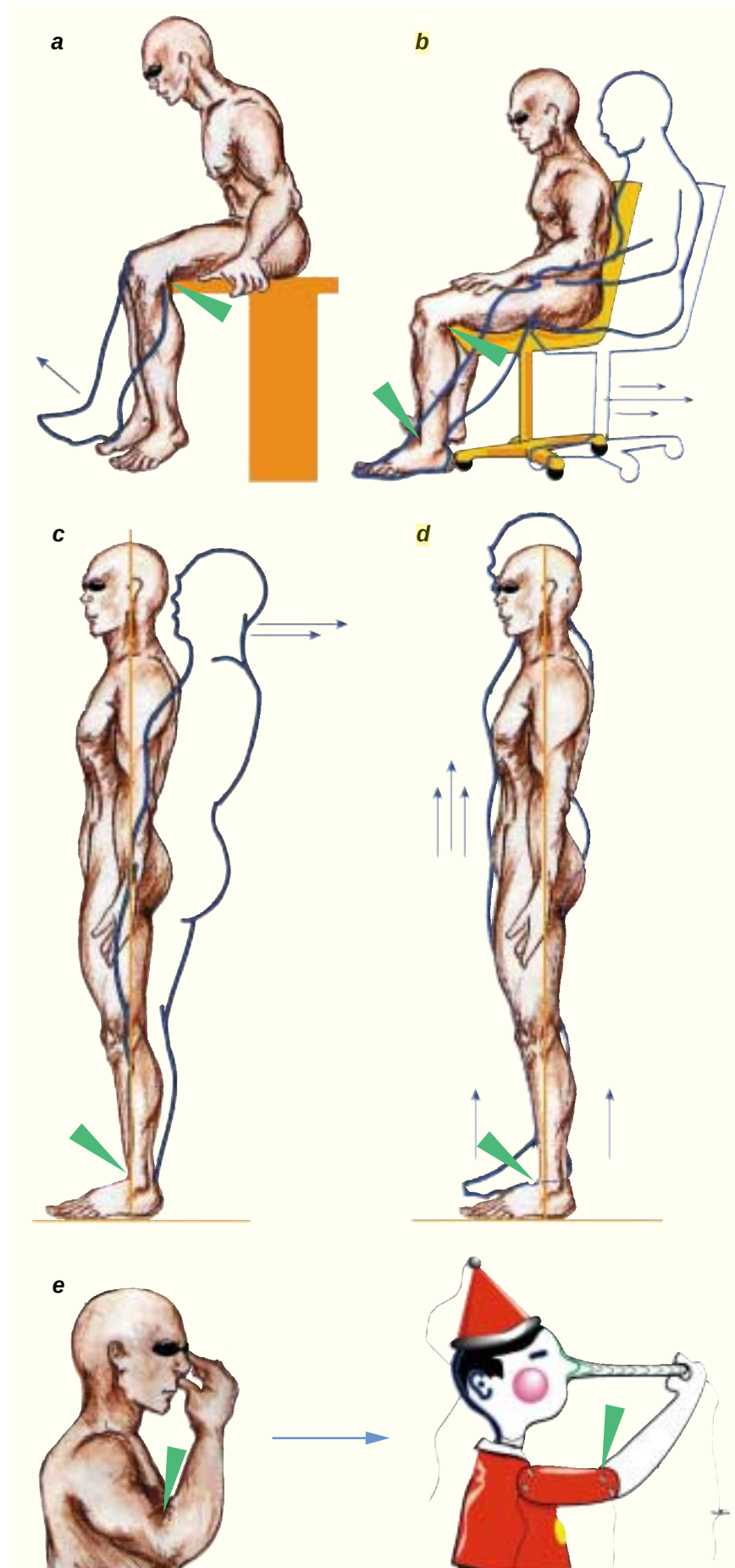


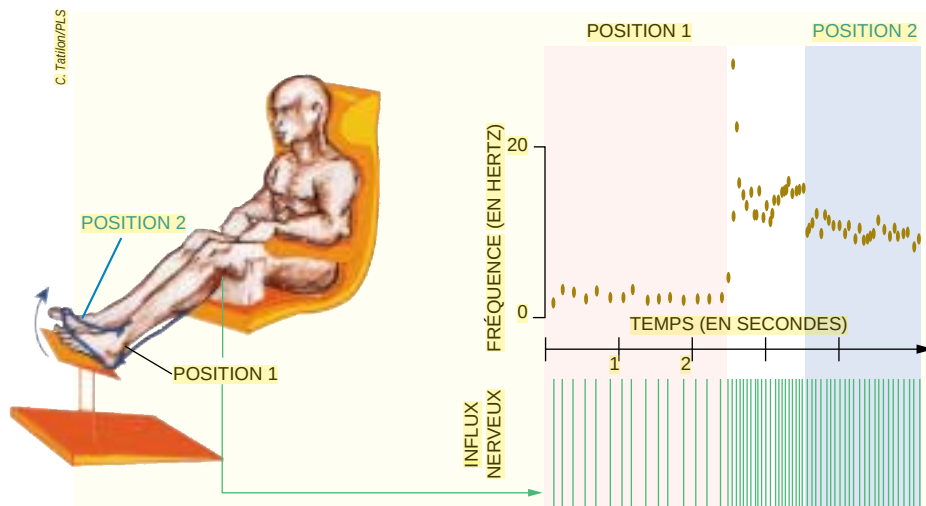
helm Kühne décrit, dans des muscles de petits mammifères, des formations cellulaires qu'il nomme fuseaux neuromusculaires en raison de leur forme allongée et de leur renflement central. Un fuseau neuromusculaire est formé de quatre à six fibres musculaires courtes (deux à cinq millimètres de long) et fines, dont la partie centrale (équatoriale), non contractile, est enfermée dans une capsule emplies d'un liquide visqueux (voir l'encadré page 96). On qualifie d'«intrafusales» ces fibres musculaires, par opposition aux fibres musculaires motrices, dites «extrafusales».

Sherrington confirme, dès 1893, que ces fuseaux neuromusculaires sont des structures sensorielles : des terminaisons sensibles innervent la zone équatoriale des fibres intrafusales. Les corps cellulaires des neurones issus de ces terminaisons sont dans les ganglions des racines rachidiennes dorsales (les structures par où les fibres nerveuses sensibles pénètrent dans la moelle épinière). De ces corps cellulaires, des axones partent vers de nombreuses structures nerveuses centrales, telles que la moelle épinière, le cervelet et les régions pariétales de l'écorce cérébrale. Là, les informations issues des fuseaux neuromusculaires sont utilisées pour la gestion de la motricité réflexe ou intentionnelle, ou pour l'élaboration de la connaissance des activités du corps et de ses rapports avec l'environnement.

Les muscles des yeux, des doigts ou du cou hébergent plusieurs dizaines

2. DES ILLUSIONS DE MOUVEMENTS sont créées par l'application de vibrations mécaniques (*flèches vertes*) sur les tendons d'un muscle, à des fréquences de quelques dizaines de hertz, et lorsque la vue du sujet est occultée. Le sujet a l'impression d'un mouvement qui étirerait le muscle ainsi stimulé, mais qui dépend de sa posture et des informations que lui apportent les autres sens. La vibration du muscle ischio-jambier d'un sujet assis (a) lui donne l'illusion d'une extension de sa jambe. Si l'on stimule les muscles ischio-jambiers et jambiers antérieurs de la même personne assise sur une chaise à roulettes et dont les pieds sont posés sur le sol (b), elle a l'impression de glisser vers l'arrière avec la chaise. La stimulation des jambiers antérieurs d'une personne debout lui donne l'illusion d'un basculement de tout son corps vers l'arrière (c). Après quelques jours passés en microgravité dans une station spatiale, cette illusion est remplacée par celle d'un déplacement du corps vers le haut (d). Enfin, la stimulation du biceps d'une personne qui se tient le nez pincé entre le pouce et l'index (e), donne à celle-ci, le plus souvent, la sensation que son nez s'allonge, tel celui de Pinocchio.





3. LES SIGNAUX SENSITIFS émis pendant les mouvements de la cheville par une terminaison nerveuse primaire sont enregistrés à l'aide d'une microélectrode introduite dans le nerf tibial postérieur. On enregistre une suite d'impulsions nerveuses à une fréquence caractéristique de la longueur du muscle (*position 1*). Lorsque le muscle est étiré, la fréquence des impulsions augmente en fonction de la vitesse du mouvement, puis se stabilise lorsque la longueur du muscle devient constante dans une nouvelle position (*position 2*).

de fuseaux neuromusculaires par gramme de tissu alors que ceux du mollet par exemple, dont la taille est supérieure, en sont moins largement dotés. La richesse de l'équipement sensoriel de nos muscles semble liée à la finesse et à la précision des actions qu'ils sont amenés à réaliser.

Les terminaisons nerveuses des fuseaux neuromusculaires sont sensibles à la fois à la longueur des muscles qui les abritent et aux variations de cette longueur. On enregistre, chez l'homme, les signaux qu'elles émettent en introduisant une micro-électrode de tungstène stérile dans un nerf superficiel du bras ou de la jambe. Dès le début des années 1980 nous avons ainsi, avec Jean-Pierre Vedel, confirmé et complété chez l'homme ce que la neurophysiologie animale nous avait appris du fonctionnement de ces récepteurs.

Dans un muscle dont la longueur est constante, les terminaisons nerveuses émettent un message sensitif (voir la figure 3) : une série d'impulsions électriques à une fréquence caractéristique de la longueur du muscle. Lorsque le muscle est déformé, la fréquence des impulsions varie : elle s'accroît lorsque le muscle est étiré, et d'autant plus que cet étirement est important et rapide ; elle décroît lorsque le muscle se raccourcit. Ces variations de fréquence rendent compte, en temps réel, à la fois de la vitesse à laquelle le muscle est étiré et de la longueur à laquelle il est stabilisé.

Les signaux nerveux issus de la totalité des muscles qui mobilisent

une articulation sont reçus et traités simultanément par le système nerveux central : il en déduit le mouvement. Ainsi, nous avons montré récemment, avec Edith Ribot-Ciscar, que le codage cérébral de la vitesse d'un mouvement de flexion repose sur la différence entre les fréquences des signaux sensitifs issus des muscles agonistes (qui se contractent) et antagonistes (qui s'allongent). La fréquence des signaux nerveux émis par les fuseaux neuromusculaires diminue dans les muscles agonistes et s'accroît dans les muscles antagonistes. Si le mouvement est plus complexe, les centres nerveux intègrent à chaque instant la totalité des messages issus de tous les muscles mis en jeu afin d'en extraire, par exemple, les paramètres de la trajectoire de l'extrémité du segment mobilisé.

Chacune de nos attitudes et chacun de nos mouvements engendre ainsi un message sensoriel spécifique. Un «paysage sensoriel» propre à chacun de nos actes se dessine alors et c'est probablement dans le stockage central de ces paysages sensoriels qu'il faudrait rechercher une part de la mémoire motrice, mémoire des gestes intentionnels que nous avons appris.

L'illusion du mouvement

Au début des années 1970, Guy Goodwin et ses collaborateurs de l'Université d'Oxford, puis Göran Eklund, de l'Université d'Uppsala, et enfin nous-

mêmes avons observé que l'application de vibrations mécaniques sur un tendon musculaire crée, chez un sujet totalement immobile et dont la vision est occultée, une sensation de mouvement. Les fuseaux neuromusculaires sont sensibles, nous venons de le voir, aux allongements des muscles qui les abritent. Des vibrations mécaniques de faible amplitude, lorsqu'elles sont appliquées sur les tendons de ces mêmes muscles, engendrent une série d'étirements rapides et répétés du tissu musculaire. David Burke, à l'Université de Sydney, puis nous-mêmes, dans les années 1980, avons démontré, grâce à des enregistrements directs de l'activité de fibres sensorielles issues des fuseaux neuromusculaires, que les vibrations tendineuses stimulent spécifiquement les terminaisons nerveuses sensibles à l'allongement des muscles, et que la fréquence des signaux émis par chaque fibre est, jusqu'à environ 100 hertz, proportionnelle à celle du stimulus vibratoire.

Les vibrations du tendon constituent alors un leurre sensoriel grâce auquel on induit, en l'absence de mouvement, des messages qui ne sont normalement émis vers le cerveau que lorsque le sujet bouge réellement. Ces sensations illusoire de mouvement concernent les membres ou le corps tout entier selon les muscles stimulés et leur nombre, et leur vitesse est toujours relativement lente (rotation d'une articulation de 5 à 20 degrés par seconde). Elles sont par ailleurs si réalistes qu'un sujet naïf attribue à l'expérimentateur la responsabilité du mouvement qu'il perçoit. Le sujet ressent toujours que le muscle vibré est étiré : bien que les messages sensoriels de tous les muscles soient simultanément pris en compte par le cerveau, ceux émis par les muscles étirés sont prépondérants.

L'existence de ces illusions de mouvement démontre que les messages musculaires sont une source prioritaire de notre perception des positions et des mouvements du corps, sur laquelle est fondée la représentation de celui-ci. En outre, la sensibilité musculaire peut assurer des fonctions mentales de haut niveau, telles la reconnaissance de formes et leur catégorisation. Avec Jean-Claude Gilhodes, nous avons donné à des sujets dont la main était totalement immobile l'illusion qu'ils dessinaient différentes formes géométriques (voir la figure 4). En variant la fréquence, la date d'intervention et

la durée des vibrations appliquées aux quatre groupes musculaires du poignet, nous avons créé des sensations de dessin de droites d'orientation variée et de figures géométriques (carrés, rectangles, triangles, cercles ou ellipses).

Ainsi, la vibration isolée des muscles fléchisseurs de la main évoque une sensation de mouvement de celle-ci vers le haut, et celle des adducteurs une sensation de mouvement de la main vers la gauche (pour la main droite), orthogonale à la précédente. La stimulation conjointe de ces deux muscles crée l'illusion d'un seul mouvement, de direction intermédiaire aux deux précédents : en oblique, vers le haut et vers la gauche.

Les sujets reconnaissent et nomment sans difficulté les formes qu'ils ont l'illusion de dessiner : le cerveau intègre donc des messages musculaires multiples, afin d'en extraire perceptivement une forme motrice unique. Nous décrivons cette intégration à l'aide de vecteurs. Chaque muscle engendre, au cours de l'exécution d'un mouvement, un message sensitif à l'origine de ce que l'on pourrait appeler une sensation élémentaire, que nous représentons par un vecteur dont l'origine est l'extrémité du segment mobilisé, dont la direction est celle du mouvement qui allongerait ce muscle et dont la longueur est fonction de la vitesse du mouvement. Lorsque plusieurs muscles sont stimulés en même temps, toutes les sensations élémentaires sont « combinées » en une seule par le système nerveux. Le vecteur somme de tous les vecteurs correspondant aux sensations élémentaires, issus de chacun des muscles concernés, décrit à chaque instant la direction et la vitesse de la trajectoire perçue.

Or, on a découvert, chez le singe, des populations cellulaires situées dans les aires corticales pariétales postérieures qui codent les caractéristiques cinématiques du mouvement sous forme vectorielle. Ces aires sont abondamment innervées par des fibres d'origine musculaire dont la distribution sur le cortex présente des analogies avec l'organisation du corps lui-même : il est donc tentant de considérer que c'est dans ces aires cérébrales que le traitement des messages musculaires permet l'émergence de nos sensations de mouvement. Cette analyse rejoint, au moins pour l'action, ce qu'écrivait Maurice Merleau-Ponty en

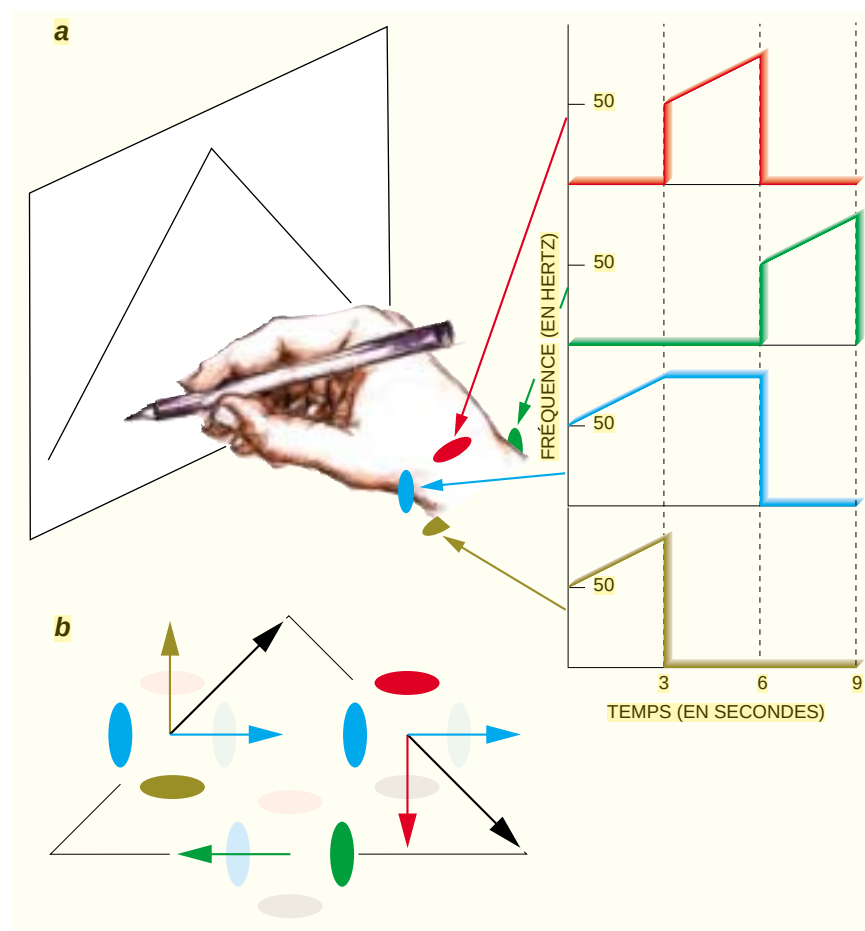
1945 : « L'esprit n'est pas ce qui descend dans mon corps mais ce qui en émerge. »

Nous voyons avec nos muscles

Au delà de sa contribution à la connaissance de soi, la sensibilité des muscles participe à l'exploration de l'environnement grâce aux actions que nous réalisons. Les « actions perceptives », qui orientent et guident nos organes des sens vers leur stimulus, influencent profondément le traitement des messages sensoriels : ainsi, le système nerveux central traite-t-il conjointement les informations visuelles et les informations musculaires nécessairement associées à l'action de voir. Comment pourrions-nous localiser une cible visuelle dans l'espace sans que le système nerveux soit précisément informé du lieu où se trouve le corps et, notam-

ment, l'œil ? James Lackner, de l'Université de Brandeis, l'a démontré en plaçant, dans l'obscurité, une lumière à l'extrémité du doigt immobile d'un sujet, puis en stimulant par vibration les muscles triceps ou biceps du bras correspondant : en même temps qu'il ressent un mouvement de son bras, le sujet a l'illusion que la lumière se déplace vers lui ou s'éloigne de lui.

En outre, la sensibilité musculaire peut influencer l'interprétation par le cerveau de ce que nous voyons sans que nous percevions aucun mouvement. Avec Régine Roll et Jean-Luc Velay, nous avons présenté une cible ponctuelle immobile sur un écran en face des yeux d'un sujet immobile. La vibration des muscles inférieurs des yeux, de la partie antérieure du cou ou même des chevilles (qui, lorsque le sujet a les yeux bandés, lui donne l'illusion d'un basculement vers l'arrière) donne au sujet l'illusion d'un déplacement de la cible



4. LE TRACÉ VIRTUEL d'un dessin, ici un triangle, est ressenti par une personne dont on stimule par vibration les différents muscles du poignet en suivant une séquence bien définie (a). Le sujet reconnaît la forme tracée : le cerveau interpréterait perceptivement les signaux émis par les différents muscles comme des vecteurs, dont l'origine est l'extrémité de la main, dont la direction est perpendiculaire au muscle vibré et dont la longueur est proportionnelle à la vitesse du mouvement (b). La direction globale du mouvement à un instant donné correspond à la somme de tous ces vecteurs.