscles fléchisseurs. C'est ainsi que la durée de la phase de support est étroitement reliée à la vitesse de la locomotion alors que celle de la phase de balancer change peu.

Au cours de la locomotion du chat et de l'Homme, les activations musculaires **sont beaucoup plus complexes qu'une simple alternance entre les muscles extenseurs et fléchisseurs.**

Qu'en est-il de la locomotion chez l'animal spinal?

Mécanismes spinaux.

C'est à la fin du XIXe siècle que les fonctions motrices de la moelle épinière, isolée des centres supérieurs, ont été démontrées pour la première fois. Les expériences déterminantes ont été celles qui visaient à décrire les mécanismes nerveux des réflexes. Par exemple, on montra alors qu'une stimulation nociceptive appliquée sur la patte d'un animal spinal (moelle épinière dissociée des centres supérieures par une transection complète) produit une activation des muscles fléchisseurs qui se traduit par un réflexe de flexion observable par le retrait du membre. Les réflexes spinaux furent décrits en détail par le neurophysiologiste britannique Sir Charles Sherrington au début du XXe siècle. Il établit alors que les mécanismes responsables des réponses réflexes faisaient appel à des neurones de la moelle épinière et que les centres supraspinaux n'étaient pas essentiels pour ces activités motrices. Il insista alors sur le fait que la moelle épinière n'était donc pas seulement un regroupement de câbles qui transportent les messages des centres supérieurs vers les membres ou de la moelle épinière vers les centres supérieurs, mais bien un lieu d'intégration capable de générer des mouvements simples, mais adaptés à des stimuli externes.

La moelle épinière contient les réseaux de neurones responsables de générer la locomotion.

On chercha alors à établir les mécanismes responsables de la locomotion chez l'animal spinal. Une première hypothèse proposée par Sherrington était que les afférences sensorielles, activées par la stimulation des récepteurs périphériques, étaient responsables non seulement de produire l'activité musculaire observée dans le cas des réflexes médullaires, mais aussi la base de l'activité rythmique des patrons de marche (Sherrington, 1910). Cette hypothèse proposait, entre autre, que les réflexes étaient à l'origine de la flexion et de l'extension des

membres, nécessaires à la réalisation de la phase de support et de la phase de balancer du cycle locomoteur. Toutefois et contrairement à cette idée, des expériences réalisées par Graham-Brown montrèrent que des chats spinaux dont les racines dorsales avaient entièrement été coupées pour empêcher l'information sensorielle d'atteindre la moelle épinière, étaient capables de générer des mouvements rythmiques et alternés des membres. Ceci démontrait que l'information sensorielle en provenance de la périphérie n'était pas essentielle à la production d'un patron rythmique d'activité musculaire comme la locomotion.

Les données plus récentes sur le sujet ont montré qu'après une section complète de la moelle épinière au-dessus des segments lombaires, les fonctions locomotrices des membres postérieurs récupèrent progressivement. On peut faciliter cette récupération par un entraînement journalier du chat sur un tapis roulant. Les membres postérieurs sont alors placés en contact avec le tapis qui se déplace et ceci a pour effet de déclencher des épisodes de locomotion dont le « pattern » s'améliore progressivement avec le temps. Un traitement quotidien avec des agents pharmacologiques qui remplacent en partie les neurotransmetteurs qui sont disparus suite à la lésion de la moelle épinière, améliore aussi les fonctions locomotrices du chat.

Des analyses cinématique et électromyographique de la locomotion du chat spinal permettent de constater une fonction locomotrice presque normale. Les déficits les plus marqués sont au niveau du pied qui a tendance à rester en dorsiflexion et à frotter sur le tapis roulant. Nonobstant ces déficits, le « pattern » locomoteur du chat spinal s'apparente de très près à celui du chat normal. Les résultats obtenus chez le chat spinal ont amené les chercheurs à conclure que la moelle épinière contient des réseaux de neurones qui sont responsables de générer le « pattern » locomoteur de base. Ces conclusions revêtent une importance considérable quant à notre compréhension des contrôles nerveux de la locomotion.

Une question importante qui résulte de ces observations porte sur la nature des neurones spinaux impliqués.

Deux modèles ont d'abord été proposés pour expliquer l'organisation des réseaux de neurones de la moelle épinière qui sont responsables de la locomotion.

Le premier modèle est celui des « demi centres » qui a été formulé par un groupe de chercheurs suédois dirigé par Anders Lundberg au cours des années 1960. Ce modèle consistait en une version moderne du modèle de Graham-Brown du début du XXe siècle qui proposait que les réseaux locomoteurs de la moelle épinière génèrent une activité symétrique et alternée dans les muscles fléchisseurs et extenseurs, un peu à la manière d'un métronome. Selon ce modèle, les informations sensorielles de nature extéroceptive et proprioceptive seraient responsables de la complexité du « pattern » locomoteur. En d'autres mots, les réseaux centraux généreraient une activité de simple alternance fléchisseur/extenseur que les informations sensorielles transforment en un « pattern » complexe d'activations musculaires. Pour tester cette hypothèse, il ne suffisait que d'enlever les informations sensorielles et de vérifier si le « pattern » locomoteur retourne à une activation simple et symétrique des fléchisseurs et des extenseurs. C'est cette approche qu'utilisa Sten Grillner, un autre chercheur suédois. Il montra chez un chat spinal dont toutes les racines dorsales avaient préalablement été coupées, que le pattern locomoteur demeurait complexe avec des doubles activations dans les muscles tels que le semi-tendineux. Ces observations l'ont amené à rejeter le modèle des « demi centres » de Lundberg. Il proposa un autre modèle qu'il nomma « Générateur central de patron »(**GCP**) ou « Générateur central de rythme ».

D'autres évidences expérimentales ont appuyé le modèle du GCP qui est maintenant accepté dans le monde scientifique. Par exemple, il est possible d'activer pharmacologiquement les neurones du générateur spinal en injectant des substances qui augmentent l'excitabilité neuronale. De ce fait, une activité afférente à caractère locomoteur peut être enregistrée directement sur les nerfs moteurs des membres. L'animal est paralysé par l'addition de curare qui bloque la transmission synaptique à la jonction entre les nerfs et les muscles et par conséquent, il n'y a pas de mouvements qui peuvent être

générés par l'animal. Dans de telles conditions, les décharges motrices enregistrées sur les nerfs s'apparentent aux activations musculaires observées pendant la marche et cette activité a été qualifiée de « locomotion fictive ». On doit le terme « fictif » à deux chercheurs français, Pierre Buser et Denise Viala, qui l'utilisèrent la première fois pour qualifier une activité motrice programmée de façon centrale se manifestant sur les nerfs moteurs et ne pouvant s'exprimer par des mouvements car les muscles étaient paralysés.

D'autres études ont montré que le « pattern » fictif est complexe et que la séquence d'activation des muscles des membres est programmée dans la moelle épinière. Par exemple, Dubuc, Cabelguen et Rossignol ont montré pendant les années 1980 que les décharges des nerfs des muscles bi-articulaires montrent des séquences d'activation aussi complexes que pendant la locomotion réelle. La durée d'activation des muscles extenseurs varie avec la durée du cycle locomoteur, alors que celle des muscles fléchisseurs ne varie pratiquement pas. Ces observations indiquent que les séquences d'activation des muscles sont programmées par des réseaux de neurones dans la moelle épinière et que le « pattern » résultant du programme central est très semblable à celui de la locomotion réelle. Les neurones de la moelle épinière qui génèrent le « pattern » locomoteur sont collectivement appelées **« Générateur central de patron » ou GCP**.

Une autre question se pose: Existe-il un "Générateur central de patron" chez l'Homme?

On comprend aisément que les mêmes méthodes expérimentales ne peuvent pas être utilisées chez l'Homme. Toutefois, certaines évidences recueillies chez les blessés de guerre ont permis de constater que des mouvements alternés des membres inférieurs survenaient après que plusieurs segments de la moelle épinière aient été complètement détruits par une balle ou un obus. Les enfants nouveau-nés montrent aussi des mouvements alternés des membres même si les voies descendantes ne sont pas encore pleinement développées. De plus, des évidences récentes ont montré des activations rythmiques des muscles des membres inférieurs chez des patients atteints d'une lésion complète de la moelle épinière. Ces observations indiquent donc que la situation est probablement la même chez l'Homme. Toutefois, les réseaux locomoteurs spinaux de l'Homme seraient plus soumis aux informations descendantes que ceux des animaux.

Par conséquent, il apparaît donc que, chez tous les Vertébrés, les réseaux de neurones de la moelle épinière sont capables de générer une activité rythmique motrice qui s'apparente étroitement à la locomotion. Ni les afférences sensorielles, ni les voies descendantes ne sont essentielles pour générer cette activité rythmique qui constitue le « pattern » locomoteur de base.

Rôle des informations sensorielles.

Si les informations sensorielles ne sont pas essentielles pour générer le "pattern locomoteur" de base, à quoi servent-elles?

Elles permettent d'ajuster la locomotion au milieu externe environnant. Par exemple, sans les informations sensorielles, il est impossible d'éviter des obstacles. Les informations sensorielles proviennent des récepteurs cutanés, musculaires, articulaires, vestibulaires, de l'œil, ou de l'oreille. Les influx sensoriels agissent directement sur les neurones de la moelle épinière ou passent par les centres supraspinaux. On sait maintenant que les afférences sensorielles adaptent et modifient la locomotion en fonction du milieu externe. Elles permettent de répondre à des perturbations, signalent des événements particuliers du cycle locomoteur tels que le contact du pied au sol, permettent d'ajuster la coordination des membres et contrôlent la force musculaire. Les influx sensoriels peuvent être très influents, allant jusqu'à stopper le GCP. C'est le cas des afférences articulaires qui bloquent l'activité locomotrice lorsque la hanche est maintenue en flexion. Pearson et Rossignol ont fait varier la position de la hanche et observé que l'amplitude des bouffées motrices changeait pendant la locomotion fictive. En position fléchie, il y a une diminution et même un arrêt de la rythmicité alors qu'en étendant la hanche on assiste à un accroissement du rythme et à une augmentation de l'amplitude de l'activité motrice efférente.

D’autre part, l’accroissement de la tension musculaire provoqué par l’allongement des muscles extenseurs de la cheville peut influencer le déclenchement de la phase de balancer. Le délestage des extenseurs de la cheville est un signal important qui permet la transition entre le phase de support et la phase de balancer. Les entrées sensorielles provenant des organes tendineux de Golgi seraient responsables du maintien de l’activité des extenseurs durant la phase de support et préviendraient l’apparition de la phase de balancer. Une diminution de la décharge des afférences tendineuses serait le signal pour amorcer la phase de balancer et faire apparaître un nouveau cycle locomoteur.

Les exemples précédents soulignent l’importance des informations sensorielles pour moduler l’activité musculaire pendant la locomotion. Même si au départ, les informations sensorielles ne sont pas essentielles pour générer un « pattern » locomoteur de base, elles adaptent la locomotion aux conditions externes et proprioceptives.

Modulation de la transmission des réflexes pendant la locomotion.

Une observation étonnante faite au milieu des années 1970 par Grillner, Rossignol et Forssberg est que le "générateur central" exerce à son tour une influence sur l'entrée des informations sensorielles**. En quelque sorte, il choisit les informations sensorielles qui atteindront les neurones moteurs de la moelle épinière.** Même si on a cru longtemps que les réflexes étaient des réponses motrices stéréotypées et invariables, on sait maintenant qu’ils sont modifiés pendant la marche. Ainsi, une stimulation tactile sur la face dorsale du pied entraîne normalement une **flexion** du membre stimulé. Or, si la stimulation est appliquée pendant que le membre est en contact au sol lors de la phase de support, la réponse évoquée en sera une **d'extension**. Cette réponse est cohérente avec une progression sécuritaire de la marche puisque le membre opposé est en phase de balancer et qu'une flexion du membre stimulé mettrait en péril l'équilibre de l'animal qui se retrouverait alors avec les deux membres postérieurs en phase de flexion. Par conséquent, les réseaux de neurones du GCP modulent et adaptent les réponses réflexes en fonction du moment du cycle locomoteur pendant lequel une stimulation est appliquée. Les chercheurs ont aussi observé que l'amplitude des réponses réflexes pouvait varier tout au long du cycle locomoteur. Ces observations indiquent donc que le « Générateur central de patron » exerce un contrôle sur l'entrée de l'information sensorielle pendant la locomotion et qu’il modulera les réponses réflexes pour les adapter aux mouvements locomoteurs.

Contrôle supraspinal.

Les structures supraspinales sont responsables de **l'amorce et du contrôle de la locomotion**. Par analogie à une automobile, le générateur spinal (GCP) se compare au moteur de la voiture alors que les structures supraspinales s'apparentent à l'ignition (amorce), à la pédale d'accélération et au volant (contrôle).

L'amorce de la locomotion demande l'apport des structures supraspinales. Vers le milieu des années 1960, des chercheurs de l'ex Union Soviétique, Mark Shik et Grigory Orlovsky, ont mis en évidence une région locomotrice dans le tronc cérébral. Cette région située à la frontière entre le mésencéphale et le pons joue un rôle très important dans l'amorce de la locomotion. Sa stimulation électrique produit des mouvements locomoteurs. Étonnamment, il est possible de contrôler la vitesse de la marche simplement en augmentant ou en diminuant l'intensité de la stimulation. Par exemple, une faible intensité de stimulation induit des mouvements locomoteurs lents. En augmentant l'intensité, le chat passe de la marche, au trot, au pas, jusqu'au galop. Cette région située dans la partie médiane du mésencéphale caudal a été nommée par les chercheurs soviétiques « Région locomotrice mésencéphalique » (**RLM**). En raison de cette fonction tout à fait exceptionnelle de la RLM, plusieurs chercheurs ont entrepris d'identifier la nature anatomique de cette région et de caractériser ses projections dans le système nerveux. La RLM est constituée en partie de neurones qui contiennent l'acétylcholine comme neurotransmetteur. Elle projette à la formation réticulée du pons et du bulbe rachidien, une projection responsable de l'amorce de la locomotion. En effet, les neurones de la RLM font synapse avec les cellules réticulospinales qui à

leur tour projettent à la moelle épinière et activent les neurones du « générateur central de patron ». Ces connexions constituent la base de l'amorce de la locomotion.

Pourquoi une telle région dans le mésencéphale? Cette question demeure toujours sans réponse. On sait toutefois que cette région se retrouve dans toutes les espèces animales étudiées à ce jour, tout comme sa projection à la formation réticulée et la présence de neurones contenant l'acétylcholine. Chez les amphibiens par exemple, la stimulation de la RLM induit la marche, mais en augmentant l'intensité de la stimulation, la nage est déclenchée. Il en est de même pour les oiseaux qui marchent à une faible intensité de stimulation et qui volent à une intensité plus élevée. Chez l'Homme, la RLM n'a pas été étudiée pour des raisons que nous comprenons bien. Toutefois, une étude clinique de cas publiée dans « *Annals of Neurology* » en 1994 laisse croire que la RLM serait aussi présente chez l'Homme. Après un accident vasculaire, un patient atteint d'une lésion mésencéphalique incluant la RLM était incapable d'amorcer des mouvements locomoteurs, suggérant que le mésencéphale de l'Homme joue aussi un rôle crucial dans l'amorce de la locomotion. Les mécanismes par lesquels la RLM contrôle la vitesse de la locomotion demeurent inconnus. Il est possible que l'accélération de la marche résulte d'un recrutement accru du nombre de cellules réticulospinales actives et d'une augmentation de leur fréquence de décharge. Ceci reste toutefois à démontrer.

En dépit du fait que l'on ne comprend toujours pas pourquoi une telle région existe chez toutes les espèces animales, la RLM pourrait canaliser les influx de plusieurs structures diencéphaliques et télencéphaliques impliquées dans les aspects de motivation de la locomotion. Par exemple, les régions reliées à l'exploration, la prise de nourriture, l'agression projettent toutes directement ou indirectement vers la RLM et ces projections pourraient activer la locomotion. On sait maintenant qu'il existe d'autres régions de l'encéphale qui contribuent à l'amorce de la locomotion, mais nous n'en ferons pas une description exhaustive.

Contrôle locomoteur par les systèmes descendants

En plus de déclencher les mouvements locomoteurs, les centres supérieurs jouent aussi un rôle important dans le contrôle de la locomotion. Par exemple, ils sont impliqués dans les changements de direction ou encore modifient le programme locomoteur pour éviter un obstacle. Pour réaliser un tel contrôle, il est nécessaire que les informations sensorielles soient acheminées vers les centres supraspinaux. Par exemple, la vision joue un rôle crucial dans le contrôle d'anticipation des mouvements. Les informations visuelles sont acheminées vers les centres de contrôle moteur pour modifier le programme locomoteur.

Il existe cinq projections descendantes vers la moelle épinière. Kuypers, un célèbre neuroanatomiste du XXe siècle, a proposé que ces projections soient regroupées en deux grands systèmes: un système ventromédian qui regroupe les projections réticulospinales, vestibulospinales et tectospinales et un système dorsolatéral qui regroupe les projections rubrospinales et corticospinales. Le nom de ces 5 projections descendantes nous renseigne sur leur origine (préfixe) et leur destination (suffixe). Ainsi, toutes ces projections sont dirigées vers la moelle épinière (à différents niveaux selon la voie) et ont une origine dans différentes partie de l'encéphale: la formation réticulée, les noyaux vestibulaires, le tectum (ou tubercules quadrijumeaux supérieurs), le noyau rouge (latin *ruber*) ou le cortex cérébral.

Le système ventromédian est impliqué dans le contrôle de la musculature axiale et proximale alors que le système dorsolatéral est impliqué dans le contrôle de la motricité fine.

<u>Le système ventromédian</u>

Afin de comprendre le rôle de ce système dans le contrôle locomoteur, on a d'abord étudié les effets de la stimulation des noyaux d'origine de ces projections descendantes. Un effort particulier a porté sur les projections réticulospinales qui sont les plus anciennes dans l'évolution. En effet ces projections se retrouvent chez les Vertébrés les plus primitifs. Les premiers chercheurs à s'intéresser

aux projections réticulospinales et à leur rôle dans la locomotion furent les membres de l'équipe de Orlovsky à l'Université de Moscou. Ils montrèrent que la stimulation de la formation réticulée durant la phase de balancer du membre ipsilatéral produit un accroissement de l'activité des fléchisseurs et peu d'effet sur celle des extenseurs. Au milieu des années 1970, Orlovsky fut aussi le premier à enregistrer à l'échelle unitaire l'activité des cellules réticulospinales pendant la locomotion. Il établit que les décharges de ces cellules étaient reliées majoritairement à l'activité des muscles fléchisseurs. Les résultats qu'il avait obtenus par la stimulation de la formation réticulée l'amenèrent à conclure que cette région exerce par le biais des projections réticulospinales une action principalement sur l'activité des muscles fléchisseurs. On sait maintenant que la situation est plus complexe et que la formation réticulée modifie aussi l'activité des muscles extenseurs et qu'elle coordonne l'activité de plusieurs membres. Elle est impliquée dans les changements de direction et dans les ajustements posturaux associés au franchissement d'un obstacle, par exemple. Il reste toutefois à clarifier comment le système réticulospinal effectue un tel contrôle.

Tout comme pour la voie réticulospinale, la fonction de la voie vestibulospinale n'est pas encore tout à fait connue. Toutefois, les lésions spécifiques de cette voie ou du noyau vestibulaire latéral montrent un déficit dans le contrôle de la posture et l'activité des muscles extenseurs est diminuée. Pendant la locomotion, la même lésion produit des déficits posturaux et d'équilibre, une posture accroupie, et une diminution dans la vitesse de progression. Les conséquences de ces lésions ont porté les auteurs à conclure qu'une des fonctions locomotrices de la voie vestibulospinale était de contrôler le tonus des muscles extenseurs. Ces conclusions sont en accord avec celles obtenues chez le chat décérébré par Orlovsky en 1972. Ce dernier avait décrit une relation entre la décharge des neurones vestibulospinaux et l'activité des extenseurs pendant la locomotion. De la même manière, la stimulation du noyau vestibulaire latéral produisait un accroissement de l'activité des extenseurs pendant la phase de support mais aucun effet pendant la phase de balancer. **Orlovsky concluait à une action de la voie vestibulospinale sur l'activité des muscles extenseurs.**

A la lumière de l'influence de ces deux voies sur la musculature segmentaire durant la locomotion, il semble prudent de conclure que le système ventromédian est impliqué dans la modulation de l'activité des muscles fléchisseurs et extenseurs nécessaire au maintien de la posture en plus de permettre des modifications de la trajectoire de l'ensemble du corps lorsque les contraintes de l'environnement l'imposent.

Le système dorsolatéral

La fonction spécifique de chaque voie dans le système dorsolatéral reste encore une question ouverte, mais des évidences expérimentales laissent entrevoir certaines hypothèses sur le rôle dévolu à chacune de ces structures. La voie corticospinale qui prend naissance dans le cortex cérébral a fait l'objet de nombreuses recherches. Son importance dans le contrôle du mouvement des extrémités, en particulier ceux des doigts et de la main et dans celui de la motricité volontaire a été établi depuis longtemps. Du point de vue de la locomotion, il a été montré qu'un chat, dépourvu de son cortex moteur ou de la voie corticospinale, restait en mesure de se mouvoir sur un terrain plat avec seulement quelques déficits mineurs. Toutefois, lorsque la tâche de déplacement requiert une modification volontaire anticipée, les effets sont beaucoup plus dramatiques. Si l'activité de progression demande de placer la patte sur les barreaux d'une échelle par exemple, le chat, dépourvu de son cortex moteur, montre de graves déficits et est incapable de réaliser adéquatement la tâche motrice. Dans le cas du franchissement d'un obstacle, une section du cordon dorsolatéral produit une incapacité d'enjamber l'obstacle sans le heurter (Drew et Jiang 1993). Dans tous les cas précités, même après plusieurs semaines, le déficit n'est pas compensé et la déficience motrice se maintient. Le cortex moteur semble être une structure essentielle pour modifier la trajectoire des membres ou pour adapter correctement les mouvements segmentaires de manière

proactive à des contraintes environnementales apparaissant au cours de la progression.

L'enregistrement des cellules corticales lors de la locomotion a aussi fourni des informations sur le rôle du cortex moteur lors de la marche. Il est assez bien établi que les cellules du cortex moteur ont des décharges modulées au cours de la marche sur terrain plat. Certaines cellules ont leur activité maximale durant la phase de support alors que d'autres l'ont durant la phase de balancer. Une augmentation importante de la décharge cellulaire survient lors des modifications de trajectoire du membre, soit pour effectuer un placement correct de la patte au sol, ou pour enjamber un obstacle. Ainsi l'accroissement des décharges cellulaires dans le cortex moteur est relié à l'augmentation de la précision de la tâche faisant conclure qu'un des rôles du cortex moteur serait de contrôler le placement adéquat de la patte au sol et d'assurer la précision du mouvement des segments.

Pour sa part, la fonction du noyau rouge et de la voie rubrospinale dans la motricité et particulièrement dans la locomotion est moins bien définie. Peu de recherches ont été faites sur le sujet, mais certaines pistes sont fournies par l'effet de lésions et la caractéristique des décharges cellulaires. Comme pour le cortex moteur, une lésion du noyau rouge ne produit que quelques déficits mineurs lors de la locomotion sur terrain plat. Pourtant, les cellules de ce noyau ont une décharge fortement modulée durant la locomotion avec une augmentation pendant la phase de balancer. Le noyau rouge est particulièrement impliqué dans les mouvements de préhension et d'atteinte et le contrôle de la musculature distale. Ces évidences laissent croire, comme pour le cortex moteur, que le noyau rouge serait impliqué dans le contrôle de la locomotion lorsque cette dernière revêt un caractère intentionnel et proactif comme dans le franchissement d'obstacles.

En plus de jouer un rôle important dans l'amorce de la locomotion, le système ventromédian serait donc impliqué dans le contrôle de la musculature axiale et proximale tout en influençant les activités des muscles fléchisseurs et extenseurs. Par ailleurs le système dorsolatéral serait impliqué dans le contrôle de la motricité fine et au cours de la locomotion jouerait un rôle particulier pour le positionnement du pied au sol particulièrement sur des surfaces accidentées.