

LA MOELLE EPINIÈRE : UN CENTRE REFLEXE.

I. INTRODUCTION/DÉFINITION:

Le réflexe est une réaction de l'organisme à une stimulation, c'est une réponse automatique, rapide, inconsciente, involontaire, stéréotypée et prévisible au stimulus provocateur, sans intervention du cerveau. C'est un mode rapide et involontaire de la régulation de certaines fonctions de l'organisme ainsi qu'un moyen de défense vis-à-vis les stimulations nociceptives.

Les réflexes spinaux sont des manifestations motrices du muscle squelettique sous contrôle spinal en réponse à une stimulation adéquate d'un récepteur localisé au niveau du muscle, du tendon ou de la peau et ne font intervenir que des neurones de la moelle épinière et se produisent sans que l'encéphale y participe, on sous-entend donc une réaction motrice à une stimulation sensitive dont l'organisation anatomo-fonctionnelle s'appelle « arc réflexe ».

II. CLASSIFICATION DES REFLEXES

On peut classer les réflexes selon différentes manières :

1. Selon le comportement instinctif

- Les réflexes innés: ce sont des réactions automatiques et héréditaires (réflexes archaïques, clignement des paupières, déglutition, éternement.....).

- Les réflexes acquis ou conditionnés: ils résultent de la répétition et d'un apprentissage (marche, contrôle des sphincters, lecture,

2. Selon la complexité de l'arc réflexe:

- Les réflexes mono-synaptiques : l'arc réflexe comporte une seule synapse entre le neurone afférent et celui efférent et leur réponse est donc la même.

- Les réflexes poly-synaptiques : il existe, au moins deux synapses entre les neurones afférent et efférent, ils comportent donc plusieurs circuits et par conséquent, la réponse est variable.

3. Selon la réponse réflexe obtenue:

- Le réflexe d'extension.

- Le réflexe de flexion.

4. Selon la nature du stimulus :

- Les réflexes extéroceptifs: induits par la stimulation des récepteurs extrinsèques (cutanéomuqueux et ceux des organes de sens, ex. : le réflexe nauséeux.....).

- Les réflexes intrinsèques les réflexes viscéraux (ex. : l'activité cardiaque rythmique.....).

- Les réflexes proprioceptifs: induits par la stimulation des propriocepteurs (ex. : les réflexes ostéo-tendineux, ils peuvent être classés comme des réflexes intrinsèques.

5. Selon la composante du système nerveux impliqué

- Les réflexes somatiques ceux impliqués dans la vie de relation (ex. : la marche, la parole.....).

- Les réflexes viscéraux : ceux impliqués dans la vie végétative ou autonome (ex. : la respiration, le réflexe de la toux.....).

III. L'ORGANISATION DE L'ARC REFLEXE.

L'arc réflexe est le support anatomo-fonctionnel de toute activité réflexe, il nécessite la présence d'au moins, 5 éléments dont l'intégrité est indispensable pour son bon fonctionnement :

- Un récepteur: mécanorécepteur, propriocepteur ou nocicepteur, il détecte la stimulation sensorielle, physique ou chimique et la convertit en potentiels d'action en influx nerveux.

- Un neurone afférent sensitif: différentes fibres sensibles en fonction du récepteur, il conduit le message sensoriel produit par le récepteur au centre nerveux chargé de l'analyser.

- Un centre nerveux d'intégration : qui met en relation afférence et efférence soit directement soit via les interneurones d'association et qui élabore une réponse appropriée à la stimulation : la moelle épinière pour les réflexes spinaux.

- **Un neurone efférent** : pour les réflexes spinaux : un motoneurone qui véhicule le nouveau message jusqu'à l'effecteur chargé de produire la réponse souhaitée.
- **Un organe effecteur** : comme son nom l'indique, il effectue la réponse souhaitée : le muscle strié squelettique pour les réflexes spinaux.

IV. L'ÉTUDE EXPERIMENTAL DES REFLEXES SPINAUX :

1. L'organisation de la moelle épinière pour les fonctions reflexes :

La substance grise de la moelle épinière est la zone d'intégration des réflexes médullaires et des autres fonctions motrices. Les signaux sensitifs pénètrent dans la moelle épinière par les racines dorsales puis se dirigent vers deux(2) destinations différentes :

- Dans le même segment de la moelle ou dans des segments voisins : ils se terminent dans la substance grise et provoquent des réponses segmentaires locales : des effets excitateurs, facilitateurs et des réflexes locaux.
- Les signaux montent vers des niveaux supérieurs du système nerveux : (la moelle elle-même, le tronc cérébral.....), et causent les expériences sensitives conscientes.

La substance grise de chaque segment médullaire comporte des centaines de milliers de neurones qui se divisent en : motoneurons antérieurs et en interneurons (neurones interjonctifs ou intercalaires) :

- 1. Les motoneurons antérieurs** : voir le cours des racines spinales.
- 2. Les interneurons** : 40 fois plus nombreux que les motoneurons et sont présents dans toutes les zones de la matière grise. Ils sont de petite taille, très excitables, présentent souvent une activité spontanée, ils présentent de nombreuses interconnexions et un grand nombre parmi eux innervent directement les motoneurons antérieurs et sont donc responsables des fonctions intégratives de la moelle épinière, le plus important d'entre eux est « Le système inhibiteur de la cellule de Renshaw » (voir le cours du contrôle spinal des réflexes spinaux).
- 3. Les afférences sensitives de motoneurons et des interneurons**: La plupart des fibres sensitives se terminent sur des interneurons, un très petit nombre de grosses fibres se terminent sur des motoneurons antérieurs. Les réflexes médullaires peuvent donc emprunter deux (2) voies dans la moelle épinière :
 - Soit suivre un trajet direct depuis la fibre afférente sensitive vers le motoneuron antérieur : « une voie monosynaptique » : c'est un arc réflexe simple et extrêmement rapide qui assure un système de rétroaction.
 - Soit passer par un ou plusieurs interneurons avant de rejoindre le motoneuron antérieur : « une voie poly-synaptique » : c'est arc réflexe complexe et plus lent et qui peut énormément modifier les signaux.
- 4. Les connexions plurisegmentaires: les fibres propriospinales**: Environ la moitié de toutes les fibres qui montent et descendent dans la moelle épinière sont « des fibres propriospinales », ce sont des fibres d'association entre les segments médullaires qui fournissent des voies aux réflexes plurisegmentaires qui permettent la coordination simultanée réflexe des mouvements des membres supérieurs et inférieurs.

2. Préparations expérimentales pour l'étude des réflexes médullaires :

Pour étudier les réflexes médullaires isolés, il est nécessaire de séparer la moelle épinière des centres nerveux supérieurs par l'une des deux préparations suivantes :

- L'animal spinal : se prépare en sectionnant la moelle épinière à n'importe quel niveau au-dessus de la région où les réflexes médullaires doivent être étudiés; les réflexes vont être

profondément déprimés aussitôt après la suppression des signaux provenant du cerveau, mais au bout de plusieurs semaines ou mois (chez l'homme), les réflexes médullaires deviennent progressivement plus actifs, et même exagérés, et peuvent être étudiés indépendamment du contrôle des centres nerveux supérieurs.

- L'animal décérébré : dans cette préparation, le tronc cérébral est sectionné entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs ce qui supprime le contrôle volontaire du protencéphale ainsi que les inhibitions exercées par des noyaux gris de la base. Cette préparation présente un avantage, par rapport à la précédente, c'est qu'il n'y a pas de retard dû à la préparation spinal.

3. Les expériences de Renshaw et de Lloyd :

L'électrophysiologie a tenté de déterminer le nombre exact de synapses centrales constituant l'arc réflexe, le procédé consiste à mesurer le temps mis par l'influx nerveux pour traverser la moelle épinière depuis le moment de l'entrée de la volée afférente par les racines dorsales jusqu'au moment de la sortie de la réponse réflexe par les racines ventrales : « temps central », et à comparer ce dernier au délai synaptique moyen mesuré sur les synapses de la moelle épinière, ce qui peut déterminer la nature « mono-synaptique » ou « poly-synaptique » d'un arc réflexe.

Deux expériences complémentaires ont été réalisées (voir schéma) :

- L'expérience de Renshaw (l'illustration A du schéma) : mesure le délai synaptique central : sur une racine ventrale, on enregistre la réponse globale (en 1) évoquée par la stimulation électrique directe de la corne ventrale (en 2), la réponse présente 2 composantes :
 - ✓ L'onde « m » précoce : attribuée à l'excitation électrique directe des motoneurones.
 - ✓ L'onde « s » tardive : attribuée à l'excitation de ces mêmes motoneurones au travers d'une synapse après que les neurones pré-moteurs aient été eux-mêmes électriquement excités. Le délai séparant « m » et « s » représente le délai synaptique (une seule synapse) dans la moelle épinière, il est voisin de 0,6-0,8 ms.
- L'expérience de Lloyd (l'illustration B du schéma) : la stimulation électrique des AFR (afférences du réflexe de flexion) (en 3) provoque une volée d'influx nerveux qui remonte vers la moelle épinière, le moment exact de l'entrée de cette volée est repéré par une paire d'électrodes d'enregistrement placée sur une racine dorsale (en 1), une 2^{ème} paire d'électrodes placée au point d'émergence de la racine ventrale qui mesure le moment exact de la sortie de la réponse réflexe. La latence (délai) entre (1) et (2) représente le temps central d'un réflexe, ce dernier peut renseigner sur le nombre de synapses centrales d'un arc réflexe, si ce délai central est supérieur au délai synaptique : l'arc réflexe est poly-synaptique.

V. L'ÉTUDE DE QUELQUES REFLEXES SPINAUX :

A. Exemple d'un réflexe spinal monosynaptique :

1. Le réflexe d'étirement: le réflexe myotatique

a. Définition : C'est le seul réflexe spinal monosynaptique connu jusqu'à présent, c'est la contraction réflexe d'un muscle strié squelettique en réponse à son étirement.

b. Mise en évidence :

- ✚ Le protocole expérimental de Sherrington : (voir schéma). Sherrington avait travaillé sur un chat anesthésié et décérébré, il allongeait l'animal sur une planche qu'il pouvait déplacer du haut vers le bas, il isolait le muscle extenseur (quadriceps crural) de la patte postérieure et le rattacha, par son tendon inférieur, à un dynamomètre, « ce système fixe » permet de mesurer l'étirement subi et la tension développée par le muscle en réponse à cet étirement, dans ces conditions, et bien que l'animal soit décérébré, le muscle conserve son innervation. Il réalisait ensuite le déplacement vers le bas de la planche.

✚ L'enregistrement des résultats de l'ensemble de l'expérience :

Le tracé #1 : permet de suivre l'activité de la fibre nerveuse sensorielle durant l'expérience.

Le tracé #2 : présente la tension mesurée par le dynamomètre durant l'expérience.

Le tracé #3 : montre l'évolution de l'étirement du muscle durant l'expérience.

Un allongement du muscle quadriceps, en conservant son innervation, se traduit par une augmentation de la force exercée (courbe I) sur le dynamomètre. Après section du nerf, la force développée (courbe D) n'est que la tension élastique musculaire, la différence entre les 2 courbes représente la force due à la contraction commandée par la moelle épinière.

Le décours temporel de la force produite par le muscle en réponse à son étirement a 2 composantes:

→ La 1^{ère} est rapide : phasique, puissante et de courte durée.

→ La 2^{ème} est tonique : moins puissante mais se maintenant durant tout l'étirement.

c. L'organisation de l'arc reflexe myotatique :

- Les éléments constitutifs de l'arc reflexe myotatique: Le fuseau neuromusculaire (FNM) et son innervation sensitive afférente est à l'origine du reflexe myotatique. Ce sont des mécanorécepteurs proprioceptifs présents dans la partie charnue des muscles striés squelettiques, en parallèle des fibres musculaires contractiles (la fonction effectrice contractile). On dénombre entre 4 et 10 voire 15 fibres intrafusales, regroupées dans une enveloppe conjonctive fibreuse. Les fibres intrafusales (la fonction réceptrice), plus fines que les fibres extrafusales et sont de 2 types : « les fibres à chaîne nucléaire » et « les fibres à sac nucléaire » qui sont légèrement plus grandes. Les extrémités des fibres intrafusales sont fines et contiennent des myofibrilles capables de se contracter sous la commande des motoneurones γ .

L'innervation sensitive : 2 types de fibres myélinisées :

– Des fibres sensibles Ia : plus grandes et plus rapides qui s'enroulent autour de la partie centrale des fibres intrafusales. Elles ont une sensibilité dynamique lors de l'allongement, puis une réponse statique au cours du maintien de l'étirement.

– Des fibres sensibles de type II : plus petites et moins rapides que les fibres Ia et s'enroulent également en spirale de manière juxtaposée aux fibres Ia. Elles ont une sensibilité principalement statique.

Ces différentes fibres sont excitées par un allongement physique des fibres musculaires intrafusales, témoignant d'un allongement des fibres extrafusales, puisqu'elles sont placées en parallèle les unes par rapport aux autres.

Innervation motrice : les FNM reçoivent une innervation motrice par :

Les motoneurones γ : qui innervent les extrémités contractiles des fibres intrafusales. La contraction de ces fibres n'a pas d'effet moteur mais permet simplement de conserver une longueur minimale de la partie centrale des fibres des FNM et ainsi de maintenir leur excitabilité quelque soit la longueur du muscle.

Les motoneurones β : La sensibilité des FNM aux vibrations (l'illusion d'un allongement), à l'allongement du muscle (notion dynamique) et à un état d'étirement du muscle (notion statique), vont permettre « l'adaptation du tonus musculaire » en fonction des activités et des contraintes subies par le muscle.

- Le fonctionnement physiologique de l'arc reflexe myotatique:

Les fibres Ia afférentes descendent verticalement dans la substance grise jusque dans la lame IX de Rexed où se trouve le soma des motoneurones α et établissent entre eux des synapses directes axo-dendritiques. L'allongement d'un muscle squelettique provoque l'allongement simultané des fibres musculaires extrafusales et intrafusales, les fibres Ia sont ainsi excitées, l'influx nerveux est conduit jusqu'à la terminaison nerveuse Ia et il va y avoir une libération du glutamate (neurotransmetteur excitateur) et donc des P.P.S.E qui vont fortement stimuler le motoneurone α du même muscle étiré et entraîne ainsi sa contraction réflexe.

Un allongement du muscle squelettique entraîne dans la fibre Ia des variations de la fréquence des influx nerveux constituant une réponse à 2 composantes :

Une réponse dynamique, précoce : où la fréquence relativement élevée est liée à la vitesse de l'allongement.

Une réponse statique, plus tardive : où la fréquence moins élevée, liée à l'amplitude de l'allongement.

Le réflexe myotatique est donc une contraction réflexe d'un muscle strié squelettique en réponse à son étirement (réflexe d'étirement), c'est un réflexe proprioceptif, monosynaptique.

- Rôle physiologique :

Physiologiquement, les FNM exercent un contrôle excitateur permanent de l'activité des motoneurones α du muscle lui-même et inhibiteur sur ceux antagonistes (voire « le contrôle spinal des réflexes médullaires ») permettant des micro-ajustements à tout moment de la longueur musculaire. Le réflexe myotatique est particulièrement plus développé dans les muscles antigravitaires (les muscles extenseurs pour la plupart) et joue un rôle essentiel dans « le contrôle nerveux de l'activité posturale ».

- Applications cliniques:

→ En clinique humaine : le réflexe myotatique prend le nom de « réflexe ostéo-tendineux » : la percussion du tendon d'un muscle (entraînant des vibrations assimilées à l'allongement) à l'aide d'un marteau réflexe provoque un allongement soudain du muscle et donc une contraction réflexe rapide et de courte latence (composante phasique).

→ A l'E.N.M.G. : (électro-neuro-myographie exploration fonctionnelle neurophysiologique), la stimulation électrique d'un nerf musculaire au travers la peau avec une intensité juste suffisante au recrutement des fibres Ia, et l'enregistrement à l'aide d'électrodes cutanées de surface, le réflexe myotatique prend le nom de « réflexe de Hoffmann ».

B. Exemples de réflexes spinaux poly-synaptiques

1) Le réflexe de flexion : le réflexe de retrait :

Après stimulation nociceptive (thermo-algésique) du pied, le neurone sensitif (Ad ou C) active dans la moelle des interneurones qui parcourent plusieurs segments médullaires, ces interneurones à leur tour activent (par levé de l'inhibition) différents motoneurones qui innervent les muscles fléchisseurs de la cuisse d'où retrait de la jambe. Ce réflexe est induit par l'activation des fibres sensitives d'origine cutanée (Ad et C) ainsi que par les fibres sensitives d'origine proprioceptive (muscles, tendons, articulations..... (II, III et IV)), l'ensemble de ces fibres sensitives est appelé : « les afférences du réflexe de flexion ARF ». Ces afférences se terminent au niveau des lames de I à V alors que les motoneurones se trouvent dans les lames les plus ventrales, ce qui suggère la présence d'un ou de plusieurs motoneurones intercalés.

La flexion du membre résulte de :

- La contraction des muscles fléchisseurs par l'excitation de leurs motoneurones α .
- Et le relâchement simultané des muscles extenseurs antagonistes par le mécanisme de l'inhibition active réciproque de leurs motoneurones c'est un circuit poly-synaptique où l'interneurone inhibiteur (en sécrétant la glycine ou le GABA) se trouve juste en avant du motoneurone α (voire cours « contrôle spinal des réflexes »).

2) Le réflexe de l'extension croisé:

Si la stimulation nociceptive cutanée est encore plus intense, le récepteur nocicepteur sensible à la douleur intense est activé avec la genèse des influx qui se propagent par le neurone sensitif jusque dans la corne dorsale de la substance grise et se termine, de façon bilatérale, sur plusieurs interneurones inhibiteurs qui font synapse avec des motoneurones situés à différents étages segmentaires. Ces motoneurones génèrent des influx qui se propagent jusque dans les terminaisons axonales, et entraînent la sécrétion d'acétylcholine, d'où contraction, dans notre exemple, des muscles extenseurs de la cuisse gauche avec extension de la jambe gauche. Le poids du corps peut alors être transféré sur cette jambe, et la jambe droite effectue son retrait par le réflexe de flexion. Dans chaque réflexe, les muscles antagonistes effectuent l'action inverse.

Il s'agit donc de réflexes extrinsèques poly-synaptiques, diffus et fatigables (contrairement au réflexe myotatique où la réponse est toujours la même), la réponse est de latence plus ou moins grande dont le rôle est de soustraire l'organisme à une stimulation nociceptive qui pourrait nuire à son intégrité tout en renforçant l'activité des muscles permettant de garder la posture.

3) Application clinique:

Plusieurs réflexes sont étudiés quotidiennement en médecine pour voir le bon fonctionnement du système nerveux, par exemple « le réflexe plantaire » : on le provoque en effleurant la partie latérale externe de la plante du pied, la réponse normale est une flexion plantaire des orteils, s'il existe une lésion de la voie motrice descendante (comme le faisceau cortico-spinal), on a alors le signe de Babinski, qui consiste en une extension lente et majestueuse du gros orteil souvent associé à un écartement en éventail des autres orteils (Ce signe est normal chez les enfants de moins de 18 mois).

VI. L'ALTERATION DES REFLEXES SPINAUX:

1. L'hyperflexie ostéo-tendineuse:
 - Les réflexes vifs : c'est une réponse réflexe trop ample et trop rapide.
 - Les réflexes diffusés : c'est l'extension de la zone réflexogène.
 - Les réflexes poly-cinétiques : plusieurs réponses pour une seule percussion tendineuse.
 - Les réflexes exagérés : les réflexes sont vifs, diffusés et poly-cinétiques.
2. L'abolition des réflexes: par atteinte de l'arc réflexe.



Représentation schématique d'un arc réflexe.

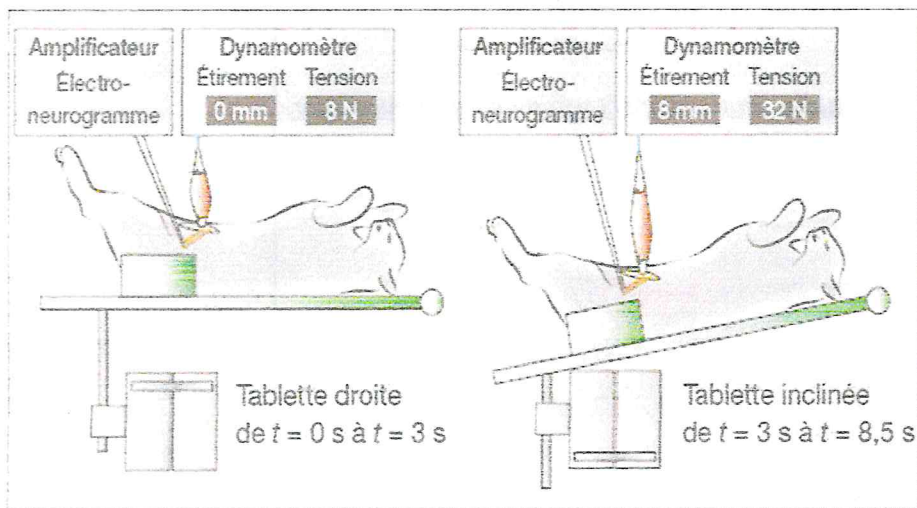
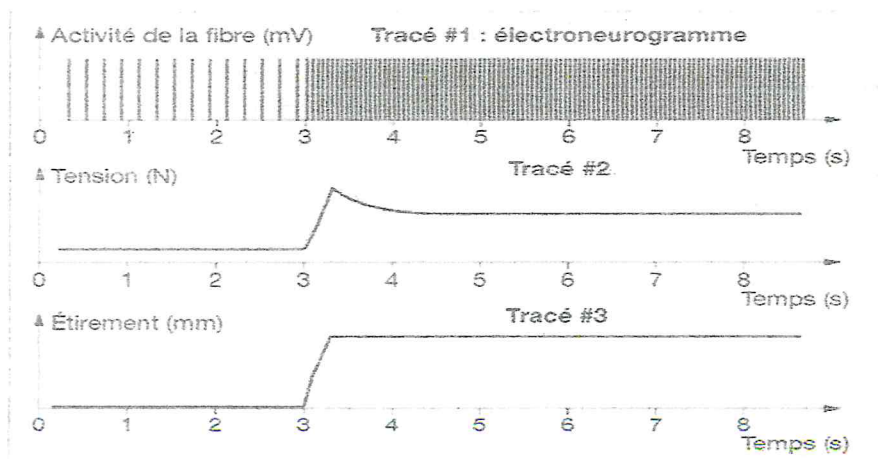
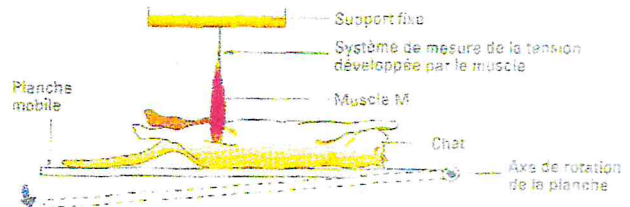


Schéma du dispositif expérimental utilisé par Sherrington.

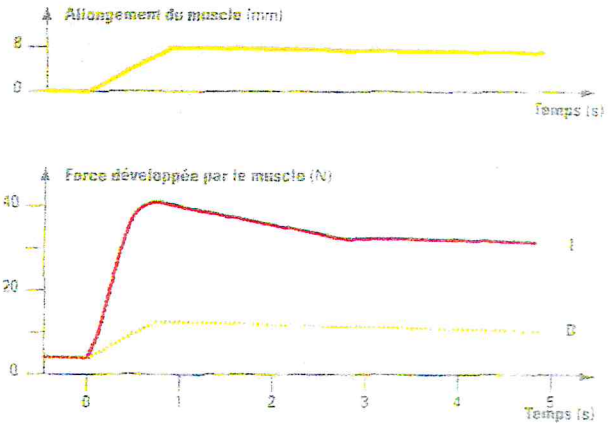


Enregistrement des résultats de l'ensemble de l'expérience.

Au début du siècle, le physiologiste C. S. Sherrington jette les bases du réflexe myotatique : il sectionne la moelle épinière d'un chat anesthésié en arrière de l'encéphale. Il l'allonge sur une planche qu'il peut déplacer de haut en bas. Il isole le muscle extenseur M de la jambe, qu'il rattache par son tendon inférieur à un système fixe permettant de mesurer la tension développée par le muscle (doc. 1). Dans ces conditions, le muscle peut conserver son innervation. L'animal, bien qu'il soit décérébré, présente une activité soutenue des muscles extenseurs. Sherrington déplace alors vers le bas la planche sur lequel l'animal est allongé. Les résultats obtenus sont présentés doc. 2. La courbe I correspond à la réponse du muscle lorsqu'il est innervé. La courbe D est obtenue après la suppression de l'innervation du muscle : il s'agit d'une réponse passive liée à la structure élastique de ce dernier.



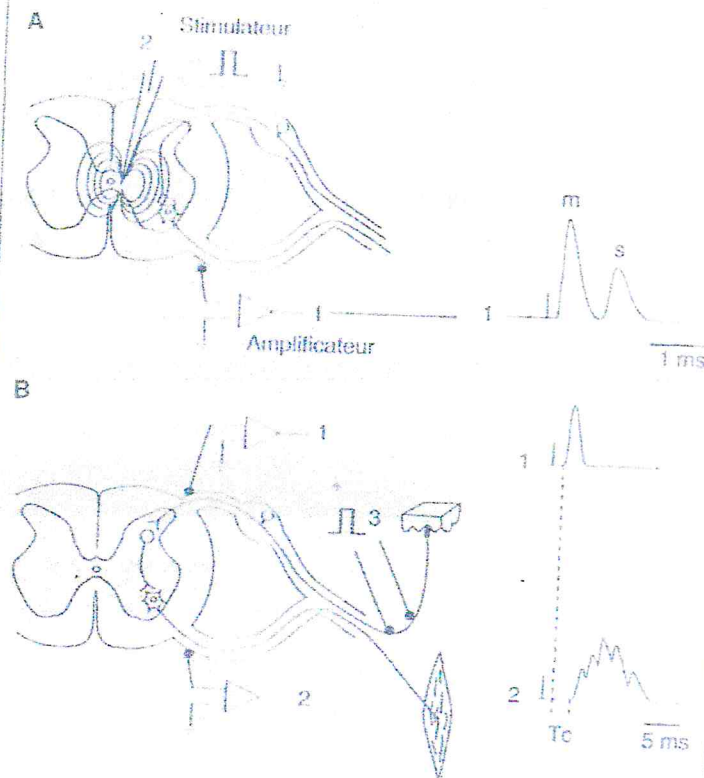
Doc. 1. Le dispositif expérimental.

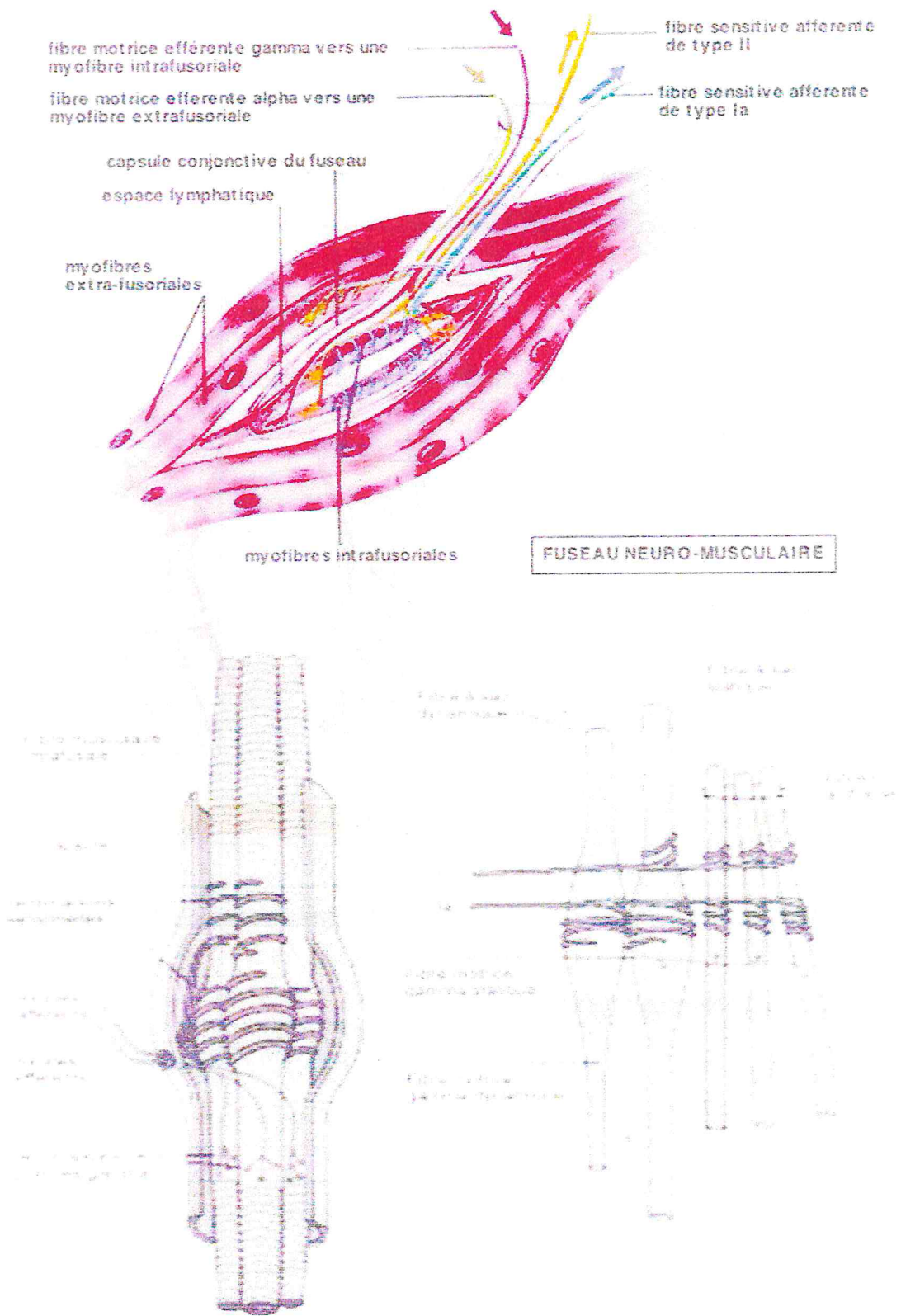


Doc. 2. Les résultats.

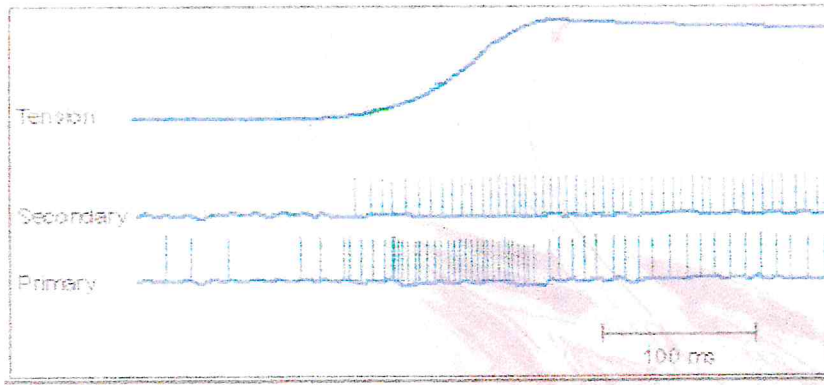
Effets de l'étirement musculaires avant et après section du nerf musculaire.

Figure 9.3. La nature polysynaptique du réflexe de flexion a été précisée grâce à deux expériences complémentaires. A : L'expérience de Renshaw mesure le délai synaptique central. Il est compris entre 0,6 et 0,8 ms (cf. texte). B : Lloyd montre que la stimulation électrique des ARF (3) provoque une volée d'influx qui remonte vers la moelle épinière. Le moment exact de l'entrée de la volée afférente dans la moelle est repéré grâce à une paire d'électrodes d'enregistrement placée sur une racine dorsale (1). Une deuxième paire d'électrodes, placée au point d'émergence de la racine ventrale du même segment spinal, mesure le moment exact où la réponse réflexe sort de la moelle (2). La latence (3 à 4 ms) entre les activités 1 et 2 représente le temps central (Tc) du réflexe. Il est de trois à six fois supérieur au temps de passage d'une synapse centrale. (D'après Renshaw, 1940).

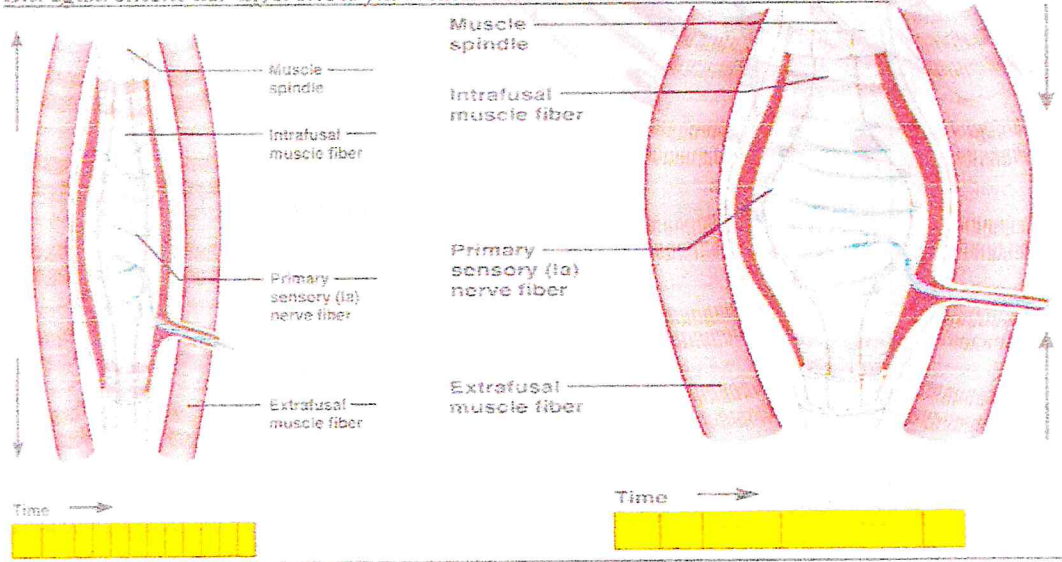




Les fibres intrafusales à sac et les fibres à chaîne.



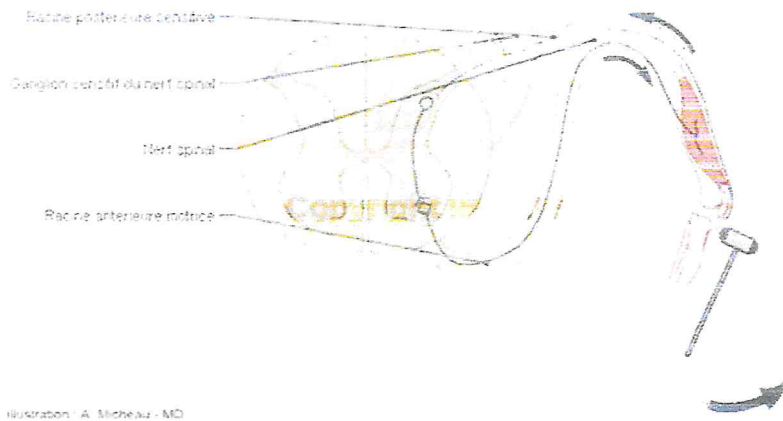
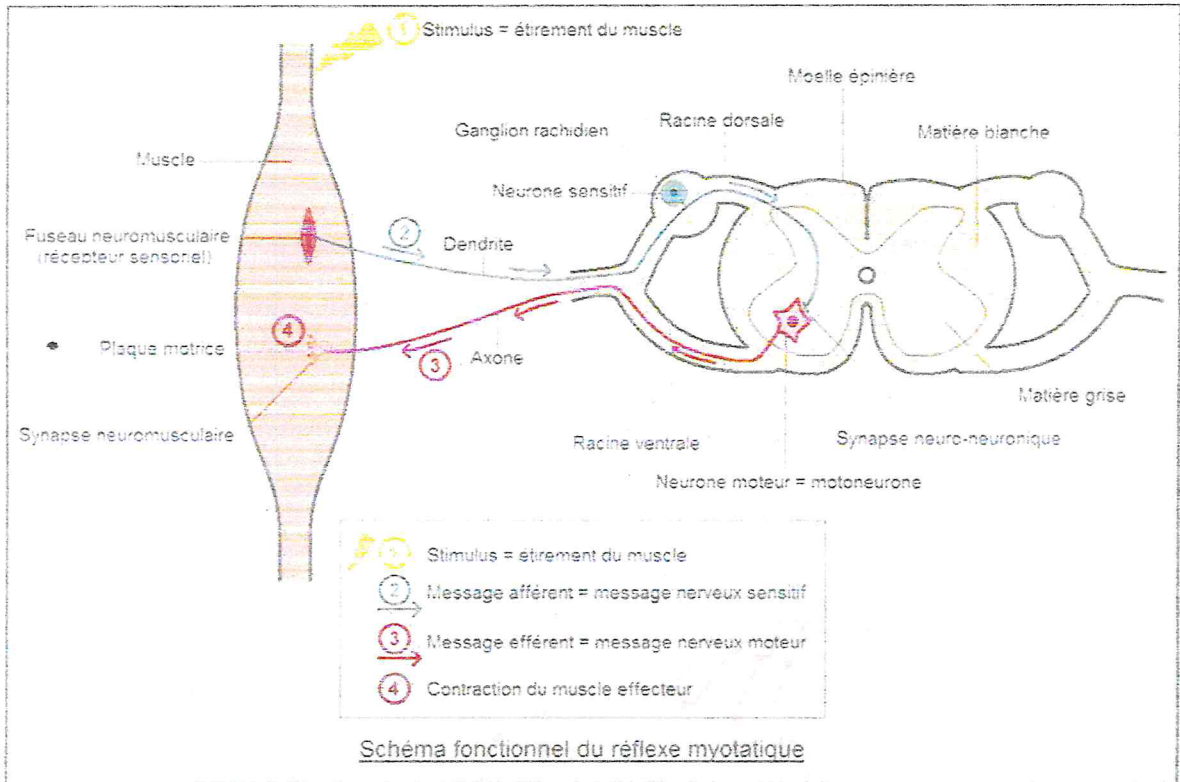
Enregistrement des afférences fusoriales au cours de l'étirement du muscle



Étirement musculaire : fréquence des PA élevée.

Contraction musculaire : fréquence des PA diminuée.

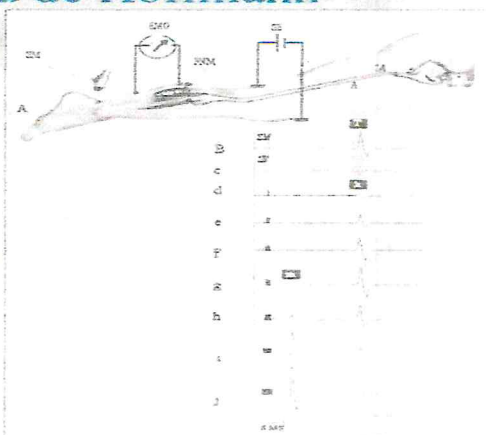
Fonction du fuseau neuro-musculaire.



Le réflexe ostéo-tendineux.

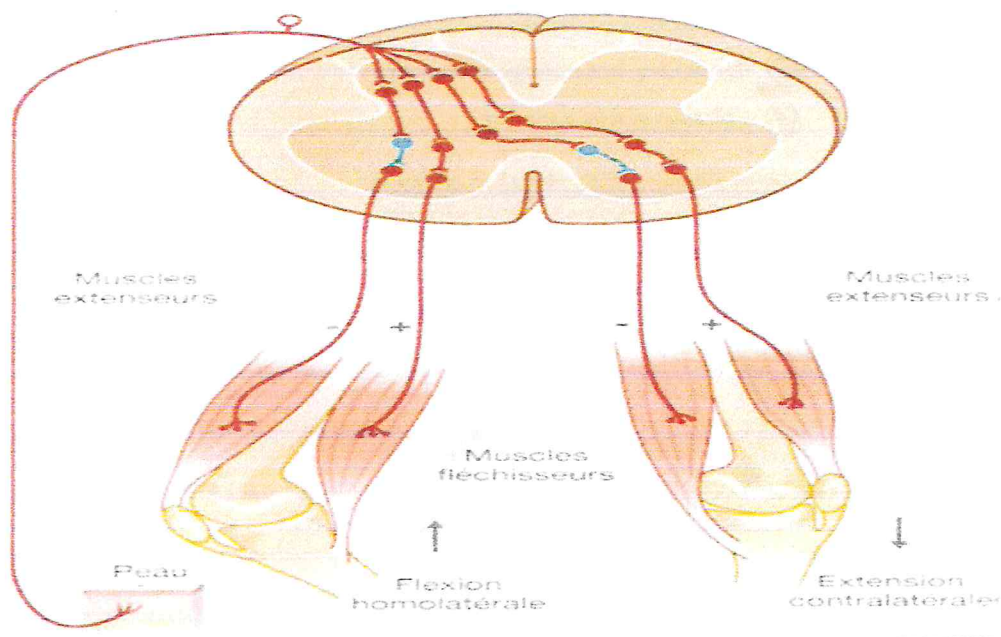
Le réflexe H ou de Hoffmann

- Événements qui apparaissent dans l'ordre en augmentant l'intensité de stimulation.



réponse M à 6 ms
 - résulte de l'activation des fibres motrices α

Afférences cutanées nociceptives:



Le réflexe de flexion et de l'extension croisé.