

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme Inter-Universitaire
de POSTUROLOGIE CLINIQUE

LA BIPÉDIE HUMAINE

Gérard Hatesse

Faculté de Médecine SAINT-ANTOINE
Université Pierre et Marie Curie PARIS VI

Année universitaire 2002/2003



HOMME QUI MARCHE – 1960
Alberto Giacometti

LA BIPÉDIE HUMAINE

A l'occasion de l'enseignement de Posturologie clinique dans le cadre de ce D I U, nous avons été amenés à réaliser un voyage "initiatique", qui nous a permis de nous incorporer dans ce "compagnonnage posturologique" à Marseille, Toulouse, Paris et Rennes.

C'est au cours de ces "promenades", que m'est venu le désir de réfléchir sur notre mode de déplacement : la marche bipède.

Si vous m'accompagnez, nous reviendrons un instant sur le chemin déjà parcouru, afin d'entrevoir nos origines et cette quête de la verticalité propre à notre espèce.

Nous nous attarderons ensuite sur quelques données techniques, neurologiques et musculo-squelettiques de ce moyen de locomotion.

Une escapade posturologique nous permettra de visiter quelques capteurs avant de nous laisser séduire par la théorie du moteur vertébral qui semble relier les différents types de déplacements des vertébrés.

Cette balade se terminera par un survol de quelques données concernant la biomécanique des membres inférieurs ...

Alors, en route !

LA BIPÉDIE HUMAINE

On a longtemps considéré que le fait de se tenir debout était le propre de l'homme et lui conférait une suprématie sur le reste du règne animal. De récentes études sur la locomotion animale, enrichies par des hypothèses locomotrices bâties sur des fossiles comme Lucy, montrent pourtant qu'il ne s'agit pas d'un comportement exclusivement humain mais qu'il existe dans notre lignée des caractéristiques spécifiques acquises progressivement. ¹

Deux définitions pour aborder ce voyage vers nos origines :

- Littré : la bipédie est le propre d'un être humain ou d'un animal qui se déplace sur deux pieds.
- Larousse : c'est la locomotion des vertébrés terrestres qui utilisent pour se déplacer le bipède (les deux pattes postérieures). La bipédie (marche, course, saut, escalade) est :
 - exceptionnelle chez les reptiles et les dinosauriens
 - rare chez les mammifères (kangourou)
 - de fait chez les oiseaux
 - inconstante chez les primates
 - habituelle chez l'homme.

Les origines de la bipédie humaine se confondent avec nos propres origines, et même si la bipédie exclusive est le propre de l'homme, elle peut se rencontrer dans d'autres branches du règne animal.

L'observation des grands singes actuels dans leur environnement naturel révèle l'adaptation de ce mode de déplacement dans leur milieu forestier. L'examen de nos ancêtres hominidés a permis de découvrir une mosaïque d'espèces aux bipédies plus ou moins affirmées et la bipédie humaine actuelle est issue d'une longue lignée de bipédie d'hominoïdes. ²

En effet, se tenir redressé sur ses pieds ne signifie pas obligatoirement être bipède, de même que se tenir debout ne veut pas dire marcher, enfin courir requiert des conditions particulières d'équilibre instantané et d'enchaînement de contractions

musculaires que ne possèdent pas toutes les espèces bipèdes. Les problèmes mécaniques posés par la bipédie deviennent plus complexes quand on passe de la posture (immobile) au déplacement. En effet, la posture assure une station fixe qui obéit à un schéma géométrique de l'ensemble de l'organisme régi par les règles de la statique.

En position fixée, les centres de masse de chacun des volumes du corps, articulés entre eux, se concentrent en un centre de masse parfois désigné centre de gravité. Ce centre de masse se projette verticalement au niveau des soles plantaires, qui reçoivent une réaction du sol opposée, égale au poids de l'organisme. Le système ostéo-articulaire et musculaire permet de fixer la position des différents segments mobiles selon un schéma anti-gravitaire.

De nombreuses espèces animales sont capables de se déplacer sur leurs deux membres postérieurs ou inférieurs, mais la bipédie humaine présente quelques particularités spécifiques acquises progressivement au cours de l'évolution, permettant à un même être vivant de posséder à la fois : la marche, la station debout, l'escalade et la course grâce à ses seuls membres postérieurs.

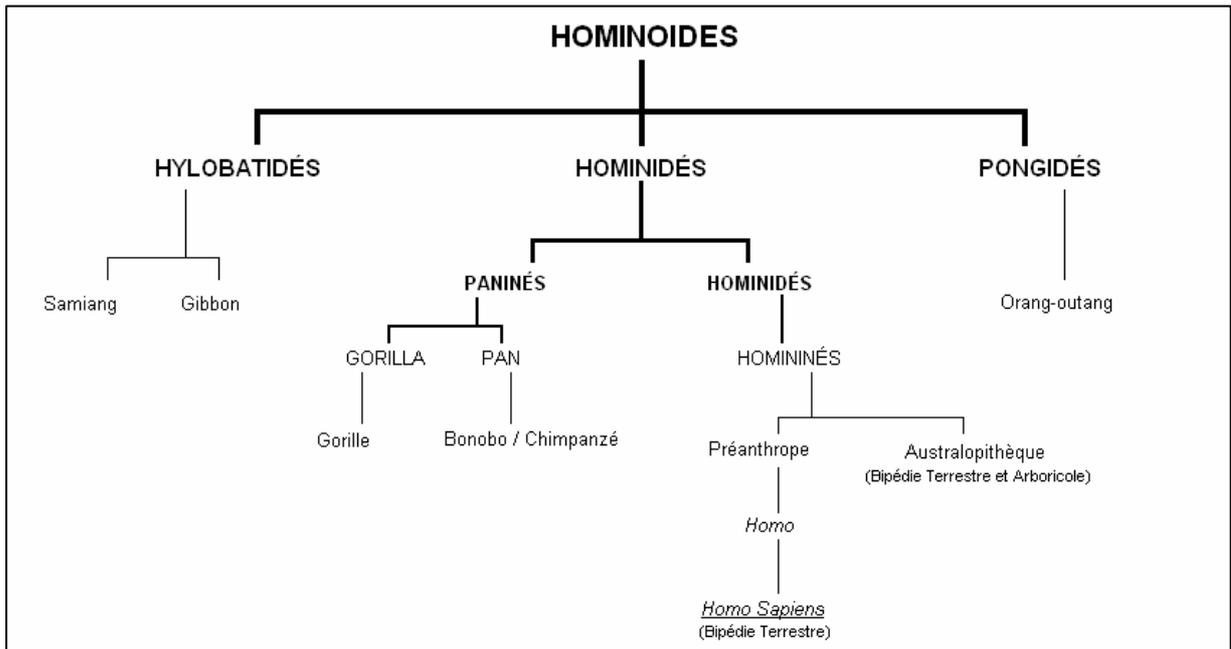
L'idée de cette chaîne évolutive est cependant une acquisition récente dans nos connaissances. Dès le XIX^{ème} siècle, Lamarck propose dans sa *Physiologie Zoologique* ³, une origine animale à l'homme, il y évoque un lointain ancêtre quadrumane arboricole qui devient bipède modifiant sa face et libérant ses mains. A la fin du XIX^{ème} siècle, Darwin, dans *L'origine des Espèces* ⁴, propose que les espèces se transforment et s'adaptent progressivement aux conditions de l'environnement, par la voie de la sélection naturelle. Il évoque le premier une origine africaine pour l'ancêtre commun aux singes et aux hommes actuels.

A la même époque, Ernst Haeckel, dans son *Histoire de la Création des êtres organisés d'après les lois naturelles* ⁵, évoque pour la première fois le "chaînon manquant" entre l'homme et le singe.

La recherche d'hominiens de par le monde, va faire circuler le berceau de l'humanité de l'Europe à l'Asie pour le planter définitivement en Afrique au XX^{ème} siècle.

C'est en effet en Afrique Centrale que l'on retrouvera les restes fossiles des hominoïdes qui précèdent la dichotomie entre les lignées des hominidés (l'Hominiscence de Michel Serres) et celle des grands singes (entre -10 et -7 Millions d'années) ⁶.

L'arborescence actuelle (et donc provisoire...) simplifiée permet de survoler ces origines de l'homme, elle repose sur les données de l'anatomie comparée et les informations bio-moléculaires ⁷.



C'est apparemment il y a 6 à 8 Millions d'années que les voies évolutives se sont séparées :

- la voie de la bipédie + escalade qui s'éteindra avec les australopithèques (Lucy)
- la voie de la bipédie de plus en plus spécialisée et exclusive qui aboutira à Homo.

L'étude du pied ⁸ confirme cette séparation phylogénétique des primates, les propriétés du pied suffisant, à elles seules, à isoler le genre Homo des autres primates, notamment les australopithèques.

" Nous étions préparés à tout admettre, sauf d'avoir débuté par les pieds. "
André Leroi-Gourhan ⁹

Tout a donc commencé par le pied, et aujourd'hui encore, l'homme possède une main de structure primitive, peu modifiée au fil du temps et peu différente de celle des autres primates alors que son pied est totalement et exclusivement spécialisé pour la locomotion bipède.

Yvette Deloison (CNRS) affirme d'ailleurs que le genre Homo n'est jamais passé par une phase arboricole ¹⁰.

Les australopithèques ont toujours eu un pied arboricole, tout comme les singes actuels, qui ne peuvent recourir qu'à une bipédie temporaire.

Le passage de l'arboricolisme avec brachiation à la marche partiellement bipède avec appui sur la partie dorsale des deuxièmes phalanges des doigts (knuckle walking), suivie d'une bipédie progressivement exclusive aurait laissé des traces, en fait absentes chez Homo.

La bipédie actuelle statique, posturale, obéit à une géométrie de l'organisme vivant, réalisant un équilibre de forces.

Tout être vivant est soumis à la force de gravitation qui, à la verticale de tout point du globe joint son centre de masse au centre de la Terre.

La lutte contre la gravité commence au Dévonien (- 400 Millions d'années), quand les êtres vivants quittent le milieu liquide (qui annulait presque intégralement la force de gravité grâce à la poussée d'Archimède) pour s'aventurer sur le sol terrestre.

Cette lutte anti-gravitaire difficile, leur impose la reptation à plat ventre, collés au sol, plaqués par leur masse, appuyant latéralement sur leurs pattes, en extension partielle, afin de libérer leurs côtes pour parvenir à respirer.

Les nageoires, à base unique sont alors remplacées par des pattes en "Z" latéralisées.

Les mouvements d'inflexion latérale du rachis, qui permettent la propulsion aquatique, se sont mués en mouvements alternatifs permettant la progression sur les nageoires-pattes.

Le déplacement au sol imposa que l'inflexion latérale rachidienne soit combinée à une rotation axiale, l'ensemble entraînant des mouvements de flexion-extension. Progressivement, les muscles de la cavité abdominale migreront vers les membres postérieurs pour donner les ischio-jambiers qui augmenteront la puissance de propulsion locomotrice.

Les premiers quadrupèdes rampants, cloués au sol, vont ensuite relever leur tronc en avant en étendant progressivement les pattes antérieures. Ces tétrapodes transmettent les forces au sol essentiellement au niveau de leurs pattes arrières.

La lutte contre la gravité leur permettra de relever la tête puis le tronc, l'ensemble tête/cou s'assouplissant ; le centre de masse va s'élever du sol, l'angle du "Z" des pattes s'agrandit, mais cette attitude coûte plus cher sur le plan de l'énergie musculaire.

Pour économiser cette dépense énergétique nouvelle, la motricité va donc s'orienter vers un fonctionnement des quatre membres dans un plan sagittal, diminuant en conséquence les composantes transversales inutiles au soutien et à la progression. Ces postures statiques vont, pour se dynamiser, imposer de nouvelles contraintes.

Tout mouvement implique l'action d'une force sur le centre de masse, par un système musculaire agissant sur les leviers squelettiques.

Le déplacement impose un appui, une poussée sur le sol avec ouverture des angles des membres, ceci est vrai tant pour la bipédie que pour la quadrupédie, et les extenseurs jouent un rôle capital dans ce mouvement.

L'autre solution de progression est la brachiation (traction/suspension du gibbon par exemple) où le rôle des fléchisseurs est prédominant : **on pousse sur ses pieds ou on tire sur ses bras pour se déplacer.**

La bipédie est-elle avantageuse ?

La locomotion permet la recherche de nourriture, la fuite face aux prédateurs et la rencontre de partenaires sexuels, mais cette mobilité a un coût énergétique important.

Sur le plan biomécanique, la mobilisation de deux membres est plus simple que celle de quatre membres. Le déplacement sur deux pattes s'est donc retrouvé très tôt, chez les lépidosauriens (lézards), les archosauriens (dinosaures puis oiseaux), et enfin chez les mammifères (gerboise, marsupiaux, primates...).

Dans tous les cas, les membres postérieurs sont plus longs que les membres antérieurs ces derniers pouvant même devenir accessoires (tyrannosaure, oiseaux coureurs).

La bipédie, même occasionnelle est l'allure la plus rapide, sauf chez les primates non humains, chez qui la plus grande vitesse de fuite est obtenue par le "knuckle walking" ¹¹(marche à quatre pattes avec appui sur le dos des phalanges des mains).

La posture bipède permet un démarrage rapide grâce à l'énergie potentielle "haut placée" du centre de masse, l'amorce de chute mettant l'organisme en mouvement. La position haute de ce centre de gravité permet d'ailleurs d'effectuer de rapides changements de direction, initiés dès la racine du membre inférieur par la rotation de la hanche et non par l'inflexion latérale du tronc comme chez les quadrupèdes. Enfin, l'accélération est rendue plus facile par la ligne d'action des forces dans l'axe du mouvement, limitant le dérapage.

La bipédie est-elle un inconvénient ?

Sur deux pattes, la réaction au sol est plus élevée sur chaque pied, la bipédie entraîne donc des contraintes ostéo-articulaires plus grandes.

Le système viscoélastique de l'ensemble muscles-tendons-os absorbe cette énergie de choc (énergie cinétique liée à la vitesse et à la masse) qui sera restituée au pas suivant, l'extension en s'appuyant sur le sol prolongeant la propulsion.

L'énergie totale est donc conservée par une transformation réciproque de l'énergie cinétique en énergie potentielle, le bipède possédant, grâce à ses membres postérieurs, un double système de propulsion oscillant dont l'énergie est entretenue par un système viscoélastique musculo-squelettique ; l'alternance des deux appuis entretenant un enchaînement absorption-restitution d'énergie. La bipédie humaine est notablement différente de celle des reptiles, oiseaux, mammifères et même primates par son caractère dynamique général. En effet, les différentes masses corporelles : tête, cou, tronc, membres sont mobiles les unes par rapport aux autres selon des axes verticaux, le corps réalisant un empilement de pièces oscillantes.

Les déplacements de cet ensemble imposent qu'un système "haut placé" intègre alors toutes les informations périphériques. La tête devient cette plate-forme de référence gravito-inertielle qui calcule les accélérations linéaires (notamment la verticale gravitaire) et les accélérations angulaires.

La posture du bipède humain est donc "connue" en permanence par rapport à un référentiel fixe (la gravité) et à des informations multiples (peau, muscles, tendons, os, œil, vestibule...) et congruentes qui permettent en permanence le mouvement et sa correction pour aboutir au mouvement programmé nécessaire.

La tête est donc la tour de contrôle du bipède.

Cette tête, elle-même volume pesant, dotée d'une certaine inertie, perturbe l'ensemble dynamique du corps en équilibre mais le système musculo-ostéo-articulaire cervical autorise une grande capacité de mouvements.

Sept vertèbres cervicales portent le crâne, l'articulation occipito-atloïdienne permet des mouvements verticaux axiaux (oui-oui), l'articulation atlo-axoïdienne autorisant les mouvements horizontaux de rotation (non-non).¹²

La moelle épinière, prolongeant le système nerveux central, sort verticalement du crâne par le trou occipital, le cardan occipito-vertébral limitant ses contraintes de déformation.

La verticale, centrée par le trou occipital, passe par le centre de masse du crâne, ce qui diminue les dépenses énergétiques nécessaires à la stabilité crânienne.

Au total :

La bipédie, qui semble apporter un handicap de stabilité statique, offre des intérêts dynamiques de démarrage, accélération, changements de direction ; elle permet ainsi des déplacements rapides sur de longues distances, le marathonnier distançant nombre de quadrupèdes sur le plan de l'endurance.

La course bipède humaine permet enfin le "vol" entre deux appuis podaux, alors que les autres primates reprennent, dans la fuite rapide, le galop quadrupède en utilisant comme appui supplémentaire au sol la face dorsale des deuxième phalanges des mains. Ce qui fait dire à Yvette Deloison (CNRS) que la bipédie n'est pas apparue à partir d'un "singe arboricole brachiateur", mais bien à partir d'un primate déjà bipède alors que Lucy ne l'était qu'occasionnellement ; les "vrais marcheurs" pré anthropiens ont poursuivi leurs chemins évolutifs et les enfants de Lucy ont disparu... ¹⁰

La position debout permanente et préférentielle, plus que la "simple" bipédie, semble donc être le propre de l'Homme ; certains primates (lémuriens et petits singes) peuvent se relever mais ne marchent pas, d'autres (gibbons) marchent debout mais ne peuvent rester debout immobiles ; enfin les primates supérieurs non humains adoptent souvent la position debout arboricole, alors qu'au sol la posture érigée est plutôt une attitude d'alerte, de surveillance, pour regarder ou écouter.

Chez les primates, l'orthostatisme est énergétiquement coûteux et très vite, ils reprennent leur allure quadrupède.

Chez l'homme, la position debout, tête-tronc-membres érigés, pieds rapprochés à plat au sol, requiert une énergie moindre.

Pour courir, l'homme allonge ses enjambées, grâce à l'extension de ses membres inférieurs et à la rotation opposée de son couple bassin-épaules ; entre deux appuis au sol le corps est en suspension en l'air, ce que ne peut réaliser aucun autre primate.

L'Homo Sapiens aujourd'hui ?

Reste-t-il des traces de notre lointain passé arboricole dans notre morphologie actuelle ? Oui, au niveau des membres supérieurs, où les signes de suspension sont encore visibles, la tension des muscles fléchisseurs provoquant, à ce niveau, un balancement des bras à la marche, ces caractères arboricoles ayant été "recyclés" en accumulation d'énergie pour la locomotion bipède.

Les forces et l'orientation des articulations scapulo-thoracique et gléno-humérale nous permettent toujours de grands mouvements arboricoles, tant vers le haut que sur les côtés.

Mais en descendant du tronc vers les membres inférieurs, tout se modifie, du fait de l'adaptation à la bipédie. Le tronc et les membres inférieurs sont en compression, avec des mouvements à la marche et à la course qui ne sont plus que sagittaux ou para sagittaux.

Le bipède humain se "résume" donc à :

- une tête non prognathe, en équilibre sur son cou,
- des muscles de la nuque insérés bas sur l'occiput,
- un rachis lombo-sacré en double courbure inversée,
- une région lombaire plus longue (5 vertèbres lombaires au lieu de 4 chez les autres primates),
- un sacrum large et rejeté vers l'arrière, point d'ancrage de sa puissante musculature lombaire,
- un bassin raccourci supportant le poids du tronc,
- des os iliaques incurvés en avant, en cuvette, favorisant la flexion-extension de la hanche pendant la marche,
- des ischions courts, dirigés vers l'arrière, améliorant l'efficacité des muscles extenseurs de hanche pour la propulsion,
- des os des membres inférieurs rectilignes permettant le rapprochement des genoux et des pieds,
- des pieds aux os massifs, formant une double voûte plantaire longitudinale et transversale supportant un corps verticalisé,
- et enfin des orteils courts et rectilignes, parallèles et très peu préhensiles. ¹³

Signalons ici que la position assise avec redressement du tronc et libération des mains est aussi une caractéristique des primates.

Le terme de bipédie recouvre donc différentes activités : possibilité de s'asseoir, de se tenir debout, de marcher, de courir, de grimper, toutes activités qui requièrent une verticalité corporelle ; mais seule la station debout prolongée et la course bipède se révèlent caractéristique de l'homme.

Si l'on s'en tient au schéma évolutif, nos singes actuels ne deviendront jamais totalement bipèdes car ce comportement ne pourra pas constituer pour eux un avantage évolutif.

Pour terminer, il est utile de signaler le "conflit" obstétrical provoqué par la bipédie, qui a "obligé" un accouchement plus difficile, vers l'avant des ischions, alors qu'il se fait beaucoup plus facilement vers l'arrière des ischions chez tous les autres mammifères.

La réduction de hauteur du bassin a favorisé la marche mais a aussi rendu l'accouchement plus complexe ; devant ce pari évolutif d'un nourrisson à tête de plus en plus grosse né d'une mère à la fertilité limitée et aux ischions resserrés, la Nature "a choisi" de privilégier un être fragile à mobilité rapide plutôt qu'une espèce plus fertile...

Revenons donc à notre petit bipède humain ; au cours de l'ontogenèse, l'enfant va progressivement se construire un ensemble de référentiels posturaux, grâce à des stratégies d'équilibre de plus en plus complexes. ¹³

Ces stratégies reposent sur deux principes fonctionnels :

- le choix de référentiels stables, qui seront, dans notre espèce, d'une part la verticale gravitaire et de l'autre le sol sur lequel on repose ; l'appui au sol, jouant un rôle essentiellement proprioceptif ascendant du pied vers la tête.

- et la maîtrise des degrés de liberté des différentes articulations du corps pendant la marche ou la course ; le contact pied/sol étant alors intermittent, on admet que le bassin puisse jouer alors le rôle de relais de stabilisation, du fait de sa proximité du centre de masse.

L'homme étant résumé à un "ensemble" de modules superposés, plus ou moins indépendants les uns des autres, soumis à une régulation périphérique et centrale. Le but primordial est la stabilisation de la tête sur le monde environnant. Nous verrons plus loin, à ce propos, le rôle joué par le couple oculo-vestibulaire sur l'ensemble musculo-squelettique. Le cou, système articulé complexe va permettre à la tête des rotations dans les trois axes (tangage, roulis et lacets).

Le contrôle tête/tronc peut obéir à deux stratégies :

- soit la tête est stabilisée sur le tronc, c'est la strap-down strategy de Nashner (simple, économique, rapide, favorisant les influences visuo-vestibulaires). ¹⁴

- soit la tête est stabilisée sur l'espace, ou stable-platform strategy de Nashner.

Quatre périodes vont permettre l'acquisition d'une stratégie d'équilibre chez l'enfant ¹⁵.

- **de 0 à 1 an**, on observe une verticalisation progressive et céphalo-caudale des différents segments du corps jusqu'à la station debout, avec un passage par la station assise vers 6 mois permettant l'alignement tête/ tronc, la libération des membres supérieurs et l'augmentation de l'amplitude de l'espace visuel.

- **à partir de 1 an**, apparition de la station bipède avec diminution de la surface d'appui au sol et augmentation des problèmes d'équilibre liée à l'ascension du centre de masse.

La maîtrise des membres inférieurs devient alors capitale avec accroissement de l'action des extenseurs et acquisition des contractions alternées. Les pieds écartés (pour élargir la surface d'appui) vont se rapprocher jusqu'à 3 ans. Ensuite et jusqu'à 6 ans les enfants stabilisent plutôt la tête sur le tronc.

- **après 7 ans**, l'enfant va maîtriser la stratégie de stabilisation de sa tête sur l'espace, en libérant son cou dans un schéma d'organisation descendante. De plus, vers 7 ans, l'enfant perd, en partie, le contrôle stabilisateur de la vision périphérique qui reviendra définitivement vers 8 à 9 ans, favorisant alors son contrôle vestibulaire ; c'est aussi le moment où l'enfant va acquérir sa denture définitive.

- **enfin le passage à l'âge adulte**, va aboutir à la prédominance de la stabilisation de la tête sur l'espace avec un contrôle sélectif des articulations du cou (rôle essentiel des petits muscles verniers sous-occipitaux).

Cette stratégie descendante de la tête stabilisée devient alors essentielle dans les situations d'équilibrage difficile.

Rêvons donc, un instant, devant ce "passé prometteur", à nos enfants "nageant" dans leur milieu amniotique, sortant à l'air libre pour rester à plat-ventre quelques semaines écrasés par leur poids de naissance, se soulevant progressivement sur leurs "antérieurs", pour bientôt acquérir le quatre-pattes, parvenir à s'asseoir et à se redresser en cultivant l'extension, et enfin se relever pour rapprocher leurs têtes des étoiles, résumant ainsi en quelques mois ces millions d'années d'évolution.

"L'ontogénèse est une courte récapitulation de la phylogénèse"

Ernst Haeckel, 1866.

LA LOCOMOTION BIPÈDE ou COMMENT ÇA MARCHE ?

La moelle épinière peut provoquer, sans intervention supra-bulbaire, des commandes motrices rythmées, qui programment la locomotion (un centre bulbaire identique rythme les mouvements respiratoires). ¹⁶

Ces informations motrices, à l'origine de la marche, proviennent d'un patron central ou CPG (Central Pattern Generator) qui génère les déplacements par activations rythmiques alternées des muscles extenseurs et fléchisseurs des membres inférieurs.

La motricité des membres inférieurs repose surtout sur les muscles anti-gravitaires intervenant de façon inconsciente sur la posture, la conscience s'attachant plutôt aux activités motrices alternatives d'extension et de flexion.

La motricité axiale non consciente, dépend surtout des CPG, ce qui explique probablement la faible représentation motrice de cette région au niveau cortical, alors que son activité est essentielle. ¹⁷

Le CPG est un métronome, d'une régularité parfaite (précision de l'ordre du 1/100^e de seconde) non adaptable et donc obligatoirement sous dépendance d'informations basses venues des récepteurs sensoriels de la proprioception, qui modulent son rythme par contrôle spinal ou supra-spinal. ¹⁸

Cet automatisme, s'il était isolé, serait source de déséquilibre ; il impose donc un ajustement postural permanent, la locomotion humaine étant une fonction motrice qui assure le déplacement bipède plantigrade de l'être humain dans son environnement.

Les mouvements du cycle locomoteur, purement automatiques à leur origine, sont engendrés par un ou plusieurs CPG spinaux, déclenchés ou inhibés à partir de structures supra-spinales ; l'exécution des mouvements est adaptée par des boucles de contrôle exploitant les informations sensorielles.

Le cortex cérébral n'est donc pas indispensable au déclenchement de l'activité locomotrice.

Si l'activité locomotrice est expérimentalement possible, une fois les afférences sensorielles éliminées, ces dernières interviennent surtout quand la réalisation du mouvement est perturbée par une cause externe.

Les messages sensoriels influent sur la réalisation du cycle locomoteur : les extérocepteurs (cutanés) et les propriocepteurs (organes tendineux de Golgi, fuseaux neuromusculaires, récepteurs articulaires et capsulaires...) interagissent sur

les CPG voire directement sur les moto neurones, par des voies courtes, spinales ou des voies longues supra-spinales qui transitent toutes par le cervelet.

Le cervelet, qui n'est pas indispensable à la réalisation du programme locomoteur de base, permet cependant la régulation fine du mouvement, en aboutissant à un geste fluide, harmonieux et économique.

La remontée des informations se fait par :

- le faisceau spino-cérébelleux dorsal, qui informe le cervelet sur l'état du système périphérique (angles articulaires, longueur des muscles striés et forces qui y sont appliquées).

- le faisceau spino-cérébelleux ventral qui informe le cervelet, par "copie conforme" (la décharge corollaire), de la bonne commande reçue par le muscle depuis le moto neurone.

Le cervelet compare la commande motrice (par la copie d'information) au mouvement réellement produit. ¹⁹

En cas de différence, entre le programme établi et la réalisation, un "rattrapage" est réalisé par :

- . la formation réticulée bulbaire,
- . le faisceau vestibulo-spinal (qui contrôle surtout les phases d'appui et d'extension).
- . le noyau rouge mésencéphalique (qui contrôle essentiellement les fléchisseurs) par la voie rubro-spinale.

Ces trois faisceaux (vestibule, réticulo, et rubro-spinaux), voies à conduction rapide, permettent la correction immédiate des mouvements et l'adaptation à la locomotion, par une action directe sur le moto neurone, plutôt que sur le CPG.

MOTRICITÉ ET BIPÉDIE

La motricité est commandée à partir de différents territoires corticaux.

1/ Les Aires Motrices :

- L'aire motrice primaire : chacun des points de cette aire correspond à un muscle de l'hémicorps controlatéral. Ces points moteurs, situés dans la circonvolution frontale pré-rolandique, sont organisés en colonnes, ils commandent ou inhibent l'excitation d'un muscle. Ces points sont répartis selon une somatotopie musculaire. Les muscles des racines des membres occupent la plus grande surface de cette aire, de même que les muscles distaux ou ceux du visage.

Les muscles axiaux du tronc occupent une petite surface corticale, la plus grande partie de leur information motrice venant de CPG spinaux. Nous les reverrons plus loin à propos de l'hypothèse du moteur vertébral ²⁰.

Au niveau cortical, une large surface motrice correspond à un grand nombre de moto-neurones autorisant une commande musculaire fine et précise.

- L'aire pré-motrice : située au niveau du cortex frontal, elle permet le mouvement régional au niveau d'un membre, en gérant les commandes de stimulation-inhibition de groupes musculaires agonistes-antagonistes. Elle permet des mouvements séquentiels et coordonnés.

- L'aire motrice supplémentaire : située, elle aussi, au niveau du cortex frontal, permet des mouvements plus complexes impliquant la coordination des muscles des deux hémicorps comme, par exemple, dans l'orientation.

Les aires pré-motrices et motrices supplémentaires sont inactives en cas de lésion de l'aire motrice principale, en effet, elles ne contiennent que des programmes moteurs qu'elles transmettent à l'aire motrice principale pour exécution.

2/ Les Voies de la Motricité :

Les aires motrices corticales informent les noyaux moteurs du tronc cérébral et les moto-neurones de la moelle épinière.

On retrouve deux grandes voies descendantes : l'une relie le cortex aux structures motrices basses controlatérales (voie cortico-spinale et voie cortico-bulbaire) ; l'autre implique un relais intermédiaire par le noyau rouge mésencéphalique (voie cortico-

rubro-spinale), vestigiale chez les primates, elle a disparu chez l'homme.

Une autre voie contrôle les ajustements posturaux d'accompagnement, involontaires (voie cortico-réticulo-spinale).

Les connexions entre les voies cortico-spinale, rubro-spinale et les moto-neurones se font le plus souvent par l'intermédiaire d'inter neurones. Mais chez les primates et chez l'homme, des connexions monosynaptiques sont retrouvées au niveau des pieds et des mains.

Les aires motrices agissent aussi sur les motoneurones fusimoteurs, en modulant le réflexe myotatique permettant d'obtenir ainsi une modification de la longueur du muscle.

Le cortex moteur est lui-même informé par les voies de la sensibilité générale de la réalisation correcte du mouvement commandé : afférences directes issues du thalamus et du cortex somesthésique pariétal postrolandique ¹⁶

La somatotopie post-rolandique somesthésique est directement connectée avec la somatotopie motrice pré-rolandique, l'aire pré-motrice jouant un rôle important dans cette interconnexion, elle reçoit encore des afférences :

- spino-corticales (d'origine musculo-tendineuse complétant le réflexe myotatique),
- cérébelleuses via le thalamus,
- ou en provenance des noyaux gris de la base via le thalamus.

3/ Le Cervelet.

- Le cervelet spinal contrôle l'activité posturale et supervise en dernier lieu l'exécution du mouvement.

Les afférences cérébelleuses proviennent du faisceau spino-cérébelleux dorsal qui remonte les informations musculaires homolatérales (fuseaux et Golgi) et du faisceau spino-cérébelleux ventral qui véhicule les informations controlatérales depuis le moto-neurone α (c'est la voie de la décharge corollaire, de la copie conforme).

Les efférences vont essentiellement rejoindre les noyaux moteurs du tronc cérébral.

- Le cervelet cérébral participe à l'activité motrice.

Les afférences apportent des informations motrices et somesthésiques issues du cortex controlatéral via le pont.

Les efférences aboutissent à ce même cortex via le noyau dentelé. Cette régulation cortico-cérébello-thalamo-corticale intervient dans la programmation du mouvement, le contrôle de son exécution et la correction d'une erreur éventuelle.

- Le cervelet vestibulaire, c'est le "vieux cervelet" des mammifères. Les afférences labyrinthiques y parviennent soit directement à partir du ganglion de Scarpa, soit après relais dans les noyaux vestibulaires.

Les afférences visuelles arrivent du cortex visuel, du corps genouillé latéral et du colliculus supérieur.

Les efférences issues des cellules de Purkinje aboutissent directement dans les noyaux vestibulaires, c'est la voie des réactions posturales d'équilibration et du contrôle des mouvements conjugués de la tête et des yeux.

4/ Les Noyaux Gris de la Base

Ils interviennent dans la programmation harmonieuse, fluide et normokinétique du mouvement.

5/ Le Corps Calleux

Son rôle de connexion (c'est la plus importante des commissures cérébrales) permet le transfert d'informations d'une aire corticale visuelle vers son homologue controlatérale. Sa fonction se modifie au fil des années en excluant un grand nombre de connexions juvéniles exubérantes. Cette structure joue un rôle essentiel dans la synergie visuelle droite-gauche, la perception du mouvement et la perception de la verticale visuelle.

Le corps calleux permet de se référer à un "méridien vertical" centré "droit devant" qui intègre grossièrement les distances en confirmant la perception fine de l'information rétinienne nasale fovéale aboutissant ainsi à une vision en trois dimensions ²¹.

6/ Le Système Réticulé

C'est un complexe neuronal qui s'étend du tronc cérébral à la base du diencephale, y jouant un rôle facilitateur ou inhibiteur dans les transmissions ²²

7/ Les Colliculi

Le colliculus supérieur contrôle surtout les mouvements visuels : orientation, cibles et synergie droite-gauche, l'inférieur gérant les informations auditives qui dirigent le regard vers un bruit perçu ²³.

8/ Les Voies de la Sensibilité

La sensibilité du corps repose sur l'activation de terminaisons nerveuses par des récepteurs spécifiques répartis dans les différents tissus.

Les récepteurs transforment une information en un message afférent. Ils fournissent des informations sur la modification du milieu intérieur ou extérieur. Ils ont donc une fonction d'alarme, d'information, ou simplement d'éveil qui permet à Head de distinguer la sensibilité protopathique de la sensibilité épicroitique.

Le système lemniscal, empruntant le lemnisque médian, est une voie directe, rapide, paucisynaptique dont les relais accentuent les caractères discriminatifs spatiaux et temporels de l'information.

Le système extra-lemniscal, de conduction plus lente, multisynaptique, est constitué de neurones effectuant une sommation spatiale et temporelle des informations permettant une adaptation loco-régionale parallèlement transmise aux niveaux supérieurs.

Toutes les afférences sensibles gagnent la moelle par les racines postérieures selon des dermatomes.

La voie lemniscale reçoit des informations des téguments et des capsules articulaires, elle est formée de fibres rapides, myélinisées, de diamètre moyen véhiculant des décharges intenses et brèves ; elle remonte par un cordon postérieur homolatéral (le faisceau de Goll et Burdach) vers le bulbe, le lemnisque médian, le thalamus jusqu'au cortex somesthésique où il se répartit selon une somatotopie précise. La voie extra-lemniscale née des terminaisons libres et des récepteurs thermiques remonte ses informations nociceptives, par des fibres fines, amyéliniques, multi-synaptiques, grâce au faisceau (paléo- ou néo-) spino-thalamique, contro-latéral, jusqu'au bulbe, à la protubérance et au thalamus.

La voie extra-lemniscale effectue, à chaque niveau, une sommation spatiale et temporelle des informations afférentes, opposées à la discrimination.

Le système extra-lemniscal, plutôt chargé de transmettre les informations d'alarme et de protection, s'oppose donc au système lemniscal dédié à l'exploitation des acquisitions informatives.

Les activités de ces deux systèmes s'inhibent réciproquement.

LES CAPTEURS DU SYSTÈME POSTURAL

Se tenir debout peut se résumer à une lutte constante contre la gravité. Le système postural tonique va donc rassembler, à chaque instant, des informations venues de l'extérieur (grâce aux extérocepteurs corporels), et des informations internes (fournies par les propriocepteurs).

La locomotion, dans un environnement où la gravité reste toujours identique, semble avoir toujours exploité ce référentiel gravitaire, car on retrouve des structures "d'équilibration" intracrâniennes dès nos plus anciens ancêtres vertébrés : les poissons primitifs.

Pour quitter l'eau et s'aventurer sur la terre ferme, il a été nécessaire de posséder une batterie de capteurs capables d'analyser en permanence la position de nos différents segments corporels au sein de l'environnement.

Ce système postural devait donc pouvoir analyser, en permanence, l'organisme lui-même et l'espace environnant.

Les capteurs d'informations "internes" sont les propriocepteurs avec leurs endo-entrées, alors que les capteurs "à l'écoute" des informations extérieures environnementales sont les extérocepteurs avec leurs exo-entrées.

Tout comme la libellule fut le premier animal à quitter la surface terrestre (il y a 350 millions d'années) pour s'aventurer dans les airs, réalisant le "rêve" des premiers arthropodes du fond des mers, les vertébrés se sont organisés autour d'un "projet" d'acquisition de la verticalité.

Différents capteurs sont donc retrouvés chez notre "bipède" :

- les extérocepteurs : vision, audition, toucher, goût, olfaction vont l'ouvrir sur le monde,

- et les propriocepteurs moins "évidents" puisque non visibles et négligés dans les descriptions sensorielles littéraires depuis Aristote, mais qui permettent de contrôler en permanence l'organisme lui-même dans tous ses déplacements.

Ces propriocepteurs sont :

- les récepteurs musculaires et tendineux, qui vont apporter la kinesthésie, ce "sens du mouvement" cher à Alain Berthoz ²³, qui permet d'appréhender la tension musculaire et la vitesse de contraction de chaque muscle strié squelettique (ceci s'appliquant aussi, bien sûr, aux six paires de muscles oculomoteurs).

- les récepteurs ostéoarticulaires et capsulaires qui analysent l'angle, le jeu et la vitesse angulaire des mouvements.
- les récepteurs cutanés, qui explorent la tension, la pression et le frottement.
- les capteurs d'inertie et de gravité labyrinthiques situés dans l'oreille interne.

Toutes ces informations seront analysées, comparées au niveau du système nerveux central, relayés par des circuits courts, rapides, médullaires.

"L'esprit n'est pas ce qui descend dans mon corps, mais ce qui en émerge".

Maurice Merleau-Ponty

Enfin, nous assimilerons le pied lui même à un ensemble de capteurs, seule interface entre nous et le sol de notre planète, ce pied informateur cutané, musculaire, tendineux, articulaire, osseux et, bien sûr, effecteur puisque les groupes musculaires qui l'animent interviennent sur le maintien de l'équilibre postural, dès le sol avec une dépense énergétique modeste.

LES EXTEROCEPTEURS

Les extéroceptions auditives, olfactives et gustatives semblent un peu négligées dans notre espèce pour le déplacement, même si le reptile explore le monde de la pointe de sa langue et si la survie animale dépend en grande partie de capacités d'audition ou d'olfaction.

Pour la bipédie, nous nous concentrerons sur le toucher et la vision.

- Le toucher : la sensibilité tactile repose sur différents types de capteurs qui mesurent la pression, les variations de pression, la sensibilité liée au poil, la chaleur, le froid (thermorécepteurs), et la douleur (nocicepteurs). Ces capteurs se concentrent dans les zones les plus impliquées (bouche, main, sexe...) et surtout sur la plante des pieds, qui "sent" le sol où l'on se tient debout. Ces informations seront intégrées dans les champs récepteurs du cortex somato-sensoriel.

- La vision : citons, une fois encore, Alain Berthoz : *je vais où je regarde*. Chaque œil et ses six muscles oculomoteurs externes, fournit deux types

d'informations : la vision et la position de l'œil dans l'orbite. La vision est une information rétinienne, exo-entrée pure qui apporte deux types d'informations ²⁴ :

. *la vision fovéale*, permet la reconnaissance des objets et oriente le regard vers des cibles par rapport aux positions de la tête et du corps.

. *la vision périphérique* apporte des informations sur la place du sujet dans son environnement ²⁵.

La perception du mouvement propre (vection) joue un rôle essentiel dans l'équilibre dynamique ²⁶.

Les muscles oculomoteurs externes, au nombre de six par œil, sont des effecteurs sensitifs car ils deviennent récepteurs proprioceptifs grâce à leurs capteurs d'étirement.

Comme pour tout couple musculaire agoniste/antagoniste, c'est le muscle étiré par la commande motrice et non le muscle contracté, qui informe du mouvement. C'est donc l'antagoniste qui code le mouvement.

La notion de distance exploite les deux sources d'informations : cible et convergence plus ou moins marquée des globes oculaires.

LES PROPRIOCEPTEURS MUSCULO-SQUELETTIQUES ET VISCERAUX

Les récepteurs de Ruffini et Paccini fournissent des informations capsulaires et ligamentaires sur les angles, les vitesses angulaires et la direction du mouvement d'une articulation (précision de l'ordre de 8 secondes d'angle).

Au niveau du tissu conjonctif, des fascias et du périoste, on retrouve des mécanorécepteurs sensibles à la pression et aux vibrations, et des terminaisons libres sensibles.

On retrouve enfin des récepteurs de gravité dans l'abdomen, au niveau des viscères creux, des reins, du mésentère et des gros vaisseaux. ²⁷

LE SYSTÈME VESTIBULAIRE ET LABYRINTHIQUE

Il va permettre de mesurer les mouvements de la tête dans un système de référence euclidien, tridimensionnel.

Ce système joue un rôle prépondérant dans la régulation du système postural en permettant la stabilisation de la posture. ²⁸

Le système vestibulaire est un capteur de force d'inertie (capteur inertiel) qui informe le système nerveux central des différents mouvements de la tête et du corps dans l'espace.

Cependant, un capteur inertiel ne peut faire de différence entre la gravité et une accélération du même ordre de grandeur. Ce problème peut entraîner une confusion entre l'inclinaison de la tête et son accélération, le rôle de la vision permet alors de lever cette ambiguïté. ²⁹

Les canaux semi-circulaires sont remplis d'endolymphe et munis d'une cupule où sont situés les capteurs ciliés qui analysent (par variation de pression et déformation des cils) les déplacements de l'endolymphe en cas de mouvement de la tête. Ces récepteurs sont sensibles à la vitesse angulaire et même à la secousse. Chaque canal a sa propre orientation dans un repère tridimensionnel et n'est sensible qu'aux accélérations angulaires dans son propre plan géométrique. ³⁰

On retrouve une relation élective entre l'orientation spatiale de chaque canal et la paire de muscles oculomoteurs qui déplace l'œil dans le même plan et les muscles du cou notamment les petits muscles verniers sous-occipitaux.

Le second type de capteur du système vestibulaire est le capteur otolithique, qui est sensible aux accélérations linéaires horizontales et verticales (utricules et saccules), notamment sensibles aux positions de la tête par rapport au champ gravitationnel terrestre.

LE SYSTÈME MANDUCATEUR

C'est l'ensemble des organes utilisés pour la préhension alimentaire, la mastication et la déglutition. Ces fonctions sont perturbées localement par la phonation et la ventilation. Ce système semble intervenir comme un élément parasite du système postural, car son rôle s'observe le plus souvent par les perturbations qu'il provoque du fait de sa connexion avec le trijumeau, les centres oculomoteurs et les centres de commande de la musculature cervicale haute. ³¹

LE CAPTEUR PODAL

Le pied semble en effet à lui seul un capteur primaire d'équilibration. Il informe sur la géométrie de la zone d'appui corporel au sol mais est aussi capable d'analyser la force de réaction qui s'exerce à ce niveau. ³²

La proprioception du pied occupe environ 80% de la sensibilité du membre inférieur.

Les soles et voûtes plantaires analysent en permanence les différences de pression sous les deux pieds, permettant d'appréhender les irrégularités du sol, afin d'y adapter l'appui en produisant ses propres forces musculaires internes, ce qui permet au centre de pression de s'inscrire dans la surface d'appui.

Sur le plan dynamique, les informations sont apportées d'une part par les capteurs tendino-musculaires, et de l'autre par les récepteurs cutanés profonds et les corpuscules de Pacini qui régulent le travail musculaire. ³³

LA RÉGULATION CENTRALE

Les influx nerveux provenant des capteurs sensoriels aboutissent à des structures corticales et sous-corticales. Leur action d'intégration des informations permet le contrôle de l'ensemble des informations du système postural grâce à un certain nombre de réflexes. Le contrôle de la stabilisation du regard est possible grâce au réflexe vestibulo-oculaire ainsi qu'au réflexe visuo-oculomoteur. Les réflexes vestibulo-spinal et vestibulo-oculocervical permettent le contrôle global et le maintien de la posture par leur action sur le réflexe myotatique. ¹⁶

L'ensemble des quatre noyaux vestibulaires est une région de passage obligée intervenant dans le contrôle central, avec des afférences du labyrinthe, des yeux, du système limbique, du colliculus, du thalamus, des divers noyaux cérébelleux et du cortex cérébral.

Le cervelet joue un rôle de contrôle car il possède des connexions efférentes et afférentes avec les noyaux vestibulaires. ³⁰

LE MUSCLE STRIÉ : Effecteur et Capteur

Jean-Pierre Roll nous a indiqué que le muscle est un "effecteur sensitif" qui renseigne, en permanence, le système nerveux central sur nos mouvements et nos postures. ³⁴

Le muscle strié contient, en effet, des formations cellulaires : les fuseaux neuro-musculaires, formés de 4 à 6 fibres musculaires courtes, non contractiles, intra-fusales nichées dans une capsule, dont la partie centrale est noyée dans un liquide visqueux.

Les "vraies" fibres musculaires, motrices sont d'ailleurs dites extra-fusales.

Ces fuseaux neuro-musculaires sont des structures sensorielles, car des terminaisons sensibles innervent la zone équatoriale de ces fibres ; ces fibres remontent vers la moelle par la branche postérieure des nerfs rachidiens, le corps cellulaire de ces

neurones se situant dans les ganglions. Les informations remonteront ensuite jusqu'au cerveau pour réguler la motricité réflexe ou volontaire.

Les muscles autorisant les gestes les plus précis sont les plus riches en fuseaux neuro-musculaires, par exemple les muscles du cou, des mains, des pieds ou des yeux.

Les terminaisons nerveuses situées dans les fuseaux sont sensibles à la longueur du muscle qui les contient et à la variation de longueur de ce muscle.

Pour une longueur constante, elles émettent un message sensitif stable, fait d'impulsions électriques caractéristiques de la longueur musculaire : plus le muscle est étiré, plus la fréquence s'accroît, cette dernière diminue en cas de raccourcissement. Ces variations de fréquence fournissent donc une information sur la vitesse d'étirement et sur la longueur effective du muscle lors de la stabilisation du geste. Toutes les informations issues des différents groupes musculaires qui mobilisent une articulation, remontent jusqu'au système nerveux central, qui les analyse, les informations de contraction des muscles agonistes étant "comparées" aux données d'étirement des muscles antagonistes.

Les différences de fréquences fournies par les groupes musculaires opposés permettant d'intégrer les paramètres de trajectoire de l'articulation concernée, ces informations seront ensuite susceptibles d'être mémorisées afin d'entrer dans une stratégie gestuelle ou posturale.

Jean-Pierre Roll ³³ nous affirme donc que cette action perceptive des muscles nous permet de "voir" nos mouvements, c'est le sixième sens d'Alain Berthoz. ²³ Tout dernièrement, on vient d'identifier un système de cognition inné chez le nourrisson, qui dès sa première semaine de vie est capable d'extraire des informations manuelles (donc cutanées et musculaires) sur la forme des objets avec transposition secondaire dans un schéma visuel. ³⁷

LE FUSEAU NEURO-MUSCULAIRE est à l'origine du réflexe myotatique, segmentaire et monosynaptique : l'étirement du muscle provoquant une variation de la fréquence de l'influx dans les fibres nerveuses Ia, ce qui entraîne deux types de réponses :

- l'une dynamique ; précoce, rapide, liée à la vitesse de l'allongement,
- l'autre plus lente et rendant compte de l'amplitude de l'allongement.

Les fibres Ia sont en contact synaptique direct avec le motoneurone α , réalisant ainsi l'arc réflexe myotatique, qui permet un contrôle de l'excitation destinée aux muscles agonistes et de l'inhibition réservée aux muscles antagonistes. ¹⁶

L'ORGANE TENDINEUX DE GOLGI est un mécanorécepteur situé en série (dans les tendons) ou en parallèle (sur les aponévroses) sur une partie des fibres musculaires ; il détecte l'activité contractile de la fibre à laquelle il est asservi, c'est un détecteur de la variation de la force exercée par les unités motrices sur leurs attaches tendineuses. Ce système d'inhibition autogène est cependant plus qu'un simple amortisseur des variations de l'intensité d'une contraction musculaire permettant d'éviter un étirement excessif (alors assimilé à un véritable disjoncteur faisant céder le réflexe myotatique). En effet, cette inhibition, en remontant à la moelle par les fibres Ib pour inhiber les motoneurones du groupe musculaire synergique (voie uni, bi ou trisynaptique) va exciter les muscles antagonistes (voie polysynaptique) permettant un contrôle précis du jeu articulaire par la contraction musculaire "surveillée". ¹⁶

LA THÉORIE DU MOTEUR VERTÉBRAL ³⁵

La locomotion est l'activité essentielle des êtres vivants supérieurs, la liberté physique étant indispensable à leur survie et à leur reproduction ; elle doit entraîner, si possible, une dépense énergétique minimale.

Leur anatomie doit donc permettre une diminution maximale des contraintes de déplacement, dans un champ gravitationnel invariant.

La solution originale adoptée par l'homme pour se mouvoir repose sur un "Moteur Vertébral" oscillant.

Les membres inférieurs semblent "faciliter" la locomotion sans en être réellement l'origine (on peut en effet "marcher" sur ses deux genoux fléchis voire sur une ou deux prothèses même rudimentaires de membres inférieurs).

L'élément moteur principal initial de la marche serait donc la musculature rachidienne (celle qui, par ses mouvements de latéro-flexion successifs, fait depuis toujours nager les poissons), les membres inférieurs gardant un rôle secondaire d'amplification des mouvements du bassin.

L'alternance de contraction des muscles para rachidiens droits et gauches permet la propulsion des poissons et des serpents. L'accélération et l'amplification de ces mouvements est possible grâce à un autre couple d'actions : la flexion / extension du rachis qui va se prolonger vers les membres.

Pour l'homme, la rotation du bassin autour de son axe vertical tire ce dernier vers le bas, ce qui diminue le rendement. Pour résoudre ce problème, on doit utiliser la force de gravité comme site de stockage énergétique : l'énergie musculaire fournie par le membre inférieur est conservée pendant la phase d'oscillation par la rotation du rachis qui se prolonge jusqu'aux membres supérieurs (alternance du mouvement des bras en phase avec la marche).

L'énergie est accumulée en tordant le rachis par mobilisation du pelvis et des vertèbres. Chaque disque intervertébral transforme l'énergie de compression en un couple axial, ce qu'évoquait la structure croisée obliquement des fibres de collagène du disque, plus adaptée à la torsion qu'à l'amortissement.

Le disque intervertébral serait donc un accumulateur plus qu'un amortisseur.

En effet, si ce disque était un amortisseur pur, le travail d'absorption à son niveau dégagerait localement de la chaleur, ce qui "cuirait" nos marathoniens... et entraînerait une dépense énergétique totalement inutile.

De plus, l'énergie contenue dans l'impulsion de propulsion des muscles du membre inférieur serait alors perdue, ce qui est peu probable, l'évolution "tendant" à éviter les gaspillages.

En revanche, si cette impulsion "déforme" le rachis et ses composants élastiques, elle produit une dérotation ascendante du rachis qui absorbe progressivement toute l'énergie produite, celle-ci s'annulant en atteignant la jonction rachis cervical / crâne, ce qui facilite la stabilisation de la tête.

On pourrait donc résumer ce processus en disant que les mouvements du rachis et surtout la rotation axiale dérivent l'énergie produite par les muscles extenseurs des hanches, pour l'emmagasiner sous forme d'énergie potentielle dans la rotation rachidienne.

Si le disque n'était qu'un amortisseur, on faciliterait sa tâche en diminuant l'impulsion (en courant sur de la mousse ou sur du sable sec), mais dans ce cas, l'énergie produite par l'appui se perd sur le sol mou, imposant un relais moteur par les muscles abdominaux et un coût énergétique plus important.

Les rotations axiales du rachis demandent un volant d'inertie qui puisse s'ajuster rapidement au cours du cycle de la marche. Ce volant d'inertie doit avoir une relation directe avec le rachis pour assurer la dérotation des vertèbres. Les membres supérieurs prolongeant la ceinture scapulaire sont idéalement placés pour cette action.

La marche impose de faire tourner le pelvis dans son axe horizontal, or les muscles rotateurs du pelvis ne sont pas dans ce plan. La contribution du rachis à la locomotion est basée sur le mouvement couplé de la colonne vertébrale, qui convertit la flexion latérale en couple axial entraînant une rotation du pelvis. Ceci fut démontré chez les sujets atteints d'agénésie des membres inférieurs qui ne se déplacent que sur leurs ischions.

Cette hypothèse du moteur vertébral fut évoquée la première fois par Lowett en 1898. Les modèles actuels permettent de vérifier le lien irréductible entre les phénomènes de torsion et de compression du rachis qui sont parties prenantes du principe de la locomotion humaine.

Classiquement, l'absence de muscles horizontaux pelviens faisait jouer un rôle essentiel aux membres inférieurs dans la locomotion bien que leur action ne modifie pas l'orientation du pelvis.

De plus, en cas de marche grâce aux membres postérieurs, la deuxième loi de la thermodynamique favoriserait "à l'excès" le développement de ces membres au détriment des extrémités supérieures. C'était le cas chez le tyrannosaure chez qui le seul élément propulseur était les pattes arrières.

Rôle de l'interaction rachis / membres inférieurs

La puissance des extenseurs de hanches est transmise au rachis par deux voies musculo-aponévrotiques grâce au grand fessier et aux ischio-jambiers (surtout le biceps femoris) qui contribuent à la dérotation rachidienne pendant la marche :

- la voie du biceps femoris (Planches n° 1 et 2)

Ce muscle prolonge son action jusqu'au ligament sacro-tubéreuse qui enjambe la crête iliaque, se perdant dans les fibres collagènes dans l'aponévrose lombaire des érecteurs du rachis, qui elles-mêmes donnent naissance **du même côté** à l'ilio-costalis lumborum et au longissimus lumborum (qui s'insèrent sur les apophyses transverses), et au multifidus (qui s'insère sur les épineuses). **Du côté opposé** les ischio-jambiers se prolongent grâce au ligament sacro-tubéreuse jusqu'à l'ilio-costalis thoracis.

- La voie du grand fessier (Planche n° 3)

Ce muscle (gluteus maximus) est connecté à l'aponévrose lombaire, soudée elle-même au lattissimus dorsi qui remonte jusqu'au membre supérieur. La contraction du grand fessier entraîne une extension du rachis qui verrouille l'articulation sacro-iliaque, grâce à son insertion sacrée et surtout à son insertion iliaque, qui prolonge son action vers l'ilio-costalis lumborum et le longissimus lumborum.

Lors de l'impact pied/sol, l'énergie cinétique est récupérée sous la forme d'une impulsion qui remonte le long du membre inférieur. Cette impulsion est adaptée à la nature du sol porteur par les filtres que sont cheville, genou, hanche. L'énergie remontée par le membre inférieur va alors être distribuée, entraînant une rotation des différents étages du rachis, au niveau des disques intervertébraux.

Le dévissage du rachis lombaire

Juste avant l'impact du pied droit, le rachis est fléchi à droite et les apophyses épineuses tournent dans le sens inverse des aiguilles d'une montre (vue de dessus). Immédiatement après l'impact, le pelvis continue de s'incliner tout en absorbant l'impulsion compressive qui remonte la jambe. L'ilium droit s'affaisse rapidement. L'aponévrose lombaire très rigide applique alors une force vers la gauche et le bas, qui renforce l'extension et la dérotation. Le fait que l'épine iliaque postéro-supérieure soit très en arrière des apophyses épineuses de L5 et de L4 augmente cet effet.

Après l'impact, l'ilio-costalis et le longissimus lumborum, via l'aponévrose lombaire obligent le rachis à se dévisser. La force appliquée à l'apophyse transversale génère donc un couple contraire (sens trigonométrique).

Au même moment, la partie gauche du *lattissimus dorsi* se contracte, ce qui rapproche l'humérus des épineuses, l'inertie des extrémités supérieures bien développées permet l'application d'une force suffisante pour créer cet effet. La partie gauche de l'aponévrose lombaire est détendue car le pelvis commence tout juste à s'affaisser, ce qui augmente l'efficacité du mécanisme. Le rachis vrillé est placé en extension au moment où les facettes sont engagées, c'est à ce moment que l'impulsion comprime le disque, appliquant les facettes des vertèbres adjacentes l'une contre l'autre. Les facettes accélèrent le processus de dévissage.

Quand le pelvis reprend sa position horizontale, le rachis se redresse. La contribution des facettes au dévissage s'arrête alors que la contrainte discale augmente du fait de sa rigidité viscoélastique. Le couple rotateur du rachis est ainsi généré alternativement par les facettes et le disque.

Au niveau du rachis cervical, on retrouve un processus similaire mais inverse par rapport au rachis lombaire.

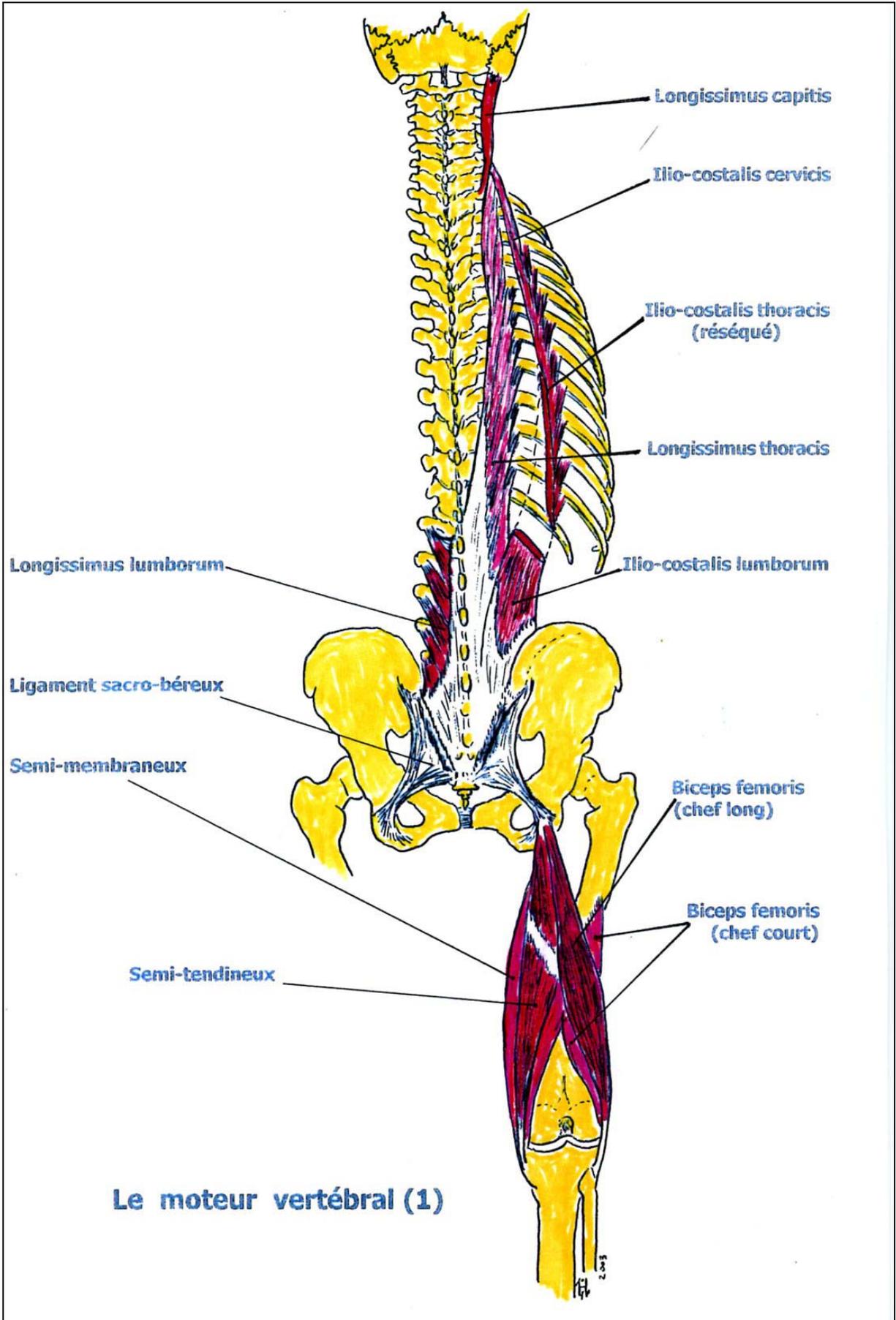
Après l'impact du pied droit, l'épaule droite continue à descendre et une tension est exercée sur les apophyses épineuses, ce qui induit une rotation axiale qui redresse le rachis cervical.

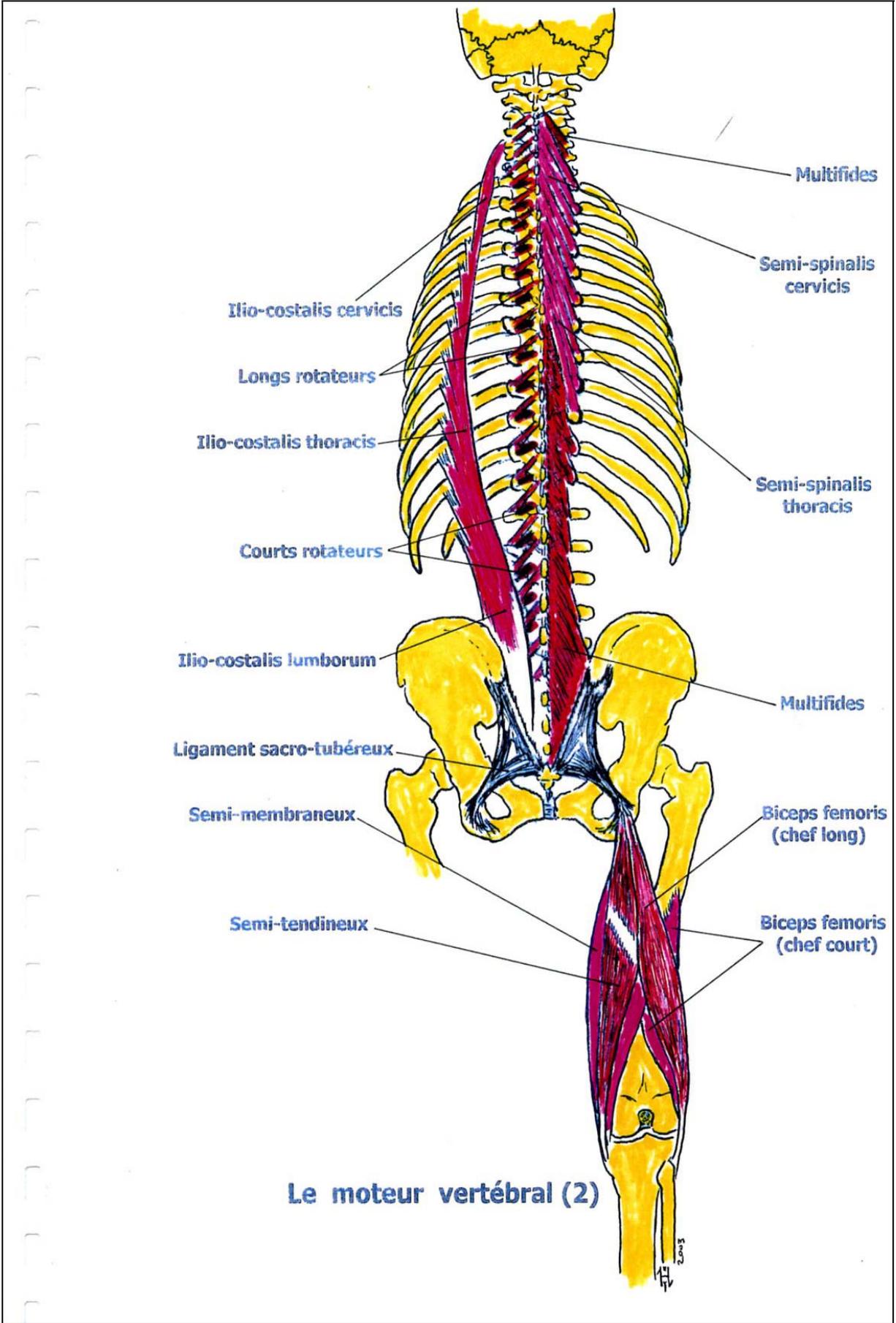
Alors que dans la zone lombaire une rotation horaire induisait un redressement, dans la zone cervicale, c'est une rotation anti-horaire qui a le même effet. Cette inversion est indispensable, car quand le pied frappe le sol, le pelvis et les épaules ont un mouvement contraire.

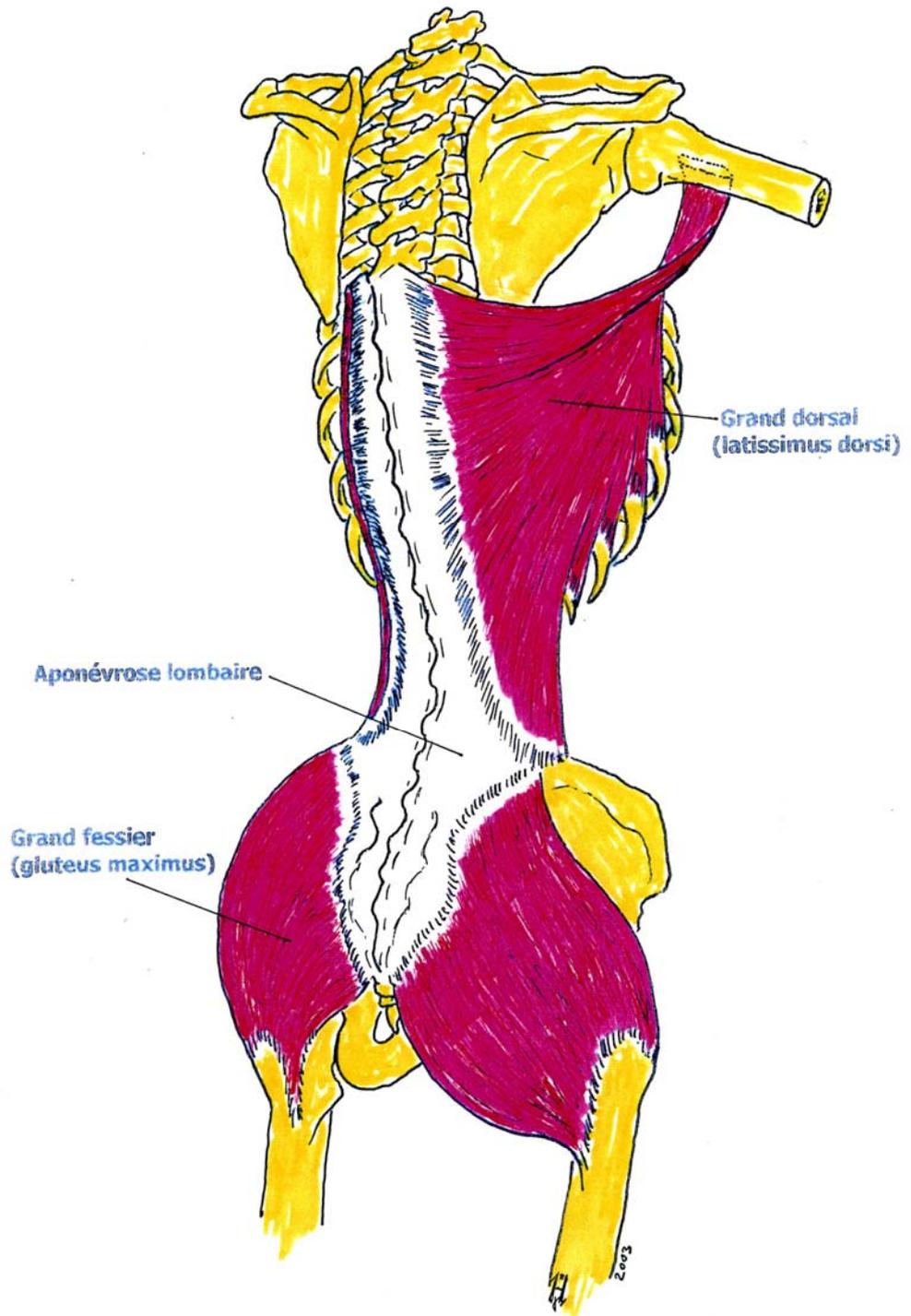
L'effet stabilisateur du mouvement inverse couplé des deux ceintures a pour but de ramener le mouvement de la tête à un minimum, quel que soit le mouvement des épaules.

Au total, la marche serait donc possible grâce à la transformation séquentielle de l'énergie libérée par les extenseurs de la hanche. Cette transformation exige la présence d'un champ gravitationnel constant pour permettre la rotation axiale horizontale du pelvis.

Cette transformation d'énergie et l'efficacité énergétique de la marche sont facilitées par la présence d'extrémités supérieures bien développées.







Le moteur vertébral (3)

BIOMÉCANIQUE ARTICULAIRE DES MEMBRES INFÉRIEURS ¹²

1 - Le Pelvis et l'Ensemble Sacro-Coccygien

Le sacrum et le coccyx sont les parties fixes du rachis. Le sacrum est le socle sur lequel repose la colonne. Il assure la transmission des efforts à l'anneau pelvien et aux membres inférieurs. Le poids du corps est transmis aux deux os coxaux par les articulations sacro-iliaques et aux deux membres inférieurs par les coxo-fémorales. La force de réaction du sol remonte en sens inverse par les cols fémoraux et les sacro-iliaques. Une partie de la réaction du sol est amortie par la symphyse pubienne.

L'articulation sacro-iliaque, diarthrose, assure une excellente cohésion avec une très faible amplitude de mouvement.

La charnière lombo-sacrée impose des contraintes mécaniques de glissement car sa surface d'appui est oblique en bas et en avant (32°) imposant un amarrage ligamentaire puissant. Les articulations sacro-iliaques permettent deux types de mouvements :

- la nutation sacrée : le promontoire descend en avant et la pointe sacrée remonte en arrière.
- la contre-nutation réalisant le mouvement inverse
- plus récemment, on a décrit deux axes de rotation différents dans cette articulation, permettant une rotation limitée des surfaces sacrée et coxale mais aussi des petits mouvements de décoaptation et de translation (Lavignole).

2 - L'articulation Coxo-Fémorale

Articulation proximale du membre inférieur, elle le mobilise dans tous les plans de l'espace, permettant, grâce au décentrement induit par le col fémoral, l'orientation du pas.

Elle permet la station verticale grâce à un puissant système musculo-ligamentaire. C'est une articulation sphéroïde entre le fémur et la clef de voûte du cotyle (réunion ilio-ischio-pubienne). Le système moteur lié à la coxo-fémorale comprend :

- les fléchisseurs (psoas, iliaque, droit antérieur, sartorius, tenseur du fascia lata)
- les extenseurs (grand fessier, ischio-jambiers : biceps fémoral, demi-tendineux, demi-membraneux)

- les abducteurs (moyen et petits fessiers)
- les adducteurs (long et grand adducteurs, gracilis et pectine)
- les rotateurs :
 - . latéraux (piriforme, obturateur interne, jumeaux supérieur et inférieur, carré fémoral, obturateur externe)
 - . médiaux (petit fessier et adducteurs)

3 - Le Genou et l'Appareil Extenseur

Articulation double (fémoro-tibiale et fémoro-patellaire) elle assure le passage du pas en raccourcissant le membre inférieur et s'adapte à la marche en terrain accidenté.

Le compartiment médial est très stable grâce à un condyle fémoral étroit logé dans une cavité tibiale concave maintenue par un ménisque interne très fixé.

Le compartiment latéral, avec son condyle large, sa cavité tibiale convexe et son ménisque lâche, est plus mobile.

Le système moteur du genou repose sur :

- en avant : le quadriceps
- latéralement : le tenseur du fascia lata, le biceps fémoral
- médialement : la patte d'oie, tri-axe réunissant le sartorius, le gracilis et le demi-tendineux
- en arrière : demi-membraneux avec son tendon récurrent, poplité et gastrocnémien.

4 - La Cheville

L'articulation tibio-fibulo-talaire est une trochléarthrose, qui, grâce à la dissociation des deux flasques de la mortaise, réalise une pince à serrage élastique.

5 - Le Pied

L'articulation sub-talaire est une double trochoïde inversée unissant le talus au calcanéum qui permet la marche en terrain accidenté.

Le calcanéum "roule, vire et tangué" sous l'astragale selon la définition de Farabeuf.

Rouler	=	aller d'un bord à l'autre
Virer	=	tourner horizontalement à droite ou à gauche
Tanguer	=	effectuer un mouvement d'avant en arrière

La notion clinique fondamentale est la double divergence talo-calcanéenne :

- dans le plan sagittal, le talus regarde en bas, le calcaneum en haut ;
- dans le plan horizontal, le talus regarde en avant et en dedans, le calcaneum regarde en avant et en dehors.

L'astragale est solidaire de la pince tibio-fibulaire distale et s'articule avec le bloc calcaneéo-pédieux.

L'articulation médio-tarsienne de Chopart, réunit le calcaneum et le cuboïde, l'astragale et l'os naviculaire, elle est fonctionnellement dépendante de la sous-astagalienne.

La talo-naviculaire est une énarthrose avec trois axes de mouvement et trois degrés de liberté.

La calcaneéo-cuboïdienne est un emboîtement réciproque, autorisant des mouvements de glissement.

L'articulation de Lisfranc est disposée entre les cunéiformes, le cuboïde et la tête des métatarsiens réalisant deux mortaises : l'intercunéenne et l'intermétatarsienne.

Le deuxième métatarsien s'emboîte tel un tenon entre les deux premiers cunéiformes et le troisième métatarsien est verrouillé autour du troisième cunéiforme.

Cette articulation règle le jeu de la palette des métatarsiens autour de l'axe que constitue l'ensemble des trois métatarsiens médians, le premier et le cinquième métatarsiens pouvant être mobilisés dans le plan vertical.

Le pied est l'organe de transmission des pressions au sol et l'organe de réception des forces de réaction du sol.

Ce système podal constitue un trépied (M1, M5 et calcaneum) qui se prolonge en haut par l'astragale.

Les forces d'appui partent du calcaneum selon deux axes :

- l'axe externe, stable, calcaneéo-dépendant comprenant : calcaneum, cuboïde, quatrième et cinquième métatarsiens ;

- l'axe interne, mobile talo-dépendant constitué par : talus, os naviculaire, trois cunéiformes et trois premiers métatarsiens.

La clé de voûte osseuse du pied est renforcée par la "ferme" : deux arbalétriers solidarisés entre eux (les muscles fléchisseurs plantaires) et dépendant du système musculo-aponévrotique du triceps sural dont ils prolongent l'action. C'est le système achilléo-plantaire de dynamisation du pied.

La palette métaphysaire permet l'adaptabilité au sol grâce à des mouvements actifs d'écartement ou de rapprochement du gros orteil par rapport à l'axe du pied passant par le deuxième rayon (rôle de l'abducteur transverse du I).

L'arche externe est stabilisée par l'abducteur du cinquième orteil.

La divergence des pressions talo-calcaneenne est compensée par un élément dynamique : le long fléchisseur du I (qui passe sous le sustentaculum tali) dont la contraction lors de l'érection du gros orteil (lors de l'attaque du pas) compense la bascule et ramène le calcaneum dans l'axe.

Il y a donc une répartition égalitaire des pressions entre les deux arbalétriers, base de la stabilité des deux pieds au sol.

CONCLUSION

Depuis que Darwin nous a rattachés à la grande famille des primates, de nombreuses corrélations ont été retrouvées entre l'évolution des espèces au fil du temps et la croissance du bipède humain.

Christine Berge (CNRS) ³⁶, nous a montré que l'on retrouve dans notre espèce une transformation du bassin qui le rend de plus en plus adéquat à la bipédie (bien que cela provoque des difficultés obstétricales croissantes).

Les os du bassin du fœtus humain sont plats (tout comme ceux du chimpanzé ou du gorille, nos "frères" en phylogénèse) ; en grandissant, le bassin du petit d'homme s'incurve, facilitant l'orthostatisme et la marche. L'australopithèque avait un bassin peu incurvé et une marche hésitante, Homo Erectus et Néandertalis ont acquis une bipédie de plus en plus proche de la nôtre.

Homo Sapiens, au cours de son embryogenèse et de son ontogenèse (croissance) nous révèle, au niveau de son bassin, une forme simienne chez le fœtus, une allure d'australopithèque à la naissance, puis une anatomie de plus en plus humaine

jusqu'à sept-huit ans, âge où sa croissance n'est pas encore terminée.

L'embryon humain et le bébé d'aujourd'hui repassent par les différents stades de l'adaptation à la bipédie.

La croissance prolongée dans notre espèce, à peu près jusqu'à vingt ans, nous a permis d'avoir de longues jambes particulièrement adaptées à la marche et à la course (la croissance des primates supérieurs actuels tout comme celle d'australopithèque s'arrêtant vers dix-douze ans).

La phylogenèse (l'évolution) semble donc laisser sa trace dans l'embryogenèse et dans l'ontogenèse de l'être humain : on voit en effet l'embryon humain passer par tous les stades de l'organisation de complexité croissante des être vivants, pendant sa vie in utero : de l'unicellulaire au poisson, de l'amphibien au reptile, du mammifère au primate, et du primate à l'homme.

Pendant leur première année de vie, nos enfants passent donc d'une position couchée à une position debout, alors que les années suivantes les adapteront à la course...

Cette adaptation à la bipédie intégrale résumant ainsi, du premier trimestre de grossesse jusqu'à leurs vingt ans, le processus évolutif de notre mode de locomotion...

Merci de m'avoir accompagné, quelques instants pour cette promenade, cette balade, cette randonnée parfois un peu buissonnière sur les chemins de la bipédie ...

Nangis, le 11 juin 2003

G. H.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 - Christine Berge et Jean-Pierre Gasc : Aux origines de l'humanité, Fayard, 2001
- 2 - Christine Berge : L'évolution de la hanche et du pelvis, Bipédie, CNRS, 1993
- 3 - J.B Lamarck : Philosophie zoologique, réédition Flammarion, 1994
- 4 - Ch. Darwin : Descendance de l'Homme et sélection naturelle, réédition P U P, 1981
- 5 - Ernst Haeckel : Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles, 1866
- 6 - Yves Coppens et Pascal Picq : Aux origines de l'humanité, Fayard, 2001
- 7 - Brigitte Senut : Aux origines de l'humanité, Fayard, 2001
- 8 - Yvette Deloison : L'Homme ne descend pas d'un primate arboricole, in Biométrie humaine et anthropologie, 1999
- 9 - André Leroi-Gourhan: Le geste et la parole, 1964
- 10 - Yvette Deloison, CNRS: Pied et évolution, EMC 1999
- 11 - Yves Coppens et Pascal Picq : Aux origines de l'humanité, Fayard, 2001
- 12 - Dominique Bonneau : Biomécanique du rachis. CNAM. et Biomécanique des membres et pathologies musculo-squelettiques : AFMO Enseignement de l'Hôtel-dieu 2003.
- 13 - Véronique Barrie I: Aux origines de l'humanité, Fayard, 2001
- 14 - L.M. Nashner : Strategies for organisation of human posture, 1985
- 15 - C. Assaiante : Construction des stratégies d'équilibre chez l'enfant CNRS 1996
- 16 - Daniel Richard et Didier Orsal : Neurophysiologie, Dunot, 2001
- 17 - Ph. Toumie : Cours de Posturologie clinique, DIU 2003 Paris
- 18 - Ph. Dupui, R. Darmana, R. Montoya : DIU Posturologie clinique, Toulouse 2003
- 19 - J. Cambier et M. Masson : Abrégé de neurologie, Masson, 1972
- 20 - Serge Gracovetsky, Université Concordia Montréal Canada

- 21 - Chantal Milleret, Collège de France, DIU Posturologie clinique, 2003, Paris
- 22 - Bernard Bricot : La reprogrammation posturale globale, Sauremps médical, 2000
- 23 - Alain Berthoz : Le sens du mouvement, Odile Jacob, 1997
- 24 - B. Amblard et C. Carblanc : Rôle des informations fovéales et périphériques dans le maintien de l'équilibre postural chez l'homme, in Agressologie, 1978
- 25 - Monique Bessou : DIU Posturologie clinique, Toulouse 2003
- 26 - Liliane Borel : DIU Posturologie clinique, Marseille 2003
- 27 - H. Mittelstaedt : Somatic graviception, in Biological psychology, 1996
- 28 - Michel Lacour : DIU Posturologie clinique, CNRS Marseille 2003
- 29 - Michel Toupet : Les convergences visuelles et proprioceptives cervicales sur l'arc réflexe vestibulo-oculaire, Masson, 1982
- 30 - H. J Vander : Human physiology, in Biological sciences séries 1988
- 31 - M. Perraud : Influence de la modification de l'occlusion sur la posture et l'oculomotricité, 1999
- 32 - Paul Bessou: DIU Posturologie clinique, Toulouse 2003
- 33 - Tortora et Grabowski : Anatomie/Physiologie, De Bock-Universités
- 34 - Jean-Pierre Roll : Les muscles, organes de la perception, CNRS Université de Marseille, in Pour la Science, 1998.
- 35 - Serge Gracovetsky : The spinal engine, Springer-Verlag New-York, 1988
- 36 - Christine Berge : Le bassin de l'humanité, in American journal of physical anthropology, 1998
- 37 - A. Streri et E. Gentaz, in Somatosensory and motor research, 2003

Les planches anatomiques ont été inspirées des dessins de B. D. Cummings, que l'on peut admirer dans les livres de Janet G. Travell et David G. Simons : Douleurs et troubles fonctionnels myofasciaux. Edition Haug, 1983.

L'Homme qui Marche, d'Alberto Giacometti, est visible à Saint-Paul de Vence (Fondation Maeght).