

Effets d'une perturbation interne ou externe sur le tractus cortico-spinal en station debout sur une surface instable

Travail de fin d'études en vue de l'obtention du titre de
Master of Science en sciences du sport
Option santé et recherche

déposé par

Emile Jacquat

à

l'Université de Fribourg, Suisse
Faculté des sciences et de médecine
Section Médecine
Département des neurosciences et sciences du mouvement

en collaboration avec la
Haute école fédérale de sport de Macolin

Référent
Prof. Wolfgang Taube

Conseiller
Dr. Michael Waelchli

Fribourg, juillet 2019

Table des matières

Résumé.....	3
1 Introduction	4
1.1 Contrôle postural	4
1.2 Perturbations de l'équilibre et effets sur les structures	11
1.3 Motor Evoked Potential (MEP).....	13
1.4 Objectifs du travail	16
2 Méthode.....	17
2.1 Echantillon	17
2.2 Procédure expérimentale	17
2.3 Equilibre	19
2.4 TMS.....	20
2.5 Electromyographie (EMG).....	20
2.6 Analyse des données	21
2.7 Statistique	21
3 Résultats	23
3.1 Activité du TCS sur surface stable après perturbation	23
3.1.1 M. soleus	23
3.1.2 M. tibialis anterior	24
3.2 Activité du TCS sur surface instable avec perturbation	24
3.3 Effets sur le tractus cortico-spinal sans perturbation.....	26
3.4 Effet des stimulations sur le mouvement de la balance.....	27
4 Discussion	30
4.1 Activité corticale lors de la station debout	30
4.2 Activité corticale lors de la station debout après perturbation	31
4.3 Activité corticale durant la tâche d'équilibre après la perturbation	32
4.4 Mouvements de la balance	33
5 Conclusion.....	35
Bibliographie	37
Remerciements	42

Résumé

Le contrôle postural contribue au maintien de la posture érigée chez l'être humain. Le système nerveux central joue le rôle de contrôleur des données captées puis d'effecteur en activant les muscles. Si les mécanismes de son fonctionnement sont plutôt bien compris, il reste néanmoins de nombreux aspects à éclaircir, notamment comment le cortex moteur réagit à des perturbations de l'équilibre. Dans leur étude de 2001, Trimble et Koceja, qui ont étudié les changements spinaux lors d'une tâche d'équilibre, ont constaté que l'utilisation de la méthode du réflexe H perturbait l'équilibre des sujets, et que l'amélioration de leur équilibre pouvait provenir du fait que les sujets se soient adaptés à cette perturbation en baissant l'intensité du H-réflexe. Ce phénomène pourrait également être présent au niveau cortical. C'est pourquoi, dans ce travail, deux types de perturbations différentes ont été administrées durant 11 séries de 6 perturbations à des sujets tenant l'équilibre sur une plateforme instable effectuant des rotations dans l'axe transversal. Les séries 1, 6 et 11 étaient réalisées sur surface stable (référence) alors que les autres séries étaient réalisées sur surface instable avec perturbation. La première perturbation provenait d'une stimulation TMS à 120% du seuil moteur (conditions TMS). La deuxième perturbation provenait du déplacement arrière-avant d'une plaque située sous la balance (condition MEC). Les MEPs du muscle soleus et tibialis ont été mesurés durant les 11 séries de la condition TMS et durant les séries 1, 5, 6, 10 et 11 de la condition MEC. Ces deux conditions ont été comparées à une troisième dans laquelle le sujet était stimulé par le TMS en se tenant debout sur une surface stable (condition STA). Le déplacement angulaire moyen et la vitesse angulaire ont également été mesurés durant trois secondes suivant les perturbations. La moyenne des MEPs et des mesures angulaires des différentes séries a été comparée par ANOVA two-way à mesures répétées. Les résultats obtenus donnent une augmentation significative de l'activité du tractus cortico-spinal du m. soleus au fil des séries référence ($F_{2,52} = 5.15$, $p = 0.024$, $\eta^2_g = 0.01$), mais pas de différence au niveau des trois conditions. Cependant, une différence significative a été trouvée en comparant TMS et MEC avec STA pour le m. tibialis ($F_{2,52} = 7.53$, $p = 0.002$, $\eta^2_g = 0.04$). Aucune différence significative n'a été constatée entre TMS et MEC durant la tâche d'équilibre. Les mesures de la balance nous donnent une différence significative pour la vitesse angulaire, avec MEC beaucoup plus haut que TMS ($F_{1,26} = 115.34$, $p < 0.001$, $\eta^2_g = 0.41$). Aucune différence significative pour la variation moyenne de l'angle n'a été trouvée. Ces résultats montrent que le tractus cortico-spinal ne fait pas de différence entre une perturbation externe (MEC) ou interne (TMS), contrairement à ce qu'il se passe au niveau spinal.

1 Introduction

Le contrôle postural est un sujet d'étude récent, qui progresse de manière rapide grâce au perfectionnement des instruments d'étude du cerveau et des muscles, comme l'électroencéphalogramme (EEG), l'électromyogramme (EMG), le stimulateur magnétique transcrânien (*transcranial magnetic stimulator*, TMS) ou la stimulation nerveuse périphérique (*peripheral nervous stimulation*, PNS). Grâce à ces instruments, les différents systèmes de contrôle ont pu être identifiés et leurs rôles respectifs déterminés, avec de plus en plus de précision. Toutefois, le système neuromusculaire est une structure très complexe dont de nombreux mécanismes restent encore à éclaircir.

1.1 Contrôle postural

Selon Isableu et Vuillerme (2016), la posture se définit comme « les positions relatives, arrangements ou relations biomécaniques de chaque partie du corps par rapport à son segment porteur ». Chaque articulation possède plusieurs degrés de liberté correspondant aux mouvements (flexions/extensions, rotations, abduction/adduction) des os la composant. Dès lors, il existe un grand nombre d'arrangements possibles. Toutes ces postures sont rassemblées en classes plus générales : assises, allongées, à genoux, debout (Crémieux, 1998, cité d'après Isableu et Vuillerme, 2016). Chez l'être humain, la posture de base est la posture debout, ou station bipédique (Paillard, 1971).

Le contrôle postural remplit différentes fonctions (Massion, 1994, 1998). L'une d'entre elles est de lutter contre la gravité qui nous attire vers le centre de la Terre. Le contrôle postural permet à l'humain de s'opposer à cette force et de maintenir la projection verticale du centre de masse (CdM, situé à peu près à la hauteur du nombril), appelée centre de pression (CdP), au-dessus de la surface de sustentation. Cette surface polygonale est délimitée par l'écartement et la longueur des deux pieds. Sans cesse soumis à des perturbations externes (p. -ex. vent) ou internes (p. -ex. mouvement d'un membre), le corps corrige à chaque déséquilibre la position du CdM pour le ramener dans la position la plus centrée possible (Bonnet & Rougier, 2016). Ces corrections sont rendues possibles grâce à une synchronisation de plusieurs systèmes : la vue, le système vestibulaire, les récepteurs cutanés, les récepteurs myoarticulaires, le système neuromusculaire et le système nerveux central (SNC) (Dupui, 2016).

1.1.1 Les muscles. Les muscles reliés au squelette et responsables du mouvement s'appellent les muscles striés squelettiques, par opposition aux muscles lisses présents dans nos vaisseaux sanguins, notre système digestif ou notre cœur, qui n'ont pas la même anatomie.

Le muscle strié squelettique est composé de deux types de fibres musculaires présentes en proportions diverses selon le muscle analysé. Les fibres de type I sont des fibres à contraction lente, résistantes à la fatigue, privilégiant la filière aérobie (consommant de l'oxygène). Consommant peu d'énergie, ces fibres sont très présentes dans les muscles toniques posturaux. Les fibres de type II sont des fibres à contraction rapide, peu résistantes à la fatigue, privilégiant la filière anaérobie (ne consommant pas d'oxygène). Elles sont responsables des activités phasiques, c'est-à-dire des activités courtes et rapides. Elles sont différenciées en deux sous-groupes : les fibres IIA développent une force moyenne pendant une durée relativement courte et celles du sous-groupe IIB développent une grande force en un temps très court (Burke, 2011).

Les fibres musculaires se rassemblent en groupes appelés « unités motrices ». Bien que les fibres composant l'unité motrice ne soient pas voisines, elles sont toutes de même type (I ou II). Chaque unité motrice est innervée par un seul axone provenant d'un motoneurone α . Les motoneurones innervant des fibres toniques sont plus petits que ceux des motoneurones innervant des fibres phasiques et innervent une plus grande surface musculaire, ce qui leur permet d'être activés plus vite lorsqu'un signal activateur arrive. Ce principe s'appelle le principe de Henneman (Dupui, 2016).

Lors de la station debout, les principaux muscles maintenant le contrôle de la balance posturale en dehors de muscles antigravitaires sont les muscles soleus (SOL) et tibialis anterior (TA), qui relient le pied à la jambe (McCollum & Leen, 1989 ; Gatev, Thomas, Kepple & Halett, 1999 ; Loram, Maganaris & Lakie, 2005a). Comme le CdP est placé légèrement en avant par rapport à l'axe de rotation de la cheville, le SOL, effectuant une flexion plantaire de la cheville, est le principal agoniste du contrôle postural à ce niveau (Massion, Popov, Fabre, Rage & Gurfinkel, 1997 ; Tarantola, Nardone, Tacchini & Schiepatti, 1997 ; DiGiulio, Maganaris, Baltzopoulos & Loram, 2009). Le TA joue plutôt le rôle de senseur, dont les informations permettent ensuite la contraction appropriée du SOL (DiGiulio et al., 2009).

1.1.2 Les organes sensitifs.

La vision. Le système visuel permet au sujet de capter des informations de l'environnement externe qui le renseignent sur l'espace tridimensionnel dans lequel il évolue. Des repères comme le ciel, l'horizon ou les objets présents dans cet espace donnent des indices sur la position du sujet et sa vitesse de déplacement (Dupui, 2016). Si l'absence de repères visuels gêne

relativement peu le contrôle de la posture érigée sur surface stable sans perturbation, la présence de repères se révèle nécessaire lorsque la surface sur laquelle est posé le sujet est modifiée, comme une balance instable (Crémieux, Mesure & Amblard, 1994). C'est pourquoi la fixation d'un point immobile aide au maintien d'une posture en équilibre.

Le système vestibulaire. Le système vestibulaire, situé dans l'oreille interne, sert à capter les accélérations linéaires, verticales et rotatives de la tête. Il est composé des organes otolithiques et des canaux semi-circulaires. Les organes otolithiques se divisent en saccule, orienté verticalement, et utricule, orienté horizontalement. Ceux-ci détectent les accélérations linéaires (dont la gravité) subies par la tête du sujet grâce aux mouvements de petits organes, les macules, qui baignent dans l'endolymphe. Les canaux semi-circulaires, au nombre de trois, sont sensibles aux rotations. Ils sont orientés dans les trois axes du plan : X, Y, Z. et sont remplis d'endolymphe. Déplacée par les mouvements rotatoires de la tête l'endolymphe active des récepteurs placés sur la surface des canaux (Perrin & Vibert, 2016).

Les récepteurs cutanés. Les récepteurs cutanés sont situés sous la peau, dans l'épiderme et le derme, dans des proportions diverses suivant la partie du corps considérée. Avec les récepteurs myoarticulaires, ils forment les propriocepteurs. Dans le contrôle postural, c'est la partie plantaire qui fournit le plus d'informations utiles au maintien de la station debout. Ils sont divisés en deux familles aux fonctions différentes. Les nocirécepteurs sont responsables de la sensation de la douleur et de tout ce qui peut la causer (Roudaut et al., 2012). Ils sont composés des mécanonocirécepteurs (sensibles aux pressions intenses), des thermorécepteurs (sensibles aux températures pouvant causer des dommages cutanés), des récepteurs polymodaux (les plus nombreux, sensibles à diverses informations), des récepteurs chimiques (sensibles aux stimulants internes et externes) et des nocirécepteurs silencieux (s'activant uniquement quand l'inflammation alentour menace l'intégrité du sujet) (Bessou & Perl, 1969). Les mécanorécepteurs, sensibles à la pression exercée sur la peau et aux variations de température sont composés des cellules de Merkel (faibles pressions), des corpuscules de Meissner (frôlements), des corpuscules de Ruffini (pression, vibration et étirement), des corpuscules de Pacini (variation d'intensité de déformation) et des follicules pileux (mouvements des poils). Tous ces récepteurs composent ce qu'on appelle communément le sens du toucher, et permettent, s'ils sont situés dans le pied, d'informer le sujet sur l'état du sol sur lequel il se trouve, ou encore sur la pression subie par la plante du pied (Janin, 2016).

Les récepteurs myoarticulaires. Les récepteurs myoarticulaires sont des organes sensitifs présents dans les muscles, tendons et articulations, permettant au sujet de connaître à tout instant

la position de chacun de ses membres dans l'espace. Ils sont essentiels à la bonne réalisation des mouvements et à la correction des postures.

Les récepteurs situés dans le muscle sont les fuseaux neuromusculaires. Ils sont branchés en parallèle des fibres musculaires (Enoka, 2002) et sont eux-mêmes composés de fibres musculaires intrafusales : les fibres à chaîne et les fibres à sac. Leur fonction est de renseigner sur la longueur du muscle et sur ses variations de longueur (Proske, 1997), ce qui permet aux instances de contrôle de connaître précisément la position de chaque membre dans l'espace ou de signaler une perturbation du système (p. -ex. maintien de l'équilibre) (Boyas, 2016).

Les récepteurs tendineux sont appelés organes tendineux de Golgi. Ils sont situés entre le muscle et son tendon, dans la jonction myotendineuse, en série par rapport aux fibres musculaires. Ces organes sont sensibles à la tension du muscle lorsqu'il est étiré, passivement ou activement. (Boyas, 2016).

1.1.3 Le système nerveux central. Les informations perçues par les organes sensitifs sont envoyées puis traitées par le cerveau à différents niveaux. Une fois traitées, ces informations repartent vers les muscles qui sont les effecteurs de tout le système du contrôle postural.

La moelle épinière. Les nocirécepteurs cutanés sont sensibles aux stimuli pouvant potentiellement causer du tort au sujet. Les voies empruntées par les informations nerveuses passent par la moelle épinière et repartent vers le muscle sans contrôle direct du SNC : ce sont les réflexes. Lorsqu'ils ont capté un signal nocif (p. -ex. épine dans le pied), les nocirécepteurs envoient des potentiels d'action vers la moelle épinière via leurs afférences A et C. Elles vont stimuler des interneurons inhibiteurs et excitateurs reliés aux motoneurons des extenseurs et fléchisseurs de la jambe, provoquant simultanément une contraction des fléchisseurs (excitation) et un relâchement des extenseurs (inhibition), ce qui a pour conséquence un relâchement de la pression sur le pied stimulé par l'épine (Dupui, 2016).

Les fuseaux neuromusculaires, surtout présents dans les muscles extenseurs antigravitaires, sont constamment stimulés par l'action de la force gravitationnelle, qui agit sur les muscles en les allongeant. Les fuseaux envoient des potentiels d'action vers la moelle épinière via leurs afférences Ia et II, reliées aux motoneurons α du même muscle qui réagit en se contractant. Cette boucle de contrôle s'appelle la boucle réflexe myotatique. Bien qu'elle agisse sans passer par le cerveau, elle est cependant pondérée par ce dernier via l'innervation γ (Dupui, 2016). Le fonctionnement de cette boucle peut être testé par une stimulation des nerfs périphériques produisant un réflexe H, généralement réalisé dans le creux poplité, stimulant ainsi l'afférence du muscle soleus (SOL). Ce test permet de connaître l'état d'activité du motoneurone

correspondant, afin d'en déduire la présence d'une inhibition du réflexe par les instances supraspinales. Ce mécanisme permettrait au corps d'éviter une réaction trop violente à un étirement qui nuirait au maintien de la posture, par exemple lorsque l'on tient l'équilibre sur une balance instable (Trimble & Koceja, 1994, 2001). Sur l'EMG, cette réponse réflexe est visible sous la forme de *short-latency response* (SLR) et *middle-latency response* (MLR). Une troisième réponse est également visible, mais correspond à la réponse du cortex moteur, c'est la *long-latency response* (LLR) (Beloozerova et al., 2003 ; Taube et al., 2006)

Le tronc cérébral. Les informations sensorielles passant par la moelle épinière peuvent également voyager vers le tronc cérébral (qui se trouve dans le haut de la nuque), qui va à son tour opérer un contrôle sur les muscles.

Les noyaux vestibulaires sont présents de chaque côté du tronc cérébral et sont composés de quatre noyaux principaux, qui ont chacun leurs fonctions. Ils sont innervés par les afférences labyrinthiques (système vestibulaire), les afférences optiques et les afférences des propriocepteurs myoarticulaires. Leurs efférences empruntent deux faisceaux différents. Le faisceau vestibulo-spinal latéral innerve les interneurons excitateurs des motoneurons α et γ des extenseurs et les interneurons inhibiteurs des motoneurons α et γ des fléchisseurs. L'innervation γ , peu intense, est très importante dans la régulation de la posture, alors que l'innervation α , forte et rapide, est plutôt destinée aux mouvements volontaires. Le faisceau vestibulo-spinal médian innerve les motoneurons et les interneurons situés dans la partie cervicale de la moelle qui servent à synchroniser les mouvements de la nuque et des yeux (Dupui, 2016).

La formation réticulée du tronc cérébral est innervée par de multiples informations sensorielles et par les noyaux vestibulaires. Elle innerve tous les interneurons et motoneurons des muscles toniques du corps, et peut influencer leur tonus (Dupui, 2016).

Le cervelet. Le cervelet est une structure située à l'arrière du cerveau, contenant plus de neurones que ce dernier. Comme le cortex cérébral, il est divisé en deux hémisphères. Il reçoit des signaux provenant des noyaux du cerveau et de la moelle épinière par les fibres moussues ou grimpantes, et envoie des signaux vers le cortex et vers la moelle épinière. Son rôle est de synchroniser, coordonner ou de mémoriser le mouvement (Latash, 2008).

Les ganglions de la base. Les ganglions de la base sont cinq paires de structures sous-corticales en forme de noyaux impliqués dans le contrôle volontaire du mouvement et dans les fonctions cognitives et émotionnelles. Ils relient le thalamus et le cortex moteur par deux boucles de feedback directs et indirects (Latash, 2008).

Le cortex moteur. Le cortex cérébral est la partie du cerveau située en surface et contenant les corps cellulaires des neurones. Il est divisé en deux hémisphères non identiques et constitué de

circonvolutions qui permettent d'augmenter sa surface. Il est capable de percevoir et d'interpréter les informations sensorielles, de les traiter, de prendre des décisions, de générer la parole et de contrôler les mouvements.

Le cortex moteur est composé de différentes couches comprenant divers types de cellules. La couche la plus externe s'appelle la couche moléculaire et contient majoritairement des axones et dendrites. La deuxième couche, la couche granulaire externe, contient de nombreuses cellules pyramidales et étoilées. Elle reçoit des afférences corticales. Vient ensuite la couche pyramidale externe contenant majoritairement des cellules pyramidales, qui envoie des efférences corticales. La quatrième couche est la couche granulaire interne, similaire à la couche granulaire externe, qui reçoit les informations extra-corticales. Puis vient la couche ganglionnaire avec de nombreuses grosses cellules pyramidales dont une partie innerve les motoneurones. La couche interne s'appelle la couche multiforme et contient des neurones dont beaucoup d'axones quittent le cortex (Latash, 2008).

Les cellules étoilées ont le rôle d'interneurones dont leurs axones restent dans le cortex. En revanche, les axones des cellules pyramidales quittent le cortex, et leurs dendrites atteignent les différentes couches précitées (Latash, 2008).

Les afférences du cortex moteur viennent majoritairement des noyaux du thalamus, mais aussi du cortex lui-même. Le thalamus sert de relais pour les afférences sensorielles, le cervelet et les ganglions de la base (Latash, 2008).

Les aires 4 et 6 du cortex cérébral sont les principales aires responsables du mouvement. L'aire 4 s'appelle aussi l'aire motrice primaire et contient des cellules pyramidales géantes, les cellules de Betz. Leurs axones empruntent le tractus corticospinal. Cette partie du cerveau innerve les différentes parties du corps, dont la carte peut être dessinée. Cette carte est plus connue sous le nom d'homunculus (figure 1). L'aire 6, aussi appelée aire prémotrice, contient le cortex prémoteur et l'aire motrice supplémentaire. Tous deux sont impliqués dans la planification des mouvements. L'aire prémotrice les initie à partir de stimuli sensoriels, alors que l'aire motrice supplémentaire les génère à partir de mouvements mémorisés (Latash, 2008).

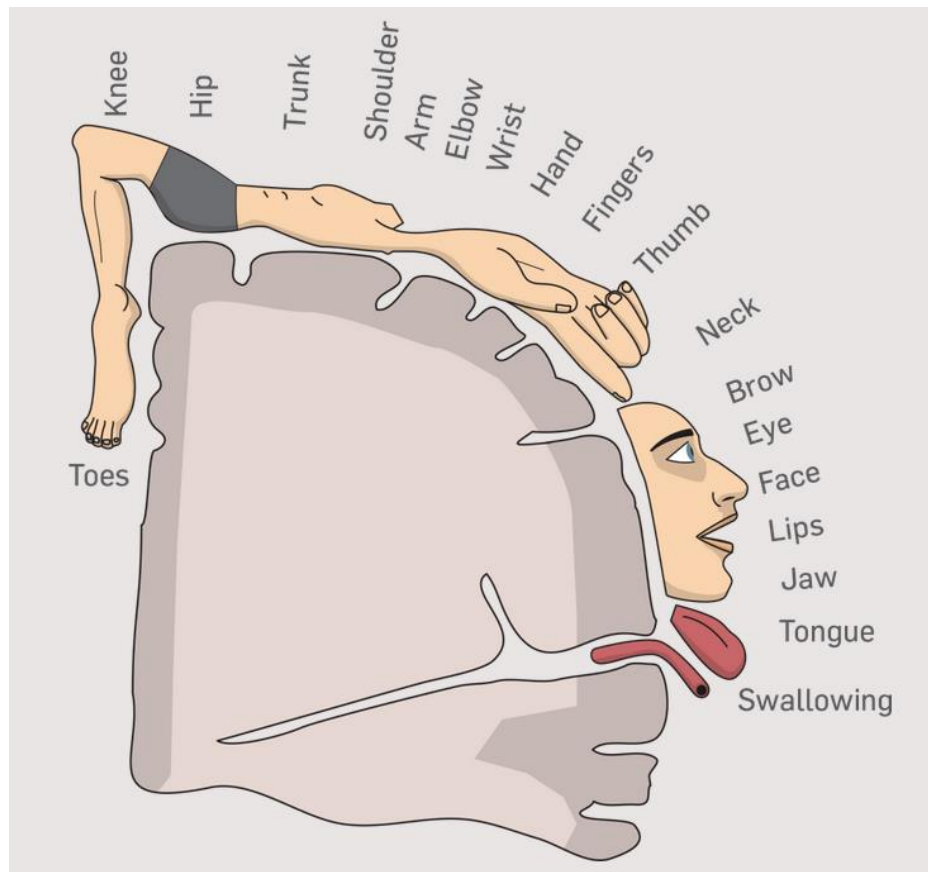


Figure 1. Représentation de l'innervation des différentes parties du corps dans le cortex moteur, appelée homunculus. Les parties plus sensibles comme les mains ou la bouche ont une surface plus grande que les parties moins sensibles (Max Planck Institute for Neuroscience, Florida)

Le cortex moteur reçoit des informations provenant de la moelle épinière, des ganglions de la base et du cervelet transitant par le thalamus, mais aussi des aires pariétales, responsables entre autres de la proprioception, ou encore des aires frontales, siège des émotions, du raisonnement, de la planification, de la mémoire et de la communication verbale (Latash, 2008).

Les informations sortant du cortex moteur sont projetées dans diverses structures. Une partie prend la direction des ganglions de la base, du cervelet, du noyau rouge et de la formation réticulaire. Le reste emprunte le tractus pyramidal, voie qui passe par les pyramides de la medulla oblongata, puis se sépare en tractus corticospinal (TCS) en direction de la moelle épinière ou en tractus corticobulbaire, vers le bulbe rachidien. Le TCS contient environ un million d'axones dont 30 à 40 % proviennent du cortex moteur primaire, le reste provenant de l'aire motrice supplémentaire, du cortex prémoteur ou d'autres structures. Les neurones corticaux projettent directement en direction des motoneurones α , des motoneurones γ et des interneurones. Il existe deux TCS différents. L'un part de l'hémisphère gauche et l'un de l'hémisphère droit. Les deux TCS se croisent au niveau de la medulla et changent de côté. Le TCS provenant

du cortex moteur gauche emprunte la partie droite de la moelle épinière et innerve les muscles de la partie droite du corps, et inversement (Latash, 2008).

Il est clair que le cortex moteur joue un rôle central dans l'activité musculaire volontaire. Contrairement à ce que les scientifiques pensaient jusqu'à récemment, il a été démontré que le cortex moteur jouait également un rôle dans le contrôle de la station debout, bien que la tâche semble simple et les mouvements de correction soient plutôt de l'ordre du réflexe (Varghese, Beyer, Williams, Miyasike-daSilva & McIlroy, 2015). Selon les besoins de l'activité posturale, que ce soit simplement la station debout ou une tâche plus difficile du maintien de l'équilibre, le cortex moteur a les capacités de varier son activité afin de répondre au mieux à la demande du corps (Lavoie, Cody & Capaday, 1995 ; Perez, Lungholt, Nyborg & Nielsen, 2004). Le simple fait de passer de la station assise ou debout supportée à la station debout augmente déjà l'activité corticale (Tokuno, Taube & Cresswell, 2009 ; Varghese et al., 2015 ; Tokuno, Keller, Carpenter, Márquez & Taube, 2018). La réalisation d'une tâche motrice sur une surface instable (p. -ex. tenir l'équilibre sur une plateforme instable) augmente plus encore son niveau d'activité que lors d'une station debout (Solopova, Kazennikov, Deniskina, Levik & Ivanenko, 2003). Cependant, lorsque la tâche d'équilibre est répétée puis apprise lors d'un entraînement, l'activité du cortex moteur tend à diminuer (Beck et al., 2007 ; Taube et al., 2007).

1.2 Perturbations de l'équilibre et effets sur les structures

Dans la vie quotidienne, l'être humain reste rarement en station debout sans perturbation. Le corps est généralement en mouvement et subit de multiples perturbations auxquelles il doit réagir. Bouger un membre, marcher, se pencher ou se mettre sur la pointe des pieds sont autant de mouvements perturbateurs.

1.2.1 Perturbations prévisibles (anticipées). La plupart de ces perturbations sont prévisibles, c'est pourquoi le corps humain a développé une forme de mouvements appelés « ajustements posturaux anticipatoires », qui agissent avant même que le mouvement de base soit effectué, dans le but d'anticiper et de minimiser la perturbation qui va être subie (Bouisset & Zattara, 1987 ; Massion, 1992). Ces ajustements dépendent de trois facteurs différents : l'amplitude de la perturbation, l'action motrice nécessaire à la corriger et la stabilité posturale. Horak, Diener et Nashner (1989), Beckley, Bloem, Van Dijk, Remler et Roos (1991), Aruin et Latash (1996), Santos, Kanekar et Aruin (2010), Wälchli, Tokuno, Ruffieux, Keller et Taube (2017) et Fujio, Obata, Kawashima et Nakazawa (2019) ont constaté dans leurs études que la réponse

musculaire LLR était modifiée en fonction de la connaissance de la perturbation. Alors que Aruin et Latash (1996) ont mesuré l'EMG des muscles des bras, Fujio et al. (2019) ont mesuré les MEPs (motor evoked potentials) du SOL, TA et gastrocnemius (GA) lors de trois perturbations différentes de l'équilibre par une plaque mobile : deux perturbations antérieures (grande et petite) et une postérieure (grande). Ces perturbations étaient répétées dans cinq conditions différentes : pas de perturbation, perturbation antérieure petite (*anterior small*), perturbation antérieure grande (*anterior large*), perturbation postérieure grande (*posterior large*) (toutes prévisibles) et *random* (non prévisible). Ces derniers ont constaté que l'amplitude des MEPs du TA était plus grande quand le sujet s'attendait à une grande perturbation vs une petite perturbation (figure 2). Wälchli et al. (2017) ont, en plus d'analyser l'excitabilité corticospinale, exa-

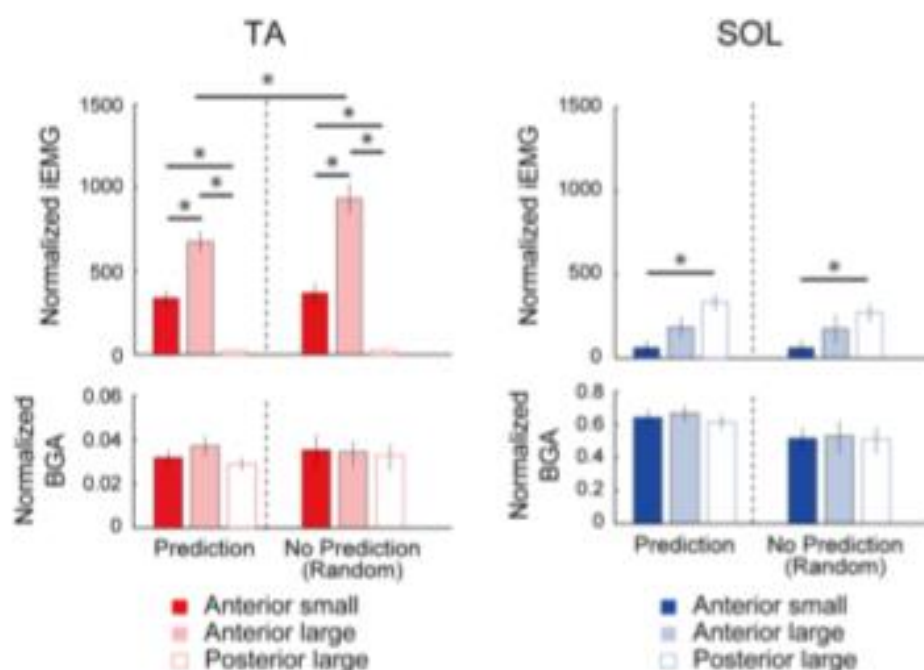


Figure 2. Comparaison de l'EMG pour 100 ms après la perturbation (*anterior small*, *anterior large*, *posterior large*) pour les conditions prévisibles (*prediction*) et imprévisibles (*no prediction*). L'EMG du TA dans la perturbation antérieure grande était significativement différent entre la condition *large* et *random*. Dans la comparaison des trois types de perturbation, il y avait une différence significative entre les EMG dans les deux muscles en fonction de la direction de la perturbation. Le *background* EMG (BGA) n'a pas significativement changé. (Fujio et al., 2019).

miné l'excitabilité au niveau spinal à l'aide du réflexe H. Selon leurs résultats, ils ont constaté que la connaissance de la perturbation (une rotation vs une translation) modifiait l'activité musculaire avant la perturbation, ce qui améliorait la réponse posturale et induisait une réponse adaptée. Cette adaptation était visible au niveau spinal, où le réflexe H était modulé selon les

besoins de la réponse, mais également au niveau supra-spinal (TCS), dont la réponse musculaire LLR était également réduite ou augmentée selon les besoins.

1.2.2 Perturbations non prévisibles (non anticipées). La deuxième classe de perturbations présentes dans notre environnement regroupe toutes les perturbations qui n'ont pas pu être anticipées par le sujet, comme glisser sur plaque de glace ou se faire bousculer. Même si le corps ne peut se préparer à ces perturbations, il arrive généralement à éviter la chute en y répondant correctement grâce à divers mécanismes. Le premier réside simplement dans la tension musculaire que l'articulation doit vaincre pour bouger. Cette élasticité périphérique est modifiable par le SNC qui ajuste la tension des muscles toniques, ce qui permet à un sujet dont l'activité musculaire est déjà haute de mieux résister aux perturbations (Latash, 2008).

Le deuxième mécanisme dont le corps dispose est le réflexe myotendineux (voir chapitre sur la moelle épinière). Bien qu'il ait un certain délai d'action, ce réflexe agit suffisamment rapidement pour compenser une perturbation non anticipée (Latash, 2008).

Le troisième mécanisme, dont le délai est plus long que les réflexes myotendineux, s'appelle *réactions préprogrammées*, aussi appelé LLR. Bien qu'automatiques, ces réactions sont pilotées par le cortex moteur. Ce réflexe est observable lorsque l'équilibre du sujet est perturbé, par exemple en déplaçant rapidement la surface sur laquelle il repose. Il a été démontré que ce type de réflexes empruntent les voies ascendantes en direction du cortex puis repartent vers les muscles dans un délai d'environ 80ms. La caractéristique de la LLR est qu'elle est fortement influencée par la connaissance de la perturbation. De plus, l'intensité de la LLR n'est pas forcément la même que l'amplitude de la perturbation si elle ne peut pas être prédite, ce qui indique que l'intensité de la réponse est déterminée avant la perturbation (Latash, 2008). C'est pourquoi la LLR est nommée selon certains auteurs réaction préprogrammée. Une des méthodes les plus utilisées pour étudier cette réaction est la rotation ou le déplacement d'une plateforme sur laquelle le sujet se tient (Nashner, 1976 ; Nashner & McCollum, 1985).

1.3 Motor Evoked Potential (MEP)

L'étude de l'activité du cortex moteur et du TCS peut se faire de diverses manières. L'électroencéphalogramme analyse l'activité électrique de larges groupes neuronaux, l'imagerie par résonance magnétique permet de visualiser l'anatomie du cerveau, en différenciant les structures ou en rendant visibles les vaisseaux sanguins (Latash, 2008). Une des méthodes les plus utilisées dans la recherche en neuroscience est la stimulation électrique du cortex (Penfield et Rasmussen, 1950 ; Evarts, 1968). La stimulation électrique requiert parfois un accès direct au

cerveau, donc réalisable uniquement durant une chirurgie. Cependant, elle peut être réalisée depuis l'extérieur du crâne, mais requiert des courants électriques puissants pour franchir la distance relativement large entre le cuir chevelu et le cortex, ce qui provoque des contractions désagréables des muscles du crâne et des douleurs (Latash, 2008).

Pour pallier ce problème, les chercheurs ont utilisé la stimulation magnétique transcrânienne (TMS, transcranial magnetic stimulation). Cette méthode permet de stimuler le cortex grâce à un changement rapide du champ magnétique dans la bobine de stimulation, induisant un courant électrique circulaire circulant perpendiculairement au champ magnétique, parallèlement à la bobine. Appliqué sur le cortex moteur, ce courant génère des potentiels d'action circulants dans le TCS jusqu'au motoneurones spinaux. Ces signaux sont visibles sur l'électromyogramme (EMG) sous forme de MEP dont l'amplitude correspond à l'état d'excitation actuel du TCS (figure 3) (Klomjai, Katz & Lackmy-Valée, 2015).

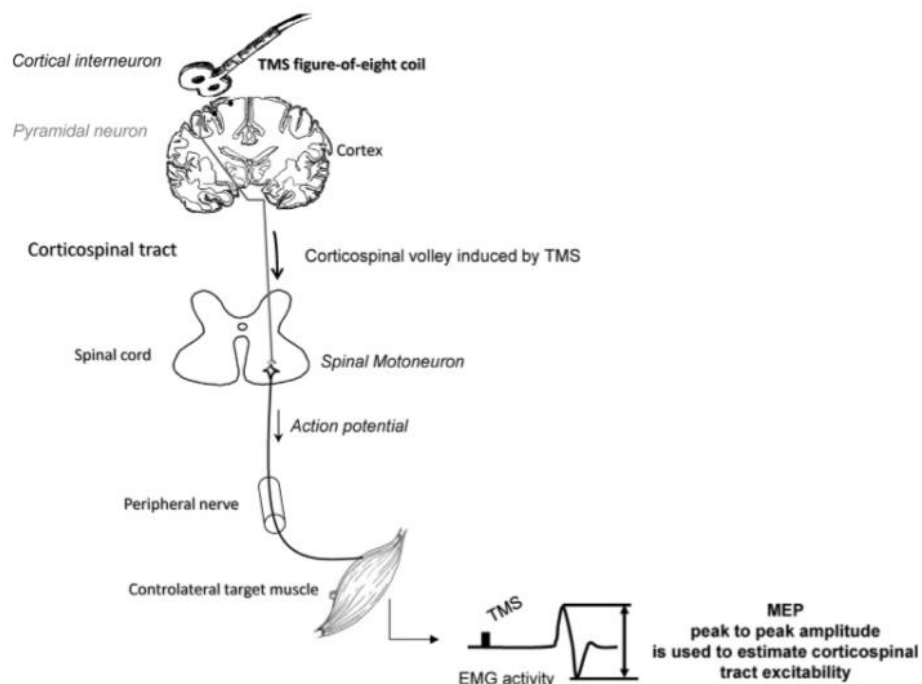


Figure 3. Schéma représentant le chemin emprunté par le signal évoqué par le TMS du cortex jusqu'à l'électrode placée sur le muscle (Klomjai et al., 2015)

L'utilisation du TMS permet, via les MEPs, de connaître l'état d'excitation du TCS (Klomjai et al., 2015). Depuis les débuts de son utilisation, l'excitation cortico-spinale a été testée avant, pendant et après de nombreuses tâches motrices, ce qui a permis d'en savoir toujours plus sur le fonctionnement du cerveau et du contrôle moteur.

Par exemple, de nombreuses études ont démontré que l'amplitude des MEPs était augmentée après une contraction musculaire (Devanne, Lavoie & Capaday, 1997 ; Balbi, Perretti, Sannino,

Marcantino & Santoro, 2002 ; Buccolieri, Abbruzzese & Rothwell, 2004 ; Christova et al., 2006). Ce phénomène viendrait du *post-exercise facilitation* (Samii, Wassermann, Ikoma, Mercuri & Halett, 1996). En revanche, lors de contractions prolongées jusqu'à fatigue musculaire, le phénomène s'inverse et l'excitabilité du TCS a tendance à baisser (Samii et al., 1996, Brasil-Neto et al., 1993). C'est le phénomène de *post-exercise depression*.

Les stimulateurs sont capables d'envoyer une stimulation à différentes intensités, ce qui permet d'attendre ou non le seuil moteur (MT, motor threshold), qui représente l'intensité de stimulation nécessaire à induire un MEP de plus de 0.1 mV trois fois sur cinq stimulations. Lorsqu'on stimule un muscle au-delà de ce seuil, un mouvement est perceptible, ce qui peut provoquer une perturbation de l'équilibre si les muscles stimulés sont ceux des jambes. Cette constatation a déjà été faite par Trimble et Koceja (2001), qui ont étudié l'évolution du réflexe H lorsqu'un sujet se tient sur une balance instable durant 11 séries de 7 stimulations séparées de plus de 15 secondes, répétées durant trois jours d'une même semaine. Les sujets devaient maintenir un équilibre le plus stable possible sur une balance instable tout en recevant des stimulations du nerf poplité (réflexe H). Leur but était d'étudier les adaptations du réflexe monosynaptique durant une tâche d'équilibre, et leurs résultats ont indiqué une réduction de 22% du réflexe H durant le premier jour d'expérience, qui durait environ 2 heures (figure 4). Ils ont hypothétisé que la réduction du réflexe H provenait du fait que cette stimulation causait une perturbation de l'équilibre, ce que le corps a appris à maîtriser au long de l'expérience et pas d'une maîtrise de la tâche d'équilibre en elle-même. Si ce phénomène existe au niveau spinal, il pourrait également exister au niveau corticospinal. La plupart des études portant sur la perturbation de l'équilibre utilisent un perturbateur externe, souvent une plaque mobile (Horak et al., 1989 ; Keck et al., 1998 ; Wälchli et al., 2017 ; Fujio et al., 2019), mais jamais le TMS lui-même comme élément perturbateur de l'équilibre. Ce travail comparera des perturbations de l'équilibre induites par des stimulations TMS avec d'autres induites par un mouvement d'une plaque mobile, en suivant un protocole similaire à celui utilisé par Trimble et Koceja (2001).

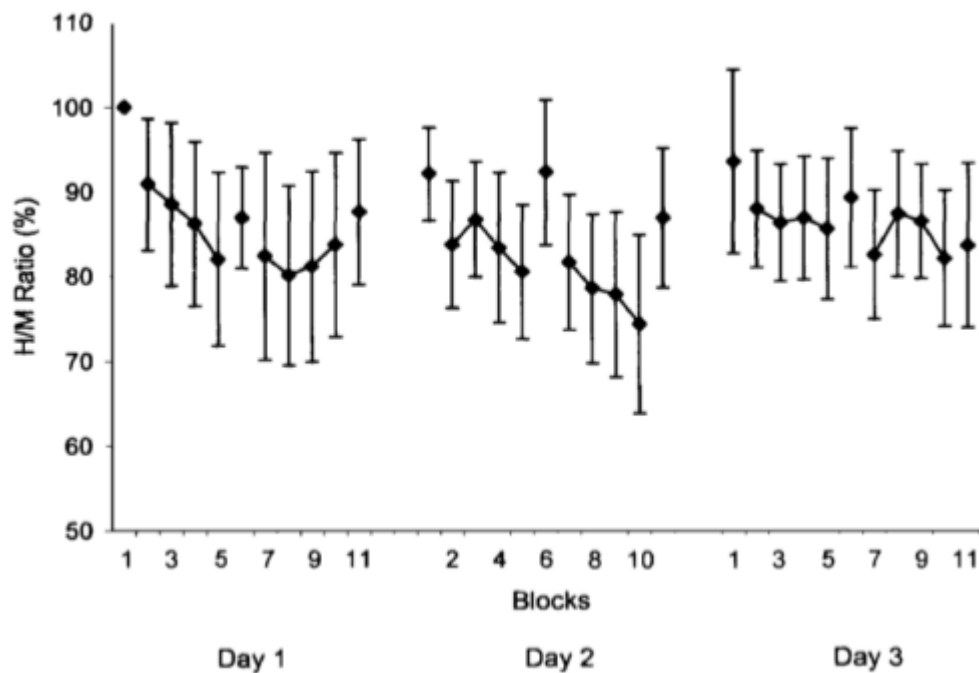


Figure 4. Ratio de l'onde H et M sur les trois jours de tests. Chaque point représente la moyenne des 7 stimulations de chaque sujet. Les données sont normalisées sur la première série (1). Les points non reliés représentent les séries stables (1, 6, 11) alors que les points reliés représentent les séries instables (2-5, 7-10). Trimble & Kocejka, 2001.

1.4 Objectifs du travail

Selon la littérature traitant de l'excitabilité cortico-spinale et du maintien de l'équilibre abordée ci-dessus, le but de ce travail est de comparer la réaction du TCS à des perturbations induites par un TMS avec des perturbations induites par une plaque mobile lorsque l'équilibre est instable. La question de recherche est formulée ainsi :

Q : Le tractus cortico-spinal réagit-il différemment si l'équilibre est perturbé par une stimulation interne (TMS) que s'il est perturbé par un mouvement de la base de support ?

Les hypothèses attendues sont celles-ci :

H0 : L'excitabilité du TCS reste la même lors des deux perturbations.

H1 : L'excitabilité du TCS baisse lorsque l'équilibre est perturbé par une stimulation TMS par rapport à la perturbation de la plaque motrice.

2 Méthode

2.1 Echantillon

Pour cette étude, 27 personnes adultes (âge moyen 24.74 ± 2.14 années, poids moyen 71.78 ± 9.96 kg, taille moyenne 177.04 ± 9.23 cm) dont 8 de sexe féminin, ont participé. Aucune de ces personnes n'avait de problèmes moteurs ou neurologiques, de maladie ou blessure cérébrale et/ou cardiovasculaire, ne souffrait d'épilepsie, ne portait de pacemaker, d'implants auditifs ou de métal dans le corps. Aucune des participantes n'était enceinte. Tous les sujets étaient, au moment de l'étude, en bonne santé mentale et physique et ne présentaient aucune blessure susceptible de mettre en péril le bon déroulement de l'étude.

Tous les sujets ont accepté de participer à l'étude de leur plein gré et signé une déclaration de consentement, attestant qu'aucun critère d'exclusion ne les concernait, qu'ils avaient été informés correctement de l'utilisation du TMS et de l'EMG, et que l'étude garantissait leur anonymat. Les sujets avaient la possibilité de se retirer de l'étude à tout moment et sans donner de raison, mais aucun ne l'a fait. Un seul sujet a présenté les symptômes d'un malaise vagal en fin de protocole et a mis fin à la séance. Cependant, il est revenu une semaine plus tard pour terminer le protocole expérimental.

2.2 Procédure expérimentale

Chaque sujet était exposé dans un ordre aléatoire à trois conditions différentes : TMS, MEC (mécanique) et STA (stable) (figure 5).

Chaque condition était divisée en onze blocs de 6 stimulations/perturbations séparées par huit secondes au minimum, effectués sur la balance. Les blocs un, six et onze étaient les blocs références, réalisés sur la balance stable, où le sujet recevait des stimulations TMS en se tenant debout, immobile. Comme le premier bloc était réalisé avant les séries de perturbations/stimulations instables, tous les MEPs suivants ont été normalisés sur ceux-ci. Les blocs deux à cinq et sept à dix étaient les blocs de perturbation/stimulations, dont la composante variait selon la condition. Dans la condition TMS, le sujet devait se tenir debout sur la balance instable et recevait des stimulations TMS lorsque la balance restait durant >250 ms entre $+1$ et $+11^\circ$, s'assurant que le soleus était actif. Cette condition investiguait les effets sur l'activité du tractus cortico-spinal (TCS) de perturbations internes (perturbations directes de ce même tractus). Dans la condition MEC, le sujet devait se tenir debout sur la balance instable. Lors des blocs deux à quatre et sept à neuf, l'équilibre du sujet était perturbé par les mouvements de la plaque située

sous la balance. Les blocs cinq et dix étaient quant à eux réalisés avec des stimulations TMS. Comme pour la condition TMS, les stimulations/perturbations dans la condition MEC arrivaient lorsque la balance restait durant >250ms entre +1 et +11°. Ainsi, il était possible de comparer l'activité du TCS après trois blocs de perturbations externes de l'équilibre par la plaque. La troisième condition était la condition STA. Ici, les blocs deux à cinq et sept à dix étaient tous réalisés sur surface stable. Il était ainsi possible de suivre l'évolution de l'activité du TCS lorsque l'équilibre n'est pas perturbé.

Ordre											
		TMS - 8 séries de 6 stimulations (2' pause stable au milieu)									
Serie	Ref	1	2	3	4	Ref	5	6	7	8	Ref
Ext trg	No	Yes	Yes	Yes	Yes	No	Yes	Yes	Yes	Yes	No
Channel	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Notes											

Ordre											
	MEC - 8 séries de 6 stimulations (2' pause stable au milieu)										
Serie	Ref	1	2	3	4	Ref	5	6	7	8	Ref
Ext trg	No	Yes	Yes	Yes	Yes	No	Yes	Yes	Yes	Yes	No
Channel	1	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1
	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Notes											

Ordre											
	STA - 8 séries de 6 stimulations (2' pause stable au milieu)										
Serie	Ref	1	2	3	4	Ref	5	6	7	8	Ref
Ext trg	No	No	No	No	No	No	No	No	No	No	No
Channel	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Notes											

Figure 5. Feuille utilisée lors de l'expérience. On y voit les trois séries de référence (Ref) et les 8 séries avec perturbation/stimulation. « Ext trg » signifie le besoin ou non de déclencher la stimulation/perturbation par l'angle de la balance. Il n'est pas enclenché lorsque le sujet se tient sur la balance stable. « Channel » représente le type de stimulation : 1 pour le TMS, 2 pour la plaque mobile.

2.3 Equilibre

La tâche d'équilibre était réalisée sur une balance spécialement conçue pour cette expérience (figure 6). Cette balance effectuait des rotations dans l'axe transversal, provoquant une flexion

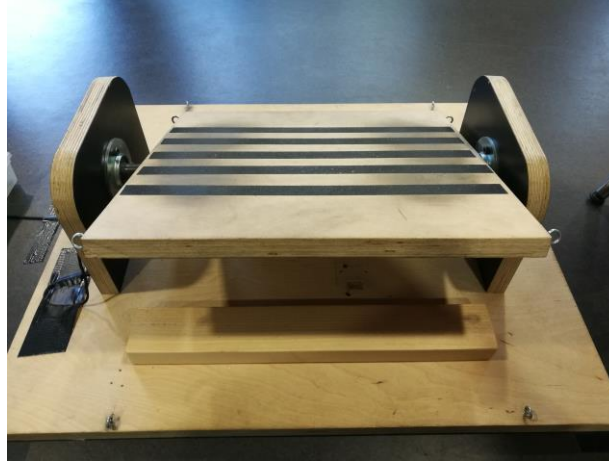


Figure 6. Balance d'équilibre conçue pour l'expérience.
A gauche de l'axe se trouve le goniomètre.

plantaire ou dorsale de la cheville du sujet se tenant debout dessus. Sur l'axe de la balance était fixé un goniomètre permettant de mesurer l'angle de la planche. Avant le passage de chaque sujet, le goniomètre devait être calibré pour assurer une mesure précise de l'angle. La balance était poussée jusqu'à ce que le bord avant touche le sol, puis cette position était signalée au programme. La même action était répétée avec le bord arrière. La rotation maximale possible était de $\pm 20^\circ$, le zéro représentant la position horizontale. Pour chaque série de chaque condition, le déplacement moyen en valeur absolue et la vitesse angulaire étaient enregistrés durant 3s après chaque stimulation. Les données du goniomètre étaient traitées par le logiciel Imago Record, Pfitec, Endingen, Allemagne.

La résistance à la rotation (c.-à-d. la difficulté) de la balance pouvait être réglée grâce à des ressorts afin que chaque sujet ressente la même difficulté à tenir l'équilibre. Trois difficultés différentes étaient disponibles pour chaque sujet. Les ressorts à plus grande résistance (niveau 24, ce qui correspond à une augmentation de force de 24 N/mm) étaient utilisés pour le niveau le plus facile. Le niveau intermédiaire utilisait deux ressorts de niveau 11 et deux de niveau 9. Le niveau le plus difficile utilisait deux ressorts de niveau 11 et deux de niveau 7. La difficulté restait la même durant toute l'expérience.

Cette balance était fixée sur une plaque faite sur mesure pouvant réaliser des déplacements dans le plan horizontal de distances, d'accélération et de vitesses variables, le tout piloté par ordinateur à l'aide d'un programme dédié. Dans cette étude, les déplacements étaient de 4 cm vers

l'arrière puis 4 cm vers l'avant sans pause, à une vitesse de 1 m/s et une accélération de 0.267 m/s² identique dans les deux sens.

2.4 TMS

Les stimulations TMS étaient réalisées avec une bobine papillon (D-B80, MagVenture A/S, Farum, Denmark ; Ø 95 mm, 120° angle) connectée au stimulateur (MagPro X100 avec MagOption, MagVenture A/S, Farum, Denmark). La bobine était orientée avec la poignée vers l'arrière et posée au-dessus du cortex moteur droit du sujet assis pour y trouver la zone stimulant la jambe gauche en envoyant des stimuli jusqu'à obtenir une série de MEPs visibles à l'EMG. Une fois cette zone trouvée puis marquée au feutre sur le crâne, la bobine y était fixée à l'aide d'un casque spécifique. Le sujet pouvait ensuite se tenir debout sur la balance stable, et le casque était suspendu à l'aide d'élastiques à une grille attachée au plafond afin de réduire le poids sur la tête des participants. Une série de stimulations était à nouveau envoyée, en commençant à 50% de la puissance maximale de stimulation puis en augmentant ou baissant progressivement l'intensité jusqu'à obtenir un MEP de 0.1 mV au minimum trois fois sur cinq stimulations. Cette intensité était définie comme le seuil moteur nécessaire à activer le TCS. L'intensité était ensuite réglée à 120% de l'intensité du seuil moteur pour toute la durée de l'expérience.

2.5 Electromyographie (EMG)

L'activité musculaire du m. soleus et du m. tibialis gauches stimulés par le TMS était enregistrée par EMG de surface. Le système EMG utilisé est un système fait sur mesure par l'université de Freiburg (Allemagne). Les capteurs (34 mm, Ag/AgCl, Ambu Blue Sensor P, Ballerup, Denmark) ont été placés selon le guide SENIAM (Hermens, Freriks, Disselhorst-Klug & Rau, 2000) sur la peau rasée et nettoyée par un produit spécifique de préparation pour électrodes EMG. L'électrode de référence était fixée sur la crête antérieure du tibia, au plus proche de l'os. Les câbles des électrodes étaient attachés ensemble sur le haut de la cheville à l'aide de bande adhésive afin d'éviter tout arrachement. Le signal du m. tibialis était amplifié 100 fois, alors que le signal du m. soleus était amplifié 500 fois. Tout deux étaient filtrés (10-500 Hz) et enregistrés à 2000 Hz à l'aide du programme Imago Record.

2.6 Analyse des données

Le logiciel Imago a récolté les données de l'EMG et de la balance à une fréquence de 2000 Hz. Ces données brutes ont été ensuite traitées puis enregistrées sur un fichier Excel par le logiciel Matlab (Version 2017b; The MathWorks, Inc., Natick, MA).

La fenêtre temporelle pour déterminer la taille du MEP commençait pour le M. soleus 25 ms après la stimulation jusqu'à 80ms après la stimulation. Pour le M. tibialis, cette fenêtre débutait entre 25 et 35 ms jusqu'à 60-70 ms après la stimulation. La fenêtre temporelle a été adaptée manuellement à chaque individu. La taille du MEP est définie par le maximum moins le minimum de la courbe dans cette fenêtre.

Il a pu arriver qu'un MEP d'une série soit beaucoup plus haut ou beaucoup plus bas que les autres, si la stimulation arrivait exactement en même temps qu'un pic d'activité musculaire. C'est pourquoi il a été décidé de supprimer les MEP plus grands que 2 fois la moyenne des MEPs ou plus petit que 0.2 fois la moyenne des MEPs de la série.

Les données du goniomètre sont récoltées en mV, puis transformées en degrés. La fenêtre temporelle utilisée ici était de 3s après la stimulation. Le déplacement moyen consiste à additionner tous les angles durant la fenêtre temporelle puis la diviser par la fréquence de récolte. Les données d'angle négatives sont utilisées en valeur absolue. La vitesse angulaire moyenne est calculée selon la même méthode, en additionnant la différence entre chaque angle enregistré, puis divisé par l'intervalle de temps.

2.7 Statistique

Les MEPs utilisés pour l'analyse représentent la moyenne des six MEPs de chaque série, pour chaque participant. Il y a donc, par condition et pour chaque participant, 11 MEPs moyens utilisés pour l'analyse. Les MEPs absolus des séries 1, 6 et 11 des conditions TMS, MEC et STA de chaque participant sont comparés par ANOVA two-way à mesures répétées, afin de comparer les résultats de toutes les séries de contrôle sur surface stable. Les MEPs relatifs (à la série 1) des séries 5 et 10 des conditions TMS et MEC sont comparés par ANOVA two-way à mesures répétées pour y voir la présence d'une différence entre l'activité du TCS après des perturbations externes ou internes. Les MEPs relatifs des séries 1 à 11 de la condition STA sont comparés par ANOVA two-way à mesures répétées pour y voir l'évolution de l'activité du TCS lorsqu'on ne perturbe pas l'équilibre. L'angle moyen et la vitesse angulaire moyenne de la balance sont comparés en faisant une ANOVA two-way à mesures répétées des séries 2-4 et 7-9 des conditions TMS et MEC, ce qui correspond à toutes les séries sur surface instable avec leur

perturbation respective. Les tests post-hoc ont été réalisés à l'aide de tests T de Student, corrigés par la méthode de Bonferroni si nécessaire. Le seuil de significativité a été fixé à $p < 0.05$ (*) pour une évidence moyenne, $p < 0.01$ (**) pour une évidence forte, et $p < 0.001$ (***) pour une très forte évidence. La taille de l'effet est déterminée selon Cohen (1992) comme $\eta^2_g > 0.01$ pour un effet faible, $\eta^2_g > 0.06$ pour un effet moyen et $\eta^2_g > 0.14$ pour un effet fort.

3 Résultats

3.1 Activité du TCS sur surface stable après perturbation

Les séries de référence étaient les trois séries stables au début (série 1), au milieu (série 6) et à la fin (série 11) de chaque condition. Ces trois séries stables étaient les points de référence sur l'état d'excitation au repos du tractus cérébro-spinal, après avoir subi des perturbations internes (TMS), des perturbations mécaniques (MEC) ou des perturbations TMS sur surface stable (STA). Les comparer a permis de voir s'il y avait une influence plus forte de l'une ou de l'autre perturbation sur l'activité du tractus cérébro-spinal par rapport à la condition STA.

3.1.1 M. soleus

Les résultats de l'ANOVA et du test post-hoc pour les séries de référence (1, 6, 11) de chaque condition ont donné un effet significatif pour le facteur série ($F_{2,52} = 5.15$, $p = 0.024$, $\eta^2_g = 0.01$) avec une activité significativement plus grande lors des séries 11 que lors de la première référence ($p = 0.007$), ce qui représentait une augmentation de 21.5%. La série 6 ne différait pas significativement des séries 1 et 11, mais restait dans la tendance ascendante de la valeur des MEPs avec une augmentation de 14% par rapport à la série 1 (figure 7). L'activité du tractus cortico-spinal innervant le m. soleus a augmenté au fur et à mesure des stimulations, indépendamment de la perturbation subie, car aucune différence significative n'a été constatée entre les différentes conditions ($F_{2,52} = 0.47$, $p = 0.553$, $\eta^2_g = 0.003$), ni dans l'interaction série x condition ($F_{4,104} = 0.33$, $p = 0.74$, $\eta^2_g = 0.001$).

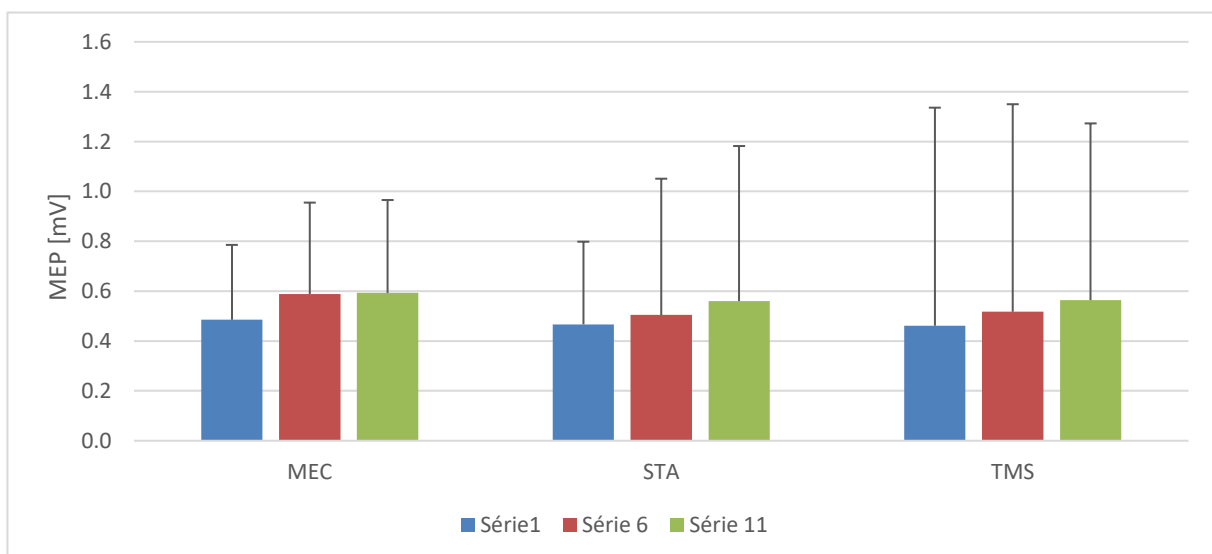


Figure 7. Histogramme représentant les moyennes des MEPs du SOL des séries références pour les trois conditions. Effet pour le facteur série ($p = 0.024$) avec différence entre les séries 1 et 11 ($p < 0.007$, test post-hoc corrigé par Bonferroni).

3.1.2 M. tibialis anterior

Les résultats de l'ANOVA pour le muscle tibialis anterior ont présenté, contrairement aux résultats du muscle soleus, une différence significative entre les trois conditions ($F_{2,52} = 7.53$, $p = 0.002$, $\eta^2_g = 0.04$), mais également une interaction significative des conditions avec les séries ($F_{4,104} = 5.51$, $p = 0.03$, $\eta^2_g = 0.01$). Le test post hoc réalisé a donné une différence significative ($p = 0.04$) entre la condition TMS et STA et entre MEC et STA ($p = 0.02$, voir figure 8). Il n'y a pas eu de différence significative entre les conditions TMS et MEC. Ces résultats ont indiqué que les tracts cortico-spinaux innervant le m. tibialis anterior étaient plus actifs s'ils devaient réagir à une perturbation de l'équilibre. Cependant, il n'y a pas eu de différence significative entre une perturbation interne (STA) et une perturbation externe (MEC). En ce qui concerne l'interaction, les différences significatives constatées l'ont été entre MEC11 et STA6 ($p = 0.03$), entre TMS11 et STA11 ($p = 0.04$), entre STA6 et TMS11 ($p = 0.01$) et entre STA6 et TMS6 ($p = 0.03$). Le fait que la série STA6 était très basse pourrait expliquer les différences significatives avec les séries MEC11, TMS11 et TMS6, alors que la série STA11 ne différait significativement que de la série TMS11. Le facteur série n'a présenté aucune différence significative ($F_{2,52} = 1.74$, $p = 0.2$, $\eta^2_g = 0.03$).

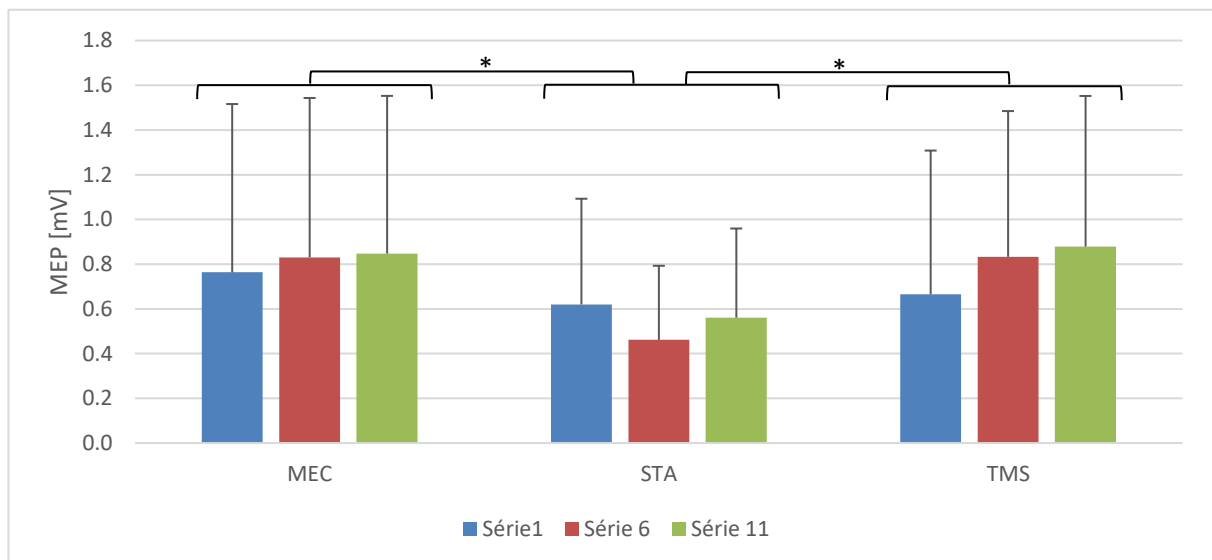


Figure 8. Histogramme des moyennes des MEPs du m. tibialis anterior des séries références pour les trois conditions et les trois séries. Les différences significatives sont signalées par un astérisque ($p < 0.05$).

3.2 Activité du TCS sur surface instable avec perturbation

Les séries 5 et 10 des conditions TMS et MEC étaient toutes les deux réalisées sur surface instable avec une perturbation TMS. La différence était que les trois séries précédentes dans la condition MEC (2, 3, 4) correspondaient à la perturbation mécanique à l'aide de la plaque de

perturbation, alors que le TMS restait le perturbateur dans la condition TMS. Il était donc intéressant de comparer la réaction du tractus cortico-spinal en situation instable après deux types de perturbation différents.

3.2.1 M. soleus

L'analyse des séries 5 et 10 des conditions MEC et TMS n'a donné aucun résultat significatif, que ce soit entre les conditions ($F_{1,26} = 0.33$, $p = 0.57$, $\eta^2_g = 0.003$), entre les séries ($F_{1,26} = 2.24$, $p = 0.15$, $\eta^2_g = 0.001$), ou dans l'interaction série x condition ($F_{1,26} = 0.59$, $p = 0.45$, $\eta^2_g = 0.0006$). Les perturbations subies ont semblé influencer de la même manière le tractus cortico-spinal, qui a gardé un niveau d'activité constant tout au long des stimulations. Même si la série 10 était très légèrement plus basse que la série 5, lors des deux conditions (figure 9).

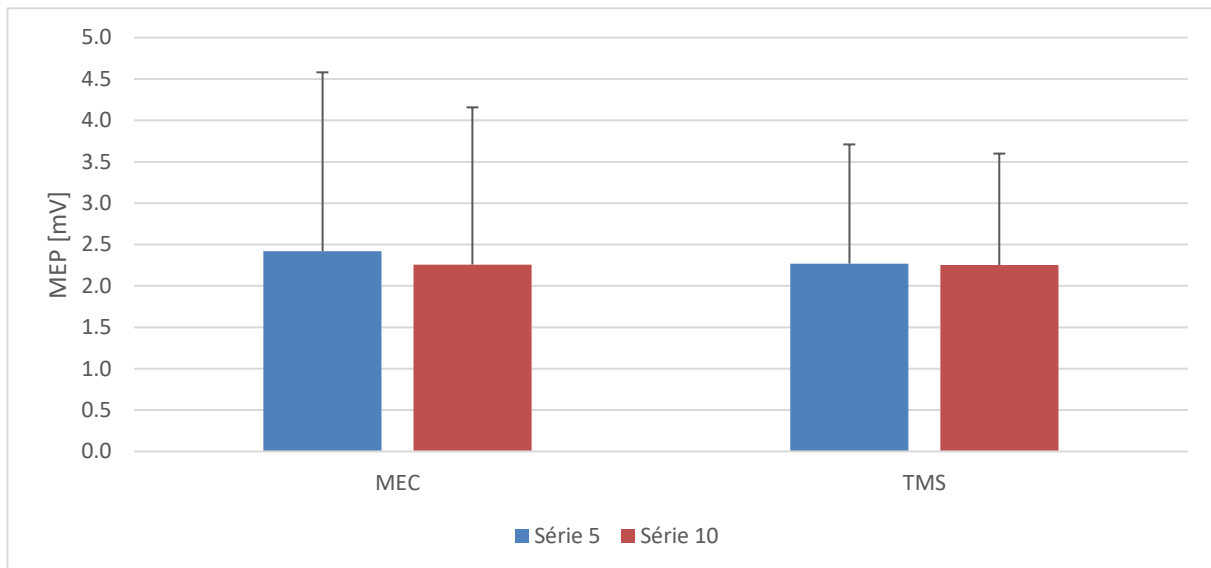


Figure 9. Moyenne des MEPs (normalisés sur la série 1) des séries instables avec stimulation TMS pour les conditions TMS et MEC du muscle soleus. Aucune différence n'a été démontrée par l'analyse statistique.

3.2.2 M. tibialis anterior

Mêmes résultats pour le tibialis anterior, pour lequel aucun effet significatif de la série ($F_{1,26} = 0.003$, $p = 0.95$, $\eta^2_g = 0.009$), de la condition ($F_{1,26} = 0.56$, $p = 0.46$, $\eta^2_g = 0.26$) ou de l'interaction série x condition ($F_{1,26} = 2.28$, $p = 0.14$, $\eta^2_g = 0.21$) n'a été observé (figure 10).

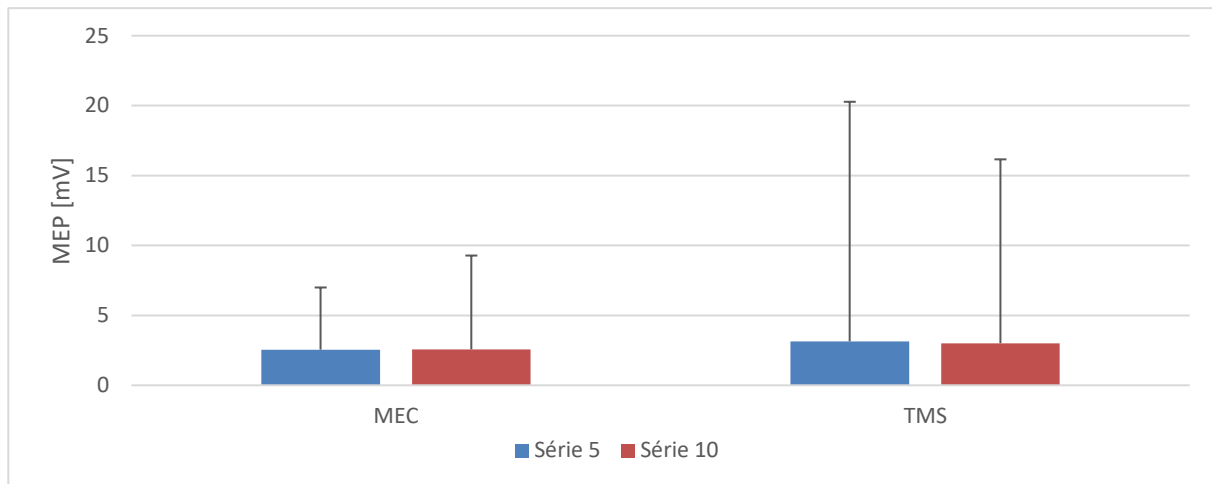


Figure 10. Moyenne des MEPs du muscle tibialis anterior des séries instables avec stimulation TMS pour les conditions TMS et MEC. Aucune différence n'a été démontrée par l'analyse statistique.

3.3 Effets sur le tractus cortico-spinal sans perturbation

L'analyse des MEPs durant la condition STA permet d'étudier l'évolution de l'activité du tractus cortico-spinal lorsqu'on le stimule sans perturbation de l'équilibre.

3.3.1 M. soleus

L'ANOVA des 11 séries de la condition STA n'a révélé aucune différence significative ($F_{10,260} = 1.07$, $p = 0.34$, $\eta^2_g = 0.007$). Même s'il y avait présence d'une certaine variation à la hausse entre les différentes séries (figure 11), celle-ci n'était pas statistiquement suffisante. L'activité du tractus cortico-spinal est donc restée stable durant toute la durée des stimulations.

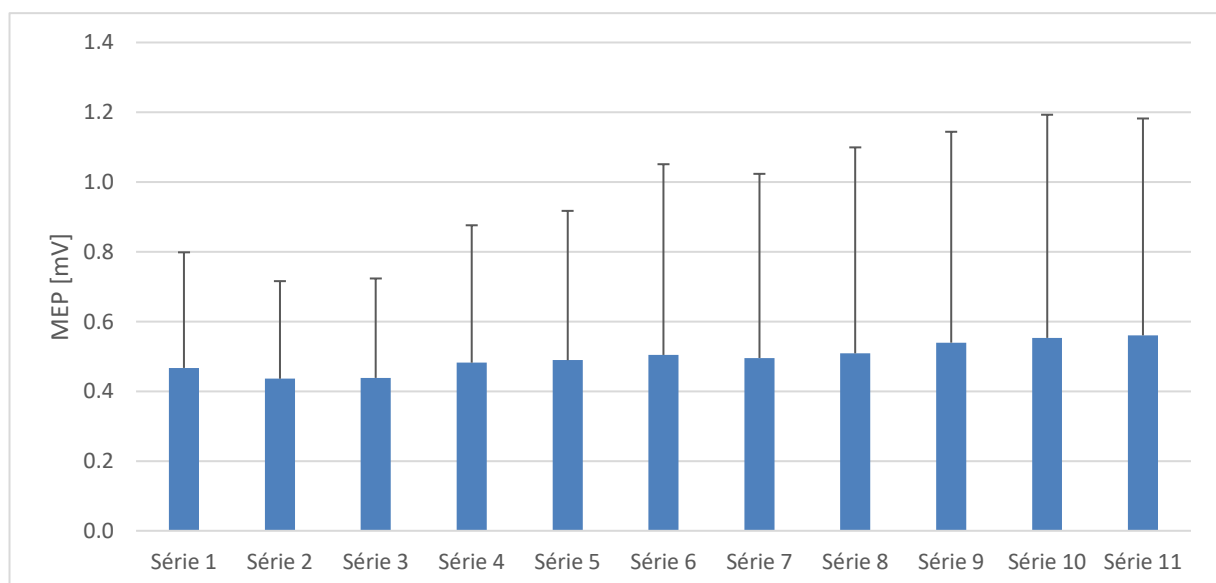


Figure 11. Activité du muscle soleus durant toutes les séries de la condition STA.

3.3.2 M. tibialis anterior

Comme pour le m. soleus, l'ANOVA n'a signalé aucune différence entre les 11 séries de la condition STA ($F_{10,260} = 1.98$, $p = 0.12$, $\eta^2_g = 0.01$) (figure 12). L'activité du muscle tibialis anterior a semblé stable, voir même légèrement descendante au cours des stimulations.

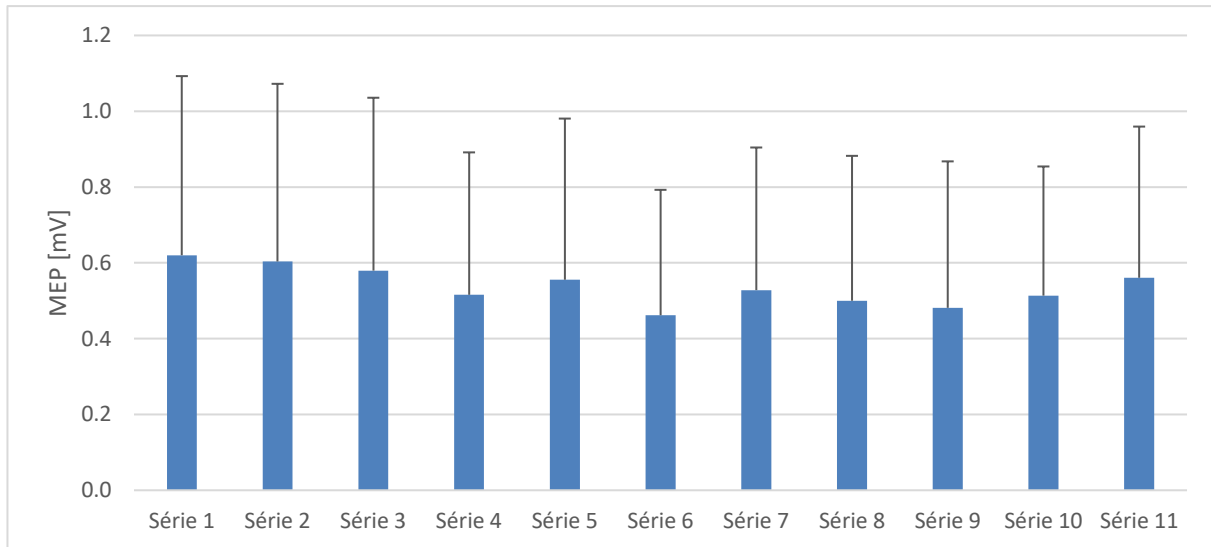


Figure 12. Moyennes des MEPs du m. tibialis anterior pour toutes les séries de la condition STA.

3.4 Effet des stimulations sur le mouvement de la balance

Les perturbations induites par le TMS ou la plaque de translation ont été divisées en deux sous-catégories : la vitesse angulaire moyenne et la variation moyenne en valeur absolue de l'angle, toutes deux mesurées durant les trois secondes suivant la perturbation. La vitesse angulaire nous a informé de la violence de la réaction alors que la variation angulaire nous a indiqué l'amplitude de la réaction, au niveau du mouvement de l'articulation.

3.4.1 Vitesse angulaire

Les différences entre les deux conditions TMS et MEC étaient, comme il est visible sur les figures 13 et 14, de grande amplitude. La moyenne des séries TMS était de 11.87 degrés/s, alors qu'elle était de 18.12 degrés/s pour les séries MEC, ce qui représentait une différence de 44.5%. Le résultat de l'ANOVA pour le facteur condition est très significatif ($F_{1,26} = 115.34$, $p < 0.001$, $\eta^2_g = 0.41$). Le facteur série était également significatif ($F_{5,130} = 3.78$, $p = 0.01$, $\eta^2_g = 0.02$). Le test post hoc a donné une différence significative ($p=0.008$) entre les séries 2 et 8 des deux conditions, la série 2 étant plus haute que la série 8. L'interaction série x condition a donné un résultat significatif également ($F_{5,130} = 2.54$, $p = 0.046$, $\eta^2_g = 0.01$), avec toutes les séries de la condition MEC significativement plus grandes ($p < 0.001$) que les séries de la condition TMS.

La différence vient des 500 premières millisecondes, où la vitesse angulaire après la perturbation MEC est beaucoup plus grande que celle de la perturbation TMS. Ensuite, les deux vitesses sont comparables (figure 14).

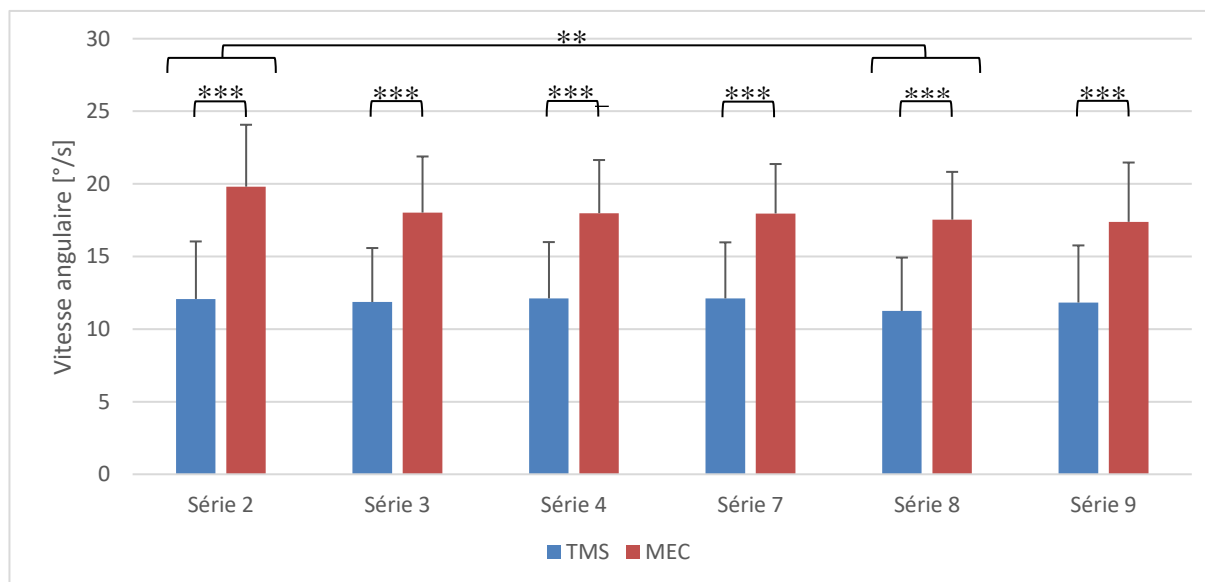


Figure 13. Comparaison de la vitesse angulaire des séries 2 à 4 et 7 à 9 des conditions TMS et MEC. Les différences significatives sont signalées par un astérisque ($p < 0.05$).

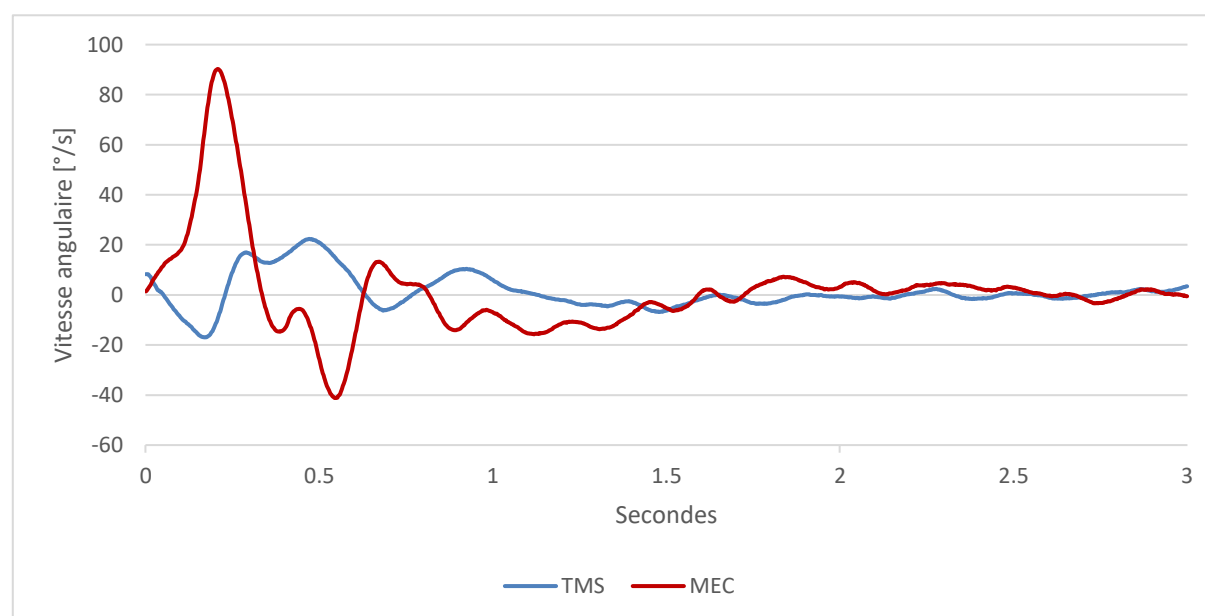


Figure 14. Vitesse angulaire moyenne de la balance durant 3s suivant la perturbation. Ce graphe correspond à celui d'un sujet dont les valeurs étaient proches de la moyenne générale.

3.4.2 Angle

Les résultats de l'ANOVA pour la variation moyenne de l'angle ont donné des résultats moins contrastés que pour la vitesse angulaire. Seul un effet sur l'interaction série x condition ($F_{5,130} = 2.95$, $p = 0.026$, $\eta^2_g = 0.01$) a été observé, provenant de la série 2 de la condition MEC qui est très haute (figure 15). Cependant, la figure 16 montre une différence non significative entre les deux conditions ($F_{1,26} = 2.85$, $p = 0.1$, $\eta^2_g = 0.03$), MEC étant systématiquement plus haut que TMS (moyenne MEC = 5.81° , moyenne TMS = 5.18°), ce qui corrobore avec les résultats de la vitesse angulaire. Aucune différence significative n'a été trouvée pour le facteur série ($F_{5,130} = 1.38$, $p = 0.25$, $\eta^2_g = 0.01$).

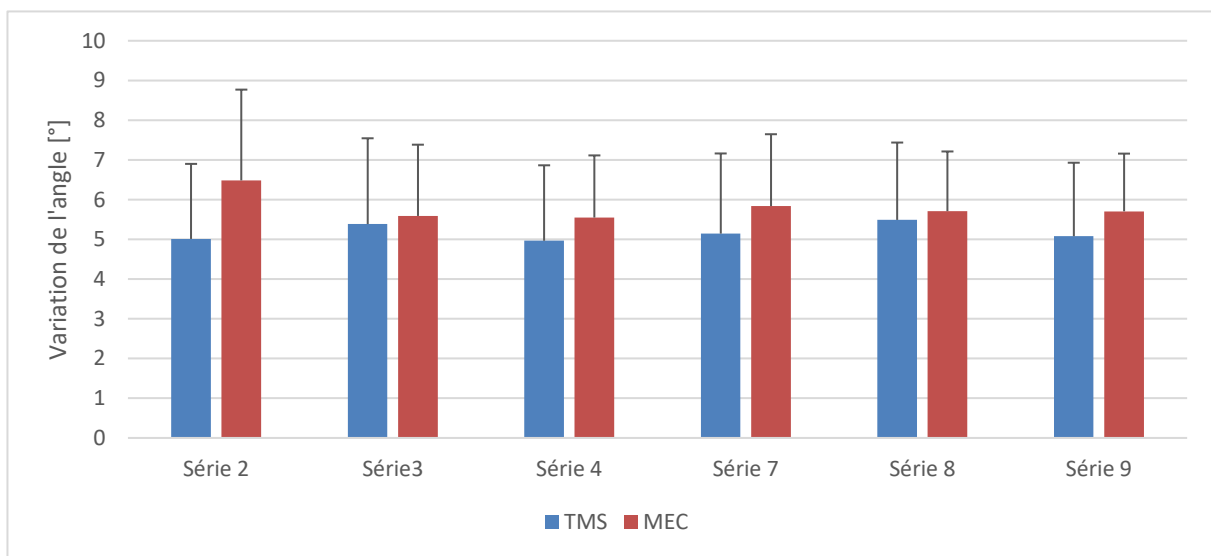


Figure 15. Comparaison de la variation moyenne de l'angle pour les séries 2 à 4 et 7 à 9 des conditions TMS et MEC.

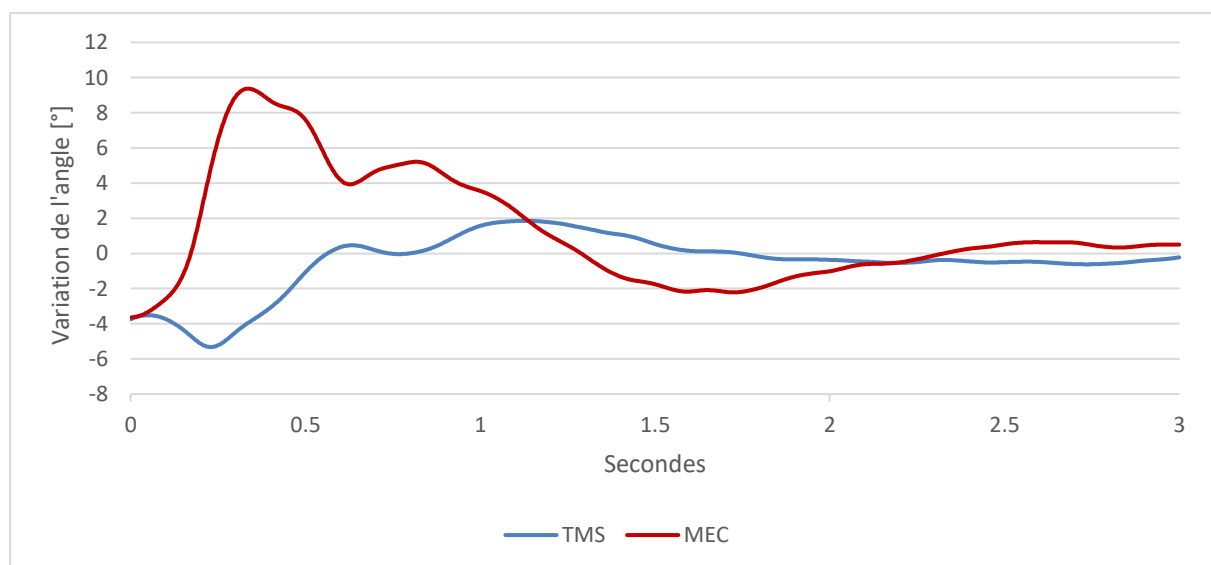


Figure 16. Variation de l'angle de la balance durant 3s suivant la perturbation. Ce graphe correspond à celui d'un sujet dont les valeurs sont proches de la moyenne générale.

4 Discussion

Le but de ce travail était de déterminer si l'activité du TCS était modifiée différemment lorsque l'équilibre du sujet est perturbé par des stimulations TMS ou par une plaque mobile en la comparant aux modifications de l'activité du TCS lorsque l'équilibre du sujet n'est pas perturbé. Ce travail fait écho à celui de Trimble et Koceja (2001), qui ont investigué les changements de l'activité spinale lors de perturbation de l'équilibre, et qui ont trouvé que l'activité spinale diminuait pendant et après un exercice d'équilibre similaire à celui présenté dans cette étude.

Les résultats de cette étude montrent que bien qu'il y ait une augmentation de l'excitation corticale lors d'une tâche d'équilibre, la manière de perturber cet équilibre n'influe pas sur le niveau d'excitation. De plus, cette excitation a tendance à rester stable voir à augmenter au fil des perturbations. Cependant, les réactions à la perturbation MEC n'étaient pas pareilles à celles de la perturbation TMS. Lorsque l'équilibre était perturbé par le mouvement de la plaque, la réaction musculaire était plus rapide, plus violente.

4.1 Activité corticale lors de la station debout

Dans ce travail, c'est l'activité lors de la station debout qui a servi de base. La station debout, sur une surface plane et sans perturbation de l'équilibre demande cependant un certain niveau d'activité corticale nécessaire à corriger les légères perturbations dues à la balance posturale, comparé à la station assise ou couchée (Tokuno et al., 2009 ; Varghese et al., 2015). Par exemple, Tokuno et al. (2018) ont trouvé une augmentation de 40% de l'intensité des MEPs entre la station debout supportée par une poutre et la station debout naturelle.

Cependant, cette excitabilité n'augmente pas durant la tenue prolongée de cette position, comme l'ont démontré les résultats des MEPs lors de la condition STA, qui consistait à rester debout, sans bouger, tout en recevant une stimulation TMS toutes les 8 secondes. Les résultats de l'ANOVA n'ont donné aucune différence significative entre les 11 séries, que ce soit pour le muscle soleus ou le muscle tibialis anterior. La seule différence observable, mais non significative, entre les deux muscles était que les MEPs semblaient augmenter légèrement pour le SOL, alors qu'ils ont légèrement diminué pour le TA. Ces résultats pourraient indiquer que le SOL deviendrait plus actif lors d'une station debout prolongée, alors que le TA deviendrait moins actif. Tokuno et al. (2009) ont trouvé que le contrôle postural viendrait des instances sous-corticales et spinales, qui ont subi des changements d'excitabilité selon le sens (avant-arrière) de la balance posturale. Quand le sujet « penchait » vers l'avant, les MEPs du SOL étaient facilités, alors que quand le sujet « penchait » vers l'arrière, c'est ceux du TA qui étaient

facilités. Comme la balance posturale n'a pas été mesurée dans ce travail, il était impossible de déterminer la position du corps au moment de la stimulation, mais cette différence entre SOL et TA pourrait s'expliquer par le fait que le maintien d'une posture debout repose généralement sur le placement du centre de gravité légèrement en avant de l'articulation de la cheville, ce qui active le SOL (Massion et al., 1997 ; Tarantola et al., 1997). Le TA, qui joue également un rôle dans le maintien de l'équilibre, n'est que peu actif dans le maintien de la balance posturale (Di Giulio et al., 2009).

4.2 Activité corticale lors de la station debout après perturbation

Les conditions TMS et MEC perturbaient toutes deux l'équilibre du sujet, qui se tenait déjà sur une balance instable. Ces deux conditions différaient par leur perturbation. Dans la condition TMS, l'équilibre du sujet était perturbé par une activation directe du cortex moteur par le TMS, alors que c'est un mouvement avant-arrière de la plaque située sous la balance qui perturbait l'équilibre dans la condition MEC.

Les MEPs ont été enregistrés lors des séries 1, 6 et 11, qui s'effectuaient lors de la station debout, sans perturbation. L'intérêt de cette mesure est de savoir si l'excitation du TCS restait haute lors de la station debout sans perturbation après avoir subi 4 séries de perturbations, ou si elle retournait à son état de base (série 1), et de savoir comment le niveau d'excitation évoluait au cours de ces trois séries références. Ces séries ont également été comparées avec la condition STA, pour y voir la différence d'excitation quand le TCS n'a pas de perturbation de l'équilibre à gérer.

Premièrement, l'excitabilité du SOL a significativement augmenté entre la série 1 et la série 11, avec une augmentation de 21.5%, toutes conditions confondues. La série 6, plus grande que la série 1 et plus petite que la série 11, se trouvait donc dans la tendance ascendante de l'excitation du TCS du SOL. Le TA a suivi la même tendance, mais celle-ci n'était pas statistiquement significative probablement parce que les MEPs de la condition STA n'ont pas évolué en augmentant graduellement. Néanmoins, l'excitabilité du TCS a évolué de la même manière dans les deux muscles pour les deux conditions de perturbation : elle a augmenté de manière plus ou moins linéaire entre la série 1 et la série 11. Cette évolution a déjà été constatée par de nombreuses études portant sur l'excitation corticospinale (Samii et al., 1996 ; Devanne et al., 1997 ; Balbi et al., 2002 ; Buccolieri et al., 2004 ; Christova et al., 2006). L'augmentation de l'intensité des MEPs après ou pendant une contraction musculaire volontaire serait due au phénomène de « post exercise facilitation », qui se déroule au niveau intracortical (Brasil-Neto et al., 1993, Brasil-Neto, Cohen & Hallett, 1994 ; Samii et al., 1996). Toutefois, l'évolution de l'activité

constatée dans ces résultats est contraire à ceux de Trimble et Koceja (2001). Dans leur étude, le ratio H/M diminuait lors des séries références d'un même bloc. Les motoneurones α responsables du SOL présentaient donc une activité diminuée, ce qui n'est pas le cas pour le TCS.

Il a également été constaté que les conditions MEC et TMS étaient toutes deux significativement supérieures à la condition STA chez le TA, alors que les trois séries étaient presque pareilles dans les trois conditions chez le SOL (figure 11). Dans cette condition, les MEPs du TA ont diminué, alors qu'ils ont augmenté dans les deux autres conditions. Cette constatation pourrait venir du fait que la réponse posturale du TA est plus facilement modulée par la connaissance de la perturbation que le SOL (Fujio et al., 2019), dont les motoneurones auraient de mauvaises projections corticospinales (Fujio et al., 2019). De plus, le TA est peu actif lors du maintien de la balance posturale stable (Massion et al., 1997 ; Tarantola et al., 1997 ; DiGiulio et al., 2009), alors qu'il est nécessaire lors du maintien de la balance posturale perturbée. Toutefois, les deux conditions TMS et MEC étaient similaires que ce soit pour le SOL ou le TA, auxquelles l'ANOVA n'a trouvé aucune différence significative. Le type de perturbation ne semble donc pas influencer l'état d'excitation du TCS.

4.3 Activité corticale durant la tâche d'équilibre après la perturbation

Les MEPs ont également été analysés durant la tâche d'équilibre pour déterminer l'état d'excitation du TCS lorsque les muscles étaient sollicités. C'était lors des séries 5 et 10, qui succédaient à trois séries avec perturbation TMS dans la condition TMS, et à trois séries avec perturbation mécanique dans la condition MEC.

Les résultats, tant du SOL que du TA, n'ont donné aucune différence significative entre la condition TMS et la condition MEC, ni entre les séries 5 et les séries 10. Quelle que soit la perturbation, le muscle ou la série, le TCS réagit de la même manière en gardant un niveau d'excitation stable. Ces résultats font écho à ceux de la section précédente, qui n'a pas trouvé non plus de différence entre les deux conditions MEC et TMS. Selon Horak et al. (1989) et Beckley et al. (1991), la connaissance de l'intensité de la perturbation subie prépare à la réaction musculaire appropriée. Si le moment où la perturbation arrivait n'était pas clairement défini par un signal sonore ou visuel, le sujet pouvait anticiper facilement la perturbation en apprenant à identifier l'angle nécessaire pour déclencher la perturbation. Si le sujet parvenait à stabiliser la balance dans cette zone, il savait que la perturbation était imminente et pouvait donc s'y préparer. Comme les perturbations MEC et TMS ont été réglées pour produire une perturbation similaire, il est possible que le TCS se prépare de manière similaire aux deux perturbations, jouant un rôle probable dans ce mécanisme (Fujio et al., 2019). Cependant, Trimble et Koceja (2001)

ont trouvé dans leur étude des résultats totalement différents, alors que le protocole était similaire au nôtre. Ces résultats diffèrent également de ceux de Trimble et Koceja (2001), chez qui le réflexe H des blocs 10 avait diminué par rapport aux blocs 5. La boucle réflexe monosynaptique est donc modifiée différemment du TCS, où l'activité n'est pas modulée. La raison de cette différence pourrait provenir de l'inhibition présynaptique, qui est un mécanisme de contrôle présent dans les motoneurones spinaux (Trimble et Koceja, 2001), mais qui ne semble pas jouer un rôle dans le TCS.

Comme dit en début de section, les MEPs durant la perturbation mécanique n'ont pas été directement mesurés, car la stimulation TMS se serait ajoutée aux perturbations mécaniques, créant un déséquilibre encore plus grand. C'est donc lors d'une série de perturbations TMS suivant les perturbations mécaniques que ceux-ci ont été enregistrés. Il est donc possible de supposer que le TCS, peu importe son activité lors des perturbations mécaniques, s'est directement adapté aux perturbations TMS dans la série suivante. Afin d'obtenir des informations plus précises, il aurait été judicieux de faire suivre les séries de perturbation mécanique par une série stable avec TMS.

4.4 Mouvements de la balance

Les mouvements de la balance ont été enregistrés par un goniomètre durant 3 secondes suivant la perturbation, afin de comparer le mouvement de l'articulation de la cheville lors de la perturbation TMS ou MEC. Deux paramètres ont été enregistrés : la vitesse angulaire moyenne et la variation moyenne de l'angle.

Une première différence importante se trouvait dans la mesure de la vitesse angulaire. En effet, celle-ci différait significativement entre la condition TMS et MEC. Dans la condition MEC, la vitesse était beaucoup plus importante que dans la condition TMS, avec une vitesse maximale de $\sim 90^\circ/\text{s}$ dans MEC et de seulement $\sim 20^\circ/\text{s}$ dans TMS. Cette différence était probablement due à l'accélération en arrière soudaine de la plaque de perturbation, qui induisait une flexion dorsale de la cheville qui était directement compensée par le retour de la plaque à sa position initiale à une vitesse égale. Cette accélération soudaine avant-arrière n'était pas comparable à la perturbation TMS, où les mouvements induits par la perturbation pouvaient tout de suite être corrigés par le corps, donc atténués plus rapidement. Par contre, la vitesse angulaire a diminué au fil des séries pour la condition MEC, ce qui prouve que le sujet a pu « apprendre » à gérer la perturbation et à réagir de façon moins violente. Cette baisse était presque inexistante dans TMS.

Les différences étaient moins contrastées dans la mesure de la variation moyenne de l'angle, où TMS et MEC ne différaient pas significativement. Cependant, la variation était moins importante dans la condition TMS que dans la condition MEC, ce qui appuie les résultats trouvés avec la vitesse angulaire. Après le déplacement de la plaque, la balance s'est trouvée inclinée de presque 10° vers l'avant, mais rejoint rapidement des valeurs autour de 0°, alors qu'à la suite de la perturbation TMS, l'angle de la balance n'atteint au maximum que 6°, mais oscille plus, ce qui pourrait expliquer que la différence entre TMS et MEC ne soit pas significative. Les résultats de MEC indiquaient que là aussi, les mesures de l'angle diminuaient de manière non significative entre la série 2 et la série 10, démontrant un léger apprentissage de la perturbation mécanique. Cet apprentissage ne s'est pas montré dans la condition TMS.

L'analyse des mouvements de la balance démontre que la perturbation mécanique provoquait une réaction plus violente au niveau de l'articulation de la cheville que la perturbation TMS, mais qu'elle semblait pouvoir être appréhendée. Ce résultat contraste avec les résultats des MEPs, car aucune différence n'a été constatée entre MEC et TMS à ce niveau-là. Cependant, comme les perturbations MEC étaient « plus violentes » que les perturbations TMS, les MEPs mesurés lors de la condition MEC ne sont possiblement pas comparables aux MEPs de la condition TMS.

5 Conclusion

Il a déjà été démontré que lorsqu'un sujet se tenant sur une balance instable et subissant une perturbation de l'équilibre par une stimulation interne induite par une PNS (réflexe H) a les moyens de réduire les perturbations causées par cette stimulation en diminuant ce même réflexe H grâce à l'inhibition présynaptique. Le corps serait donc capable de comprendre que cette stimulation trouble son équilibre et de diminuer sa réaction (Trimble & Koceja, 2001). De plus, de nombreuses recherches ont étudié les réactions du cortex moteur et du TCS aux perturbations externes de l'équilibre par un déplacement rapide de la base de support (Horak et al., 1989 ; Keck et al., 1998 ; Wälchli et al., 2017 ; Fujio et al., 2019) et ont constaté que lorsque la perturbation ne peut pas être anticipée, l'activité du TCS reste constante. Cependant, elle diminue lorsque la perturbation peut être anticipée.

Dans cette étude, l'hypothèse était que le TCS s'adapterait aux perturbations internes (TMS) de la même manière qu'au niveau spinal (réflexe H), c'est-à-dire en diminuant son activité afin que ces stimulations causent des perturbations moins fortes, contrairement aux perturbations MEC qui devraient rester plus ou moins constantes. Les résultats obtenus démontrent que l'hypothèse de départ était fausse. En effet, bien que les perturbations induites par la plaque mobile aient été ressenties plus fortement que celles du TMS, l'activité du TCS est comparable entre les conditions TMS et MEC. Durant les trois séries référence (1, 6, 11) du SOL, l'activité du TCS augmente de manière similaire entre les trois conditions et serait due au phénomène de *post-exercise facilitation*. Pour le TA, bien que l'évolution soit la même pour TMS et MEC, l'activité du TCS est significativement plus basse lors de la condition STA comparée aux deux autres conditions. Cette différence pourrait être expliquée par le fait que le TA est peu actif lors de la station debout non perturbée, alors qu'il devient tout aussi actif que le SOL lorsque la balance posturale est compromise (Massion et al., 1997 ; Tarantola et al., 1997 ; DiGiulio et al., 2009). Les MEPs mesurés durant la tâche d'équilibre (séries 5 et 10) n'ont montré aucune différence que ce soit entre les conditions TMS et MEC ou entre les séries. De plus, les deux muscles analysés présentaient une activité similaire, appuyant ce qui a été dit dans la phrase précédente.

En conclusion, les résultats de cette étude ne montrent pas de différence significative entre les perturbations TMS ou MEC contrairement aux résultats de Trimble et Koceja (2001), ce qui signifie que l'inhibition a bien lieu avant la synapse entre l'afférence Ia et le motoneurone α , mais pas au niveau de la synapse entre le TCS et le motoneurone α . Le TCS ne semble donc

pas réagir de la même manière que les neurones spinaux lorsqu'une stimulation provoque une perturbation de l'équilibre. Cependant, les mesures de la balance montrent que les perturbations mécaniques provoquaient des réactions plus violentes que les perturbations TMS, et aucune mesure des MEPs sur surface stable n'a été faite directement après les perturbations MEC. Une prochaine étude reprenant le même protocole, mais réduisant légèrement les perturbations MEC et mesurant les MEPs directement après les perturbations MEC pourrait être réalisée.

Bibliographie

- Aruin, A. S., & Latash, M. L. (1996). Anticipatory postural adjustments during self-initiated perturbations of different magnitude triggered by a standard motor action. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control*, 101(6), 497-503. doi:10.1016/S0921-884X(96)95219-4
- Balbi, P., Perretti, A., Sannino, M., Marcantonio, L., & Santoro, L. (2002). Postexercise facilitation of motor evoked potentials following transcranial magnetic stimulation: a study in normal subjects. *Muscle & nerve*, 25(3), 448-452.
- Beck, S., Taube, W., Gruber, M., Amtage, F., Gollhofer, A., & Schubert, M. (2007). Task-specific changes in motor evoked potentials of lower limb muscles after different training interventions. *Brain research*, 1179, 51-60. doi:10.1016/j.brainres.2007.08.048
- Beckley, D. J., Bloem, B. R., Van Dijk, J. G., Roos, R. A. C., & Remler, M. P. (1991). Electrophysiological correlates of postural instability in Parkinson's disease. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, 81(4), 263-268. doi:10.1016/0168-5597(91)90012-M
- Beloozerova, I. N., Sirota, M. G., Swadlow, H. A., Orlovsky, G. N., Popova, L. B., & Deliagina, T. G. (2003). Activity of different classes of neurons of the motor cortex during postural corrections. *Journal of Neuroscience*, 23(21), 7844-7853. doi:10.1523/JNEUROSCI.23-03-01087.2003
- Bessou, P., & Perl, E. R. (1969). Response of cutaneous sensory units with unmyelinated fibers to noxious stimuli. *Journal of neurophysiology*, 32(6), 1025-1043. doi:10.1152/jn.1969.32.6.1025
- Bonnet, C. T. & Rougier, P. R. (2016). Approche biomécanique des mécanismes du contrôle postural. Dans T. Paillard (éd.), *Posture et équilibration humaines* (p.11-20). Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur.
- Bouisset, S., & Zattara, M. (1987). Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *Journal of Biomechanics*, 20(8), 735-742. doi:10.1016/0021-9290(87)90052-2
- Boyas, S. (2016). Proprioception et contrôle postural. Dans T. Paillard (éd.), *Posture et équilibration humaines* (p.81-94). Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur.

- Brasil-Neto, J. P., Cohen, L. G., & Hallett, M. (1994). Central fatigue as revealed by postexercise decrement of motor evoked potentials. *Muscle & Nerve: Official Journal of the American Association of Electrodiagnostic Medicine*, 17(7), 713-719. doi:10.1002/mus.880170702
- Brasil-Neto, J. P., Pascual-Leone, A., Valls-Solé, J., Cammarota, A., Cohen, L. G., & Hallett, M. (1993). Postexercise depression of motor evoked potentials: a measure of central nervous system fatigue. *Experimental Brain Research*, 93(1), 181-184. doi:10.1007/BF00227794
- Buccolieri, A., Abbruzzese, G., & Rothwell, J. C. (2004). Relaxation from a voluntary contraction is preceded by increased excitability of motor cortical inhibitory circuits. *The Journal of physiology*, 558(2), 685-695. doi:10.1113/jphysiol.2004.064774
- Burke, R. E. (2011). Motor units: anatomy, physiology, and functional organization. *Comprehensive Physiology*, 345-422. doi:10.1002/cphy.cp010210
- Christova, M. I., Pondev, N. G., Christova, L. G., Wolf, W., Dengler, R., & Kossev, A. R. (2006). Motor cortex excitability during unilateral muscle activity. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 16(5), 477-484. doi:10.1016/j.jelekin.2005.09.002
- Crémieux, J., Mesure, S., & Amblard, B. (1994). *Rôle de la vision dans la posture statique et quasidynamique*. *Convergence*, 57, 14-18.
- Devanne, H., Lavoie, B. A., & Capaday, C. (1997). Input-output properties and gain changes in the human corticospinal pathway. *Experimental brain research*, 114(2), 329-338. doi:10.1007/PL00005641
- DiGiulio, I., Maganaris, C. N., Baltzopoulos, V., & Loram, I. D. (2009). The proprioceptive and agonist roles of gastrocnemius, soleus and tibialis anterior muscles in maintaining human upright posture. *The Journal of physiology*, 587(10), 2399-2416. doi:10.1113/jphysiol.2009.168690
- Dupui, P. (2016). Bases neurophysiologiques du contrôle postural. Dans T. Paillard (éd.), *Posture et équilibration humaines* (p.23-29). Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur.
- Enoka, M. R. (2002). *Neuromechanics of human movement*. Champaign, IL.
- Evarts, E. V. (1968). Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *Journal of neurophysiology*, 31(1), 14-27. doi:10.1152/jn.1968.31.1.14
- Fujio, K., Obata, H., Kawashima, N., & Nakazawa, K. (2019). Presetting of the corticospinal excitability in the tibialis anterior muscle in relation to prediction of the magnitude and direction of postural perturbations. *Frontiers in human neuroscience*, 13. doi:10.3389/fnhum.2019.00004

- Gatev, P., Thomas, S., Kepple, T., & Hallett, M. (1999). Feedforward ankle strategy of balance during quiet stance in adults. *The Journal of physiology*, 514(3), 915-928. doi:10.1111/j.1469-7793.1999.915ad.x
- Hermens, H. J., Freriks, B., Disselhorst-Klug, C., & Rau, G. (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *Journal of electromyography and Kinesiology*, 10(5), 361-374. doi:10.1016/S1050-6411(00)00027-4
- Horak FB, Diener HC, Nashner LM (1989) Influence of central set on human postural responses. *Journal of Neurophysiology* 62(4), 841–853. doi:10.1152/jn.1989.62.4.841
- Isableu, B. & Vuillerme, N. (2016). Contrôle visuel de l'orientation et de l'équilibre postural. Dans T. Paillard (éd.), *Posture et équilibration humaines* (p.55-72). Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur.
- Janin, M. (2016). Sensibilité cutanée plantaire et contrôle postural. Dans T. Paillard (éd.), *Posture et équilibration humaines* (p.95-104). Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur.
- Keck, M. E., Pijnappels, M., Schubert, M., Colombo, G., Curt, A., & Dietz, V. (1998). Stumbling reactions in man: influence of corticospinal input. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Electromyography and Motor Control*, 109(3), 215-223. doi:10.1016/S0924-980X(98)00009-5
- Klomjai, W., Katz, R., & Lackmy-Vallée, A. (2015). Basic principles of transcranial magnetic stimulation (TMS) and repetitive TMS (rTMS). *Annals of physical and rehabilitation medicine*, 58(4), 208-213. doi:10.1016/j.rehab.2015.05.005
- Latash, M. L. (2008). *Neurophysiological basis of movement* (Second Edition). Champaign : Human Kinetics.
- Lavoie, B. A., Cody, F. W. J., & Capaday, C. (1995). Cortical control of human soleus muscle during volitional and postural activities studied using focal magnetic stimulation. *Experimental brain research*, 103(1), 97-107. doi:10.1007/BF00241968
- Loram, I. D., Maganaris, C. N., & Lakie, M. (2005). Active, non-spring-like muscle movements in human postural sway: how might paradoxical changes in muscle length be produced?. *The Journal of physiology*, 564(1), 281-293. doi:10.1113/jphysiol.2004.073437
- Massion, J. (1992). Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Progress in neurobiology*, 38(1), 35-56. doi:10.1016/0301-0082(92)90034-C
- Massion, J. (1994). Postural control system. *Current opinion in neurobiology*, 4(6), 877-887. doi:10.1016/0959-4388(94)90137-6

- Massion, J. (1998). Postural control systems in developmental perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 22(4), 465-472. doi:10.1016/S0149-7634(97)00031-6
- Massion, J., Popov, K., Fabre, J. C., Rage, P., & Gurfinkel, V. (1997). Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Experimental Brain Research*, 114(2), 384-389. doi:10.1007/PL00005647
- McCollum, G., & Leen, T. K. (1989). Form and exploration of mechanical stability limits in erect stance. *Journal of Motor Behavior*, 21(3), 225-244. doi:10.1080/00222895.1989.10735479
- Nashner, L. M. (1976). Adapting reflexes controlling the human posture. *Experimental brain research*, 26(1), 59-72. doi:10.1007/BF00235249
- Nashner, L. M., & McCollum, G. (1985). The organization of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis. *Behavioral and brain sciences*, 8(1), 135-150. doi:10.1017/S0140525X00020008
- Paillard, J. (1971). Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Cahiers de psychologie*, 14(4), 261-316.
- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man; a clinical study of localization of function*. Oxford, England: Macmillan.
- Perez, M. A., Lungholt, B. K., Nyborg, K., & Nielsen, J. B. (2004). Motor skill training induces changes in the excitability of the leg cortical area in healthy humans. *Experimental brain research*, 159(2), 197-205. doi:10.1007/s00221-004-1947-5
- Perrin, P. & Vibert, D. (2016). Système vestibulaire et contrôle postural. Dans T. Paillard (éd.), *Posture et équilibration humaines* (p.73-80). Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur.
- Proske, U. (1997). The mammalian muscle spindle. *Physiology*, 12(1), 37-42. doi:10.1152/physiologyonline.1997.12.1.37
- Roudaut, Y., Lonigro, A., Coste, B., Hao, J., Delmas, P., & Crest, M. (2012). Touch sense: functional organization and molecular determinants of mechanosensitive receptors. *Channels*, 6(4), 234-245. doi:10.4161/chan.22213
- Samii, A., Wassermann, E. M., Ikoma, K., Mercuri, B., & Hallett, M. (1996). Characterization of postexercise facilitation and depression of motor evoked potentials to transcranial magnetic stimulation. *Neurology*, 46(5), 1376-1376. doi:10.1212/WNL.46.5.1376
- Santos, M. J., Kanekar, N., & Aruin, A. S. (2010). The role of anticipatory postural adjustments in compensatory control of posture: 1. Electromyographic analysis. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(3), 388-397. doi:10.1016/j.jelekin.2009.06.006

- Solopova, I. A., Kazennikov, O. V., Deniskina, N. B., Levik, Y. S., & Ivanenko, Y. P. (2003). Postural instability enhances motor responses to transcranial magnetic stimulation in humans. *Neuroscience letters*, 337(1), 25-28. doi:10.1016/S0304-3940(02)01297-1
- Tarantola, J., Nardone, A., Tacchini, E., & Schieppati, M. (1997). Human stance stability improves with the repetition of the task: effect of foot position and visual condition. *Neuroscience letters*, 228(2), 75-78. doi:10.1016/S0304-3940(97)00370-4
- Taube, W., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., Gollhofer, A., & Schubert, M. (2007). Cortical and spinal adaptations induced by balance training: correlation between stance stability and corticospinal activation. *Acta Physiologica*, 189(4), 347-358. doi:10.1111/j.1748-1716.2007.01665.x
- Taube, W., Schubert, M., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., & Gollhofer, A. (2006). Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *Journal of applied physiology*, 101(2), 420-429. doi:10.1152/jappphysiol.01447.2005
- Tokuno, C. D., Keller, M., Carpenter, M. G., Márquez, G., & Taube, W. (2018). Alterations in the cortical control of standing posture during varying levels of postural threat and task difficulty. *Journal of neurophysiology*, 120(3), 1010-1016. doi:10.1152/jn.00709.2017
- Tokuno, C. D., Taube, W., & Cresswell, A. G. (2009). An enhanced level of motor cortical excitability during the control of human standing. *Acta physiologica*, 195(3), 385-395. doi:10.1111/j.1748-1716.2008.01898.x
- Trimble, M. H., & Koceja, D. M. (1994). Modulation of the triceps surae H-reflex with training. *International Journal of Neuroscience*, 76(3-4), 293-303. doi:10.3109/00207459408986011
- Trimble, M. H., & Koceja, D. M. (2001). Effect of a reduced base of support in standing and balance training on the soleus H-reflex. *International journal of neuroscience*, 106(1-2), 1-20. doi:10.3109/00207450109149734
- Varghese, J. P., Beyer, K. B., Williams, L., Miyasike-daSilva, V., & McIlroy, W. E. (2015). Standing still: is there a role for the cortex? *Neuroscience letters*, 590, 18-23. doi:10.1016/j.neulet.2015.01.055
- Wälchli, M., Tokuno, C. D., Ruffieux, J., Keller, M., & Taube, W. (2017). Preparatory cortical and spinal settings to counteract anticipated and non-anticipated perturbations. *Neuroscience*, 365, 12-22. doi:10.1016/j.neuroscience.2017.09.032

Remerciements

Je remercie ma famille, mon amie et mes amis pour leur soutien et leurs conseils durant la rédaction de ce travail.

Je remercie également Mr. Michael Wälchli pour son suivi impeccable tout au long de cette étude.

Un grand merci à tous les sujets m'ayant octroyé un peu de leur temps pour la phase de test.