

BASES NEUROPHYSIOLOGIQUES DE LA PROPRIOCEPTION

Jean-Charles LAMY¹

MOTS CLÉS

Posture
Proprioception
Systèmes sensoriels

“
La proprioception repose sur des afférences multiples, constituant des voies de traitement redondantes et convergentes, autorisant, en cas de défaillance de l'une d'entre elles, une reprogrammation plus ou moins efficace
”

INTRODUCTION

En pratique clinique, le terme “rééducation proprioceptive” (ou reprogrammation neuromotrice) désigne le travail de l'activité posturale dans tous les plans de l'espace sur des supports instables et a pour but de “réentraîner les systèmes de contrôle articulaire lorsque ceux-ci sont défaillants” [1].

Quelle que soit la méthode utilisée (Freeman, Castaing et Laplace, Rodineau [1]), la rééducation proprioceptive induit des déséquilibres du corps qui tendent à projeter le centre de gravité en dehors du polygone de sustentation ; ils seront compensés par une réponse motrice dépendante de l'activité des systèmes sensorimoteurs.

Les mécanismes de compensation de ces déséquilibres résultent schématiquement d'une organisation globale construite sur le captage et le traitement coordonnés d'informations d'origine somesthésique (proprioceptives et cutanées en particulier), visuelle, labyrinthique ainsi que d'ajustements posturaux modulaires ou segmentaires. Ces différentes modalités sensorielles vont se conjuguer dans des systèmes d'intégration plurimodaux pour contrôler, selon des boucles rétroactives, les tâches motrices spécifiques. L'existence de

voies redondantes et convergentes à partir de ces informations multimodales va permettre, en situation de déficience uni ou multisensorielle, de mettre en place des stratégies de compensation. Ce remodelage fonctionnel constitue le fondement de la rééducation proprioceptive.

Cet article aborde la description des différents capteurs alimentant les informations proprioceptives, leur fonction, et l'organisation des circuits redondants et convergents permettant les mécanismes de compensation. L'organisation corticale du contrôle de la proprioception ne sera que partiellement traitée.

PROPRIOCEPTION CONSCIENTE ET INCONSCIENTE

La proprioception (du latin “*proprius*” : propre et “*recipere*” : recevoir) se définit par notre capacité à connaître la position de notre corps dans l'espace, ou de chacun de nos membres les uns par rapport aux autres, et à évaluer la résistance contre laquelle une tâche motrice est réalisée. Ainsi, la proprioception rassemble trois propriétés : (1) la sensibilité à la position (statesthésie) qui nous informe continuellement des angles formés par chaque articulation et donc de la position relative des mem-



¹ Docteur en neurosciences
INSERM U731/UPMC “Physiologie et physiopathologie de la motricité chez l'homme”
Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, Paris
Chargé d'enseignement à l'École de kinésithérapie de Paris - ADERF



▲ **Figure 1**
Représentation schématique des différents circuits convergents du système nerveux central impliqués dans la proprioception

bres entre eux et par rapport au corps, (2) la sensibilité au mouvement (kinesthésie), correspondant à une sensation à la fois de vitesse, d'amplitude et de direction et, (3) la sensibilité à la force.

L'étude de la physiologie de la proprioception comporte deux éléments : la proprioception inconsciente et la proprioception consciente.

- La proprioception inconsciente intervient dans le maintien de la station debout et dans les ajustements posturaux, et repose sur la mise en jeu de voies réflexes médullaires permettant des ajustements rapides.
- La proprioception consciente, support de la statesthésie et de la kinesthésie, repose sur le traitement cortical des informations proprioceptives.

La capture de l'information

Les propriocepteurs capsulo-ligamento-musculaires fournissent des informations concernant la position articulaire, musculaire et sur la force développée alors que

d'autres récepteurs, à distance de ce système musculo-squelettique, renseignent sur la position de la tête par rapport au tronc ou des déplacements en cours. Enfin d'autres afférences peuvent véhiculer des informations de nature proprioceptive comme les afférences visuelles.

Ces capteurs (fig. 1) vont assurer une transduction du signal recueilli en des variations de potentiel membranaire qui seront ensuite codées en fréquences et acheminées au niveau du système nerveux central pour être traitées par divers centres intégrateurs.

Les fuseaux neuromusculaires

Les fuseaux neuromusculaires sont des récepteurs sensoriels localisés dans la partie charnue de tous les muscles striés. Chaque fuseau est constitué de 4 à 12 fibres musculaires "intrafusales" qui sont disposées de façon parallèle aux fibres musculaires extrafusales du muscle squelettique ; elles subissent donc les mêmes variations de longueur.

Les fibres intrafusales reçoivent une innervation sensitive véhiculée par les fibres afférentes Ia et du groupe II, et une innervation motrice assurée par les motoneurons fusimoteurs γ qui permettent leur contraction.

Les terminaisons primaires (fibres Ia) et secondaires (fibres du groupe II) du fuseau neuromusculaire sont sensibles à l'étirement musculaire [2] : leur fréquence de décharge croît proportionnellement à la longueur du muscle. Le fuseau neuromusculaire constitue le récepteur du réflexe monosynaptique ou réflexe d'étirement.

La décharge des fuseaux neuromusculaires, au cours d'une contraction musculaire accompagnée de raccourcissement, ralentit ou présente même une pause [3]. L'activité des fibres fusimotrices γ pendant la contraction musculaire entraîne une contraction des fibres intrafusales susceptible de s'opposer au ralentissement ou à l'arrêt de la décharge entraînée par le raccourcissement du muscle.

Enfin, la sensibilité des terminaisons primaires des fuseaux neuromusculaires aux stimulations vibratoires a permis de mieux appréhender leur implication dans la proprioception.

Les organes tendineux de Golgi

Les organes tendineux de Golgi sont localisés au niveau des jonctions musculo-tendineuses et muculo-aponévrotiques. Chaque organe tendineux de Golgi est constitué d'un ensemble de fibres de collagène où s'insèrent 3 à 25 fibres musculaires en série.

Chaque organe tendineux de Golgi est innervé par une fibre Ib. Ces récepteurs sont des indicateurs de la tension exercée sur le muscle, que celle-ci résulte d'une contraction ou d'un allongement du muscle. Une récente étude chez l'homme suggère qu'ils ne servent pas à mesurer l'amplitude des forces musculaires mais qu'ils fournissent plutôt des informations relatives à l'estimation et aux variations de la force de contraction [4].

Les récepteurs articulaires

Les récepteurs articulaires sont situés dans la capsule articulaire et les ligaments. Ils comprennent les corpuscules de Ruffini, les organes tendineux de Golgi, les corpuscules de Pacini et les terminaisons libres.

Les corpuscules de Ruffini, les plus nombreux, sont des récepteurs formés d'une capsule conjonctive dans laquelle pénètrent les terminaisons d'un axone myélinisé. Lorsque l'articulation est immobile, chacun d'entre eux n'est activé qu'à l'intérieur d'une plage angulaire spécifique (de 15 à 30°), située quasi exclusivement aux angles extrêmes de l'articulation.

Lorsque l'articulation est en mouvement, le récepteur répond dans sa plage angulaire d'activation par une augmentation ou une réduction de sa fréquence de décharge, signalant la direction et la vitesse du déplacement angulaire. La plupart de ces récepteurs restent inactifs lorsque la musculature insérée à proximité de l'articulation n'est pas sous contraction.

Les corpuscules de Pacini sont peu nombreux au niveau de la capsule. Ces récepteurs sont inactifs lorsque l'articulation est immobile mais déchargent lorsque la vitesse du mouvement est suffisamment élevée ; ils fourniraient des informations relatives à l'accélération angulaire de l'articulation.

Enfin, les terminaisons nerveuses libres, connectées à des fibres de plus fins diamètres (myélinisées ou non), ne répondent qu'à des stimuli nociceptifs.

Les mécanorécepteurs de la peau

Les mécanorécepteurs de la peau comprennent plusieurs types de récepteurs encapsulés dans une gaine conjonctive et des terminaisons nerveuses libres. Les récepteurs encapsulés sont représentés par les corpuscules de Meissner, les disques de Merkel, les corpuscules de Pacini et de Ruffini et sont innervés par les fibres A β . Leur distribution diffère selon que l'on considère la peau glabre ou la peau velue. Les caractéristiques anatomiques de ces récepteurs ne seront pas détaillées ici.

Dans leur ensemble, ces récepteurs codent les différentes modalités de la déformation cutanée (étirement, frottement, pression...). Dans cette optique, chaque récepteur a une fonction particulière. Les corpuscules de Meissner et les disques de Merkel semblent plus impliqués dans les phénomènes de discrimination spatiale. Les corpuscules de Pacini sont particulièrement sensibles aux oscillations mécaniques de la peau (vibration entre 100 et 300 Hz) tandis que les corpuscules de Ruffini sont très sensibles à la direction et l'amplitude de l'étirement.

Généralement considérés comme des extérocepteurs, il a été montré que de nombreux mécanorécepteurs étaient également sensibles aux mouvements de la main et des articulations des doigts sans application de stimuli externes. Ils contribueraient au codage du mouvement volontaire en renseignant le système nerveux central sur l'environnement externe et interne [5].

Les récepteurs vestibulaires du labyrinthe membraneux

D'un point de vue anatomique et fonctionnel, on distingue deux types de récepteurs vestibulaires :

- les crêtes ampullaires des canaux semi-circulaires sensibles aux accélérations angulaires de la tête dans tous les plans. Ils fournissent au système nerveux central des informations sur la vitesse et la direction du mouvement de la tête ;
- les macules des organes otolithiques (utricle et saccule), sensibles aux accélérations linéaires (verticales pour le saccule et horizontales pour l'utricle) et à l'attraction gravitationnelle. Lorsque le corps est immobile, ils déchargent en fonction de l'intensité de la composante de l'accélération gravitaire ; cette valeur étant liée à la position de la tête, les otolithes donnent une infor-

mation sur la position de la tête par rapport à la verticale. Au cours du mouvement, ils intègrent l'accélération.

Les afférences visuelles

Le rôle des afférences visuelles dans la sensibilité proprioceptive peut être facilement mis en évidence dans une situation de confusion entre mouvement du corps et mouvement de la scène visuelle comme, par exemple, la sensation de partir en marche arrière lorsque vous vous arrêtez à un feu rouge et que la voiture d'à côté continue à avancer. Dans ces conditions, les centres nerveux interprètent le déplacement de l'image comme s'il s'agissait d'un changement de position de la tête.

Les afférences visuelles de la vision périphérique convergent avec les afférences vestibulaires, et contribuent à l'évaluation de la vitesse des mouvements de la tête. En effet, lorsque la vitesse de déplacement de la tête est constante, les cellules sensorielles des organes vestibulaires vont s'adapter et ne vont plus suffire à informer le système nerveux central des déplacements subis.

LA PROPRIOCEPTION INCONSCIENTE : bases neurophysiologiques des adaptations posturales

Le maintien de la posture et le contrôle des déséquilibres passent par des mécanismes d'adaptation rapide dont peu atteignent la conscience. Nous envisagerons les mécanismes mis en jeu pour corriger une situation de déséquilibre.

Les afférences d'origine proprioceptive, vestibulaire, visuelle et tactile semblent jouer un rôle prépondérant dans le maintien de l'équilibre chez l'homme puisque plusieurs études ont montré que la perturbation de chacun de ces systèmes affectait l'équilibre [6] :

– une ischémie bloquant les fibres du groupe I provoque des oscillations du corps de 1 Hz ; de plus, des réactions posturales peuvent être induites par l'application d'une vibration au niveau des muscles de la cheville, connue pour activer les fuseaux neuromusculaires ;

- l'atteinte des fibres du groupe II dans certaines neuropathies périphériques induit une augmentation des oscillations du corps ;
- une atteinte vestibulaire altère les réactions posturales et les réactions de stabilisation induites par une stimulation galvanique bimastoïdienne ;
- la déprivation des afférences visuelles entraîne une augmentation des oscillations du corps en amplitude et en vitesse ;
- le blocage des afférences cutanées plantaires par l'utilisation d'un bloc de conduction hypothermique augmente les oscillations ; de plus, la vibration de certaines zones de la plante du pied, activant ici les récepteurs cutanés, permet d'évoquer des adaptations posturales.

Bien que ces voies puissent paraître redondantes (c'est-à-dire qu'elles fournissent les mêmes informations), elles n'interviendraient pas toutes dans les mêmes situations. Ainsi, par exemple, les afférences cutanées plantaires pourraient jouer un rôle important dans le contrôle des oscillations de faible amplitude alors que les afférences musculaires interviendraient dans le contrôle d'oscillations plus importantes.

“Les afférences visuelles de la vision périphérique convergent avec les afférences vestibulaires, et contribuent à l'évaluation de la vitesse des mouvements de la tête”

La moelle épinière réajuste localement l'activité posturale

Les adaptations posturales à des perturbations amples passent par la mise en jeu de voies réflexes spinales à courtes, moyennes et longues latences. Au cours de la station debout sans déséquilibre, les genoux sont tendus et l'axe du poids du corps passe par eux. En cas de déséquilibre, cet axe passe en avant ou en arrière des genoux et nécessite alors la mise en jeu des quadriceps ou des ischio-jambiers et des muscles de la cheville. Les voies réflexes qui participent au contrôle spinal de la posture sont multiples.

Parmi elles, le réflexe myotatique occupe probablement une place prépondérante dans ces ajustements posturaux. En effet, cet arc constitue une boucle de régulation de la longueur du muscle puisqu'un étirement passif du muscle entraîne, à une latence très courte, sa propre

contraction réflexe, ce qui tend à ramener la longueur du muscle à sa valeur initiale. Ce “servo-mécanisme” (fig. 2) contribue largement à fixer l’angle d’une articulation ; la variable régulée (longueur du muscle) peut être fixée à différentes valeurs (point de consigne), autorisant l’adoption de multiples postures différenciant les unes des autres par les angles articulaires ; un comparateur (fuseau neuromusculaire) vérifie que la variable est conforme à la consigne. S’il existe une erreur, une correction sera apportée par la modification des influx qui atteignent le motoneurone α . Le choix de la valeur du point de consigne serait effectué par les neurones fusimoteurs.

L’étude du syndrome de décérébration de l’animal mésencéphalique, se caractérisant par une hypertonie des muscles extenseurs, a permis de montrer que les unités motrices étaient activées non seulement par une action directe des centres suprasegmentaires sur les motoneurons α mais aussi au travers d’une boucle γ (centres suprasegmentaires - neurones fusimoteurs - fuseau neuromusculaire - fibres afférentes Ia et II - motoneurone α - fibres musculaires).

Ainsi, les adaptations posturales résultent, au moins en partie, de la mise en jeu des connexions des afférences Ia et du groupe II issues du fuseau neuromusculaire avec les motoneurons de la corne ventrale. Ces connexions sont dites “homonymes” lorsque la fibre afférente sensitive se projette sur un motoneurone qui innerve le muscle dont elle est issue, et “hétéronymes” lorsqu’elles se projettent sur un motoneurone qui innerve un autre muscle.

Chez l’homme, la distribution de ces projections est bien connue [6]. Ces connexions précablées permettent la mise en place de réactions posturales efficaces selon des schémas préprogrammés. Par exemple, un déséquilibre de la cheville amenant les orteils vers le bas entraîne une réponse multisegmentaire avec une flexion des genoux et une bascule du tronc vers l’arrière.

Une partie du contrôle postural est donc assurée par ces voies réflexes spinales. Cependant, l’activation des fibres Ia d’un muscle est limitée aux motoneurons α (1) du muscle lui-même (projections Ia homonymes), (2) des muscles agonistes ou synergistes proches (projections Ia hétéronymes), et (3) des muscles antagonistes (connexions inhibitrices réciproques). Par conséquent, l’étirement d’un muscle pourra modifier l’activité d’autres muscles agissant sur la même articulation ou sur une articulation voisine, c’est-à-dire qu’il pourra, tout au plus, contrôler l’activité postu-

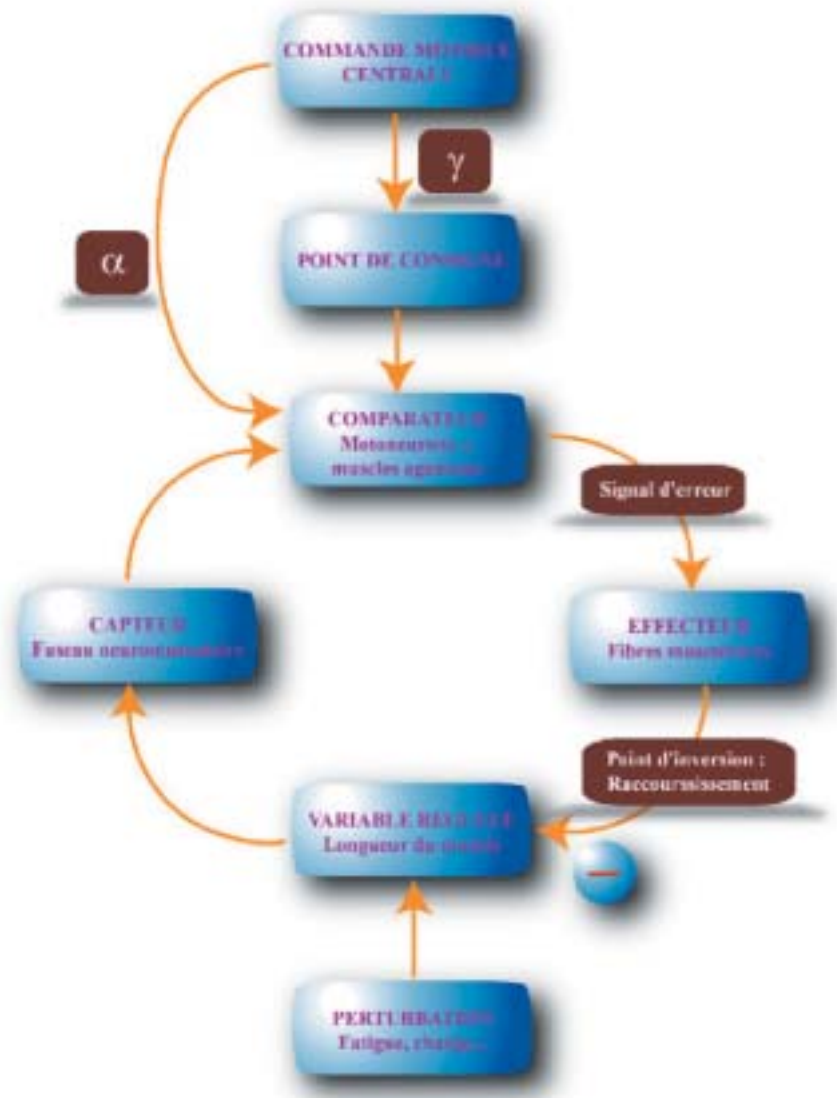


Figure 2 ▲
Représentation schématique du servo-mécanisme en conditions dynamiques.
Le réflexe peut se concevoir comme un système de rétrocontrôle négatif de la longueur du muscle

rale d’un membre. La moelle épinière permet des ajustements locaux de l’activité motrice posturale.

Implication de la formation réticulée

Les préparations animales réduites ont révélé qu’une transection spinale aiguë induisait une atonie alors qu’une décérébration (transection intercolliculaire du tronc cérébral) entraînait une hypertonie. Ces données montrent que la moelle épinière, bien qu’élément clé du contrôle postural, ne peut à elle seule assurer l’activation des muscles impliqués dans le maintien de la posture.

Les travaux de Rhines et Magoun (1946) ont montré que la stimulation électrique répétitive de certaines régions du tronc cérébral avait des conséquences sur le comportement moteur, notamment sur les réflexes spinaux, l’exé-

cution d'un mouvement induit par une stimulation du cortex moteur ou le tonus musculaire. Ainsi, la stimulation des régions pontiques facilite ces manifestations motrices alors que la stimulation des régions bulbaires les inhibe. Ces régions, respectivement appelées formation réticulée pontique (facilitatrice) et formation réticulée bulbaire (inhibitrice), constituent des grands systèmes activateurs ou inhibiteurs descendants ; ils sont connectés de façon monosynaptique ou polysynaptique aux motoneurons α .

Ces systèmes sont considérés comme de véritables centres d'intégration puisqu'ils reçoivent des informations de nombreuses structures nerveuses (cortex cérébral, noyaux vestibulaires, voies somesthésiques...). Les données animales ont permis de montrer que l'activité motrice posturale dépend, pour une part, d'un équilibre entre les influences excitatrices pontiques et inhibitrices bulbaires qui atteignent les motoneurons α . Le système réticulaire contrôle les ajustements posturaux anticipés, indispensables au maintien de l'équilibre.

LA PROPRIOCEPTION CONSCIENTE : contribution et convergence des systèmes afférents

L'étude de la proprioception consciente repose sur la capacité à induire chez le sujet une illusion de mouvement. Globalement, le fait de réussir à induire une telle illusion en activant un canal sensoriel suggère son implication dans la sensibilité proprioceptive. De plus, l'étude de patients présentant des troubles proprioceptifs permet de mieux comprendre l'organisation de certains de ces circuits.

Les propriocepteurs musculo-squelettiques

Les informations issues des propriocepteurs musculo-squelettiques, particulièrement des fuseaux neuromusculaires, codent la position des segments de membre, c'est-à-dire qu'elles renseignent sur la position et les déplacements du corps par rapport à une surface de support, ou encore sur l'état d'un segment par rapport à un autre ou par rapport au reste du corps. Les fuseaux neuromusculaires sont d'autant plus efficaces qu'ils sont localisés dans tous les muscles striés d'une articulation donnée. Ainsi, les informations en provenance du muscle qui se contracte sont très largement complétées par celles des muscles synergistes et antagonistes.

L'étude de patients atteints de neuropathies dégénératives ou la privation sensorielle par des méthodes telles que l'ischémie, la vibration tendineuse ou l'anesthésie, permet d'examiner l'importance de la proprioception musculo-squelettique. La technique la plus utilisée reste la vibration tendineuse de haute fréquence appliquée par voie transcutanée à un tendon ou à un muscle ; le muscle vibré est alors le siège d'un réflexe tonique vibratoire attribué à l'activation des terminaisons primaires des fuseaux neuromusculaires [7].

Dans le même temps, le sujet perçoit une illusion de mouvement correspondant à une sensation d'étirement du muscle vibré comme une illusion d'extension du coude lors de la vibration du biceps brachii ; cette illusion persiste après une anesthésie des afférences cutanées ou articulaires (cf. *infra*). Les informations issues des fibres la sont véhiculées jusqu'au niveau cortical et particulièrement au niveau du cortex somesthésique primaire (S_1) où elles conservent, au moins chez l'animal, un haut degré d'organisation somatotopique.

Par ailleurs, l'étude de patients neuropathiques a permis de préciser le rôle clé des informations fusoriales dans les activités motrices posturales. Boucher et son équipe [8] ont montré que la stabilité posturale des patients atteints de polyneuropathie diabétique était altérée ; l'amplitude et la vitesse des oscillations posturales sont beaucoup plus importantes chez ces patients que chez des sujets sains avec ou sans vision. Chez ces patients, il existe également une perte de la perception du mouvement au niveau de la cheville qui a été attribuée, sur la base de plusieurs éléments expérimentaux, à une réduction des informations fusoriales [9].

Toutefois, bien que les informations fusoriales jouent un rôle important dans le maintien postural, des patients désafférentés après une neuropathie sensitive pure conservent la possibilité de réaliser des mouvements fins et précis sous réserve que le contrôle visuel soit préservé [10]. Ces résultats suggèrent que d'autres sensibilités puissent assumer le rôle d'informateur kinesthésique et contribuer au guidage correct des mouvements en l'absence de feedback proprioceptif.

Les récepteurs articulaires

Plusieurs résultats expérimentaux ont permis de montrer que les récepteurs articulaires ne jouaient pas un rôle pré-

pondérant dans la proprioception consciente et ce, contrairement aux idées longtemps admises :

- l'anesthésie des afférences articulaires de la main n'entraîne pas de trouble proprioceptif ; dans ces conditions, la vibration des tendons des longs fléchisseurs des doigts induit toujours une illusion de mouvement [11] ;
- l'application d'une vibration à haute fréquence au niveau de l'articulation n'induit pas d'illusion de mouvement ;
- le sens de position est peu altéré après un remplacement prothétique de la hanche ou du genou [12, 13] ;
- les plages angulaires extrêmes dans lesquelles interviennent les afférences articulaires ne sont pas compatibles avec leur mise en jeu dans les conditions de fonctionnement normal ;
- des enregistrements microneuronographiques des afférences articulaires issues des doigts chez l'homme ont révélé que ces afférences ne représentaient que 10 % des fibres de gros diamètres des nerfs digitaux et qu'elles étaient activées, pour leur grande majorité, uniquement dans des plages angulaires extrêmes [14].

Toutefois, dans des conditions pathologiques, le fonctionnement de ces récepteurs pourrait être modifié puisque, chez l'animal, il a été montré que des récepteurs articulaires, normalement silencieux, déchargeaient après l'induction d'un épanchement synovial [15]. De plus, chez l'homme, le sens de position chez des patients présentant une arthrose du genou est altéré [16] ; le fonctionnement musculaire est défaillant chez ces patients ce qui modifierait les informations fusoriales. Le remplacement prothétique du genou chez ces patients pourrait normaliser l'activité des récepteurs articulaires et celle des fuseaux neuromusculaires.

Les récepteurs cutanés

Les récepteurs cutanés constituent une source d'information proprioceptive non négligeable. Nous considérerons ici le rôle des afférences cutanées plantaires. Plusieurs résultats expérimentaux ont permis de préciser l'implication de ces afférences dans les activités motrices posturales :

- la privation des afférences cutanées plantaires par l'anesthésie du nerf plantaire induit des modifications de l'amplitude et de l'activation des paramètres temporels des synergies musculaires des membres ipsilatéral et controlatéral [17] ;

- la réduction de la base de support du pied dans une situation d'instabilité entraîne une exécution plus rapide du premier pas. Ces modifications auraient une origine spinale [18] ;
- les activités électromyographiques des muscles de la cheville lors d'une situation de déséquilibre nécessitant des réactions posturales compensatoires diffèrent entre des patients ayant perdu leur réflexe achilléen et des sujets sains ayant subi une anesthésie du nerf plantaire ou une ischémie de la jambe [19]. Ces modifications seraient plus importantes en l'absence de proprioception (ischémie) que par la perte des sensations cutanées ;
- à l'aide d'une semelle particulière stimulant les mécanorécepteurs plantaires, Maki et son équipe [20] ont montré que l'augmentation de la sensibilité plantaire améliore la stabilisation alors que l'anesthésie de la voûte plantaire diminue l'équilibre postural. Ces auteurs ont suggéré que les mécanorécepteurs plantaires pourraient informer le système nerveux central sur la position du centre de pression par rapport à la base de sustentation et ses limites.

Les études récemment menées soulignent l'importance des récepteurs de Pacini dans les activités motrices posturales. En diminuant la sensibilité tactile par un refroidissement de la surface plantaire, il a été montré que les corpuscules de Pacini, dont le seuil de détection est autour de 100 Hz, permettraient de détecter des phénomènes rapides, comme la levée et le contact du pied avec la surface de support [21].

En revanche, les corpuscules de Merkel et de Ruffini serviraient à l'adaptation lente de la régulation posturale, leur seuil de détection étant inférieur à 5 Hz [22].

L'implication des récepteurs cutanés a également été explorée au membre supérieur :

- les informations de frottement de la main peuvent entraîner une sensation de déplacement linéaire du corps et des adaptations posturales. Ces effets sont toutefois plus faibles que ceux obtenus avec la vision périphérique [23] ;
- il est possible de provoquer des illusions de mouvement par des étirements cutanés de la face dorsale de la main en utilisant des bandelettes adhésives [24] ;
- les erreurs induites par l'application d'une vibration sont réduites si le sujet dispose d'informations tactiles.

Au final, il apparaît que les informations tactiles permettraient de recouper, de contrôler ou d'affiner les informations issues d'autres récepteurs sensoriels.

Les afférences de la vision périphérique

Les études réalisées sur le contrôle postural ont permis de montrer l'importance de la vision sur des tâches aussi simples que le maintien de l'équilibre en station debout. La stabilité posturale est connue pour diminuer (augmentation des oscillations du corps) lorsque la vision est supprimée [25].

Le rôle des afférences visuelles dans la sensibilité proprioceptive peut être mis en évidence dans des expériences devection linéaire : un sujet immobile est placé sur une plateforme de force dans un tunnel où défile une scène visuelle à vitesse variable ce qui donne l'impression au sujet de se déplacer. Dans ces conditions, le sujet effectue des adaptations posturales en fonction de la vitesse de défilement. Ce type de montage expérimental a permis de montrer que :

- les afférences de la vision périphérique convergent avec les afférences vestibulaires et contribuent à l'évaluation des mouvements de la tête non détectés par les récepteurs labyrinthiques lorsqu'ils sont effectués à vitesse constante ;
- les informations visuelles permettraient de distinguer une accélération linéaire d'une inclinaison du corps, ce qui ne peut être différencié par les otolithes ;
- les conflits entre les informations visuelles, labyrinthiques et kinesthésiques induisent des modifications de la verticale subjective se traduisant par des ajustements posturaux ;
- l'effet d'une vibration appliquée en regard des triceps suraux (induisant une sensation de bascule vers l'arrière) est annulé lorsque le sujet est placé dans un tunnel où la scène visuelle défile à vitesse constante [23], suggérant une intégration commune des informations visuelles et celles d'origine musculo-squelettique.

La vision périphérique semble donc jouer un rôle à l'interface entre la perception de l'environnement et les activités motrices posturales. L'étude de patients malvoyants a permis de montrer une plasticité compensatoire neuronale cérébrale, structurale et fonctionnelle permettant à ces sujets de reconstituer certains référentiels spatiaux :

- les études comportementales ont établi que les malvoyants développaient des capacités tactiles et auditives

en réponse à leur déficience visuelle ; si le seuil auditif périphérique reste inchangé, les fonctions auditives supérieures sont beaucoup plus développées ;

- les techniques d'imagerie cérébrale ont montré que le cortex visuel, privé des messages nerveux d'origine rétinienne, est capable d'intégrer non plus des messages visuels mais des informations tactiles et auditives.

Les récepteurs labyrinthiques

Les informations provenant du système vestibulaire renseignent sur l'orientation de la tête dans l'espace. Les afférences vestibulaires informent les centres nerveux supérieurs sur la position et les mouvements de la tête par rapport à la verticale.

Pour évaluer l'importance du système vestibulaire dans le contrôle des activités motrices posturales, la stimulation galvanique a été utilisée car elle permet de modifier la perception de la verticale subjective ; d'autres techniques existent mais sont plus difficiles à mettre en œuvre comme la stimulation calorique ou l'utilisation de clics auditifs.

La stimulation galvanique consiste en l'application d'un courant électrique de faible intensité et de longue durée en regard des deux apophyses mastoïdes ; ce type de stimulation génère une illusion de déplacement du corps du côté de l'anode. L'étude de patients présentant des lésions de l'appareil vestibulaire nous permet de mieux comprendre son rôle dans le maintien postural.

Chez l'homme, lors d'une atteinte brutale et massive du système vestibulaire, comme par exemple après une section chirurgicale unilatérale du nerf VIII, la tête présente juste après la lésion une inclinaison dans le plan frontal associée à une rotation dans le plan horizontal du côté de la lésion. Ces déficits atteignent une intensité maximale au cours de la première semaine post-lésionnelle et s'atténuent par la suite. Il existe également un accroissement de la surface des oscillations du centre de pression et un déplacement du poids du corps du côté atteint ; ces patients sont toujours déséquilibrés du côté ipsilatéral à la lésion.

Cependant, il existe des mécanismes de compensation vestibulaire ainsi que des stratégies fonctionnelles [26]. Par exemple, après neurectomie vestibulaire unilatérale, les indices posturaux statiques et dynamiques objectivent une

Bibliographie

1. RODINEAU J. La rééducation proprioceptive : quelques rappels historiques. In : *Proprioception : actualités*. Paris : Springer-Verlag, 2004 : 13-22.
2. MATTHEWS P.B.C. *Mammalian muscle receptors and their central actions*. London : Arnold, 1972.
3. LAPORTE Y., BESSOU P. Study of slow & rapid subgroups of group I (afferent fibers of muscular origin of large diameter) in the cat. *J. Physiol.* 1957;49(5):1025-37.
4. NICOLAS G., MARCHAND-PAUVERT V., LASSERE V., GUIHENNEUC-JOVYVAUX C., PIERROT-DESEILLIGNY E., JAMI L. Perception of non-voluntary brief contractions in normal subjects and in a deafferented patient." *Exp. Brain Res.* 2005;161(2):166-79.
5. JOHANSSON R.S., VALLBO A.B. Spatial properties of the population of mechanoreceptive units in the glabrous skin of the human hand. *Brain Res.* 1980;184(2):353-66.
6. PIERROT-DESEILLIGNY E., BURKE D. Contribution of spinal pathways to various motor tasks. In : *The circuitry of the human spinal cord : its role in motor control and movement disorders*. Chap. 11., ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2005.
7. De GAIL P., LANCE J.W., NEILSON P.D. Differential effects on tonic and phasic reflex mechanisms produced by vibration of muscles in man. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry* 1966;29(1):1-11.
8. BOUCHER P., TEASDALE N., COURTEMANCHE R., BARD C., FLEURY M. Postural stability in diabetic polyneuropathy. *Diabetes Care* 1995;18(5):638-45.
9. VAN DEURSEN R.W., SIMONEAU G.G. Foot and ankle sensory neuropathy, proprioception, and postural stability. *J. Orthop. Sports Phys. Ther.* 1999;29(12):718-26.
10. BARD C., FLEURY M., TEASDALE N., PAILLARD J., NOUGIER V. Contribution of proprioception for calibrating and updating the motor space. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 1995; 73(2):246-54.
11. GANDEVIA S.C., MCCLOSKEY D.I. Joint sense, muscle sense, and their combination as position sense, measured at the distal interphalangeal joint of the middle finger. *J. Physiol.* 1976;260(2):387-407.
12. CROSS M.J., MCCLOSKEY D.I. Position sense following surgical removal of joints in man. *Brain Res.* 1973;55(2):443-5.
13. GRIGG P., FINERMAN G. A., RILEY L.H. Joint-position sense after total hip replacement. *J. Bone Joint Surg. Am.* 1973; 55(5):1016-25.
14. BURKE D., GANDEVIA S.C., MACEFIELD G. Responses to passive movement of receptors in joint, skin and muscle of the human hand. *J. Physiol.* 1988;402:347-61.
15. FERRELL W.R., NADE S., NEWBOLD P.J. The interrelation of neural discharge, intra-articular pressure, and joint angle in the knee of the dog. *J. Physiol.* 1986;373:353-65.
16. KORALEWICZ L.M., ENGH G.A. Comparison of proprioception in arthritic and age-matched normal knees. *J. Bone Joint Surg. Am.* 2000;82-A(11):1582-8.
17. DO M.C., BUSSEL B., BRENIERE Y. Influence of plantar cutaneous afferents on early compensatory reactions to forward fall. *Exp. Brain Res.* 1990;79(2):319-24.
18. DO M.C., ROBY-BRAMI A. The influence of a reduced plantar support surface area on the compensatory reactions to a forward fall. *Exp. Brain Res.* 1991;84(2):439-43.
19. THOUMIE P., DO M.C. Changes in motor activity and biomechanics during balance recovery following cutaneous and muscular deafferentation. *Exp. Brain Res.* 1996;110(2):289-97.
20. MAKI B.E., PERRY S.D., NORRIE R.G., McILROY W.E. Effect of facilitation of sensation from plantar foot-surface boundaries on postural stabilization in young and older adults." *J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci.* 1999;54(6):281-7.
21. PERRY S.D., McILROY W.E., MAKI B.E. The role of plantar cutaneous mechanoreceptors in the control of compensatory stepping reactions evoked by unpredictable, multi-directional perturbation." *Brain Res.* 2000;877(2):401-6.
22. MAKI B. E., EDMONDSTONE M. A., McILROY W. E. Age-related differences in laterally directed compensatory stepping behavior. *J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci.* 2000;55(5):270-7.
23. BERTHOZ A. (1978). Rôle de la proprioception dans le contrôle de la posture et du geste. In : Hécaen H., Jeannerod M. (eds) *Du contrôle moteur à l'organisation du geste*. Paris : Masson, 1978 : 188-224.
24. COLLINS D.F., PROCHAZKA A. Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *J. Physiol.* 1996;496(3):857-71.
25. TEASDALE N., STELMACH G. E., BREUNIG A. Postural sway characteristics of the elderly under normal and altered visual and support surface conditions. *J. Gerontol.* 1991;46(6):B238-44.
26. ZENNOU Y., XERRI C. (1992). Vestibular compensation : sensitive period and role of sensory motor activity in substitution process. In : Berthoz A., Graf W., Vidal P.P. (eds) *The head-neck sensory motor system*. Oxford : Oxford University Press, 1992:617-9.

Indexation Internet :

Équilibre Proprioception

influence accrue de la vision dans le contrôle postural orthostatique chez deux tiers des patients ; l'importance de l'information visuelle est significativement augmentée durant une période post-lésionnelle précoce (inférieure à un mois). Cependant, cette suppléance visuelle n'est pas observée chez un tiers des patients suggérant la mise en jeu de stratégies individuelles qui conduiraient ces patients à compenser en utilisant d'autres canaux sensoriels.

CONCLUSION

La proprioception repose sur des afférences multiples, constituant des voies de traitement redondantes et convergentes, autorisant, en cas de défaillance de l'une d'entre elles, une reprogrammation plus ou moins efficace. Dans des situations de déséquilibre, la mise en jeu de ces différentes afférences va permettre la mise en place de réactions posturales selon des schémas préprogrammés.

Ainsi, à l'état normal, chaque canal sensoriel jouerait un rôle dominant, voire exclusif et, en cas de destruction, un autre prendrait sa place démasquant ainsi des possibilités latentes à l'état normal. De plus, les informations issues des différents capteurs peuvent converger sur des interneurons communs ; ainsi, en cas de lésion d'une afférence, les autres faisceaux intacts pourraient soit la suppléer, soit contribuer à augmenter l'excitabilité des interneurons pour que l'information véhiculée aux motoneurons α , "voie finale commune de toute activité motrice" (Sherrington) puisse conserver une certaine efficacité. ■

FICHE D'ÉVALUATION

1. La proprioception inconsciente (plusieurs réponses) :
 - A- met en jeu des voies réflexes spinales
 - B- est le support de la statesthésie et de la kinesthésie
 - C- permet des ajustements rapides des activités posturales
 - D- repose sur la capacité à induire une illusion de mouvement
2. Les terminaisons primaires (fibres Ia) du fuseau neuromusculaire (plusieurs réponses) :
 - A- sont sensibles à l'étirement musculaire
 - B- sont sensibles à la tension musculaires
 - C- interviennent dans la proprioception inconsciente mais pas dans la proprioception consciente
 - D- constituent le versant afférent, sensitif, du réflexe d'étirement
3. À propos des afférences articulaires :
 - A- elles jouent un rôle prépondérant dans la proprioception consciente
 - B- elles sont essentiellement activées dans des plages angulaires extrêmes
 - C- elles sont localisées uniquement au niveau de la capsule articulaire
 - D- leur anesthésie perturbe l'acuité proprioceptive
4. L'application d'une vibration de haute fréquence induit une illusion de mouvement :
 - A- lorsqu'elle est appliquée au niveau d'une articulation
 - B- lorsqu'elle est appliquée en regard d'un tendon ou d'un muscle
 - C- attribuée à l'activation des fibres Ia et du groupe II du fuseau neuromusculaire
 - D- attribuée à l'activation des fibres Ib des organes tendineux de Golgi

Réponses page 64