



**HAL**  
open science

# Direction gravitaire visuelle: rôle de la perception d'orientation corporelle

Marion Trousselard

► **To cite this version:**

Marion Trousselard. Direction gravitaire visuelle: rôle de la perception d'orientation corporelle. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2005. Français. NNT: . tel-00011552

**HAL Id: tel-00011552**

**<https://theses.hal.science/tel-00011552>**

Submitted on 7 Feb 2006

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE JOSEPH FOURIER - GRENOBLE 1

ECOLE DOCTORALE DE L'INGENIERIE POUR LA SANTE, LA COGNITION ET  
L'ENVIRONNEMENT

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE JOSEPH FOURIER

Discipline : Mouvement, Performance et Santé

Présentée et soutenue publiquement le 22 novembre 2005 par

Marion Trousselard

Direction gravitaire visuelle :

Rôle de la perception d'orientation corporelle

Sous la direction de Corinne Cian et Vincent Nougier

## Composition du jury

Docteur C. Cian, Centre de Recherche du Service de Santé des Armées, La Tronche (Directeur de thèse)

Professeur V. Nougier, Université Joseph Fourier, Grenoble (Directeur de thèse)

Professeur T. Ohlmann, Université Pierre Mendès-France, Grenoble

Professeur C. Raphel, Centre de Recherche du Service de Santé des Armées, La Tronche

Docteur C. Tilikete, INSERM, Lyon (Rapporteur)

Directeur de Recherches, J.L. Vercher, CNRS, Marseille (Rapporteur)

Cette thèse a été effectuée dans le cadre de la formation de praticien qualifié. Elle a bénéficié des moyens financiers fournis par le centre de Recherches du Service de Santé des Armées et l'université Joseph Fourier de Grenoble (Laboratoire sport et performance).

# TABLE DES MATIERES

---

<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>6</b>
<b>PARTIE 1 : CADRE THEORIQUE .....</b>	<b>12</b>
<b>CHAPITRE 1 : Des capteurs sensoriels au percept de verticalité .....</b>	<b>12</b>
1-1 Les systèmes sensoriels impliqués dans la perception de la force gravitaire .....	14
1-1-1 <i>Le système vestibulaire ou labyrinthe.....</i>	14
1-1-2 <i>Le système visuel .....</i>	24
1-1-3 <i>Le système somesthésique, capteur multiforme de gravité ? .....</i>	29
1-2 Construction du percept de verticalité .....	35
1-2-1 <i>Intégration sensorielle .....</i>	36
1-2-2 <i>Cadres de référence et perception de la verticale gravitaire.....</i>	38
1-2-3 <i>Rôle des invariants directionnels dans la perception de la direction gravitaire ..</i>	40
<b>CHAPITRE 2 : Effets des inclinaisons corporelles sur la perception de la direction gravitaire .....</b>	<b>46</b>
2-1 Décorrélation gravito-posturale par inclinaison en roulis.....	47
2-1-1 <i>Conséquences physiologiques d'une inclinaison corporelle en roulis .....</i>	47
2-1-2 <i>Effets de l'inclinaison en roulis de l'axe corporel sur la perception de la direction verticale .....</i>	53
2-1-3 <i>Inclinaison céphalique en roulis.....</i>	57
2-2 Autres décorrélations gravito-posturales .....	59
2-2-1 <i>Inclinaison corporelle en tangage.....</i>	59
2-2-2 <i>Décorrélations complexes.....</i>	60
<b>CHAPITRE 3 : Principales hypothèses explicatives des effets d'inclinaison sur la perception visuelle de la direction gravitaire.....</b>	<b>66</b>
3-1 Hypothèses physiologiques et leurs limites.....	67
3-1-1 <i>Description générale.....</i>	67
3-1-2 <i>Implication des systèmes sensoriels dans les effets Aubert-Müller.....</i>	69
3-1-3 <i>Perception d'orientation corporelle et jugement visuel de verticalité.....</i>	75

3-2 Hypothèses cognitives et leurs limites.....	77
3-2-1 Modélisation vectorielle des effets Aubert-Müller (Mittelstaedt, 1983).....	77
3-2-2 Modèles internes d'élaboration de la verticale visuelle subjective .....	79
3-3 Organisation vicariante de la perception visuelle de la direction gravitaire.....	83
<b>PARTIE 2 : OBJECTIFS ET RESULTATS EXPERIMENTAUX.....</b>	<b>86</b>
<b>CHAPITRE 4 : Hypothèses théoriques.....</b>	<b>86</b>
4-1 Rôle des informations somesthésiques dans le jugement visuel de la direction gravitaire .....	87
4-1-1 Contribution somesthésique d'un point de vue général.....	87
4-1-2 Contribution somesthésique d'un point de vue différentiel .....	88
4-2 Rôle du jugement d'orientation corporelle dans le jugement visuel de la direction gravitaire .....	90
4-2-1 Rôle de la perception d'orientation corporelle et des informations tactiles dans le jugement visuel de la direction gravitaire.....	90
4-2-2 Rôle des contraintes d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité.....	91
4-2-3 Rôle des informations d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité.....	92
4-3 Rôle de la perception visuelle de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de la direction gravitaire.....	92
<b>CHAPITRE 5 : Méthodologie générale.....</b>	<b>95</b>
5-1 Décorrélation gravito-posturale.....	95
5-2 Jugement visuel de la direction gravitaire .....	96
5-3 Modifications des informations somesthésiques d'orientation .....	98
5-3-2 Perturbation des informations tactiles d'orientation.....	100
5-3-3 Renforcement des informations d'orientation par lestage gastrique.....	103
<b>CHAPITRE 6 : Rôle de la somesthésie dans le jugement visuel de verticalité .....</b>	<b>105</b>
6-1 Expérience 1 : Contribution des informations somesthésiques tactiles et intéroceptives dans le jugement visuel de la direction gravitaire, approche générale ..	105
6-2 Expérience 2 : Contribution des informations tactiles dans le jugement visuel de la direction gravitaire, approche différentielle.....	112

<b>CHAPITRE 7 : Rôle de la perception d'orientation corporelle dans le jugement visuel de verticalité.....</b>	<b>117</b>
7-1 Expérience 3 : Rôle de la perception d'orientation corporelle et des informations tactiles dans le jugement visuel de la direction gravitaire .....	118
7-2 Expérience 4 : Rôle des contraintes d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité .....	122
7-3 Expérience 5 : Rôle des informations d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité .....	126
<b>CHAPITRE 8 : Role de la perception visuelle de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de verticalité (Expérience 6).....</b>	<b>131</b>
<b>CHAPITRE 9 : Discussion générale .....</b>	<b>138</b>
9-1 Les informations somesthésiques contribuent à la perception d'un espace exocentré organisé .....	139
9-1-1 <i>La somesthésie contribuerait de façon différenciée au jugement de verticalité..</i>	<i>140</i>
9-1-2 <i>La somesthésie tactile contribuerait à une perception globalement correcte de l'orientation corporelle.....</i>	<i>141</i>
9-1-3 <i>L'espace égocentré contribuerait à l'organisation de l'espace exocentré.....</i>	<i>143</i>
9-2 L'axe égocentré contribue aux erreurs de jugement visuel de verticalité.....	146
<b>PERSPECTIVES.....</b>	<b>149</b>
1. Rôle déterminant du référentiel égocentré .....	149
2. Mise à jour d'un référentiel d'orientation subjective .....	151
3. Nécessité d'une approche différentielle .....	152
<b>REFERENCES .....</b>	<b>154</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>170</b>

# INTRODUCTION

---

L'Univers est par définition l'ensemble de tout ce qui existe. Il peut être modélisé par une association complexe regroupant le contenu et le contenant, c'est à dire l'espace, le temps mais aussi l'énergie sous toutes ses formes (matière, lumière, etc.). On appelle Espace l'étendue indéfinie qui contient les corps matériels. Du point de vue des physiciens, cet espace est unique et peut être décrit au moyen de modèles géométriques, mais la description obtenue dépend du degré de finesse avec lequel cet espace est analysé. Un espace mathématique est un ensemble d'objets sur lequel se définit une structure, et il y a autant d'espaces mathématiques que de structures, le plus ancien et le plus connu étant l'espace Euclidien. Mais affirmer que l'espace possède un certain nombre de dimensions, qu'il est fini ou infini, qu'il est plat ou courbe, n'a rien d'évident pour l'être humain ! La raison en est que notre espace perceptif est à priori distinct de l'espace physique. Aussi, les êtres vivants ne perçoivent pas et n'agissent pas relativement à l'espace physique. Leur réalité spatiale dépend fondamentalement de l'appareil sensori-moteur dont ils sont dotés. Cette structure « assimilatrice, transformatrice et génératrice d'ordre spatial » (Paillard, 1971, p.261), permet au sujet d'appréhender un univers stable pour maintenir sa posture, se situer soi-même dans l'espace des lieux ou orienter une cible.

L'étude des mécanismes de l'orientation spatiale ne peut se faire que dans un cadre de référence, structuré autour d'invariants directionnels appelés référentiels, et à partir duquel il est possible de définir la localisation spatiale d'un objet dans l'environnement par un système de coordonnées (Howard, 1982, 1986). Ainsi, l'accélération gravitaire, uniformément présente dans

l'environnement terrestre, détermine le référentiel gravitaire dont l'origine et la direction sont respectivement un point ou un objet à la surface de la terre et un axe orienté parallèlement à l'invariant gravitaire.

De façon générale, lorsqu'un objet est situé par rapport à une référence externe, présente dans l'environnement, le cadre de référence est alors exocentrique ou allocentrique (Berthoz, 1997 ; Howard, 1982, Wade, 1992). Lorsque l'objet est situé par rapport au corps, le cadre de référence est dit égocentrique. En conséquence, le corps ne peut être référé dans l'environnement qu'à partir d'un système de coordonnées exocentriques, puisqu'il ne peut-être à la fois objet et référence. L'accélération gravitaire, référence stable extérieur au corps, peut permettre de définir l'orientation d'un référentiel exocentrique à partir de la direction de la verticale gravitaire et du plan horizontal terrestre, qui lui est perpendiculaire. Paillard (1971) propose que l'espace égocentrique est également influencé par la direction de la gravité. Chacun des espaces égocentrés et exocentrés peut ainsi être orienté dans le référentiel gravitaire par un repère orthogonal qui en définit les axes principaux (X, Y et Z) ainsi que les déplacements corporels dans l'environnement (figure 1). L'axe Z est confondu avec la direction gravitaire et traverse un sujet debout de la tête au pied ; une rotation autour de cet axe correspond à un mouvement de lacet et une translation à une montée ou une descente. L'axe Y, contenu dans le plan frontal, joint les parties gauche et droite du sujet ; une rotation autour de cet axe correspond à un mouvement de tangage et une translation à un déplacement latéral droit ou gauche. L'axe X appartient au plan sagittal joignant l'avant et l'arrière du sujet ; une rotation autour de cet axe correspond à un mouvement de roulis et une translation conduit le sujet à avancer ou à reculer.

Il est par ailleurs intéressant de noter comment l'appareil sensori-moteur s'inscrit d'un point de vue morphologique et/ou fonctionnel dans le repère orthogonal défini ci-dessus (figure

1). L'œil apparaît comme un segment mobile équipé d'une triade d'opérateurs rotationnels puisque les trois paires de muscles extrinsèques assurent la rotation du globe oculaire autour des trois axes perpendiculaires. Les trois paires de canaux semi-circulaires de l'oreille interne sont également disposées selon les trois axes orthogonaux. Enfin, les jeux de paires de muscles antagonistes assurent les rotations des articulations autour de trois axes perpendiculaires, à l'exception des articulations de la hanche et de la cheville.

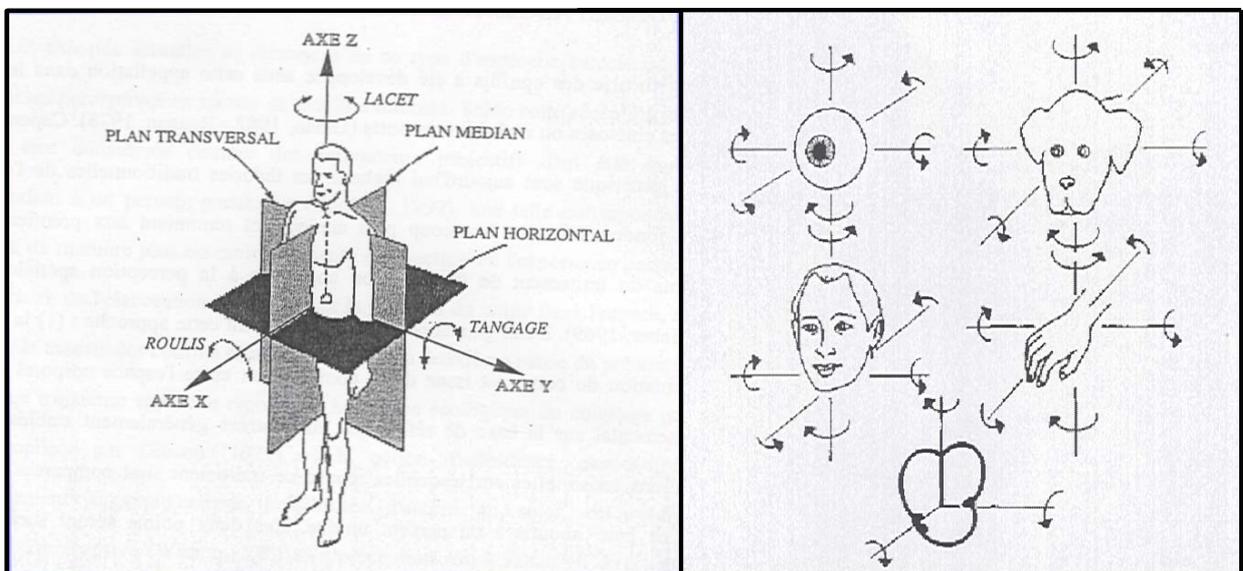


Figure 1 : A gauche : Principaux plans et axes de rotation et de translation du corps humains. L'axe Z est confondu avec la direction gravitaire et traverse de la tête aux pieds le sujet debout ; L'axe Y est contenu dans le plan frontal et joint les parties droite et gauche du sujet ; L'axe X appartient au plan sagittal joignant l'avant et l'arrière du sujet. D'après Howard (1982).

A droite : Disposition des axes de rotation de la tête chez l'homme et l'animal, de l'œil et du poignet chez l'homme. Disposition des canaux semi-circulaires labyrinthiques selon les trois plans orthogonaux chez l'homme. D'après Paillard (1971).

Présente à la fois dans l'espace exocentré et dans l'espace égocentré, la verticale gravitaire permet donc l'orientation de ces deux espaces et leur coordination pour une orientation spatiale correcte en situation écologique (Paillard, 1974). La verticale gravitaire jouerait ainsi un rôle central pour tous les êtres vivants au niveau de l'espace sensori-moteur et de l'espace

représenté parce que d'une part elle organise la posture par les réactions antigravitaires et que d'autre part elle constitue avec l'horizontale qui lui est nécessairement associée, les références principales de l'espace où sont situés les objets et le sujet mobile.

Dans cette logique, percevoir et contrôler son orientation sont des comportements qui s'ancrent sur une activité plus élémentaire qu'est la perception de la verticale. En 1881, Darwin souligne déjà la saillance naturelle de la verticale gravitaire lorsqu'il localise des percepteurs du stimulus gravitropique dans la racine des plantes. Chez l'homme, la graviception, ou perception de la force de gravité, est multisensorielle puisque trois informateurs-récepteurs périphériques étroitement intriqués et interdépendants fournissent des informations sur la position de notre corps référée à la direction gravitaire. Ces différents systèmes sensoriels sont profondément marqués dans leur morphologie comme dans leur organisation fonctionnelle par les contraintes que le milieu va imposer au corps et à ses segments. Il s'agit des systèmes visuels, modalité sensorielle princeps dans le rapport de l'homme à son environnement (Habib, 1989), vestibulaire, encore appelé organe de l'équilibre, et enfin somesthésique, responsable de la sensibilité somatique générale.

Malgré l'existence d'une description redondante des relations spatiales assurées par cette multiplicité d'informations sensorielles permettant à l'individu de percevoir correctement la direction gravitaire dans les situations habituelles de stimulation, l'absence de concordance entre ces informations sensorielles conduit parfois à une perception spatiale erronée. Ainsi, un individu debout estime correctement la direction verticale qu'il y ait ou non un environnement visuel. Si ce même individu est incliné en roulis dans une pièce éclairée, il jugera de la direction gravitaire avec la même précision. Mais, il n'en est pas de même si l'inclinaison corporelle de ce sujet est effectué en l'absence d'information visuelle environnementale (obscurité), puisque dans cette

situation l'estimation de la direction verticale conduit à des erreurs dépendantes de l'importance du biais postural.

Les mécanismes à l'origine de cette illusion perceptive, appelée effet Aubert-Müller, du nom des premiers chercheurs l'ayant décrite, constituent le cadre général des recherches que nous avons menées dans ce travail. Plus précisément, l'objectif de cette étude porte sur la question des relations qui peuvent exister entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité lors d'un biais postural. Etant donné l'aspect polysensoriel de la perception spatiale, il s'agit plus spécifiquement d'évaluer, pour un sujet incliné, dans quelle mesure les informations somesthésiques en contribuant à la relation entre l'espace du corps et des objets sont impliquées dans les erreurs de perception de la direction gravitaire.

La partie théorique de ce travail se divise en trois chapitres. Le premier s'intéresse aux caractéristiques structurales et fonctionnelles des systèmes sensoriels impliqués dans la perception de la direction gravitaire puisqu'il s'agit d'évaluer dans quelle mesure l'être humain constitue un système adapté à l'environnement gravitaire dans lequel il vit. Si les caractéristiques bio-mécaniques de la graviception visuelle et vestibulaire sont depuis longtemps étudiées, il n'en est pas de même pour le système somesthésique. Pourtant, « experienced pilots can fly by the seats of their pants » (Cohen, 1981) constitue un adage bien connu dans le milieu aéronautique. Cette référence à l'incapacité de pilotes expérimentés à réaliser un programme habituel de voltige aérienne après anesthésie des appuis fessiers souligne la réalité d'une graviception somesthésique efficiente. Nous verrons quels sont les éléments anatomo-fonctionnels de ce système sensoriel qui nous permettent d'envisager son implication dans la perception de la direction gravitaire.

Le deuxième chapitre est consacré aux effets d'inclinaison corporelle sur le jugement de verticalité (effet Aubert- Müller). Ce chapitre analyse les modifications physiologiques

engendrées au niveau des capteurs sensoriels lorsque l'axe corporel n'est plus aligné avec la direction gravitaire. Nous évoquerons successivement les situations de décorrélations des directions corporelle et gravitaire consécutives à des inclinaisons corporelles simples (roulis ou tangage) et complexes.

Dans un troisième chapitre, nous envisagerons quelles sont les différentes hypothèses explicatives des erreurs de perception de la direction verticale lors d'une inclinaison corporelle et leurs limites. Si aucune n'est à même de rendre compte des illusions perceptives Aubert-Müller, il ressort néanmoins de l'ensemble de ces approches théoriques que la perception de l'orientation corporelle est impliquée dans les erreurs de perception de la direction gravitaire.

Les hypothèses générales sont présentées dans un quatrième chapitre. Afin de faciliter la lecture des trois chapitres expérimentaux (chapitres 6, 7 et 8) qui réalisent le centre de la partie expérimentale de ce travail, un cinquième chapitre expose la méthodologie générale utilisée dans l'ensemble des recherches présentées. Au travers de six expériences, il s'agit de répondre à trois questions principales portant successivement sur (1) le rôle des informations somesthésiques dans les erreurs de perception visuelle de la direction verticale (effet Aubert-Müller), (2) le rôle des informations somesthésiques dans la relation entre les perceptions d'orientation corporelle et de verticalité et enfin (3) le rôle de la perception de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de la direction gravitaire.

Enfin, le neuvième chapitre expose les éléments de discussion générale qui découlent des résultats recueillis dans les différentes expériences rapportées. Il développe également certaines perspectives de recherche que ce travail suscite.

## PARTIE 1 : CADRE THEORIQUE

---

### CHAPITRE 1 : Des capteurs sensoriels au percept de verticalité

L'espace exocentré est organisé par le champ de gravité terrestre, ou attraction exercée par la masse de la Terre sur les objets se trouvant à sa surface ou dans son voisinage. Tout corps se trouvant à l'intérieur de ce champ d'accélération linéaire subit une force  $F_p$ , ou poids du corps, avec  $F_p = mg$  ( $g$  étant l'accélération de la gravité et  $m$ , la masse du corps). La direction de l'accélération gravitaire  $g$  est dirigée de haut en bas, vers le centre de la terre. C'est cette direction qui est donnée par le fil à plomb, et qui constitue la verticale physique. L'intensité de l'accélération du champ de gravité, à peu près constante sur terre, est égale à  $9.81 \text{ m.s}^{-2}$ .

Cette force est exactement compensée par la force de résistance  $F_r$ , qu'exerce en sens inverse le sol sur lequel le corps est posé, de telle façon que  $F_p - F_r = 0$ . On parle aussi de forces de réaction anti-gravitaire. Ainsi, tout sujet debout est dans une situation de dynamique «statique» puisqu'il émet des forces pour lutter contre la gravité. Lorsque le sujet se déplace dans le champ de gravité, les accélérations linéaires et/ou angulaires auxquelles il est soumis génèrent une force d'inertie qui se combine avec la force gravitaire pour donner une résultante gravito-inertielle dont l'amplitude et la direction sont fonction des paramètres cinématiques du déplacement en cause.

Si la verticale est une propriété physique absolue de l'espace terrestre, sa présence à la fois au niveau de l'espace des objets et de l'espace du corps autorise plusieurs verticales perceptives. Aussi, pour étudier la perception de la direction verticale, on ne peut se passer d'une définition claire du type de verticale mesurée. L'étude de la stabilité posturale d'un individu en

fonction des conditions environnementales (centre de gravité, activité musculaire, etc.) constitue une mesure sensori-motrice de la verticale comportementale. Encore appelée verticale physiologique, ou verticale posturale spontanée, la verticale comportementale correspond pour l'individu, soumis à la gravité, à la position de son corps consécutivement aux réactions posturales antigravitaires. L'estimation par l'individu de la direction gravitaire constitue la verticale subjective ou apparente (Gibson, 1952 ; Schöne, 1964 ; Udo de Haes, 1970). La verticale subjective peut être estimée en demandant aux sujets d'ajuster un objet (baguette) sur la direction gravitaire dans différentes modalités sensorielles, les ajustements pouvant être effectués dans le plan frontal (en roulis), dans le plan sagittal (en tangage) ou plus rarement dans les deux plans combinés. Si les ajustements peuvent être réalisés dans les modalités tactilo-kinesthésique (Bauermeister et al., 1964 ; Luyat et al., 2001) et auditive (Lackner, 1973, 1978), l'ajustement visuel d'une baguette sur la direction gravitaire (verticale visuelle subjective, VVS) est le plus couramment utilisé en recherche (Howard, 1982, 1986 ; Templeton, 1973 ; Witkin & Asch, 1948 ). L'estimation de la verticale subjective peut ne pas se limiter à ajuster un objet dans une modalité perceptive particulière mais concerner le corps entier, les sujets devant alors se repositionner sur la direction gravitaire à partir d'une inclinaison corporelle initiale (Body Adjustment Test ; Witkin, 1949; autoajustement). On parle alors de verticale posturale subjective.

En conditions normales, les verticales comportementale et subjective (tactile, visuelle ou posturale) coïncident. Cependant, les mesures des verticales subjectives ne sont pas équivalentes selon qu'elles concernent le corps ou un objet à ajuster. D'une part, l'ajustement d'un objet à la verticale est un jugement spatial effectué dans l'espace exocentré concernant un objet extérieur au sujet alors que le même ajustement réalisé par auto-ajustement de son propre corps relèverait plutôt d'un jugement semi-exocentré, la nature de la cible à ajuster étant ici l'axe Z. D'autre part,

il n'y a pas de modifications des stimulations au niveau des capteurs sensoriels lorsque l'ajustement concerne un objet, alors que le repositionnement corporel sur la direction gravitaire engendre des variations des informations sensorielles en fonction de la position du corps dans l'espace (Young, 1984). En effet, les trois systèmes perceptifs, visuel, vestibulaire et somesthésique, dont s'est doté l'homme au cours de son développement phylogénétique, portent la marque des contraintes spatiales de l'environnement et lui fournissent de façon non spécifique et continue des informations sur son orientation référée à la direction de la gravité. Dans la première partie de ce chapitre, nous allons nous intéresser à ces capteurs, dans le but de déterminer en quoi ils sont l'expression de l'environnement gravitaire dans lequel ils fonctionnent, avant d'envisager comment sont traitées ces informations gravitaires pour aboutir au percept de verticalité.

### **1-1 Les systèmes sensoriels impliqués dans la perception de la force gravitaire**

Parce qu'il est communément considéré comme un capteur gravito-inertiel complet, du fait notamment du «fil à plomb» utriculaire (Droulez, 1986), nous débuterons ce chapitre par l'organe vestibulaire, avant de nous intéresser aux systèmes visuel puis somesthésique.

#### 1-1-1 Le système vestibulaire ou labyrinthe

Flourens, en 1824, fut sans doute l'un des premiers à reconnaître sa fonction d'équilibration à cet organe sensoriel caché dans la masse osseuse du rocher. Ce système, fonctionnel dès la naissance chez les êtres humains, est présent chez les êtres les plus primitifs (Gibson, 1966), comme en témoigne l'apparition, très précoce, dans le monde animal de statolithes stabilisateurs de la position du corps par rapport aux forces d'attraction gravitaire.

Le système vestibulaire est un système pair, constitué d'un labyrinthe (otolithes et canaux semi-circulaires) de chaque côté du plan médian corporel au sein de l'oreille interne. Chaque labyrinthe comprend deux types de récepteurs spécialisés dans l'équilibration, les canaux semi-circulaires et les otolithes (Buser & Imbert, 1982). Le système canaliculaire est constitué de trois canaux : un canal horizontal ou externe, un canal antéro-vertical ou frontal et un canal postéro-vertical ou sagittal. Le système otolithique est composé de deux cavités, l'utricule et le saccule. Lorsque l'homme est en position érigée, la macula sacculaire est orientée verticalement, alors que la macula utriculaire se situe approximativement dans un plan horizontal, en fait incliné de 30 degrés en arrière (Buser & Imbert, 1982 ; Young, 1984).

L'ensemble des structures labyrinthique constitue une entité anatomo-fonctionnelle très nette puisque toutes les cavités communiquent entre elles et sont remplies du même liquide extracellulaire, l'endolymphe, dans lequel baignent des cellules sensorielles ciliées. Les cils des cellules sensorielles s'enfoncent dans une membrane gélatineuse. Au niveau otolithique, cette membrane supporte des cristaux de calcites, ou statoconies, plus denses que l'endolymphe. D'un point de vue général, les forces gravito-inertielles consécutives à toutes accélérations angulaires et/ou linéaires du sujet constituent le stimulus efficace pour ce système sensoriel. La détection des mouvements d'accélération de la tête est effectuée grâce au déplacement relatif d'un élément du capteur (endolymphe pour les canaux et statoconies pour les otolithes) provoquant une inclinaison des cils des cellules sensorielles. Ces propriétés permettent un codage des accélérations angulaires dans les trois plans de l'espace par le système canaliculaire et des accélérations linéaires le long des trois axes par le système otolithique (Buser & Imbert, 1982 ; Lacour, 1981). Si l'appareil vestibulaire apparaît dans son ensemble comme un capteur gravito-

inertiel complet, les propriétés du système otolithique suggère qu'il constitue le capteur privilégié pour le codage de l'accélération linéaire gravitaire.

*1-1-1-1 Les otolithes permettent «l'orientation statique par rapport à la verticale»  
(Young, 1984)*

A/ Données anatomo-physiologiques

Constitué principalement de deux types de cellules sensorielles, les cellules phasiques et les cellules toniques, le système otolithique exerce une double fonction d'accéléromètre linéaire et d'inclinomètre. Alors que les cellules phasiques sont spécifiquement sensibles aux accélérations linéaires de la tête ainsi qu'aux changements d'accélération (jerk ; Benson, 1990) dans les trois plans de l'espace, les cellules toniques, capables de conserver leur sensibilité à l'arrêt par leur activité permanente de repos en l'absence de toute stimulation (Darlot, 1987), font des otolithes des récepteurs d'accélération linéaire constante s'exerçant même en condition statique, comme c'est le cas de l'accélération gravitaire. Cette dernière propriété permet aux otolithes le codage des positions de la tête dans l'espace. Le seuil de sensibilité otolithique mesuré chez l'homme par des épreuves perceptives (Meiry, 1966 ; Melvill-Jones & Young, 1978) est d'environ 0.005 g soit  $5.10^{-2} \text{ m.s}^{-2}$  (soit moins de 1% de l'accélération gravitaire). Young (1984) précise que les otolithes sont capables de détecter une inclinaison de la tête en roulis ou en tangage à partir de 1.5 degrés.

Par ailleurs, il faut noter que la disposition géométrique des plans utriculaire et sacculaire permet une détection des accélérations linéaires dans toutes les directions de l'espace bien qu'il ne soit pas possible d'assigner à chacune des membranes otolithiques une direction spécifique de détection. En effet, chaque membrane otolithique est séparée en deux zones, de surface approximativement égale, par une petite ligne inclinée, ou striola, chaque zone étant caractérisée

par des vecteurs de polarisation orientés en sens contraire. Ces directions de polarisation sont déterminées par la morphologie des cellules sensorielles. Ces cellules présentent en leur pôle apical un faisceau de cils de taille croissante, appelés stéréocils, dominé par un cil plus long et plus mobile, ou kinocil. L'orientation du faisceau, du cil le plus petit au plus grand, détermine la polarisation morphologique de la cellule et la directionnalité de sa réponse physiologique (figure 2). L'organisation anatomo-fonctionnelle des otolithes permet ainsi une sensibilité globale multidirectionnelle (Fernandez & Goldberg, 1976).

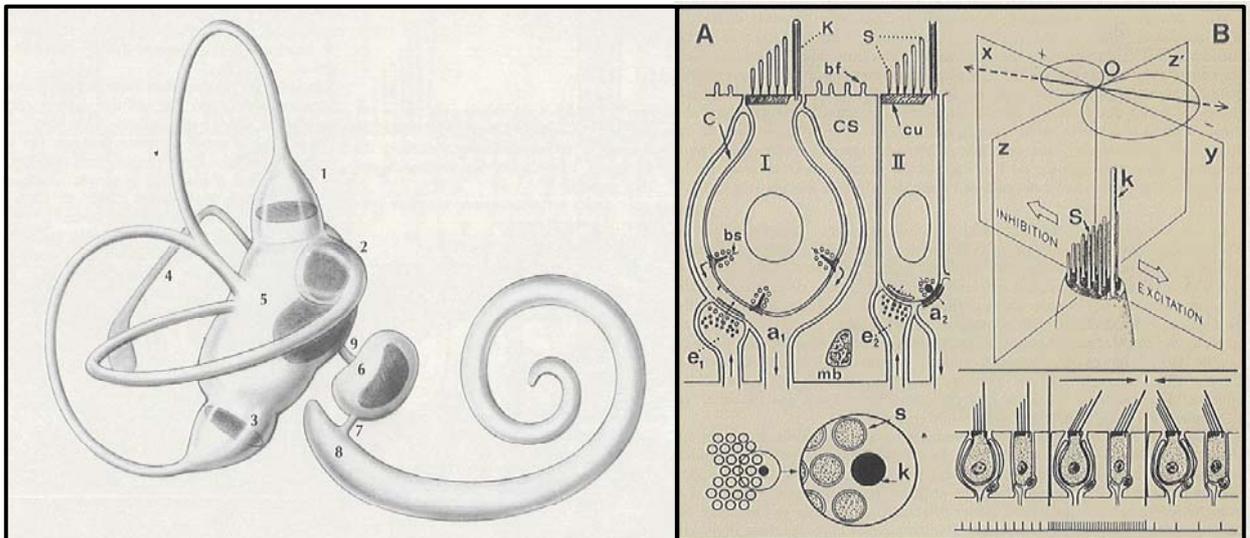


Figure 2 : A gauche : Vue d'ensemble du système vestibulaire ; 1 : canal antéro-vertical, 2 : canal externe, 3 : canal postéro-vertical, 4 : canal et sac endolymphatiques, 5 : utricule, 6 : saccule, 9 canal endolymphatique.

A droite : A : En haut : détails de la couche des cellules réceptrices ciliées toniques (I) et phasiques (II). S : stéréocils, K : kinocil. En bas : vue supérieure d'une cellule réceptrice. B : Vue spatiale d'une cellule réceptrice. En haut : L'excitation (inclinaison des cils vers le kinocil) et l'inhibition (inclinaison des cils à l'opposé du kinocil) s'effectuent dans un plan  $x$  o  $y$ . En bas : résumé des modalités de décharge des récepteurs selon la position des cils dans le plan  $x$  o  $y$  (décharge de repos, accélération excitatrice au centre, inhibition relative à droite). D'après Buser et Imbert (1982).

Il est maintenant bien admis que c'est le déplacement tangentiel de la membrane otolithique, parallèlement à l'épithélium sensoriel, qui en provoquant un cisaillement des cils des cellules sensorielles, est détecté par l'utricule et le saccule, et non les forces de compression dont l'action s'exerce le long des axes céphalo-caudal pour l'utricule et interaural pour le saccule (De

Vries, 1950 ; Droulez, 1986 ; Fernandez & Goldberg, 1976). Quant aux forces de cisaillement, les composantes longitudinales et transversales agissent respectivement sur l'utricule le long des axes naso-occipital et interaural et sur la saccule le long des axes céphalo-caudal et naso-occipital. Les études chez l'animal ont montré que la réponse otolithique aux différentes stimulations peut être décrite par des fonctions sinusoïdales (Fernandez & Goldberg, 1976 ; Hudspeth, 1983 ; Trincker, 1962). Si l'on considère d'une part la réponse globale de chaque paire maculaire (utricule et saccule) et d'autre part leur disposition anatomique respective telle qu'elle a été précédemment décrite (cf. p15), on peut décomposer les forces de cisaillement et de compression s'exerçant sur chacune des unités maculaires ainsi considérées, ce qui permet de calculer les forces que subissent les unités utriculaire et sacculaire en les multipliant respectivement par la constante gravitationnelle ( $g$ ) et la masse des statoconies (figure 3). Citek et Ebenholtz (1995) ont proposé un modèle de calcul des composantes de compression et de cisaillement du vecteur gravitaire agissant idéalement sur chaque unité maculaire selon l'angle d'inclinaison de la tête en roulis ( $\alpha$ ) et en tangage ( $\beta$ ).

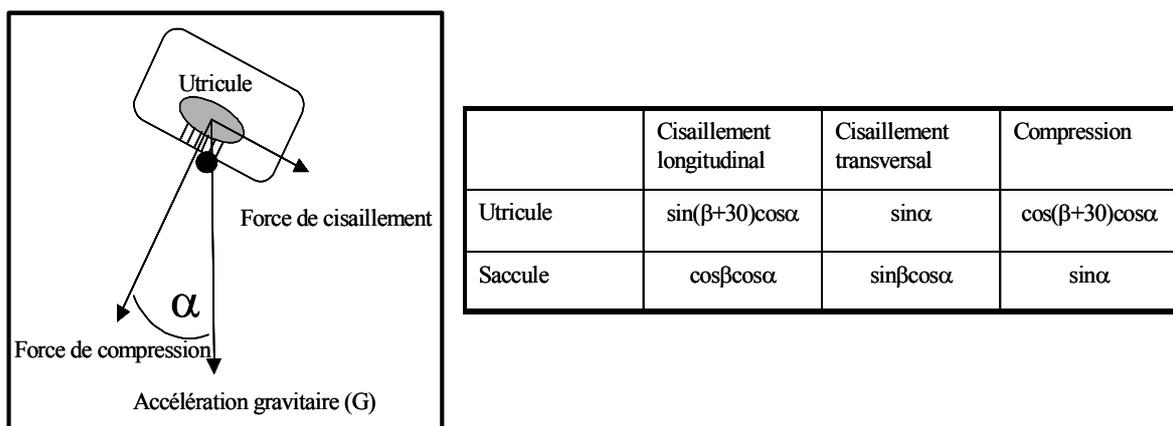


Figure 3 : A gauche, représentation des forces de cisaillement et de compression agissant sur l'unité utriculaire pour une inclinaison en roulis ( $\alpha$ ). A droite, formules de calcul des forces de cisaillement et de compression selon les axes d'application en fonction des angles d'inclinaison en roulis ( $\alpha$ ) et en tangage ( $\beta$ ) pour les macules utriculaire et sacculaire. D'après Citek et Ebenholtz (1995).

## B/ Données comportementales

Le syndrome vestibulaire, quelle que soit par ailleurs son origine (canaliculaire ou otolithique) et son étiologie, se définit schématiquement par une association de trois éléments : (i) une symptomatologie subjective centrée sur le vertige, (ii) un ensemble de signes cliniques associant nystagmus et troubles de l'équilibre statique et/ou dynamique, et enfin (iii) des altérations aux épreuves vestibulaires instrumentales de référence (épreuves rotatoire, calorique et galvanique). Un certain nombre de données expérimentales s'ajoute à l'observation de ces symptômes puisque les études réalisées en l'absence d'indice visuel d'environnement chez des sujets déficients labyrinthiques bilatéraux ou unilatéraux ont mis en évidence des troubles spatiaux égo et exocentrés.

Les propriétés de graviception du système otolithique interviendraient donc chez l'homme particulièrement dans la stabilisation posturale et de façon générale dans la perception de l'espace exocentré en maintenant une indication précise de l'orientation céphalique par rapport à la verticale, et ceci quelle que soit la nature de la stimulation visuelle (Money & Scott, 1962 ; Nashner, 1970). Indépendamment de la question des limites anatomo-fonctionnelles du capteur otolithique, soulignons que pour les tenants de l'approche écologique la force de gravité, disponible per se aux organes otolithiques pour un sujet statique, ne l'est plus dès lors que l'organisme se déplace. Dans cette conception de l'orientation spatiale, la gravité n'est en effet pas perçue en tant qu'invariant gravitaire puisque le sujet ne s'oriente que par le biais de balancements posturaux nécessaires au maintien de son équilibre postural (Ricchio & Stoffregen, 1990 ; Stoffregen & Ricchio, 1988). Parce que le sujet est appelé à se déplacer fréquemment et parce que les changements de direction de la force gravito-inertielle sont caractéristiques du mouvement, la fonction des vestibules ne serait pas la détection de la force gravitaire, ou gravito-

inertielle, mais la détection des évènements cinématiques (variations d'accélération) consécutifs aux déplacements. Dans cette logique, le corps fonctionnerait en situation écologique comme un pendule inversé, sans cesse soumis à des oscillations et en état perpétuel d'équilibre instable, ce qui implique que pour se sentir droit, le sujet doit être aligné sur le vecteur de force gravito-inertiel et non sur l'invariant gravitaire. En conséquence, le corollaire à ce postulat est que l'orientation spatiale ne dépend pas des capacités de graviception du système otolithique. Ces considérations théoriques posées, il nous faut également prendre en compte certaines données de la littérature qui tempèrent l'idée que le système otolithique constitue un capteur parfait de gravité.

#### *1-1-1-2 Le système otolithique n'est pas un capteur parfait de gravité*

##### A/ Données anatomo-fonctionnelles

L'information vestibulaire est une information «absolue» dans le sens où le système détecte l'accélération physiquement. Le système otolithique traite, en effet, la résultante des forces en présence mais par suite de l'équivalence inertie-gravité à son niveau (Einstein, 1945), il ne les décompose pas, ce qui peut donner lieu à certaines ambiguïtés à l'origine d'illusions perceptives (figure 4). Concrètement, le système otolithique n'a pas les moyens isolément de dissocier un mouvement réel de la tête en translation, d'une accélération gravitationnelle (Barlow, 1964 ; Mayne, 1974 ; Young, 1984). Bien évidemment, en situation réelle, l'ambiguïté otolithique est résolue par la prise en compte des autres informations sensorielles. Ainsi, par exemple, lors d'une inclinaison céphalique, le corps restant droit, des informations nucales proprioceptives de position et des signaux canaliculaires d'accélération angulaire produits par la rotation se rajoutent à la stimulation otolithique pour indiquer au sujet qu'il s'agit d'une inclinaison céphalique et non d'une translation.

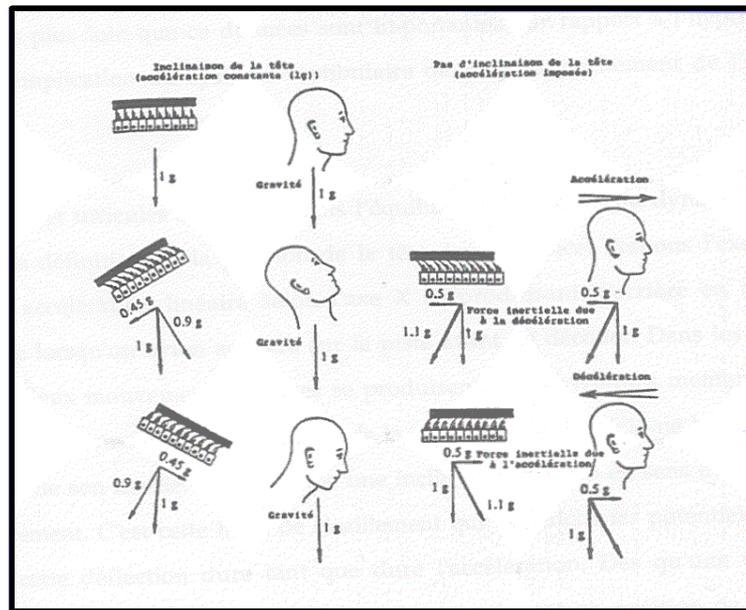


Figure 4 : Comparaison des stimulations otolithiques générées par des inclinaisons céphaliques en tangage et des accélérations linéaires (décélérations) selon l'axe X. D'après Darlot (1987).

Il existerait un autre problème fonctionnel otolithique puisque certains auteurs, à partir d'études comportementales confirmées par certaines données physiologiques, affirment qu'il existe une baisse de sensibilité otolithique avec l'inclinaison corporelle (Lechner-Steinleitner, 1978 ; Schöne, 1964 ; Udo de Haes, 1970 ; Zoccolotti et al., 1992). Une des explications proposées s'appuie sur la disposition anatomique des macules otolithiques. Etant donnée leur position verticale lorsque la tête est droite, les saccules sont pleinement stimulés par l'accélération gravitaire en l'absence de mouvement de l'individu alors que les utricules sont au repos (Buser & Imbert, 1982). Lorsque la tête est inclinée, ce sont les utricules qui doivent effectuer ce codage. La substitution de rôle entre saccule et utricule, chacune des structures étant moins efficiente que dans sa fonction habituelle, engendrerait un dysfonctionnement otolithique que nous développerons dans le chapitre 2 de ce travail.

## B/ Données comportementales

Le fait que des sujets atteints de déficience vestibulaire complète puissent vivre longtemps sans prendre conscience de leur pathologie, tempère là encore les considérations classiques qui font du vestibule l'organe de l'équilibre de référence (Benson, 1990). Un certain nombre d'études renforcent cette constatation, même si les données s'appuyant sur la pathologie vestibulaire sont difficiles à interpréter car il n'existe pas toujours de contrôle strict concernant l'étiologie des troubles, leur date d'apparition et leur prise en charge (Anastasopoulos et al., 1997 ; Bisdorff et al., 1996 ; Bronstein, 1999 ; Clark & Graybiel, 1963 ; Pearson & Hauty, 1959 ; Solley, 1956). Ainsi, il n'existe pas de différence significative dans la précision des ajustements du corps à la verticale entre les patients vestibulolésés et les sujets sains (Böhmer & Rickenmann, 1995 ; Bronstein, 1999; Dai et al., 1989 ; Friedman, 1970, 1971). Cependant, ces patients présentent un certain nombre de troubles du contrôle de la posture, tels qu'une instabilité posturale (Anastasopoulos et al., 1997 ; Bisdorff et al., 1996 ), des seuils de détection des oscillations corporelles dix fois plus élevés comparativement à ceux décrits chez les sujets sains (Walsch, 1961). Il a également été observé une variabilité intra-individuelle supérieures chez les sujets vestibulolésés dans la perception de la position verticale témoignant d'une augmentation du cône d'acceptation de la verticale posturale chez ces patients (Bronstein, 1999).

Concernant la capacité des déficients labyrinthiques à juger de leur orientation corporelle lors d'un biais postural, les résultats sont encore moins univoques, non seulement parce que les données de la littérature sont hétérogènes pour les sujets normaux, mais aussi parce que les conditions expérimentales utilisées par les auteurs sont très différentes. Ainsi, pour une orientation posturale en tangage arrière de 45 degrés, les estimations de l'orientation corporelle sont identiques entre les déficients labyrinthiques et les sujets sains (Ito & Gresty, 1997) alors

qu'une inclinaison de 45 degrés par inclinaison statique en roulis ou une exposition en centrifugeuse reconstituant une même inclinaison de 45 degrés par rapport à la force gravito-inertielle provoquent un fort décalage entre les réponses de ces deux populations (Kaufman et al., 2001).

Les effets des stimulations linéaires sur l'organe vestibulaire restent encore mal compris. Les appareils maculaires statiques, détecteurs de l'invariance gravitaire, permettent de renseigner le sujet sur son orientation céphalique relativement au champ gravitationnel en association avec les informations des autres canaux sensoriels. D'une part, la vision contribue largement à la perception spatiale en permettant à l'homme non seulement de percevoir les positions, les tailles, la forme, les mouvements, les textures des objets, mais aussi d'organiser sa posture. D'autre part, certaines expérimentations suggèrent l'implication d'autres gravicepteurs dans la perception et le contrôle de l'orientation spatiale. Les différentes expérimentations conduites en centrifugation sur la perception de l'horizon postural subjectif démontrent qu'il existe chez l'homme des récepteurs graviceptifs au niveau du tronc, impliquant plus précisément les organes rénaux et le système vasculaire (Mittelstaedt, 1992, 1999 ; Mittelstaedt & Fricke, 1988 ; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1996). Les expériences en situation d'immersion montrent des performances d'orientation posturale médiocres puisque les sujets ne s'orientent plus par rapport à la verticale mais s'inclinent en avant de 10 degrés environ (Brown, 1961 ; Massion et al., 1995 ; Nelson, 1968). Cette inclinaison posturale pourrait s'expliquer par l'atténuation des informations gravitaires somesthésiques, ce qui constituerait pour Stoffregen et Riccio (1988) une preuve de l'incapacité des capteurs otolithiques à coder correctement l'accélération gravitaire. Nous aborderons successivement les éléments de graviception du système visuel puis du système somesthésique.

### 1-1-2 Le système visuel

La vision étant le système sensoriel par lequel le stimulus est appréhendé, certaines caractéristiques de ce système pourraient avoir des conséquences directes sur le jugement de verticalité. Il n'est cependant pas question de proposer une description détaillée de la fonction visuelle, mais de rappeler brièvement quelques propriétés fondamentales de graviception de ce système.

#### *1-1-2-1 Données anatomo-fonctionnelles*

Le premier élément déterminant pour la fonction visuelle, concerne la localisation rétinienne du stimulus visuel, puisque seule la zone centrale de la rétine possède une bonne définition. Cette définition se détériorant avec le degré d'excentricité rétinienne, les mouvements oculaires permettent d'augmenter le champ visuel de définition optimale. Le deuxième élément se situe au niveau des traitements visuels, puisqu'ils sont directement liés aux propriétés du stimulus. En effet, des récepteurs rétiniens au cortex visuel et au-delà, les voies neuronales engagées par le stimulus visuel sont sélectivement sensibles par rapport à trois dimensions spatiales, à savoir, la localisation, l'orientation et le mouvement (Olzak & Thomas, 1986). Enfin, l'information visuelle peut-être le complément des informations vestibulaires, certains centres visuels recevant des informations des autres systèmes sensoriels.

Il ressort de ce résumé très succinct de la fonction visuelle, deux éléments importants. Le premier est une individualisation anatomo-fonctionnelle de deux systèmes visuels au sein de la fonction visuelle (Schneider, 1969 ; Trevarthen, 1968). Un premier système périphérique serait impliqué dans la localisation des objets ainsi que dans le contrôle de la posture et de l'orientation spatiale des individus. Le second, central (jusqu'à 15 degrés d'excentricité rétinienne), serait spécialisé dans l'identification des objets ainsi que dans la détection de formes stationnaires ou

animées d'un mouvement lent. Le deuxième élément concerne l'existence d'une complémentarité fonctionnelle entre le système visuel central et le «propriocepteur visuel» constitué par la rétine périphérique (Paillard & Amblard, 1985), permettant de renseigner l'individu sur son orientation et son mouvement propre, en complément ou en concurrence du système vestibulaire. Dans le cadre de ce travail, les informations visuelles contextuelles étant absentes, seules seront abordées les caractéristiques anatomo-fonctionnelles du système visuel contribuant à la perception visuelle de la verticale.

#### *1-1-2-1 Eléments de graviception visuelle*

##### A/ Sélectivité orientationnelle des cellules visuelles corticales

Un certain nombre d'études, portant sur l'estimation visuelle de l'orientation d'une baguette dans le plan frontal, ont mis en évidence une estimation plus précise des directions verticale et horizontale (effet de l'oblique, Appelle, 1972) ainsi que l'attraction des inclinaisons obliques vers les normes verticale et horizontale (effet de normalisation, Howard, 1982). Si l'origine de ces effets demeure encore mal comprise (Essock, 1980 ; Gentaz & Ballaz, 2000), les recherches effectuées dans ce domaine mettent en exergue des propriétés de graviception du système visuel.

Dés les premiers traitements de l'image, le système nerveux central décompose les diverses propriétés du monde visuel en un certain nombre de caractéristiques primaires pour aboutir « au codage de l'image oculaire en une représentation neurale réduite » (Imbert, 1988, p:11). Ces éléments primaires seront ultérieurement combinés pour inférer des propriétés plus complexes de forme, taille, position, orientation, etc.

C'est en implantant des micro-électrodes directement dans le cortex visuel primaire afin d'enregistrer les potentiels d'action cellulaires, qu'Hubel et Wiesel (1962) ont mis en évidence

dans cette région, l'existence de groupements cellulaires en colonne caractérisés par une sélectivité orientationnelle. Plus précisément, ils distinguent trois types de cellules spécialisées qui, comme nous allons le voir, répondent à des caractéristiques spatiales bien définies du stimulus présentés (Vital Duran, 1986). Les cellules simples (aire striée primaire ou aire 17) répondent uniquement à une position et à une direction privilégiées d'une raie lumineuse sur fond sombre, ou d'une raie sombre sur fond clair, ou encore à l'orientation de la ligne de séparation entre un champ clair et un champ sombre (Olzak & Thomas, 1986). Les cellules complexes (aire striée secondaire ou aire 18) répondent à une direction spécifique de la ligne sans critère de position dans le champ oculocentrique. Il est intéressant de noter que si une rotation de la ligne supprime la réponse cellulaire, toute translation la conserve. Il existe enfin des cellules dites hypercomplexes (aire 19) qui possèdent, comme les cellules simples, des propriétés de spécificité positionnelle et directionnelle. Cependant, à la différence de ces dernières, ces propriétés s'exercent sur des lignes limitées à une de leur extrémité, ce qui en fait des cellules détectrices d'angles. L'orientation pertinente pour les cellules du cortex variant d'une cellule à l'autre, la sélectivité orientationnelle permet un recouvrement de l'ensemble des orientations. Cependant, il existe une sur-représentation quantitative des orientations verticale et horizontale par rapport à l'ensemble des autres orientations possibles (Banks & Stolartz, 1975 ; Chen & Levi, 1986 ; Furmanski & Engel, 2000 ; Pettigrew et al., 1968). De surcroît, les cellules orientées verticalement et horizontalement possèderaient une meilleure sensibilité dans la détection de l'orientation de ces deux directions, ce qui rendrait compte de l'effet de normalisation (Dick & Hochstein, 1989 ; Howard, 1982).

Ainsi, en terme d'adaptation du système à l'environnement, l'organisation orientationnelle des cellules visuelles traduit à un niveau très périphérique la marque des

contraintes de l'environnement gravitaire dans les processus visuels. La sélectivité orientationnelle des cellules corticales faciliterait donc l'orientation d'un stimulus sur la rétine, c'est à dire l'ajustement d'une baguette perçue visuellement sur le système de coordonnées externes défini par la direction de la gravité. Cependant, juger de la verticalité d'un objet ne dépend pas simplement de cette composante oculocentrique. Comme nous allons le voir, les interactions visuo-vestibulaires jouent un rôle fondamental pour rendre notre monde perceptif relativement indépendant de nos changements de position en permettant une perception efficiente de la direction gravitaire lors d'une inclinaison du sujet, par le maintien de l'orientation verticale des cellules visuelles impliquées dans la sélectivité orientationnelle.

#### B/ La contre cyclotorsion oculaire

Une caractéristique du capteur visuel est d'être animé d'un certain nombre de mouvements réflexes ou volontaires, répondant à des stimulations visuelles mais également vestibulaires, et susceptibles d'influencer le codage et donc la perception de l'orientation d'un stimulus visuel. Dans le cadre de la compréhension des processus impliqués dans le jugement de verticalité, la contre cyclotorsion oculaire constitue un exemple de la prégnance de la référence gravitaire dans les processus visuels.

Ce réflexe vestibulo-oculaire, déclenché par une inclinaison en roulis de la tête uniquement ou de l'ensemble du corps, est responsable de rotations en roulis de l'œil dans son orbite (Day & Wade, 1969 ; Ebenholtz, 1970 ; Howard, 1982). Il est susceptible de modifier l'orientation du système de coordonnées rétinienne et par voie de conséquence la perception du stimulus dans l'environnement gravitaire (Paillard, 1971, 1974, 1987). Si on reproduit sur la rétine un système de coordonnées (x, y, z), analogue à celui illustré par la figure 1 (cf. p.8), l'axe vertical de ce système (axe Z) et l'axe vertical de l'œil, appelé méridien rétinien, sont superposés

pour un sujet vertical, tête droite. Lors d'une inclinaison posturale, la contre cyclotorsion oculaire constitue un moyen de maintenir l'orientation de ce méridien la plus verticale et la plus constante possible (figure 5).

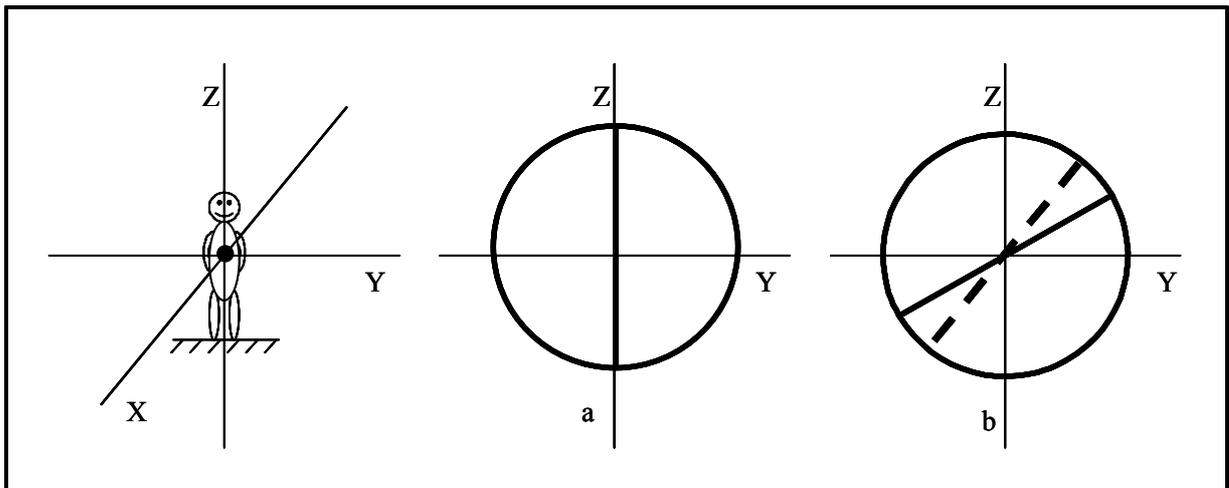


Figure 5 : Représentation schématique des mouvements compensatoires lors d'une inclinaison corporelle en roulis d'un œil et de son méridien rétinien (vue de face) dans le référentiel gravitaire (x,y,z). En a, l'œil est droit, le méridien rétinien (trait gras) est vertical. En b, il a subi une rotation de 60 degrés sur la gauche. Le trait en pointillés indique la position réelle du méridien rétinien, le trait plein celle qui existerait en l'absence de la contrecyclotorsion.

Ainsi, une personne inclinée sur la gauche en roulis subit une rotation simultanée des yeux vers la droite déclenchée par l'information provenant des récepteurs vestibulaires. Cette réponse oculaire compensatoire semble être contrôlée par des récepteurs vestibulaires non adaptatifs car son amplitude demeure stable dans le temps. Chez certains animaux, ce réflexe a une signification fonctionnelle importante puisqu'il compense entièrement l'inclinaison céphalique. Cependant, chez l'homme, l'amplitude de ce mouvement correspond globalement à 10 % de la valeur de l'inclinaison corporelle, et le plafond de fonctionnement est atteint dès 60 degrés d'inclinaison corporelle (Bischof, 1974). Aussi, Howard (1982) suggère que la contrecyclotorsion chez l'homme constitue un réflexe vestigial pour juger correctement la verticalité

lors de biais posturaux, mais qui s'appuierait pour les inclinaisons importantes sur d'autres éléments, parmi lesquels se trouvent les informations somesthésiques.

### 1-1-3 Le système somesthésique, capteur multiforme de gravité ?

Le système somesthésique (du grec soma = corps et sthésie = sensibilité) recouvre un ensemble de structures réceptrices responsables de la sensibilité somatique générale, c'est à dire une vingtaine de capteurs différents par leurs caractéristiques anatomo-fonctionnelles et répartis sur la totalité du corps humain (Buser & Imbert, 1982 ; Craig & Rollman, 1999 ; Darian-Smith, 1984). Il recouvre classiquement trois catégories de «sensations» (Sherrington, 1906) : (1) celles des récepteurs cutanées ou extéroception recouvrant la sensibilité tactile, la sensibilité thermique et la sensibilité à la douleur ou nociceptive, (2) celles de l'appareil locomoteur ou proprioception correspondant à la sensibilité profonde musculo-articulaire, soit la kinesthésie pour les mouvements, les statesthésies pour la posture et les baresthésies pour le froid (3) et celles des sensations viscérales ou intéroception. Par ailleurs, Benson (1990) distingue parmi les récepteurs somesthésiques, les récepteurs somato-perceptifs pour les forces agissant sur la peau, y compris la perception cutanée des accélérations, et les récepteurs proprioceptifs pour les informations musculaires et ostéo-articulaires. A l'exclusion des sensibilités thermiques et nociceptives, nous nous intéresserons, dans la partie suivante, à ces trois catégories de sensations que sont l'extéroception, la proprioception et l'intéroception.

#### *1-1-3-1 Extéroception*

Les récepteurs responsables de l'extéroception se trouvent localisés essentiellement dans les couches profondes de la peau (derme et tissu sous-cutané), même si quelques-uns d'entre eux peuvent être localisés dans l'épiderme. La classification de la sensibilité mécanoréceptrice cutanée prend en compte un certain nombre de facteurs tels que la nature du tissu innervé (zone

glabre ou zone pileuse), la structure du récepteur terminal et de la fibre afférente ainsi que la nature de l'information relayée par la fibre nerveuse vers le système nerveux central.

On peut ainsi décrire des récepteurs de contact à cellules phasiques, la sensation de contact initialement générée par le contact entre l'objet et la peau s'estompant très rapidement si l'objet reste en place, et des récepteurs de pression à cellules toniques codant la durée et l'intensité de la stimulation. Pour ce type de récepteurs, la décharge dure aussi longtemps que la pression demeure même si la fréquence des potentiels d'action diminue lentement au cours du temps pour une pression constante (phénomène d'adaptation). Enfin les récepteurs de vibrations, sensibles à l'amplitude et à la fréquence de la vibration, ne sont que des récepteurs particuliers de pression. Cette diversité de récepteurs offre donc à la mécanoréception cutanée la possibilité de traduire l'effet de forces stables ou fluctuantes agissant sur la peau et par-là même la possibilité de fournir des indices d'orientation du corps, notamment grâce aux forces de réaction antigravitaires exercées par les surfaces de support (Benson, 1990). Dans cette logique, il est utile de préciser que le niveau minimum de sensibilité à l'application d'une pression (i.e., réaction objectivement mesurable d'un système sensoriel à l'application d'un stimulus ; Buser & Imbert, 1982) ainsi que le seuil de discrimination spatiale de stimuli tactiles, sont fonction de la zone corporelle stimulée. D'après Darian-Smith (1984), les zones de meilleure sensibilité à la pression se superposent aux zones de plus grande discrimination tactile. Elles sont localisées au niveau de la face, de la paume des mains et de la plante des pieds. La sensibilité cutanée à la pression varie entre 10 et 400 mg (technique du filament de nylon) ; Par exemple, au niveau du dos, elle est de 200 mg (Weinstein, 1968).

### *1-1-3-2 Proprioception*

Le système proprioceptif, responsable de la sensibilité profonde de l'appareil locomoteur, fournit des informations nécessaires au contrôle postural. Il est composé de mécanorécepteurs sensibles aux variations de longueurs et de tensions musculaires (fuseaux neuromusculaires et organe tendineux de Golgi) et de mécanorécepteurs connus pour coder les informations de positions et de mouvements articulaires (Corpuscules de Ruffini, de Paccini, de Golgi et les terminaisons libres). Toutefois, ces derniers ne répondent aux stimulations que dans une certaine limite qui correspond aux positions articulaires extrêmes, on parle d'angles d'activation (Buser & Imbert, 1982).

Parmi l'ensemble des propriocepteurs, il est important de préciser le rôle des fuseaux relayant les informations dynamiques d'étirement musculaire. En effet, en association avec les organes tendineux de Golgi, ils sont sensibles aux indices de charge et paraissent de ce fait les plus spécialisés dans les informations d'orientation statique du corps et de ses déplacements (Dietz et al., 1992). Ces récepteurs conditionneraient la mise en route des réflexes spinaux nécessaires à l'équilibre à condition d'être « en charge », c'est à dire quand le sujet est soumis à un champ de forces, tel que le champ gravitaire lorsqu'il est debout ou lorsqu'une forte pression est exercée sous ses pieds en situation d'immersion ou d'impesanteur (Dietz, 1998). Enfin, d'un point de vue fonctionnel, le système proprioceptif musculaire assure par le jeu de paires de muscles antagonistes (insertions anatomiques, distribution sur les leviers osseux) des rotations articulaires autour de trois axes perpendiculaires, propriété remarquable au regard de la représentation euclidienne tridimensionnelle de l'espace.

### *1-1-3-3 Intéroception*

Si plusieurs travaux ont montré que certains organes intéroceptifs constituent des gravicepteurs, cette idée est basée sur la constatation banale que tous les organes ont un poids. En conséquence, l'accélération gravitaire stimulerait de façon directe les viscères. Dans ce sens, il a été proposé que la disparition de la position verticale spontanée en situation d'apesanteur résulte de l'absence de poids corporel (Massion et al., 1997). Par ailleurs, cette stimulation pourrait être d'autant plus importante que l'innervation sensitive des viscères est amplifiée par certaines dispositions anatomiques remarquables (grande extension des terminaisons des neurones viscéraux afférents, présence d'une innervation intrinsèque extrêmement développée). Ces éléments laissent donc supposer que l'intéroception constitue un système informatif sophistiqué et capable de régulations. Un certain nombre de travaux ont montré que l'accélération gravitaire agissait sur la fonction pulmonaire (Campbell et al., 1970 ; Glaister, 1977), sur les mouvements des viscères abdominaux (Bramble & Jenkins, 1993 ; Mittelstaedt, 1996), la distribution régionale du flux sanguin (Vailt et al., 2002), la pression intraoculaire (Kothe, 1994) ainsi que la pression intracrânienne (Keil et al., 1992 ; Vailt et al., 2002). Nous avons choisi de détailler plus particulièrement les recherches portant sur les systèmes abdominal et vasculaire qui apportent des éléments de réponse pertinents à la question de l'existence d'une «graviception intéroceptive».

Considérons d'abord le cas de la cavité abdominale et de son contenu viscéral. Anatomiquement, la cavité abdominale peut être divisée en deux compartiments reliés entre eux et aux viscères thoraciques par des ligaments. Le premier compartiment est constitué des organes suspendus au diaphragme (foie, rate) et le second des organes solidaires du mur postérieur abdominal par le mésentère (estomac, duodénum, pancréas, reins, intestins). Si l'on regarde le premier compartiment d'un point de vue biomécanique, la masse hépatique agit comme un poids

sur le diaphragme, le péricarde et les différents ligaments qui assurent sa fixation. Des études ayant montré une forte distribution de mécanorécepteurs dans l'ensemble des zones d'attache du foie, le système hépatique ainsi constitué semble à même de pouvoir coder la direction de l'accélération gravitaire. Par ailleurs, cette information gravitaire apparaît modulable par la position (allongé, debout) ou les mouvements du sujet puisque ces éléments modifient l'équilibre biomécanique du système hépatique, de l'ensemble des viscères mésentériques (Froese & Bryan, 1974) ainsi que de la cavité pulmonaire. Pour cette dernière, il apparaît en effet que les mouvements respiratoires et les gradients de pressions intra pulmonaires sont affectés par le jeu des attaches ligamentaires (Agostini, 1977 ; Froese & Bryan, 1974 ; West et al., 1997). Enfin, d'un point de vue bio dynamique, il a été établi que l'ensemble du tractus viscéral abdominal se comportait comme un fil à plomb en se déformant avec les variations d'accélération linéaire, l'amplitude de ces déformations dépendant notamment de la position du sujet, de son poids, de sa taille (Clark et al., 1962). Von Gierke et Parker (1994) ont également montré que le tractus viscéral abdominal soumis à une stimulation vibratoire périodique selon l'axe Z répondait comme une entité en cohérence avec la période des mouvements subits. Ils décrivent ainsi une alternance d'ascensions dans la cage thoracique comprimant les poumons et de mouvements inverses entraînant un appui sur les structures osseuses pelviennes, ces mouvements étant associés à un étirement des structures cutanées par une dilatation selon les axes X et Y. Tous ces éléments laissent supposer que la cavité abdominale peut renseigner le sujet sur son orientation par rapport à la direction de l'accélération gravitaire (figure 6).

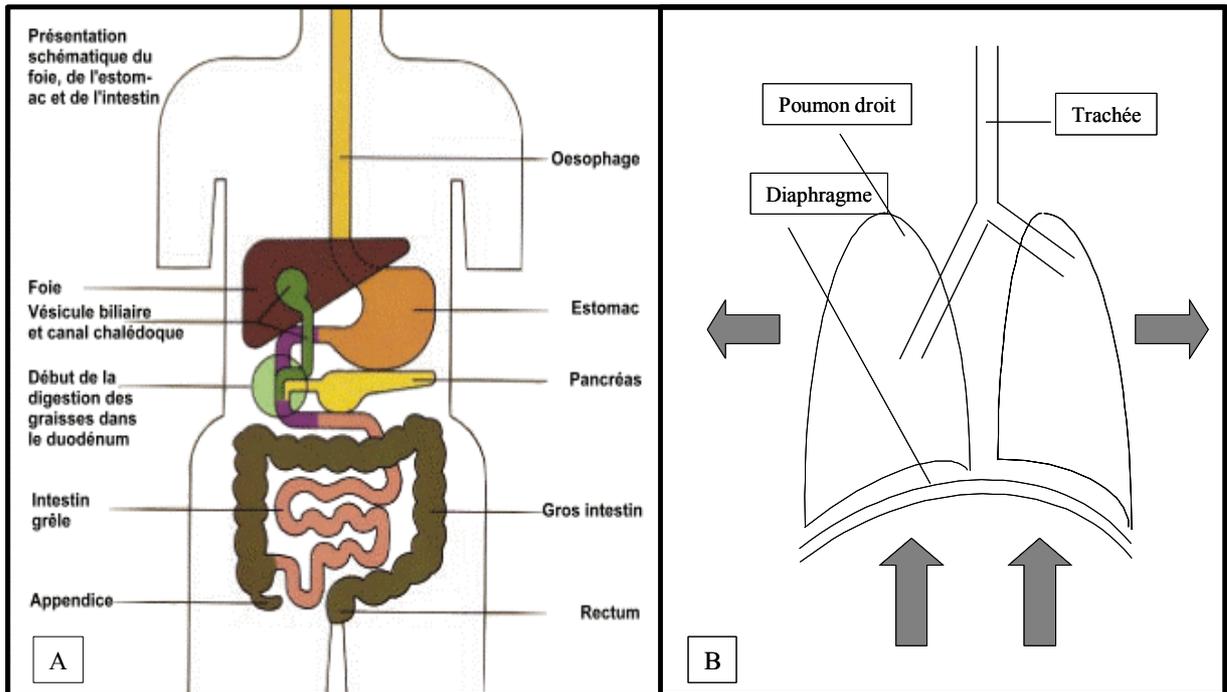


Figure 6 : Représentation schématique des rapports anatomiques des principaux organes abdomino-thoraciques dans le champ gravitaire.

En A : Cavité abdominale avec l'estomac en forme de «J».

En B : Une force imprimée sur le diaphragme par la cavité abdominale déforme la cage thoracique.

Si l'on s'intéresse maintenant au système vasculaire dans sa globalité, il apparaît que les modifications d'orientation de la colonne sanguine constituent également des informations pertinentes pour l'orientation du sujet par rapport à la verticale gravitaire. On sait, en effet, que les changements locaux de pressions et de volumes sanguins peuvent être détectés par les barorécepteurs artériels, ventriculaires, pulmonaires et rénaux ainsi que par les récepteurs veineux sensibles à l'étirement (Paintal, 1973). Ces récepteurs seraient stimulés à la fois par le niveau de pression sanguine et par les variations de ce niveau (Korner, 1971), les réflexes orthostatiques permettant d'assurer la stabilité de la pression sanguine lors des changements rapides d'orientation. Par ailleurs, le réflexe myotatique jouerait également le rôle d'un baroréflexe, grâce aux motoneurones gamma, en recalibrant en permanence le niveau du flux sanguin comparativement aux tensions musculaires. Ce système autorise donc une réponse rapide de la

colonne sanguine aux changements plus ou moins brutaux de l'orientation corporelle par rapport à la gravité (Hoffer et al., 2002). On peut alors considérer que les barorécepteurs présents dans l'ensemble du système sanguin sont impliqués en tant que gravicepteurs dans l'orientation spatiale.

Si la bio-mécanique visuelle et vestibulaire apparaît adaptée pour renseigner l'être humain sur la direction de l'accélération gravitaire, la somesthésie mécano-réceptrice, proprioceptive et intéroceptive contribuerait également à la graviception par ses multiples récepteurs de forces. Cependant, pour appréhender les mécanismes en jeu dans le codage de la direction verticale, une analyse des données sous l'angle d'une vision périphéraliste est insuffisante, car la perception de la verticale ne découle pas des seules entrées sensorielles, mais aussi de processus cognitifs pour l'élaboration du percept de verticalité. Aussi, l'objectif de la deuxième partie de ce chapitre est d'envisager d'un point de vue général comment la mise en relation des informations gravitaires sensorielles est réalisée.

### **1-2 Construction du percept de verticalité**

Nous avons jusqu'ici parcouru de façon descriptive les propriétés des différents systèmes impliqués dans la détermination de la verticalité d'un objet. Cependant, chaque système ne fonctionne pas pour lui-même et isolément des autres. L'expérience que nous faisons du monde qui nous entoure n'est effectivement pas fragmentée. La perception d'un monde stable et unifié repose sur l'existence de processus d'intégration des diverses informations sensorielles. Cette intégration multisensorielle mise en jeu par le système nerveux central aboutit ainsi à une perception unique de verticalité. Nous verrons comment ces processus d'intégration permettent d'orienter un objet relativement à la direction gravitaire. Toutefois, la détermination de l'orientation d'un objet par rapport à la gravité peut également être réalisée relativement à un ou

plusieurs invariants directionnels présents dans l'environnement. Nous envisagerons également comment ces invariants spatiaux peuvent contribuer à l'élaboration de la perception de la direction gravitaire.

### 1-2-1 Intégration sensorielle

Les processus impliqués dans le traitement des différentes informations sensorielles pour permettre l'élaboration d'un percept unique de verticalité sont regroupés sous l'appellation générique d'intégration sensorielle. Ce processus d'intégration sensorielle intra ou intermodalitaire pourrait s'établir à différents niveaux de traitement et reposer sur des mécanismes d'addition, de pondération, d'intégration mathématique, et/ou de différenciation. Il permettrait la production d'une seule perception de l'orientation reflétant la réalité (Howard, 1997). Il est en effet nécessaire que plusieurs informations soient prises en compte pour lever certaines ambiguïtés perceptives dues aux limitations des propriétés des capteurs sensoriels, dont l'ambiguïté inertie-gravité au niveau otolithique constitue un exemple. La plupart du temps, les réponses de ces différentes composantes sont en correspondance, c'est-à-dire que l'activité dans l'une est généralement accompagnée par un certain niveau d'activité dans les autres. Comme le soulignent Buser et Imbert (1975, p.194): «Ces diverses informations se complètent, parfois se contrecarrent, mais souvent se recourent, fournissant de la sorte une multiple assurance à l'organisme.». Le but final de l'intégration sensorielle serait donc de produire une perception non conflictuelle.

Le cas échéant et d'un point de vue théorique, le système nerveux central peut solutionner les situations de discordance de plusieurs manières. Il peut procéder à une sommation vectorielle, ou moyennage pondéral, comme le décrit par exemple Mittelstaedt (1983) dans le modèle de perception de la verticale visuelle qu'il propose. Pour chacun des sujets, le système nerveux

central allouerait aux systèmes sensoriels des poids différents, la représentation de cette pondération, propre à chaque sujet, se faisant vectoriellement. La perception de la verticale visuelle subjective serait alors déterminée à l'avance, pour un sujet et pour une position donnée, par une simple opération de sommation des vecteurs définis (figure 7).

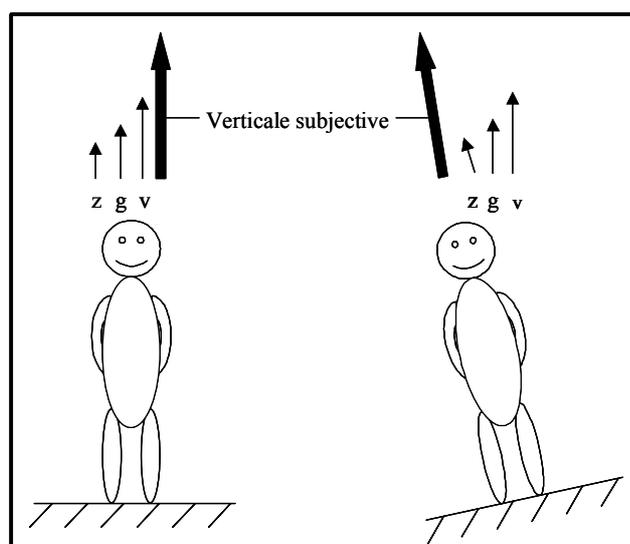


Figure 7 : Représentation de la verticale subjective comme résultante des vecteurs vestibulaire (g), somatosensoriel (z) et visuel (v). D'après Mittelstaedt (1983, p.275, figure 5)

Une autre solution pour le système nerveux central serait de privilégier un des signaux sensoriels par rapport aux autres signaux disponibles ; On parle alors de dominance ou hiérarchisation. «En général, pour chaque conflit sensoriel, si les jugements se font sur une modalité plutôt que sur une autre, alors la première modalité est considérée comme dominant les autres modalités» (Howard, 1982, p.457).

Ainsi, disposant de récepteurs aux caractéristiques diverses et souvent complémentaires, le système nerveux central, va pouvoir intégrer toutes les informations disponibles et élaborer une relation cohérente «corps/environnement» permettant ainsi une évaluation de l'orientation des

objets. Wade (1992) propose que le codage de l'orientation verticale d'un objet résulte d'une intégration successive de l'information dans un certain nombre de cadres de référence.

### 1-2-2 Cadres de référence et perception de la verticale gravitaire

Il s'agit de comprendre comment l'orientation d'un objet peut être évalué dans le référentiel gravitaire à partir d'un codage initial en termes de coordonnées égocentrées (figure 8).

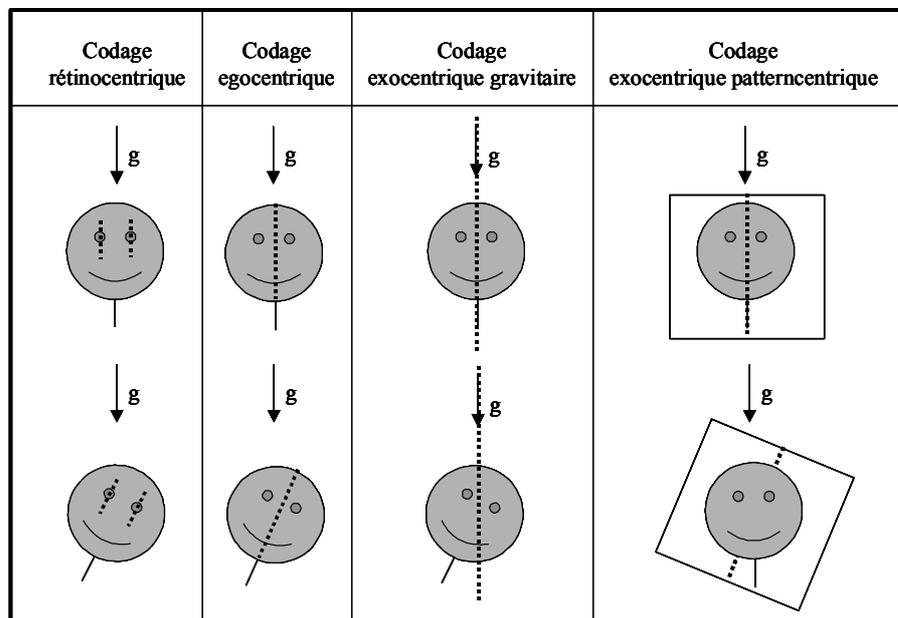


Figure 8 : Modèle hiérarchique de l'orientation spatiale. La ligne pointillée représente l'axe du cadre de référence pris par l'observateur selon le niveau de codage. D'après Wade, 1992.

La première étape de ce modèle hiérarchisé est un codage de l'orientation de l'objet en terme de coordonnées rétiniennes. Ce cadre de référence égocentrique, dont l'origine et l'axe de référence sont respectivement la fovéa et le méridien rétinien vertical, serait basé sur la sélectivité orientationnelle des cellules visuelles corticales (cf. p.25). A ce niveau de codage, il n'est cependant pas possible de différencier l'inclinaison d'une baguette d'une inclinaison équivalente des yeux, les deux situations stimulant les mêmes cellules réceptrices rétiniennes. L'étape

suivante signale l'orientation de l'objet par rapport à l'axe céphalique en combinant les signaux rétiniens dans le référentiel égocentré céphalique, dont l'origine et l'axe de référence sont respectivement le centre des yeux (œil cyclopéen, Ono & Angus, 1974) et le plan médian de la tête. A ce niveau, l'inclinaison de l'objet ne peut être distinguée d'une inclinaison équivalente de la tête en sens inverse. Aussi, une troisième étape d'intégration des différents signaux posturaux d'origine somesthésique et vestibulaire permet l'orientation de l'objet par un codage de l'orientation du corps relativement à la direction gravitaire.

Les différents travaux des trente dernières années ont apporté des arguments convaincants pour appuyer l'existence de cadres de référence spatiaux variés, constituant des étapes intermédiaires pour intégrer l'information multisensorielle. Ainsi, il a été mis en évidence que les coordonnées spatiales d'une cible visuelle étaient d'abord représentées dans un cadre de référence centré sur la tête avant d'être transposées par des mécanismes complexes de transformation de coordonnées dans des cadres centrés sur le corps (Carrozzo et al., 1999). Les informations vestibulaires concernant les mouvements de la tête seraient combinées avec la proprioception nucale pour référer la tête au tronc (Mergner et al., 1991) alors que les flux d'informations ascendante et descendante permettraient de lier fonctionnellement la position et l'orientation de la tête dans l'espace par les forces de réaction entre le corps et les surfaces sur lesquelles il s'appuie (Mergner & Rosemeir, 1998). Ces mécanismes complexes de transformations de coordonnées permettraient de relier les différents segments corporels entre eux pour élaborer une référence égocentrée corporelle.

De surcroît, il existe un support neuroanatomique à ces données puisqu'il est maintenant clairement admis que le cortex pariétal est un carrefour essentiel dans le traitement de l'orientation spatiale, contribuant en particulier à mettre en relation les différents systèmes de

codage de l'orientation. Ainsi, des cellules du cortex pariétal postérieur, localisées notamment dans l'aire 7a, reçoivent la convergence des informations rétinienne et des signaux de position des yeux pour coder l'information visuelle dans un cadre de référence céphalocentré (Andersen & Mountcastle, 1983 ; Andersen et al., 1985 ; Bremmer et al., 2001).

Si la notion de cadre de référence est le pilier central de ce modèle, Wade (1992) propose que les nombreuses références visuelles contextuelles possédant une même orientation puissent se constituer en un cadre de référence supplémentaire, appelé *patterncentrique*, autonome par rapport au caractère hiérarchique du modèle (figure 8). Le cadre de référence *patterncentrique* interviendrait dans le codage de l'orientation d'un objet par rapport à la direction gravitaire notamment au niveau du codage rétinocentrique de l'orientation de l'objet. En situation d'inclinaison corporelle en roulis, les coordonnées rétinienne qui indiquent la verticale et l'horizontale doivent subir une rotation d'un montant égal à la rotation des yeux par rapport à la verticale physique pour effectuer l'ajustement d'une baguette à la verticale. Dans un environnement visuel familier, ce montant pourrait être calculé à partir de la verticale inférée par les figures du monde visuel en alignant la baguette avec les objets qui semblent verticaux. Ainsi, pour juger de l'orientation des objets, l'organisme pourrait baser sa perception du monde sur certaines régularités attendues du monde physique.

### 1-2-3 Rôle des invariants directionnels dans la perception de la direction gravitaire

Les lois de la gravitation ont conditionné l'homme par l'évolution à se maintenir debout, marcher en étant soumis au champ de pesanteur terrestre. La direction de la force de réaction opposée à la gravité terrestre de bas en haut ainsi que celle de la chute des objets de haut en bas déterminent naturellement la direction verticale. Les contraintes géotropiques, contraignent également à des arrangements physiques dans l'espace qui nous entoure. La surface de l'eau est

perçue comme un plan horizontal et les arbres poussent à la verticale. Les forces gravitaires déterminent ainsi trois invariants directionnels (égocentré, gravitaire et visuel) qui peuvent être utilisés pour attester indirectement de la direction gravitaire.

Pour illustrer le rôle de ces trois référentiels spatiaux d'orientation, prenons l'exemple d'un tableau que l'on veut accrocher au mur et bien entendu mettre à la verticale. La première façon d'orienter cet objet à la verticale est de rapporter sa position par rapport à une référence extérieure au corps ou exocentrée. Ainsi, lorsque nous accrochons un tableau au mur de façon à ce qu'il soit droit, nous pouvons aligner les côtés du tableau sur la direction gravitaire à l'aide d'un niveau (ou fil à plomb), indépendamment de la position du corps et de l'environnement visuel. Nous pouvons aussi utiliser les relations qu'entretient le tableau avec d'autres objets en l'alignant visuellement avec ceux qui semblent verticaux, en particulier les murs. Une autre possibilité consiste à aligner l'objet parallèlement à l'axe du corps. Chez l'individu debout, le «haut» désigne à la fois «le juste au dessus de la tête» et le zénith, conduisant le sujet à identifier comme superposable et interchangeable la direction de l'axe corporel et la direction de la gravité. Un amalgame directionnel similaire existerait également entre les directions environnementales visuelles et la direction gravitaire, notre expérience de la verticalité des figures du monde visuel (immeubles, tronc des arbres, etc.) nous conduisant à interpréter des références visuelles environnementales inclinées comme étant verticales.

Dans la vie courante, les trois référentiels égocentré, gravitaire et visuel sont en parfaite concordance, l'orientation de l'axe corporel et les directions visuelles ambiantes étant alignées avec la direction gravitaire (figure 9). Si l'expérience d'une organisation stable de la relation sujet/environnement externe facilite les substitutions entre les espaces égo et exocentrés par la concordance des directions égocentré, visuel et gravitaire en situation normale, elle engendre des

confusions directionnelles importantes en présence d'une décorrélation des référentiels égo et exocentrés. Ainsi, la suppression d'un référentiel n'a pas d'effet sur les performances d'orientation de sujets alors que la mise en conflit de ces référentiels (cadre visuel incliné, biais postural ou centrifugation) conduit à des erreurs perceptives, dont l'expression est sujette à de fortes différences inter-individuelles (Asch & Witkin, 1948 ; Witkin & Asch, 1948). Ces considérations impliquent une conclusion paradoxale, à savoir que si tous les référentiels sont importants, aucun ne paraît indispensable.

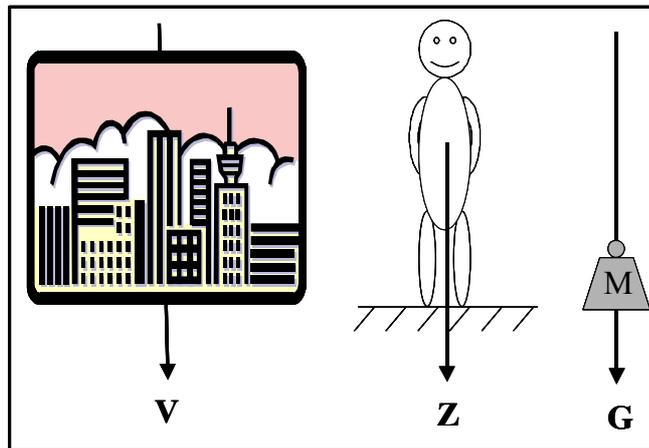


Figure 9 : Trois référentiels spatiaux. (V : visuel ; Z : égocentré ; G : gravitaire). En situation habituelle, ces référentiels donnent la même direction (d'après Cian, 1992, p.64, figure 1.3).

L'existence d'une perception multiréférencée de la gravité implique d'appréhender la manière dont le sujet prend connaissance ou construit ces référentiels. La difficulté dans la compréhension des mécanismes de construction des référentiels d'orientation provient notamment du fait qu'il n'existe pas de correspondance stricte entre les référentiels et les informations sensorielles d'orientation dont ils découlent. En effet, différents systèmes sensoriels peuvent renseigner sur un même référentiel. Si le référentiel visuel, représenté par un vecteur visuel composé des directions observables dans l'environnement, se confond avec le système

visuel, il n'en est pas de même pour les référentiels gravitaire et égocentré. Le référentiel gravitaire requiert, en plus des informations vestibulaires, la prise en compte des indicateurs indirects de gravité fournis par les somato-récepteurs. Quant au référentiel égocentré, il constitue le plus complexe des trois référentiels, mettant en jeu l'ensemble des informations sensorielles, avec en priorité l'implication des patrons de pression, à la surface et à l'intérieur du corps, associés aux informations tactilo-proprioceptives (Ohlmann, 1988).

### **Conclusions**

Au terme de ce chapitre, il apparaît que l'organisation structurale et fonctionnelle des trois systèmes sensoriels est particulièrement adaptée à l'environnement gravitaire. Ces caractéristiques confèrent au monde dans lequel évolue l'individu un statut d'invariant, qui semble nécessaire pour que ce dernier constitue une référence pour juger les événements qui s'y produisent, notamment les caractéristiques d'orientation des objets. L'invariance spatiale relèverait d'une élaboration cognitive cachant une réalité neurologique bien différente, puisqu'elle reposerait sur une mise en relation de différents espaces par l'intermédiaire d'un emboîtement et/ou d'une hiérarchisation. Malgré l'existence d'une description redondante des relations spatiales assurée par des informations d'origines diverses, il est toutefois possible que la situation prive l'organisme de certaines entrées sensorielles ou bien génère des situations conflictuelles. Le système nerveux central, face à une configuration inhabituelle d'informations, doit alors résoudre l'ambiguïté qui en découle. Merfeld et al. (1999) proposent l'existence de modèles internes pour lever certaines de ces ambiguïtés. Ces modèles internes seraient des processus généraux utilisés pour synthétiser l'information issue de capteurs disparates en combinant l'information afférente et efférente. Si ces modèles internes élaborés au fil de

l'expérience perceptive permettent une modulation en retour du traitement des informations spatiales, l'absence de concordance entre les informations sensorielles conduit parfois à des erreurs perceptives. Il a été proposé que les échecs perceptifs dépendent d'une mauvaise résolution du conflit sensoriel du fait d'une mauvaise hiérarchisation des indices sensoriels ou d'un choix de référentiel non pertinent ne reflétant pas correctement la situation sensorielle (Ohlmann, 1990 ; Young, 1984).

Ces éléments légitiment la question de la dimension ontogénétique de l'organisation spatiale ainsi caractérisée : « L'être vivant est-il une machine pré adaptée à une organisation spatiale géocentrée, qui exprime, dans son organisation, un ordre préétabli, ou bien faut-il considérer que cette machine est adaptative, auto-structurante, pouvant être le propre générateur de l'ordre spatial auquel elle doit accéder pour assurer un fonctionnement optimisé ? » (Paillard, 1971, p : 279). Bien qu'il ne soit pas possible de répondre clairement à cette question, certains faits expérimentaux soulignent l'importance de l'expérience sensorielle dans l'environnement gravitaire pour la mise en place d'un «cablage» adapté aux contraintes gravitaires. Hubel et Wiesel (1968) ont montré chez l'animal que, bien que présente dès la naissance, la sélectivité orientationnelle des cellules visuelles ne peut arriver à maturité qu'en présence de stimulations visuelles perceptives horizontales et/ou verticales. Dans une même logique, Young et al. (1993) mettent en évidence à l'issue d'un séjour orbital, une détérioration du jugement de verticalité associé à une instabilité posturale dont la récupération nécessite une phase de réadaptation à la stimulation gravitaire terrestre. Enfin, Lipshits et McIntyre (1999) soulignent que la préférence pour les stimuli visuels verticaux et horizontaux ne persiste que quelques temps en situation de microgravité, voire même s'estompe après une période de plusieurs jours.

Le fonctionnement spatial du sujet changeant avec les modifications de la situation dans laquelle la tâche spatiale se déroule, il faut considérer l'augmentation des contraintes situationnelles comme un moteur de rotation des processus utilisés par les sujets dans les tâches spatiales. En conséquence, décorrélérer les référentiels, perturber les modalités sensorielles ou modifier les stimulations physiques qui leur sont destinées offrent une possibilité d'appréhender les mécanismes en jeu dans les tâches perceptives. Ces considérations nous conduisent à utiliser les situations de conflits pour approcher les processus impliqués dans la perception visuelle de la verticale, et notamment la contribution de chacun des systèmes sensoriels impliqués. Le chapitre 2 poursuit cet objectif en étudiant les conséquences sur la perception de la direction verticale d'une décorrélacion entre l'axe gravitaire et l'axe corporel.

## **CHAPITRE 2 : Effets des inclinaisons corporelles sur la perception de la direction gravitaire**

Historiquement, ce sont les expériences basées sur les situations de conflit vision-posture qui ont fait progresser les travaux sur la perception de la verticale. De manière générale et dans la logique de l'approche systémique de Weiss (1941), trois types de conflits peuvent être exploités dans ce cadre, de façon isolée ou combinée. Il s'agit des situations sensorielles dans lesquelles (1) les informations visuelles statiques ou dynamiques sont perturbatrices, (2) la direction et/ou l'intensité de la force gravitaire sont modifiées et (3) celles pour lesquelles la référence égocentrée est rendue moins « lisible » (biais postural par inclinaison du corps, modification des indices somesthésiques).

Dans ce travail, nous nous intéressons à la perception de la direction gravitaire lors de perturbations par inclinaison corporelle, en l'absence de biais visuel et gravitaire. En effet, il convient de rappeler qu'alors qu'un sujet se tenant droit, debout ou assis, est capable d'ajuster dans l'obscurité, une baguette lumineuse à la verticale de façon très précise et stable (Witkin & Asch, 1948), il n'en est pas de même lorsque l'on décorrèle les directions gravitaire et égocentrée par une inclinaison du sujet. Dans ce chapitre, nous nous proposons d'analyser les modifications sensorielles consécutives à cette décorrélacion afin d'en évaluer les conséquences sur la perception de la verticale. Nous envisagerons les situations de décorrélacion générées par les inclinaisons corporelles et céphaliques en roulis. Cette analyse sera également conduite pour des inclinaisons corporelles en tangage ainsi que pour des inclinaisons combinées.

## **2-1 Décorrélation gravito-posturale par inclinaison en roulis**

### 2-1-1 Conséquences physiologiques d'une inclinaison corporelle en roulis

Bien que le système visuel constitue le système sensoriel par lequel le stimulus est appréhendé, seules seront détaillées, dans cette partie, les modifications des stimulations vestibulaires et somesthésiques consécutives à une inclinaison corporelle autour de l'axe X.

#### *2-1-1-1 Stimulations vestibulaires et vestibulo-oculaires par inclinaison corporelle en roulis*

Lorsqu'un sujet subit une inclinaison en roulis du corps entier (tête et corps alignés), le vecteur d'accélération gravitaire change d'orientation par rapport aux macula otolithiques. En conséquence, en fonction de leur sensibilité directionnelle, certaines cellules ciliées otolithiques seront excitées, d'autres inhibées, d'autres enfin resteront au repos. Les modélisations les plus schématiques du fonctionnement otolithique proposent que l'excitation maculaire obéit à une loi trigonométrique simple en considérant grossièrement que les macules utriculaire et sacculaire sont respectivement dans un plan horizontal et vertical.

Ainsi, les réponses utriculaire ( $F_y$ ) et sacculaire ( $F_z$ ) consécutives aux modifications de direction de la stimulation gravitaire lors d'une inclinaison en roulis du corps par rapport à la verticale gravitaire d'un angle  $\alpha$  peuvent être représentées par les fonctions suivantes  $F_y = \sin \alpha$  et  $F_z = \cos \alpha$  (De Graaf et al., 1995 ; Fernandez & Goldberg, 1976). Une telle modélisation indique que la stimulation utriculaire augmente progressivement avec l'inclinaison corporelle jusqu'à un maximum atteint pour une inclinaison corporelle de  $\pm 90$  degrés alors qu'à l'inverse, le cisaillement sacculaire est minimal dans cette position horizontale (potentiels de repos) et maximal en position verticale (figure 10). En somme, étant donné leur position verticale lorsque la tête est droite, les saccules sont pleinement stimulés par l'accélération gravitaire en l'absence

de mouvement de l'individu alors que les utricules sont au repos (Buser & Imbert, 1982). Lorsque le sujet est à l'horizontal, ce sont les utricules qui sont pleinement stimulés et doivent effectuer ce codage. Une telle substitution de rôle entre saccule et utricule, chacune des structures étant moins efficace que dans sa fonction habituelle, pourrait engendrer un dysfonctionnement otolithique (Buser & Imbert, 1982 ; Ohlmann, 1988 ; Mittelstaedt, 1983).

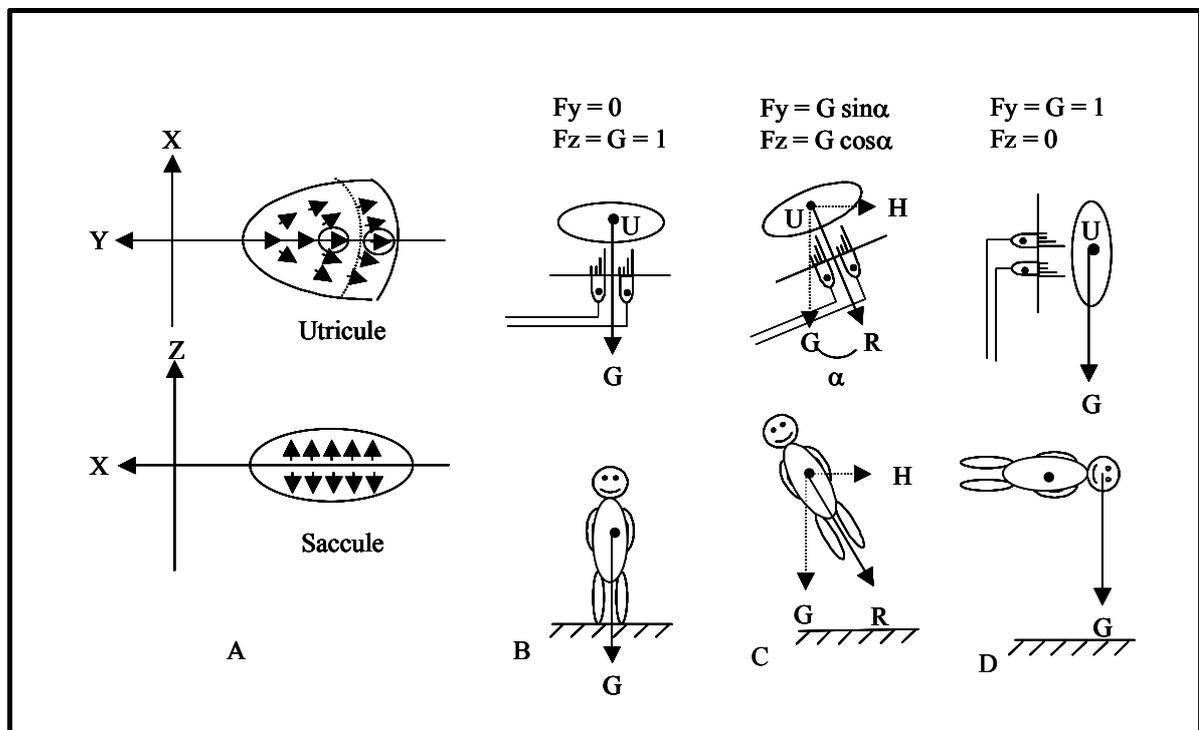


Figure 10: En A : Formation des composantes utriculaire et sacculaire en Y et Z. En B, C, D : Forces de cisaillement produites sur les macules utriculaire (U) et sacculaire pour un sujet en position verticale (B), faiblement incliné (C) et en position horizontale (D) par addition des composantes vectorielles gravitaire (G) et inertielle (H). Action sur la membrane utriculaire en haut et sur le corps entier en bas.

Cependant, utricule et saccule ont une disposition anatomique complexe, légèrement incurvée, ne permettant pas un partage franc entre les accélérations qui stimulent ces organes (Fernandez & Goldberg, 1976). Ainsi, tête droite, l'utricule est également stimulé par la gravité car son orientation n'est pas strictement horizontale et tête inclinée, le saccule qui subit

également une modification de position, répond aux accélérations linéaires à l'instar de la macule utriculaire. Pour Mittelstaedt (1983), l'aptitude des sujets à positionner leur corps à une inclinaison de  $\pm 90$  degrés témoignerait du bon fonctionnement otolithique pour les inclinaisons importantes.

Quant aux études électrophysiologiques sur les sensibilités utriculaire et sacculaire, elles ne permettent pas de répondre clairement à l'hypothèse d'une perte d'efficacité otolithique avec l'importance de l'inclinaison corporelle (Fernandez & Goldberg, 1976). Par ailleurs, il faut prendre également en compte le fait que l'utricule et la saccule comptent un équipement inégal en fibres nerveuses afférentes, respectivement 33000 contre 19000 (Correia et al., 1968 ; Fernandez & Goldberg, 1976 ; Mittelstaedt, 1983). Cette disparité anatomique implique que l'augmentation progressive de la stimulation des 33000 fibres utriculaires remplace, avec l'inclinaison, la stimulation des 19000 fibres sacculaires. En conséquence, la somme des potentiels otolithiques augmente plus rapidement lors de l'inclinaison latérale que ne le prévoit la modélisation linéaire envisagée. Cette inégalité physiologique signifie donc que la relation entre la force stimulant les otolithes et l'excitation maculaire n'obéit pas à une loi linéaire (Mittelstaedt, 1983, 1991). Ceci a par ailleurs été confirmé par l'enregistrement des réponses afférentes maculaires effectuées chez des singes inclinés en roulis (Fernandez & Goldberg, 1976).

Prenant en compte l'ensemble de ces données, Mittelstaedt (1983) a modélisé les réponses utriculaire et sacculaire lors d'une inclinaison en roulis par les équations suivantes. Pour les forces de cisaillement utriculaires par  $F_y = F_{y0} + F_{y1} g \sin\alpha + F_{y2} g^2 \sin^2\alpha$  et pour les forces sacculaires par  $F_z = F_{z0} + F_{z1} g \cos\alpha + F_{z2} g^2 \cos^2\alpha$ , avec  $g$  représentant la force gravitaire,  $F_1$  l'amplitude du terme dépendant linéairement des forces de cisaillement (nombre de récepteurs maculaires et recouvrement cellulaire par les fibres nerveuses afférentes),  $F_2$  l'amplitude du terme

dépendant quadratiquement des forces de cisaillement et  $F_0$  une constante indépendante des forces des cisaillement qui prend en compte les asymétries de fonctionnement otolithiques. En effet, des données électrophysiologiques ont montré que la sensibilité maculaire était plus grande pour une stimulation excitatrice que pour une stimulation inhibitrice, la stimulation excitatrice correspondant pour le système otolithique droit et gauche à une inclinaison ipsilatérale (Fernandez & Goldberg, 1976). Ainsi, au niveau utriculaire, on observe chez le singe, un rapport de 3/1 entre les stimulations excitatrices et inhibitrices (Fernandez & Goldberg, 1976). En conséquence, la réponse maculaire à une stimulation étant plus importante dans la direction du vecteur de polarisation que dans la direction opposée, la réponse otolithique globale lors d'une inclinaison corporelle est asymétrique (Fernandez & Goldberg, 1976 ; Loe et al., 1973). Par ce modèle, il est donc possible de calculer le vecteur représentant les forces de cisaillement qui s'appliquent pour chaque inclinaison sur les matrices otolithiques.

Si les stimulations vestibulaires consécutives à une inclinaison en roulis dépendent de l'amplitude du roulis, elles sont également modulées par les paramètres cinématiques d'inclinaison du sujet. Alors que l'inclinaison du corps, en provoquant une modification de la direction gravitaire par rapport aux plans des macules otolithiques, engendre une stimulation permanente des cellules toniques otolithiques, la stimulation canaliculaire cesse quelques secondes après l'arrêt de l'inclinaison. Pour étudier l'effet de la décorrélation en roulis sur l'orientation spatiale, de nombreuses expérimentations inclinent les sujets avec des profils d'accélération et de décélération infraliminaire de façon à isoler la stimulation otolithique de l'excitation canaliculaire (Curthoys, 1996 ; Mast & Jarschow, 1996 ; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000, 2001 ; Wade & Curthoys, 1997). Cependant, des données récentes, évaluant la perception de la direction gravitaire pendant et à l'issue d'inclinaisons en roulis effectuées avec

des accélérations supraliminaire, montrent que la coactivation des otolithes et des canaux améliorent les réponses des sujets (Higashiyama & Koga, 1998 ; Jaggi-Schwarz & Hess, 2003 ; Keusch et al, 2004 ; Pavlou et al., 2003). Il faut donc bien connaître les patrons de vitesses et accélérations que vont subir les sujets dans les expérimentations décorrélatant l'axe Z de la direction gravitaire par inclinaison en roulis pour apporter une interprétation la plus correcte possible aux réponses perceptives des sujets.

Enfin, on rappelle que toute inclinaison du corps en roulis par rapport à la verticale déclenche une rotation en roulis de l'œil d'origine vestibulo-oculaire dans le sens inverse du mouvement. Comme nous l'avons vu précédemment (cf. p.27), la contre cyclotorsion oculaire augmente avec l'inclinaison de la tête en roulis jusqu'à un maximum atteint pour une inclinaison de 60 degrés.

#### *2-1-1-2 Modifications somesthésiques*

D'un point de vue analytique, toute inclinaison latérale du corps modifie les stimulations tactiles, la distribution et l'intensité des pressions sur la peau variant en fonction de la contrainte posturale. Par exemple, pour un sujet assis en position verticale sur un siège type siège baquet, les pressions sont concentrées sur le siège anatomique et la face postérieure du tiers supérieur des cuisses. Quand le sujet, sur ce même siège, est incliné à 90 degrés, à droite ou à gauche, les zones de pressions se déplacent sur la partie ipsilatérale au côté d'inclinaison du corps, pour se localiser principalement en position finale sur la face latérale du deltoïde, les faces externes du bras, de l'avant-bras et des cuisses. Si le siège est incliné en roulis d'un angle compris entre ces deux positions, les pressions s'exercent latéralement à la fois sur le siège anatomique et le flanc, avec une intensité en relation avec la valeur de l'angle d'inclinaison.

Se rajoute à ces changements de localisation et d'intensité des pressions cutanées, une asymétrie de pression plus ou moins marquée entre les faces latérales, droite et gauche, du sujet. Ce différentiel de pression est fonction de la valeur de l'angle d'inclinaison et se manifeste notamment au niveau des zones d'appuis particulièrement sollicitées du fait de leur prééminence anatomique ; i.e. de bas en haut, l'épine iliaque antéro-supérieure, l'épitrachée et la face latérale du deltoïde. Lorsqu'un sujet debout est progressivement incliné, il faut également prendre en compte les modifications de pression qui s'exercent au niveau des appuis plantaires, modifications dont on connaît l'importance dans les tâches d'orientation, notamment par les expérimentations conduites en microgravité (Lackner & DiZio, 1993, 2000). Enfin, incliner un sujet en roulis sur son côté droit ou gauche constitue deux situations de stimulations tactiles superposables.

Par ailleurs, les changements d'appuis tactiles ne sont pas isolés puisqu'ils sont assortis de modifications proprioceptives et intéroceptives, l'ensemble des masses musculaires et viscérales n'étant plus sollicités dans la même direction. Les pressions articulaires, tout comme les réactions motrices toniques vont donc dépendre du degré d'inclinaison, mais également du type de contrainte des sujets (systèmes d'attaches). De même, la décorrélation de la direction gravitaire avec l'axe Z va modifier la stimulation qui s'exerce sur les viscères thoraco-abdominaux et les fluides corporels (LCR, liquides intraoculaires, vaisseaux sanguins) comme nous l'avons vu précédemment (cf. p.34 ; Glaister, 1977 ; Kothe, 1994 ; Mittelstaedt, 1996 ; Vailt et al., 2002 ; Von Gierke & Parker, 1994).

En définitive, cette analyse des effets d'inclinaison en roulis sur les systèmes vestibulaire et somesthésique suggèrent que les récepteurs otolithiques et somesthésiques sont adaptés pour coder les changements inhérents à la décorrélation des directions gravitaire et corporelle. Il

ressort cependant de ces données que l'information otolithique consécutive à une inclinaison corporelle pourrait ne pas constituer un reflet exacte de l'orientation réelle du sujet. En ce qui concerne les modifications somesthésiques secondaires à une inclinaison corporelle en roulis, elles demeurent mal connues et difficiles à systématiser. Cependant, à la différence du système otolithique ne codant qu'un type d'information, la position de la tête dans l'espace, l'appareil somesthésique par la diversité de ses récepteurs est sensible à différentes catégories d'indices, ce qui pourrait lui permettre de renseigner plus efficacement le sujet sur la valeur de son inclinaison corporelle dans le champ gravitaire.

#### 2-1-2 Effets de l'inclinaison en roulis de l'axe corporel sur la perception de la direction verticale

##### *2-1-2-1 Perception visuelle de la direction verticale : effets Aubert-Müller*

Comme nous l'avons vu, une personne debout sans référence visuelle d'orientation (obscurité), à qui l'on demande d'indiquer la direction gravitaire, n'éprouve aucune difficulté à exécuter correctement cette tâche. Pourtant lorsqu'on l'incline en roulis dans l'obscurité, elle commet des erreurs de jugement de la direction gravitaire, erreurs dont la direction n'est pas aléatoire mais fonction de l'importance de son inclinaison corporelle. Pour de fortes inclinaisons du corps, le sujet perçoit une baguette lumineuse objectivement verticale comme étant déplacée dans la direction opposée à son orientation posturale, et par conséquent déplace la baguette dans le sens de l'inclinaison corporelle. C'est l'effet Aubert (ou effet A), du nom du chercheur ayant le premier observé ce phénomène (Aubert, 1861). A l'inverse, pour de faibles inclinaisons du corps, la verticale subjective est déviée en sens inverse de l'inclinaison corporelle ; C'est l'effet que Müller a décrit pour la première fois en 1916 (effet Müller ou effet E). Bien que ces illusions perceptives aient été initialement observées avec des inclinaisons céphaliques, la dénomination

en terme de direction de déviation Aubert-Müller a été conservée quel que soit le segment corporel incliné.

Classiquement, trois conditions sont décrites comme nécessaires pour voir apparaître les effets Aubert et Müller : (1) le sujet doit être installé dans une pièce obscure avec comme seul spectacle visuel une baguette lumineuse ; (2) l'axe de rotation de la baguette doit se trouver exactement en face du point de fixation oculaire de la personne, (3) l'inclinaison du sujet doit être passive (Young, 1984) et une fois en place, il ne doit pas avoir à maintenir activement sa position. L'effet Aubert apparaît ainsi de façon très nette quand le corps est incliné à l'horizontale, et l'effet Müller est très marqué autour de 30 degrés d'inclinaison corporelle (Figure 11). Les inclinaisons posturales entre 40 degrés et 50 degrés représentent le seuil de transition dans l'apparition de ces deux effets, bien qu'aucune valeur consensuelle ne soit formellement établie (Witkin & Asch, 1948). Ces illusions perceptives sont le plus souvent étudiées avec des inclinaisons corporelles maximales de 90 degrés (position horizontale). Avec de telles conditions expérimentales, on observe non seulement une augmentation progressive de la valeur des erreurs de perception avec l'inclinaison, impliquant que les erreurs de type Aubert sont en général plus importantes que les erreurs Müller, mais également une variabilité intra-individuelle maximale pour la position horizontale (Kaptein & Van Gisbergen, 2003 ; Mittelstaedt, 1983). Cependant, dans les rares études où les inclinaisons dépassent 90 degrés, il a été mis en évidence une réapparition systématique de l'effet Müller dès 130 degré d'inclinaison corporelle (Udo de Haes, 1970 ; Kaptein & Van Gisbergen, 2003 ; Schöne & Udo de Haes, 1968 ; Schöne, 1975 ; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000).

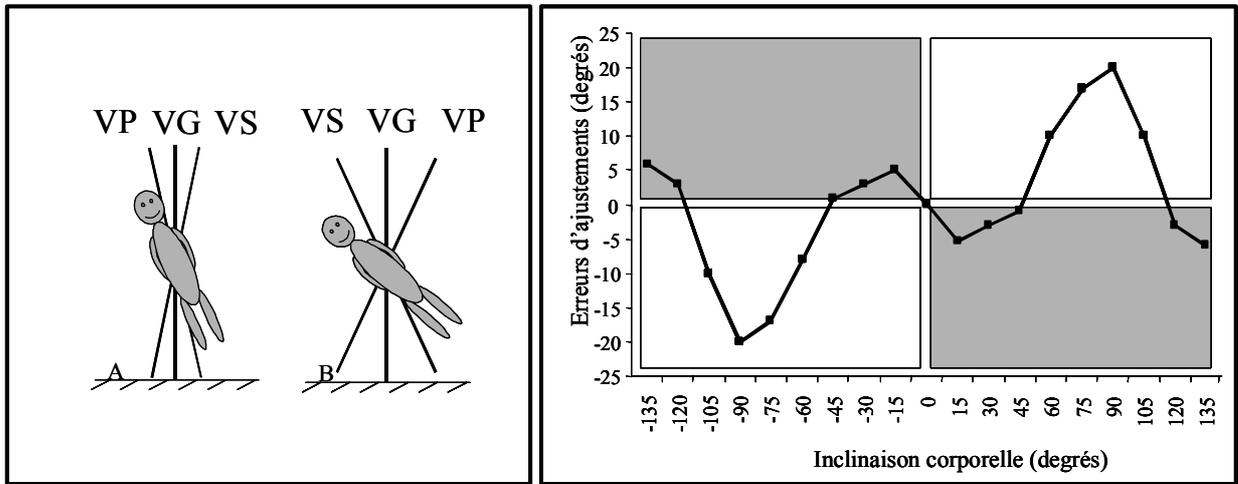


Figure 11 : A gauche, effets résultants de l'inclinaison de l'axe corporel. En A : Effet Müller ; en B : Effet Aubert. VG : Verticale gravitaire ; VP : Verticale perçue ; VS : Verticale subjective. A droite, courbe théorique des erreurs d'ajustements d'une baguette à la verticale en fonction du degré d'inclinaison des sujets ; les parties grisées correspondent à l'effet Müller, les parties blanches à l'effet Aubert. D'après Bauermeister, 1964.

Par ailleurs, il semble exister une asymétrie droite-gauche des effets Aubert-Müller. Pour des inclinaisons de l'ordre de 20 degrés, Bauermeister (1978) observe que l'effet Aubert est plus fréquent lorsque l'inclinaison est effectuée sur le côté gauche des sujets. Pour une même inclinaison corporelle, Witkin et Asch (1948) notent également que 55% des ajustements traduisent un effet A pour une inclinaison vers la gauche alors qu'une inclinaison vers la droite génère davantage d'effet Müller. Cette asymétrie a été interprétée sans arguments expérimentaux probants en termes de dominance manuelle (Bauermeister, 1964, 1978). Dans le cadre de la dominance hémisphérique, le sujet adulte latéralisé à droite conserverait une plus grande sensibilité perceptive et une meilleure réponse motrice aux stimulations somesthésiques droites comparativement au côté gauche, comme cela a été suggéré chez le bébé (Hammer & Turkewitz, 1974). Il a également été envisagé que l'asymétrie fonctionnelle otolithique, que nous avons mentionnée précédemment (cf. p.50), puisse rendre compte de l'asymétrie décrite dans les effets Aubert-Müller (Fernandez & Goldberg, 1976 ; Mittelstaedt, 1983).

Enfin, les deux effets, A et E, donnent lieu à des différences inter-individuelles très fortes dont la fidélité a pu être mise en évidence sur une période supérieure à deux ans (Bergenius et al., 1996 ; Mittelstaedt, 1983 ; Tribukait et al., 1995). Si pour une même inclinaison corporelle, l'amplitude de l'effet Aubert est variable selon les sujets, ces erreurs perceptives se manifestent chez tous les sujets (Miller et al., 1965 ; Witkin & Asch, 1948). Ce n'est pas le cas de l'effet Müller auquel certains individus se montrent réfractaires (Sandström, 1954, 1956 ; Udo de Haes, 1970).

#### *2-1-2-2 Perception haptique de la direction verticale lors d'inclinaison corporelle en roulis*

Les inclinaisons du corps produisent également des effets Aubert-Müller lorsque les ajustements d'une baguette sur la direction de la gravité se font en modalité haptique, avec cependant des caractéristiques différentes de celles d'un ajustement visuel. En effet, quel que soit le côté d'inclinaison corporelle, l'effet Müller haptique apparaît beaucoup plus important en amplitude et se maintient pour des inclinaisons corporelles plus importantes (jusqu'à 80 degrés) que son homologue visuel (Bauermeister et al., 1964). De plus, il semble que l'effet Aubert soit associé à un ajustement effectué avec la main controlatérale à l'inclinaison, alors que la main ipsilatérale entraîne majoritairement des erreurs perceptives de type Müller (Bauermeister, 1964; Wapner & Werner, 1952).

Il apparaît donc que la modalité haptique décale la fonction liant la perception de la verticale à l'inclinaison corporelle par rapport à la modalité visuelle, suggérant par là-même que l'attraction de la perception verticale vers le côté d'inclinaison corporelle se produit pour une décorrélation des axes plus importante. Lors d'un ajustement haptique à la verticale, la masse du bras, sollicitée par la gravité, générerait des indices gravitaires proprioceptifs. Ce fil à plomb

proprioceptif pourrait limiter l'expression de l'effet Aubert, en renforçant le recours aux coordonnées exocentrées (Gentaz, 2000 ; Gentaz & Hatwell, 1996). Cette hypothèse a été confirmée en situation de décorrélation en tangage (Mittelstaedt, 1983).

Après cette description des effets d'inclinaison du corps entier sur la perception de la direction gravitaire, voyons ce qui se passe lorsque la décorrélation entre les axes gravitaire et corporel est obtenue par une inclinaison céphalique isolée.

### 2-1-3 Inclinaison céphalique en roulis

L'inclinaison céphalique seule constitue une situation expérimentale fréquemment utilisée dans les études sur la perception de la verticale, du fait notamment d'une plus grande simplicité de mise en œuvre. Une seconde raison est que la tête joue un rôle directeur dans le positionnement corporel. Cette primauté du segment céphalique tient notamment au fait que dans ce segment corporel se trouvent réunis deux des trois systèmes sensoriels nécessaires à l'établissement des rapports spatiaux entre l'organisme et son milieu (Paillard, 1971, 1974).

Bien que les illusions Aubert-Müller soient globalement similaires pour une inclinaison céphalique isolée et une inclinaison corporelle complète, corps et tête alignés (Witkin & Asch, 1948), il existe des différences engendrées par le fait que ces deux décorrélations ne constituent pas des situations strictement superposables. En effet, étant donné que l'inclinaison céphalique ne peut excéder 45 degrés sans provoquer une modification de la position des épaules, les expériences utilisant ce biais postural mettent en évidence une majorité d'effet Müller (Templeton, 1973 ; Wade, 1968, 1970b ; Witkin & Asch, 1948). De plus, les effets Müller, tête inclinée, apparaissent plus importants que ceux observés pour une inclinaison de même amplitude, corps entier. Une autre différence se situe au niveau des récepteurs stimulés. En effet, dans cette condition de décorrélation, seuls les vestibules et les récepteurs cervicaux sont

sollicités, la somesthésie corporelle n'étant pas modifiée. Il paraît donc difficile d'inférer des interprétations pour des inclinaisons corporelles complètes à partir des résultats obtenus en situation d'inclinaison céphalique isolée.

Enfin, la décorrélation par inclinaison céphalique donne aux informations nucales une importance particulière par rapport à une inclinaison du corps en entier. Dans l'obscurité, d'un point de vue physiologique, c'est le codage cou/vestibule qui permet de savoir quel segment du tronc ou de la tête s'est déplacé par rapport à l'autre (Assaiante, 1990). Lors d'une décorrélation tête/tronc par une inclinaison céphalique, les propriocepteurs du cou sont étirés, ce qui provoque le déclenchement d'un réflexe cervico-oculaire afin de stabiliser la tête alignée avec l'axe du corps (Howard, 1986). De plus, toute inclinaison céphalique déclenche un réflexe vestibulo-colique compensatoire, mis en œuvre à chaque mouvement d'inclinaison de la tête par rapport à sa position normale. Ces deux réflexes peuvent donc se renforcer ou s'opposer selon les configurations posturales étudiées. Dans la situation d'inclinaison céphalique, corps droit, les deux réflexes agiront de concert pour minimiser les écarts entre d'une part les axes céphalique et tronculaire et d'autre part l'axe céphalique et la direction gravitaire. Le renforcement des informations otolithiques par les informations des récepteurs cervicaux pourrait en partie rendre compte de l'augmentation de l'amplitude de l'effet Müller observée en situation tête inclinée, comparativement à la situation d'inclinaison corps entier. L'observation de la disparition de l'effet Müller chez des hémiplésiques lorsque l'étirement nocal se fait du côté atteint, la tête étant inclinée du côté sain, est en faveur de cette interprétation (Yelnik et al., 2002).

Mises en évidence pour des inclinaisons en roulis, tête seule ou corps entier, les illusions perceptives Aubert-Müller ont également été décrites et étudiées pour des inclinaisons corporelles en tangage ainsi que dans des situations plus complexes de décorrélation. L'analyse de ces

situations ainsi que de leurs conséquences sur la perception de la direction verticale fait l'objet de la partie suivante.

## **2-2 Autres décorrélations gravito-posturales**

### 2-2-1 Inclinaison corporelle en tangage

#### *2-2-1-1 Conséquences physiologiques et perceptives*

A l'instar de l'inclinaison en roulis, une inclinaison en tangage (corps entier ou tête seule) produit une stimulation temporaire des canaux semi-circulaires dépendante des paramètres cinématiques utilisés lors de la phase d'inclinaison. Il existe également une modulation en continu des signaux otolithiques en relation avec la valeur de l'inclinaison. De la même manière que l'inclinaison en roulis induit une contre-cyclotorsion oculaire compensatoire, la décorrélation par tangage provoque une déviation oculaire compensatoire verticale, appelée «doll reflex», dont l'origine otolithique se situerait essentiellement au niveau utriculaire (Citek & Ebenholtz, 1995 ; Ebenholtz & Shebilske, 1975 ; Ebenholtz, 1977 ; Howard, 1986).

Enfin, en ce qui concerne les stimulations somesthésiques induites par une inclinaison en tangage, il faut d'abord prendre en compte le fait qu'une inclinaison vers l'avant ou vers l'arrière constitue deux situations différentes de stimulation sensorielle puisque les faces antérieure et postérieure du sujet ne sont pas anatomiquement équivalentes. A cette asymétrie anatomo-fonctionnelle, se rajoute une asymétrie des patrons de pressions lors de l'inclinaison en tangage dépendante des contraintes expérimentales de fixation du sujet à l'appareil générant le tangage. Alors que la face postérieure du sujet est le plus souvent maintenue plaquée contre un dossier ou une surface rigide, la face antérieure est fixée à l'appareil par des sangles pouvant générer des appuis plus intenses et distribués de façon plus localisée, notamment en situation de tangage avant (Bringoux, 2001). En ce qui concerne l'effet du tangage sur la stimulation intéroceptive, il

est également difficile de comparer les situations de tangage arrière et avant. Lors d'une inclinaison postérieure, les viscères sont immédiatement bloqués dans leur déplacement par le mur postérieur vertébral alors que le déplacement viscéral consécutif à une inclinaison vers l'avant est moins limité du fait de la plasticité de la paroi musculaire abdominale et de la surface cutanée adjacente. Enfin, la capacité des sujets à prendre en compte et à s'adapter à une décorrélation des axes corporel et gravitaire serait moins développée pour une inclinaison du corps en tangage qu'en roulis du fait de l'occurrence plus importante dans la vie quotidienne des inclinaisons corporelles autour de l'axe sagittal (Riccio et al., 1992).

Malgré des conditions de stimulations vestibulaires et somesthésiques différentes, la décorrélation des axes gravitaire et corporel par tangage produit des erreurs d'estimation visuelle de la direction verticale de même type que celles décrites en situation de roulis lorsque la baguette lumineuse est inclinée dans le plan sagittal (Ebenholtz, 1970 ; Ebenholtz & Shebilske, 1973 ; Mittelstaedt, 1983, 1986). Si l'on compare les effets d'une même inclinaison en roulis et en tangage, les résultats montrent que les courbes d'erreurs sont similaires, avec des effets Müller et Aubert apparaissant autour des mêmes valeurs d'inclinaison. De surcroît, les erreurs perceptives en tangage corrélaient avec celles obtenues en roulis (Mittelstaedt, 1983, 1986).

### 2-2-2 Décorrélations complexes

On considère qu'une décorrélation est complexe lorsqu'elle associe plusieurs décorrélations d'axes impliquant des décorrélations de plans. Nous envisagerons deux situations de décorrélations combinées dans cette partie. La première est réalisée en combinant la décorrélation posturo-gravitaire par roulis ou tangage à un ajustement de la baguette dans un plan différent de celui de l'inclinaison du corps. La deuxième décorrèle l'axe corporel de la direction gravitaire en utilisant simultanément des inclinaisons du tronc et de la tête dans des plans

différents. Si ces différentes situations expérimentales ont permis de mieux comprendre certains effets d'inclinaison sur la perception de la direction gravitaire, elles n'en demeurent pas moins rarement utilisées, notamment parce que l'interprétation des résultats se révèle extrêmement périlleuse.

#### *2-2-2-1 Dissociation des plans d'inclinaison du corps et de la baguette*

Dans la littérature, la situation généralement étudiée est une dissociation réalisée par une inclinaison du corps en tangage arrière de 90 degrés (décubitus dorsal ou plat dos) alors que la perception visuelle de la direction gravitaire est évaluée avec une baguette inclinée en roulis dans un plan frontal strictement vertical.

L'intérêt de cette décorrélation est de rendre non pertinente les indices gravitaires somesthésiques et otolithiques pour l'ajustement vertical de la baguette dans le plan frontal (Broscole & Cristal, 1967 ; Parker & Poston, 1984 ; Templeton, 1973 ; Wade, 1970b). Cependant, les données montrent qu'un sujet en décubitus dorsal est parfaitement capable d'ajuster sur la direction gravitaire, une baguette inclinée en roulis dans le plan frontal (Luyat, 1996). Si un tel résultat suggère que la réduction de l'activité posturale et des informations gravitaires d'orientation, qu'engendre l'immobilisation du sujet dans cette position, ne semble pas constituer un facteur limitant la perception de la gravité, il met en exergue le rôle de l'axe corporel dans le jugement visuel de verticalité. Il faut en effet considérer que dans cette situation la perception de la verticale peut être obtenue par un ajustement de la baguette soit sur la direction gravitaire, soit en positionnant la baguette à l'intersection du plan sagittal corporel et du plan frontal. De surcroît, des inclinaisons en roulis de l'axe Z dans le plan horizontal provoquent des erreurs de perception de la verticale visuelle dans la direction de l'inclinaison du corps (Luyat, 1996).

Luyat (1996) propose que la position du regard relativement à la direction gravitaire constitue un élément déterminant de la relation entre l'axe Z et la verticale visuelle subjective. Pour des sujets à plat dos, des mouvements de translation ou de roulis du corps dans le plan horizontal, générant une même déviation du regard relativement à l'axe gravitaire, produisent un jugement visuel de la verticale identique. Ces résultats suggèrent que l'axe du regard, et par conséquent la position de la tête par rapport à la cible, constitue un élément déterminant dans la perception visuelle de la verticale. Afin d'évaluer la contribution isolée du segment céphalique, certains auteurs ont décorrélé l'axe gravitaire et l'axe corporel en ajoutant une dissociation des axes du tronc et de la tête.

#### *2-2-2-2 Dissociation des plans d'inclinaison du tronc et de la tête*

Pour étudier le rôle du segment céphalique dans la perception de la direction verticale, Parker et Poston (1984) maintiennent les sujets dans un dispositif mobile en roulis et tangage qui les immobilise totalement à plat dos. La tête est inclinée par rapport à l'axe corporel de 90 degrés vers l'arrière de telle façon qu'ils puissent voir la baguette située dans un plan frontal derrière eux. On peut donc considérer que cette configuration céphalique s'apparente à la position verticale inversée, avec cependant la présence d'indices gravitaires somesthésiques et otolithiques très différents. Trois autres conditions expérimentales sont étudiées en combinant, à partir de cette position à plat dos tête inversée, des inclinaisons en roulis de 30 degrés du tronc, de la tête ou des deux simultanément (figure 12).

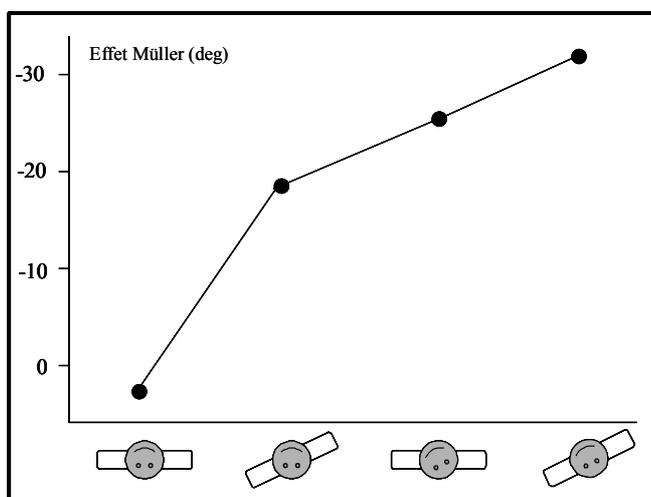


Figure 12 : Moyenne des erreurs de SVV pour 48 sujets dans 4 conditions de décorrélations complexes. A gauche : corps en tangage de 90 deg et tête inversée (position de référence), de gauche à droite, à partir de la position de référence, inclinaison du corps en roulis de 30 deg, inclinaison de la tête en roulis de 30 deg, inclinaison simultanée de la tête et du tronc en roulis de 30 deg.

Dans la position tête inversée, corps strictement horizontal, les sujets ont une perception visuelle correcte de la direction gravitaire. Les inclinaisons en roulis génèrent cependant des déviations de type Müller dont l'amplitude est plus importante pour une inclinaison de la tête que pour une inclinaison du tronc, la déviation maximale étant obtenue pour l'inclinaison simultanée de la tête et du tronc. Ces résultats suggèrent plusieurs conclusions. En terme d'influence respective de la tête et du tronc, il semble que si la perception de la verticale dépend à la fois de l'orientation de la tête et de celle du corps, la position céphalique constitue le déterminant prédominant. Par ailleurs, il existe une variation inter-individuelle importante, que les auteurs attribuent à des différences d'origine sacculaire exacerbées par la position tête inversée (Schöne & Parker, 1967). Enfin, pour expliquer les effets Müller, les auteurs s'appuient sur la similarité des erreurs de perception de la verticale entre les inclinaisons en roulis à partir des positions corporelles verticale et verticale inversée (Lechner-Steinleitner, 1978 ; Schöne, 1975 ; Udo de Haes, 1970).

Autrement dit, ils considèrent que les inclinaisons en roulis de 30 degrés à partir de la position plat dos, tête inversée, sont assimilables à des inclinaisons en roulis de même valeur à partir de la position verticale. Cependant, certaines données tempèrent cette interprétation. D'une part, il a été observé chez certaines personnes que des directions très différentes entre l'axe de la tête et celui du tronc, comme la situation corps à plat dos, tête inclinée en tangage à 180 degrés, pouvaient susciter de véritables conflits d'orientation se traduisant par une perception de la verticale oscillant entre deux verticales subjectives, l'une proche de la verticale physique associée à la position de la tête, l'autre très éloignée qui pourrait être influencée par la direction résultant des positions de la tête et du tronc (Fischer, 1930 ; Udo de Haes & Schöne, 1970). D'autre part, assimiler les positions debout et inversée semble difficile lorsque l'on regarde les signaux otolithiques et somesthésiques générés par ces deux verticales posturales. Les données électrophysiologiques montrent que la fréquence de décharge au repos des fibres d'origine sacculaire est plus élevée lorsque le vecteur de polarisation est dirigé vers le haut comparativement à une stimulation vers le bas (Fernandez & Goldberg, 1976). Les pressions cutanées générées par les dispositifs maintenant le sujet en inversion sont très différentes de celles existant lorsque celui-ci est vertical. Enfin, la distribution des fluides dans les différents compartiments (sanguin, intracérébral ou oculaire) n'est pas superposable entre les deux conditions.

En définitive, la perception de la verticale visuelle subjective dépend de la position de la tête et du tronc, mais les données de la littérature sont difficiles à systématiser. Le poids respectif des axes céphalique et tronculaire serait en partie déterminé par la position respective des axes tête et tronc, l'un par rapport à l'autre mais aussi par leur position respective par rapport à la direction gravitaire (Udo de Haes & Schöne, 1970). Les résultats d'une telle combinaison

dépendraient également des sujets (Fischer, 1930 ; Lechner-Steinlener, 1978; Mittelstaedt, 1983; Schöne & Parker, 1967 ; Udo de Haes & Schöne, 1970).

## **Conclusions**

Du fait des lois de la Gravitation, la direction de l'accélération gravitaire s'exerce de manière constante en force et en direction et pourrait constituer de ce fait le référentiel le plus stable à partir duquel l'homme peut contrôler l'orientation. Chacun des systèmes sensoriels indique, indépendamment des autres, la verticale physique et la direction de l'accélération gravitaire est considérée comme un indice multisensoriel. Dans l'obscurité, la direction de la verticale est détectée par les otolithes mais également par l'ensemble des informations tactiles, proprioceptive et intéroceptives. Ces informations traitées et combinées de manière à établir des référentiels spatiaux impliquent cependant une absence d'aptitude générale à percevoir la direction verticale, puisque si la suppression d'un référentiel ne perturbe pas systématiquement les performances, les situations de décorrélation engendrent des erreurs perceptives. Comme nous allons le détailler dans le dernier chapitre théorique, il existe un certain nombre de théories physiologiques et cognitives pour expliquer les confusions directionnelles engendrées par la décorrélation des axes gravitaire et corporel.

### **CHAPITRE 3 : Principales hypothèses explicatives des effets d'inclinaison sur la perception visuelle de la direction gravitaire**

«Il y a deux manières opposées de concevoir l'élaboration d'un percept unique comme la verticale subjective. La première consiste à considérer qu'elle est la résultante d'une addition vectorielle de toutes les verticales signalées par les différents systèmes sensoriels. Une autre consisterait à dire qu'il y a une ou plusieurs structures cérébrales organisées de façon à constituer un modèle interne de la verticale corporelle, et que c'est cette organisation interne, qui est modulée ou modifiée suivant la conception des capteurs. Bien que l'on puisse penser qu'en définitive ces deux conceptions se rejoignent, elles n'impliquent pas du tout la même organisation neurale, ni la même construction perceptive. L'une va de la périphérie vers le centre, l'autre du centre à la périphérie.» (Berthoz, 1997)

La structure de ce chapitre s'articulera autour de ces deux conceptions d'ordre général, une troisième approche différentielle complètera le panorama descriptif des hypothèses explicatives des illusions perceptives Aubert-Müller. Nous envisagerons d'abord dans la genèse de l'effet Aubert-Müller, la responsabilité de certaines ambiguïtés perceptives dues aux limitations des propriétés des capteurs sensoriels. L'ensemble de ces hypothèses physiologiques repose sur un postulat commun, séduisant par sa simplicité géométrique, d'une déviation de la verticale visuelle subjective résultant directement d'une perception erronée de l'orientation du corps par rapport à la gravité.

Cependant, certains auteurs considèrent que la verticale subjective et la perception de l'orientation de l'axe corporel sont prises en charge par deux voies distinctes du système perceptif (Anastasopoulos et al., 1997 ; Bisdorff et al., 1996 ; Bronstein, 1999 ; Darling &

Hondzinski, 1997 ; Ito & Gresty, 1996, 1997 ; Mast & Jarschow, 1996 ; Mittelstaedt, 1995). Il a été proposé que la perception de la direction gravitaire constitue la résultante d'une addition vectorielle de toutes les verticales signalées par les différents systèmes sensoriels (Mittelstaedt, 1983). Des modèles internes basés sur la transformation de coordonnées entre les différents signaux sensoriels ont également été développés. Dans une deuxième partie, nous envisagerons successivement chacune de ces deux hypothèses cognitives.

Enfin, une dernière partie s'intéressera aux effets Aubert-Müller d'un point de vue différentiel afin d'appréhender les mécanismes pouvant conduire aux différences inter-individuelles mises en évidence.

### **3-1 Hypothèses physiologiques et leurs limites**

#### 3-1-1 Description générale

Dans ces approches, les déviations de la perception de la verticale visuelle sont expliquées par l'existence d'erreurs de perception de l'orientation corporelle différentes en fonction de la valeur de l'inclinaison corporelle (Day & Wade, 1969, Howard & Templeton, 1966 ; Parker et al., 1983). Concrètement, il est postulé que pour les faibles inclinaisons corporelles, le sujet a la sensation d'être plus incliné qu'il ne l'est réellement. Cette surestimation de l'angle entre l'axe corporel et la verticale gravitaire induit par voie de conséquence un ajustement de la verticale subjective au-delà de la verticale gravitaire d'un angle égal à la surestimation de l'inclinaison corporelle ; le sujet « repousse » la baguette. A l'inverse, une personne fortement inclinée se sent moins inclinée qu'elle ne l'est réellement. Cette tendance à la sous-estimation de l'angle existant entre l'axe corporel et la direction gravitaire induit un ajustement de la verticale subjective dans la direction de sa propre inclinaison ; le sujet « attire » la baguette (Figure 13).

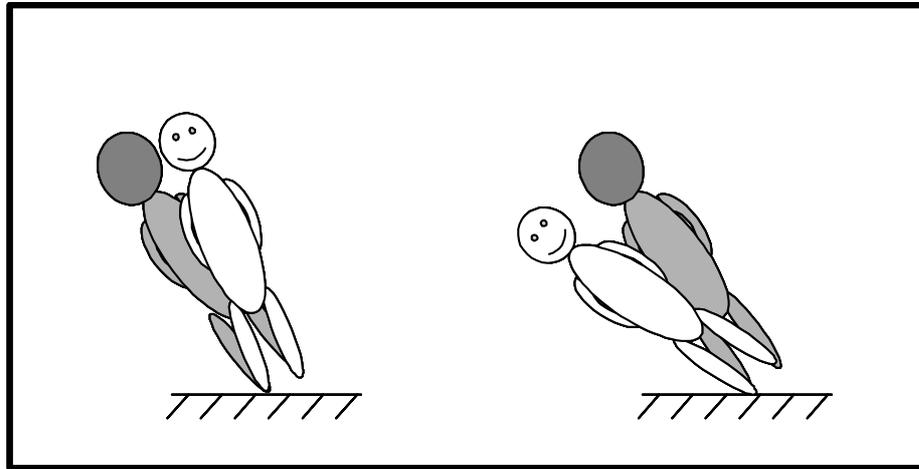


Figure 13 : Erreurs d'estimation de l'orientation de son corps au cours d'une inclinaison corporelle. A gauche : Effet Müller ; A droite : Effet Aubert. La silhouette grisée représente la position ressentie, la blanche la position réelle.

Cette description phénoménologique s'appuie conceptuellement sur l'idée que le jugement visuel de verticalité implique une représentation initiale des coordonnées spatiales d'un objet visuel dans un référentiel rétinocentrique, avant leur transposition dans les référentiels centrés sur la tête puis sur le corps pour aboutir à un ajustement sur la direction gravitaire (Andersen & Mountcastle, 1983 ; Brotchie, et al., 1995 ; Snyder, et al., 1998 ; Wade, 1992). Pour une juste évaluation de l'orientation des objets, n'importe quel système pouvant lui-même varier en orientation, doit détecter précisément sa propre position relativement aux objets.

On conçoit alors qu'à chacun des niveaux de référenciation de l'objet, il puisse exister des erreurs de transposition, reflet des limitations fonctionnelles des afférences sensorielles, conduisant au final à des erreurs de perception de l'orientation de l'axe Z dans le référentiel gravitaire. L'analyse de la littérature suggère que trois principaux dysfonctionnements sensoriels, que nous évoquerons successivement, doivent être pris en compte (Howard, 1982, 1986). Nous verrons que si une grande majorité des travaux s'est attachée aux ambiguïtés perceptives résultant

soit du réflexe de contre cyclotorsion oculaire (Howard et Templeton, 1966), soit d'une défaillance otolithique (Schöne, 1964), aucune de ces études n'a apporté d'explication satisfaisante aux illusions perceptives Aubert-Müller. Nous nous intéresserons ensuite à l'hypothèse d'une origine somesthésique, notamment tactilo-kinesthésique des effets Aubert-Müller à partir des éléments disponibles dans la littérature.

### 3-1-2 Implication des systèmes sensoriels dans les effets Aubert-Müller

#### *3-1-2-1 Rôle des activités oculaires et vestibulaires*

Il a été proposé que la contre cyclotorsion oculaire influence le codage et la perception de l'orientation d'un stimulus visuel en modifiant, de façon non consciente pour le sujet, l'orientation du système de coordonnées rétiniennes (Paillard, 1971, 1974, 1987). Le sujet incliné n'ayant pas connaissance de ce mouvement compensatoire réflexe s'appuierait pour s'orienter sur l'inclinaison de sa tête et non pas sur celle, plus faible, de ses yeux. Pour le jugement visuel de verticalité, la conséquence est un ajustement de la baguette au-delà de la direction gravitaire, d'une valeur voisine de celle de la contre cyclotorsion (Bischof, 1974 ; De Graaf et al., 1992 ; Ebenholtz, 1970 ; Howard, 1982 ; Howard & Templeton, 1966 ; Ohlmann, 1988 ; Wade & Curthoys, 1997). Cette déviation de la baguette en sens inverse de l'inclinaison du corps expliquerait ainsi l'existence de l'effet Müller. Cependant, plusieurs raisons s'opposent à une telle interprétation. D'une part, on n'observe pas de relation de proportionnalité entre l'amplitude de la contre cyclotorsion oculaire et celle de l'effet Müller, même si les phénomènes se produisent dans le même sens pour une inclinaison donnée (Miller et al., 1968 ; De Graaf et al., 1992). D'autre part, on observe un effet Müller alors même que la contre cyclotorsion oculaire est absente par suite d'une pathologie labyrinthique (Miller et al., 1968 ; De Graaf et al., 1992). Enfin, rappelons que l'effet Müller existe en modalité haptique, c'est à dire lorsque le sujet ajuste

manuellement la baguette sans la voir, ainsi qu'en modalité auditive, lorsqu'il s'agit pour le sujet incliné de localiser une source sonore (Lackner, 1973, 1978). Par ailleurs, il faut remarquer que si le plafonnement du phénomène de contre cyclotorsion dès 60 degrés d'inclinaison corporelle peut rendre compte de l'apparition de l'effet Aubert au-delà de cette inclinaison, il s'oppose du fait même de cette limitation à une augmentation de l'effet Aubert avec l'inclinaison corporelle.

Les déviations de la verticale visuelle subjective ont également été interprétées comme la conséquence perceptive d'une baisse d'efficacité otolithique avec l'inclinaison corporelle (cf. p.49). On rappelle que l'idée d'un tel dysfonctionnement otolithique est basé sur la disparité anatomo-fonctionnelle existant entre l'utricule et le saccule (Dichgans et al., 1974 ; Howard, 1982, 1986 ; Lechner-Steinletner et al., 1979 ; Schöne, 1964, 1984 ; Udo de Haes, 1970 ; Yardley, 1990). En résumant, on peut dire que l'augmentation de la stimulation des 33000 fibres utriculaires qui remplace avec l'inclinaison la stimulation des 19000 fibres sacculaires indique au sujet une inclinaison plus importante que celle à laquelle il est réellement soumis. Ce mauvais codage de l'orientation corporelle induirait un jugement de la direction verticale au-delà de la verticale gravitaire, c'est à dire un effet Müller. Pour les inclinaisons plus importante, la substitution fonctionnelle de la saccule par l'utricule n'aurait pas de conséquences perceptives, certains auteurs considérant que la sensibilité otolithique devient trop faible pour coder la direction gravitaire (Howard, 1982, 1986 ; Schöne, 1964 ; Udo de Haes, 1970). En conséquence, le sujet fortement incliné sans référence gravitaire, visuelle ou otolithique, aurait tendance à ajuster la verticale subjective en direction de son axe corporel, constituant alors une référence d'orientation de secours. Une telle hypothèse est compatible avec l'augmentation observée de l'effet Aubert avec l'inclinaison corporelle.

Notons enfin que la coactivation des canaux et des otolithes par des profils d'accélération supraliminaires réduit l'amplitude des effets Aubert pour les inclinaisons importantes (Jaggi-Schwarz & Hess, 2003 ; Pavlou et al., 2002). Cette amélioration de la perception de la direction gravitaire pourrait être attribuée à un renforcement du réflexe cervico-vestibulaire par la stimulation canaliculaire consécutive aux accélérations utilisées limitant le dysfonctionnement otolithique pour ces inclinaisons importantes (Kanaya et al., 1995 ; Roy & Cullen, 2001). Nous avons cependant déjà signalé que cette défaillance otolithique n'était pas clairement établie (Droulez, 1986 ; Fernandez & Goldberg, 1976). De plus, la capacité des sujets à positionner leur corps sur la direction horizontale suggère que les indices gravitaires ont été correctement traités à 90 degrés d'inclinaison corporelle en roulis (Mittelstaedt, 1983).

De l'ensemble de ces recherches, il ressort que ni le système otolithique, ni le système visuel, ni leur connexion n'apportent d'explication satisfaisante aux erreurs Aubert-Müller. Il nous faut donc maintenant nous intéresser aux stimulations somesthésiques induites par une inclinaison corporelle puisque ce système sensoriel apparaît susceptible de retranscrire l'effet de la gravité sur le corps de multiples façons.

### *3-1-2-2 Rôle des informations somesthésiques d'orientation*

Il apparaît qu'il est extrêmement difficile pour un sujet souffrant de torticolis sévère de savoir si un objet est visuellement vertical (Anastasopoulos et al., 1998 ; Grod & Diahov, 2002). Toute anecdote que soit cette observation, ce lien entre la somesthésie nociceptive et la perception de verticalité conforte l'hypothèse d'une implication somesthésique dans le jugement de la direction gravitaire. L'analyse de la littérature met en exergue les difficultés méthodologiques dont ont souffert les recherches s'intéressant au rôle du système somesthésique dans l'orientation spatiale, en raison de la difficulté à le contrôler du fait même de sa complexité.

Malgré l'absence d'hypothèse somesthésique aux erreurs de perception de la direction gravitaire, cette analyse apporte cependant certains éléments de réponse.

Dès les premières descriptions des effets Aubert-Müller, il a été observé des modifications de l'apparition et de l'intensité de ces effets en fonction du délai écoulé entre le moment où le sujet est en position finale d'inclinaison et celui où il ouvre les yeux pour ajuster une baguette à la verticale (Aubert, 1861 ; Müller, 1916). Si l'inclinaison se prolonge, l'effet Müller peut évoluer en effet Aubert et, s'il y a déjà un effet Aubert, celui-ci s'accroît (Aubert, 1861 ; Bronstein, 1999 ; Müller, 1916 ; Udo de Haes & Schöne, 1970 ; Wade, 1970b). Bien que les différents auteurs ne semblent pas d'accord sur le délai nécessaire à l'apparition de ces modifications - 5 minutes pour Schöne et Udo de Haes (1970), 2 à 3 minutes pour Wade (1970b) selon que l'inclinaison est uniquement céphalique ou corporelle -, ces changements sont communément interprétés en terme d'adaptation somesthésique. La diminution de décharge des afférences provenant des différents récepteurs somesthésiques cutanés secondairement à une stimulation (inclinaison) serait responsable d'un amoindrissement des asymétries de pression cutanée en position inclinée. Les récepteurs cutanés étant classés en fonction de leur vitesse d'adaptation (Cholewiak & Collins, 1991), certains travaux suggèrent que ce sont les récepteurs à adaptation lente, tels que les cellules de Merkel ou les bulbes terminaux de Ruffini, responsables de la détection de la position statique du corps ou des membres, qui seraient en cause (Clark & Horsch, 1986).

Si l'anesthésie des surfaces cutanées de contact a constitué le premier moyen expérimentalement utilisé pour étudier le rôle des informations somesthésiques (Arndts, 1924 ; Garten, 1920), elle n'a pas permis d'apporter d'éléments de réponse probants. Afin de mieux appréhender le rôle des informations tactiles, certains auteurs ont cherché à modifier ces

stimulations somesthésiques d'orientation par la mise en place d'une pression uniforme sur l'ensemble de la surface corporelle. Les situations d'apesanteur mais aussi d'immersion ont été utilisées dans ce but. Il ressort globalement de ces recherches que la perturbation somesthésique ne modifie pas l'effet Müller (Graybiel et al., 1968 ; Jarchow et al, 1999 ; Lechner-Steinleitner & Schöne, 1980 ; Wade, 1973) alors que certains auteurs observent une majoration de l'effet Aubert (Schöne, 1964 ; Wade, 1973). Il apparaît également que l'utilisation de stimulations artificielles des récepteurs somesthésiques modifie en fonction de leur nature, la capacité des sujets inclinés à orienter les objets par rapport à la direction de la gravité (Nyborg, 1971). Des appuis cutanés diffus conduisent à des perturbations alors qu'une stimulation tactile différenciée améliorent les jugements.

Une application pratique de ces résultats a été développée par l'armée américaine et la NASA. Il s'agit d'un gilet de stimulation tactile spécifique (Tactile Situation Awareness System) mis au point pour les pilotes et les astronautes soumis en vol à des conditions de stimulations sensorielles inhabituelles. Ce gilet permet l'application sur la peau, au niveau du tronc et des membres, de stimulations tactiles calculées pour fournir intuitivement aux sujets une information gravitaire adaptée au contexte. Les résultats montrent que ce gilet facilite l'orientation des sujets placés dans un environnement sensoriel inhabituel qu'engendrent les multiples contraintes de vol (Ruppert, 2000).

Enfin, la pathologie somesthésique a également apporté des arguments pour une implication des informations somesthésiques dans la genèse des effets Aubert-Müller puisque les déficiences somesthésiques perturbent clairement les jugements de verticale posturale et visuelle (Anastasopoulos et al., 1999 ; Bronstein, 1999 ; Yardley (1990). Yardley (1990) compare la perception de la verticale visuelle d'un groupe de sujets normaux à celle du patient N.L. atteint

d'une désafférentation somesthésique au dessous du cou, consécutive à une démyélinisation d'origine virale. Chez ce patient, les conceptions motrices sont préservées mais il existe une absence de potentiel d'action sensoriel malgré quelques sensations résiduelles diffuses de pression et de douleur. En position assise, ce patient juge de la verticalité d'une baguette lumineuse aussi précisément que les sujets normaux, mais il n'en est pas de même lorsqu'il est incliné en roulis (90 degrés). Les erreurs ne se font plus dans le sens de l'effet Aubert, qui apparaît classiquement pour de fortes inclinaisons, mais avec une déviation de type Müller. Bronstein (1999) retrouve également une absence d'attraction de la verticale vers l'axe corporel en inclinant en roulis des sujets souffrant de dysfonctionnements somesthésiques bilatéraux. Mais à la différence du patient N.L., ces sujets perçoivent la verticale visuelle sans biais directionnel avec une extrême variabilité intra-individuelle. Enfin, Anastasopoulos et al. (1999) montrent chez dix-huit patients hémiparétiques inclinés à 90 degrés en roulis, que la verticale est visuellement déviée vers le corps du sujet si l'inclinaison se fait du côté sain, alors qu'une telle déviation disparaît si l'inclinaison est réalisée du côté pathologique. Cependant, l'absence de contrôle des lésions somesthésiques (étiologie, date d'apparition, techniques de rééducation fonctionnelle) rend difficile toute inférence à la population saine.

Au regard des différentes données expérimentales, les informations somesthésiques apparaissent fortement impliquées dans la perception de la direction gravitaire mais leur rôle exact reste encore très mal défini. Il semble que si les informations somesthésiques contribuent à renseigner le sujet sur son orientation spatiale dans l'environnement gravitaire, elles contribuent également aux erreurs perceptives consécutives aux situations de décorrélations importantes.

### 3-1-3 Perception d'orientation corporelle et jugement visuel de verticalité

Les nombreux travaux cherchant à savoir comment un individu incliné en roulis dans l'obscurité estime son orientation corporelle, donnent des résultats très différents voire même contradictoires selon la méthodologie utilisée, mais également selon les auteurs lorsque la mesure est obtenue avec une même méthodologie. Ainsi, lorsque l'orientation corporelle est obtenue par une estimation verbale, Van Beuzekom et Van Gisbergen (2000) observent une sous-estimation de la position du corps pour des inclinaisons en roulis entre 0 et 180 degrés, Fujita (1956) obtient une surestimation pour des inclinaisons sur la gauche entre 60 et 150 degrés et Higashiyama et Koga (1998) enregistrent des estimations verbales correctes de la position du corps jusqu'à 45 degrés d'inclinaison et une surestimation au-delà. Ces derniers auteurs observent que si la mesure de l'orientation corporelle est obtenue par un repositionnement du sujet sur une inclinaison requise, l'ajustement corporel va surestimer l'estimation verbale produite pour cette position.

Les quelques expérimentations qui ont cherché à valider l'hypothèse de la responsabilité des erreurs de perception de l'orientation du corps dans les illusions perceptives Aubert-Müller aboutissent également à des conclusions divergentes. Van Beuzekom et Van Gisbergen (2000) montrent que les erreurs Aubert sont corrélées aux erreurs d'estimation de la position du corps à partir de 60 degrés d'inclinaison en roulis. Cependant, le renforcement des indices proprioceptifs d'orientation par une inclinaison corporelle active améliore le jugement d'orientation corporelle sans modifier la perception de la verticale visuelle (Van Beuzekom et al., 2001). Jarchow et al. (1999) observent également un effet différentiel d'une perturbation somesthésique par immersion sur les deux tâches perceptives. Alors que le jugement d'orientation corporelle est perturbé en condition d'immersion, la perception de la verticale visuelle reste inchangée. Il ressort de ces données que (1) les erreurs d'orientation corporelle sont globalement plus faibles que les illusions

perceptives Aubert-Müller, (2) l'absence de description univoque de ces erreurs rend difficile toute systématisation et toute mise en relation de ces deux jugements.

En définitive, il apparaît que l'importance de l'inclinaison corporelle pourrait conditionner la pondération respective des informations vestibulaires et somesthésiques dans le jugement de la verticale. Ainsi, pour les faibles inclinaisons corporelles, l'effet Müller serait principalement sous la dépendance de mécanismes vestibulaires, la somesthésie complétant alors la fonction vestibulaire (Böhmer & Mast, 1999). En effet, l'augmentation des informations gravitaires favorise l'effet Müller (Gentaz, 2000 ; Gentaz & Hatwell, 1996). Par ailleurs, pour des petits angles d'inclinaison corporelle, on observe un effet A au lieu d'un effet E chez des sujets atteints de lésions vestibulaires unilatérales aiguës (Bergenius, et al., 1996). Enfin, des illusions de faible inclinaison corporelle obtenues par stimulations vestibulaires galvaniques déclenchent un effet E (Tardy-Gervet & Severac-Cauquil, 1998).

A l'inverse, lorsque le corps est soumis à de fortes inclinaisons, le rôle des indices gravitaires somesthésiques deviendrait prépondérant et pourrait contribuer à l'émergence de l'effet Aubert. Autrement dit, le patron de pressions cutanées généré par les surfaces de support lors d'une inclinaison du corps pourrait rendre compte de l'attraction par l'axe du corps de la perception visuelle de la direction gravitaire. On rappelle qu'on ne retrouve pas d'effet Aubert lorsque l'on incline des patients hémiplegiques du côté lésé (Anastasopoulos et al., 1999 ; Bronstein, 1999 ; Yardley, 1990). Néanmoins, aucune des explications physiologiques, évoquées ci-dessus, ne permet de rendre compte de l'ensemble des effets des décorrélations sur le jugement visuel de la direction verticale. Il faut donc envisager que la genèse de ces erreurs perceptives ne reflète pas simplement une défaillance des capteurs périphériques, mais qu'elle puisse se situer également à un niveau perceptivo-cognitif.

### 3-2 Hypothèses cognitives et leurs limites

Il faut noter que les effets Aubert et Müller ne réagissent pas de la même façon à un changement de consignes. A la différence de l'effet Aubert, l'effet Müller n'est pas modifié par la qualité de la définition de la notion de verticale gravitaire (Ebenholtz & Shebilske, 1973 ; Wade, 1970a). Si ces données suggèrent que les mécanismes de traitement des informations sensorielles sont différents entre les effets A et E, elles mettent en exergue l'importance de mécanismes contrôlés de nature cognitive dans la genèse des erreurs de perception visuelle de la direction gravitaire.

#### 3-2-1 Modélisation vectorielle des effets Aubert-Müller (Mittelstaedt, 1983)

Pour Mittelstaedt (1983), si la perception de la verticale visuelle est déviée de la verticale gravitaire alors que les informations sensorielles dont dispose le sujet sont parfaitement pertinentes au regard de l'environnement gravitaire et parfaitement connectées pour lui permettre de percevoir la verticale subjective très proche de la direction gravitaire, c'est parce qu'un autre facteur intervient et perturbe le jugement de verticalité. Ce modèle postule que le système nerveux central alloue aux systèmes sensoriels des poids différents dont la sommation vectorielle détermine, pour une position donnée, la verticale visuelle subjective (cf. fig.7, p.37).

Plus précisément, il propose que les erreurs perceptives résultant de l'inclinaison d'un sujet dans l'obscurité sont le fruit de l'interaction de deux tendances. Une première tendance, dirigée par le fonctionnement vestibulaire, pousse le sujet à repousser la verticale subjective au-delà de la verticale physique. Une deuxième tendance, dont on ne connaît pas l'origine incite le sujet à localiser la verticale subjective vers son axe longitudinal corporel. Cette tendance, appelée vecteur idiotropique (VI), n'est pas définie par rapport à un système sensoriel spécifique, mais résulterait plutôt d'un calcul effectué au niveau du système nerveux central (Mittelstaedt, 1983).

Elle permettrait de pallier aux insuffisances de réglages du système vestibulaire de façon à fournir aux sujets dans les situations de la vie quotidienne une bonne lecture de la verticalité des objets. Ce fonctionnement optimal pour les faibles décorrélations existant en situation écologique entre la direction gravitaire et l'axe Z, se fait au détriment d'erreurs perceptives dans les conditions inhabituelles de fortes inclinaisons. L'effet Aubert résulterait donc de la valeur allouée à la tendance idiotropique par le système nerveux central en situation d'inclinaisons inhabituelles. Par ailleurs, la diminution de l'effet Aubert observée à partir de 130 degrés est compatible avec le modèle, puisque dans ces situations, les directions de l'axe Z et de la gravité tendent alors vers la même direction.

Concrètement, l'information vestibulaire est représentée par un vecteur de valeur 1 et pointant dans la direction de la verticale physique. Le vecteur idiotropique pointe, lui, dans la direction de l'axe longitudinal de la personne, il est en cela assimilable à l'axe Z, bien que ce dernier ne soit pas une entité mesurable. D'après les mesures effectuées par Mittelstaedt (1985, 1986), le poids du VI est toujours compris entre 0 et 1. Il constitue une constante propre à chaque personne, indépendante de la modalité de perception de la verticale (haptique vs. visuelle) et de la direction d'inclinaison du corps (roulis vs. tangage). Plus le vecteur idiotropique sera proche de 1, plus l'effet Aubert sera fort. La valeur de ce vecteur est déterminé pour une inclinaison de 90 degrés par la cotangente de l'angle existant entre la verticale subjective et l'axe Z du sujet (tableau 1). Enfin, l'information visuelle peut être, elle aussi, caractérisée par un vecteur sommable avec les deux précédents lorsque le sujet incliné n'est pas placé dans l'obscurité.

Tableau 1 : Calcul du poids du vecteur idiotropique pour deux sujets imaginaires inclinés à 90 degrés en roulis. Avec VS, l'erreur (deg) réalisée lors de l'ajustement d'une baguette sur la direction gravitaire,  $\beta$ , l'angle (deg) existant entre la verticale subjective et l'axe corporel et VI, la valeur du vecteur idiotropique. D'après Mittelstaedt (1986).

Sujets	VS	$\beta$	VI = cotangente ( $\beta$ )
A	15	90-15 = 75	0.27
B	35	90-35 = 55	0.7

Cette modélisation vectorielle conçoit la verticale subjective comme une direction que l'individu calculerait (même s'il n'a pas conscience de ces calculs), plutôt que comme la mise en relation des coordonnées des espaces égo et exocentrés. Elle apparaît comme un phénomène cognitif complexe donnant à l'axe corporel une importance majeure, représentée par la relation existant entre l'amplitude de l'erreur réalisée et le poids du VI. Il semble donc que la perception de la verticale repose non seulement sur l'intégration centrale des informations issues des systèmes sensoriels, mais aussi sur la prise en compte de l'occurrence de situations spatiales habituelles pour l'individu. Il existerait une sorte de modèle interne prédictif de la configuration sensorielle attendue permettant d'estimer la direction gravitaire en situation écologique. Selon Berthoz (1997), la verticale subjective serait l'expression perceptive d'un modèle interne de la verticale, «modulée ou modifiée par la configuration des capteurs».

### 3-2-2 Modèles internes d'élaboration de la verticale visuelle subjective

Les modèles internes constituent une alternative à l'interprétation de la verticale subjective comme résultant d'une addition vectorielle de toutes les verticales signalées par les différents systèmes. Ils peuvent être définis comme des constructions neurales dynamiques simulant les principes physiques de l'environnement pour combiner l'information issue des multiples capteurs en fonction de l'expérience (Merfeld et al., 1999).

Eggert (1998) prend en compte les limites de fonctionnement du système nerveux central dans le traitement des multiples signaux sensoriels mis en jeu dans les jugements spatiaux en considérant que les traitements hautement complexes que réalise le système nerveux central sont impossibles sans approximations. Ces approximations permettraient de limiter de façon satisfaisante les multiples biais dans les signaux d'entrée disponibles en situations écologiques mais se révéleraient insuffisantes en situations extrêmes ou inhabituelles. Pour le jugement d'orientation d'un objet, il propose que le système nerveux central effectue des choix de fonctionnement basés sur des probabilités de réussites aux situations les plus fréquentes en estimant quelle est la valeur la plus probable de la position de l'objet par rapport à celle de la tête dans une situation donnée. Pour cela, il utiliserait une stratégie de calcul mathématiquement représentée par une fonction de probabilité de distribution gaussienne. Cette fonction aurait une valeur maximale lorsque le sujet est droit, indiquant que l'alignement de la verticale visuelle subjective sur l'axe corporel est la situation la plus probable car la plus habituelle. Plus le pic de distribution est étroit, plus le système nerveux central assignerait une forte probabilité aux faibles différences entre la verticale visuelle subjective et la direction corporelle verticale, et meilleures seraient les performances. Cette approche rend compte également de l'augmentation de la variabilité intra-individuelle des jugements de la VVS avec l'inclinaison corporelle (Mittelstaedt, 1983 ; Van Gisbergen, & Van Beuzekom, 2000). Elle est, par ailleurs, mathématiquement compatible avec l'approche vectorielle de Mittelstaedt, puisque le vecteur idiotropique s'intègre comme un acteur, à part entière, de la stratégie d'économie du fonctionnement cérébral dont le prix à payer est celui d'une majoration des erreurs pour les situations rares et extrêmes.

Le modèle proposé par Van Beuzekom et Van Gisbergen (2000, figure 14) est centré sur l'établissement d'une perception correcte de l'orientation de la tête, déterminante pour établir un

référentiel céphalocentré correctement orienté dans l'espace gravitaire. Les auteurs proposent ensuite que l'orientation de la tête par rapport à la gravité, reconstruite à partir des informations vestibulaires, soit utilisée de façon identique pour générer la perception de l'orientation corporelle ainsi que la perception visuelle de la direction gravitaire. L'information somatosensorielle, quant à elle interviendrait différemment dans la genèse de ces deux percepts. Dans le cadre de la perception de la verticale visuelle subjective, elle contribuerait surtout à améliorer la perception de la tête par rapport à la gravité en comblant les déficits vestibulaires, tels qu'ils ont été proposés par Mittelstaedt (1983). L'inclinaison corporelle subjective, serait quant-à elle, déterminée en partie par les informations somesthésiques apportées par les gravicepteurs du tronc.

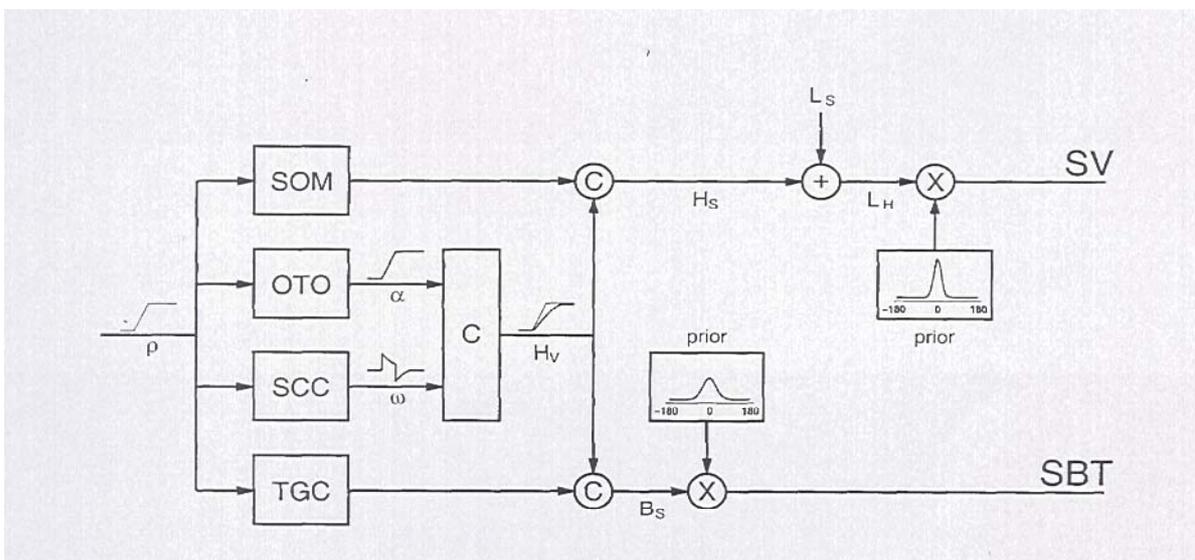


Figure 14 : Représentation du modèle de Van Gisbergen et Van Beuzekom (2000) et des deux modules d'élaboration de la verticale subjective (SV) et de l'inclinaison corporelle subjective (SBT) lors d'une inclinaison corporelle latérale  $\rho$ . Les deux modules sont alimentés par la représentation de l'orientation de la tête dans l'espace ( $H_v$ ), déterminée sur la base des informations otolithiques (OTO,  $\alpha$  information de position) et canaliculaires (SCC,  $\omega$  information dynamique). Ils prennent en compte des informations somatosensorielles différentes avec un rôle particulier des afférences du tronc (TGC) pour l'inclinaison corporelle subjective. Le modèle suppose également, l'intervention de modèles internes (prior) différents pour les deux percepts.

De plus Van Gisbergen et Van Beuzekom (2000) font l'hypothèse de l'existence de modèles internes, différents pour les jugements d'orientation corporelle et de verticale, qui moduleraient les sorties finales de ces deux jugements en fonction d'une probabilité a priori qu'une inclinaison corporelle intervienne réellement. Comme le propose Eggert (1998), les erreurs de perception de la verticale visuelle résulteraient des approximations basées sur des probabilités de réussites aux situations les plus fréquentes. Elles seraient mises en place dans les processus intégratifs et comparatifs afin de lutter contre les illusions sensorielles inhérentes aux défaillances fonctionnelles des capteurs et s'exprimeraient dans les situations rarement rencontrées.

Enfin, Kaptein et Van Gisbergen (2003) ont récemment proposé un modèle intégrant les hypothèses explicatives des effets Aubert-Müller, à partir de l'étude des effets de décorrélation de la direction gravitaire et de l'axe du corps par des inclinaisons en roulis sur l'ensemble des 360 degrés du plan frontal. Ils ont obtenu des résultats cohérents avec le modèle de Mittelstaedt jusqu'à des inclinaisons de 135 degrés et au-delà avec l'hypothèse physiologique. Ils suggèrent que le vecteur idiotropique agit de façon automatisée jusqu'à un certain seuil, qui correspondrait à un écart angulaire de 90 degrés entre la position ressentie du corps et le jugement subjectif de la verticale. Au-delà, les sujets basculeraient sur un fonctionnement moins automatisé directement basé sur l'estimation de la position du corps dans l'espace. Ce fonctionnement à deux niveaux serait justifié pour les auteurs par un souci d'optimisation des performances dans les situations les plus fréquentes de faibles inclinaisons. Le calcul de la direction verticale à partir de l'orientation corporelle perçue conduit à de bonnes performances perceptives. Il apparaît cependant que pour l'ensemble des inclinaisons corporelles testées, l'écart type calculé dans l'estimation de la position du corps est significativement supérieur à celui obtenu dans le jugement de l'orientation

verticale des objets, même si ce dernier augmente avec l'inclinaison. Pour les faibles inclinaisons, l'utilisation de la position du corps pour l'estimation de la verticale en augmentant la variabilité des jugements, diminueraient donc leur fiabilité. En conséquence, les auteurs postulent que les sujets font le choix d'un jugement de verticalité automatisé cognitivement moins coûteux, qui s'il apparaît adapté aux situations écologiques se révèle inadéquat dès lors que l'on s'en écarte.

### **3-3 Organisation vicariante de la perception visuelle de la direction gravitaire**

Si chaque sujet traite bien un message global multimodal dans lequel intervient l'ensemble des indices sensoriels, les altérations de la perception de la verticale sont caractérisées par une grande variabilité inter-individuelle. Il semble que le poids attribué à chaque indice d'orientation varie d'un individu à l'autre (Witkin & Asch, 1948). Ces préférences de chacun dans le traitement des informations se rapprochent de la notion de vicariance introduite par Reuchlin (1978). Reuchlin (1978) postule (1) qu'il n'existe pas dans les situations naturelles, un seul processus permettant de parvenir à une réponse mais plusieurs processus pouvant amener à une même réponse et (2) que chez un individu donné certains processus sont plus facilement évocables que d'autres. Ces considérations permettent une modélisation des différences inter-individuelles observées lors de la perception de la direction verticale en termes d'organisation vicariante des référentiels spatiaux (Ohlmann, 1990).

Dans les situations où diverses sources d'informations sont pertinentes au regard de la direction gravitaire (individu vertical dans un environnement gravitaire et visuel naturel), les sujets perçoivent correctement la verticale puisqu'ils disposent tous de l'information suffisante et que chacun des référentiels, gravitaire, visuel et égocentré pris isolément, conduit en situation habituelle à des performances identiques et correctes. Cependant, l'existence d'une évocabilité

différentielle des référentiels d'orientation conduit à des erreurs perceptives en fonction des situations de décorrélations, c'est à dire lorsque les directions de ces trois invariants ne sont plus confondues. Dans ces situations, l'organisation vicariante des référentiels spatiaux d'orientation révélerait le processus habituellement utilisé par le sujet dans la perception de la verticale, le parallélisme cognitif des référentiels physiques conduisant les sujets à considérer inconsciemment que leur référentiel de prédilection leur indique la direction verticale. En conséquence, une décorrélation engendrée par des biais visuels (inclinaison d'un cadre), gravitaires (centrifugation) ou posturaux (inclinaison corporelle) perturbe les performances perceptives en fonction de l'adéquation entre le référentiel de prédilection du sujet et la situation de conflits impliquée.

Ohlmann (1998), en s'appuyant sur les trois référentiels spatiaux d'orientation, décrit trois styles de fonctionnement perceptif (visuel, égocentré et gravitaire) en terme de dépendance à l'égard d'un référentiel : (1) les dépendants à l'égard du champ visuel, qui ont recours aux informations visuelles environnementales, (2) les dépendants à l'égard du référentiel égocentré qui utilise l'axe corporel et (3) les dépendants à l'égard du référentiel gravitaire qui se fient en priorité aux informations gravitaires otolithiques. En conséquence, un sujet dépendant du référentiel égocentré s'appuiera lors d'une inclinaison corporelle sur la direction de son axe corporel quand il doit ajuster une baguette à la verticale, ce qui rend compte de l'effet Aubert. Cependant, l'effet Aubert ne correspond pas à un strict ajustement de la baguette sur l'axe du corps. Il a été proposé que l'évocabilité des référentiels soit pondérée, chacun des référentiels ayant une probabilité d'évocation non nulle pour un individu donné. Il existerait par conséquent un référentiel stable dominant et des référentiels secondaires. Si ces derniers interviennent en cas de suppression du référentiel dominant, ils seraient également susceptibles d'interférer avec le

référentiel dominant. Cette pondération, plutôt qu'un fonctionnement en tout ou rien, rendrait également compte de la variabilité inter-individuelle observée dans l'importance de l'effet Aubert.

La question de l'origine du choix du référentiel privilégié se pose dès lors que l'on prend en compte l'approche vicariante dans la perception de la verticale. Il est classiquement proposé que ce sont les habitudes mises en jeu dans les mécanismes de régulation posturale qui conditionnent le référentiel de prédilection. Le processus habituellement utilisé pour maintenir le corps droit dans l'environnement gravitaire serait appliqué dans l'ensemble des traitements spatiaux, comme par exemple remettre une baguette à la verticale (Gibson, 1952 ; Isableu et al., 1997 ; Ohlmann, 1988). Cette hypothèse est basée sur l'idée que la verticale comportementale constitue un référentiel spatial universel, recherché en permanence pour générer les différents invariants spatiaux nécessaires à l'orientation du sujet et/ou de l'objet (Paillard, 1974 ; 1987).

### **Conclusions**

Au terme de ce chapitre, force est de constater que « Malgré un long intérêt de la recherche pour ces phénomènes [illusions Aubert-Müller], aucune explication satisfaisante et globalement acceptable n'est disponible actuellement» (Ebenholtz, 1970, p.1). Ce qui était vrai en 1970, l'est encore aujourd'hui, le grand nombre d'hypothèses développées dans la littérature pour expliquer l'origine de ces effets ne faisant que confirmer ce constat.

## PARTIE 2 : OBJECTIFS ET RESULTATS

### EXPERIMENTAUX

---

#### CHAPITRE 4 : Hypothèses théoriques

La direction verticale constitue une orientation privilégiée de l'espace située au carrefour des niveaux postural et perceptivo-cognitif. Percevoir la direction verticale implique donc une activité cognitive pour la représentation de l'espace. Cependant, le caractère multisensorielle et polyréféréncé de la perception de la verticale rend difficile l'émergence de lois générales. De surcroît, les différents travaux menés dans ce cadre s'opposent à l'hypothèse qu'un processus unique conduise au jugement de verticalité. L'individu peut conserver son aptitude à percevoir la verticale après la suppression d'un type d'information (sujets dans l'obscurité, vestibulolésé, somatolésés). Ainsi, aucune source d'information n'est indispensable dans la définition de l'orientation spatiale. Cependant, l'absence de concordance entre ces informations sensorielles conduisent parfois à une perception spatiale erronée. Si la précision de l'estimation de la verticale est grandement facilitée par la présence d'un environnement naturel lorsque le sujet lui-même est à la verticale, son inclinaison en l'absence d'indice visuel conduit généralement à des erreurs dans le sens de la perturbation (effet Aubert). Par ailleurs, certaines situations de mise en conflits sensoriels mettent en évidence l'existence de différences inter-individuelles dans l'aptitude à percevoir la direction verticale en relation avec une sensibilité différente aux perturbations sensorielles en jeu.

L'ensemble des expériences de ce travail est organisé autour de trois questions principales qui poursuivent toutes l'objectif de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le jugement de la verticalité d'un objet.

#### **4-1 Rôle des informations somesthésiques dans le jugement visuel de la direction gravitaire**

La première question s'intéresse à l'évaluation de la contribution des informations somesthésiques dans le jugement de verticalité. Si la graviception concerne l'ensemble des systèmes sensoriels, les données concernant le rôle des informations somesthésiques sont rares. Cependant, au regard des résultats de la littérature, la somesthésie pourrait participer au jugement de verticalité par le biais de l'information qu'elle fournit sur la position du corps par rapport au champ gravitaire. Pour répondre à cette question, deux expériences ont été envisagées, l'une d'un point de vue général, l'autre d'un point de vue différentiel.

##### 4-1-1 Contribution somesthésique d'un point de vue général

Comme il n'est pas possible de supprimer complètement l'information tactile sur terre, une première expérience propose d'étudier la contribution somesthésique dans le jugement de verticalité en utilisant deux types de manipulations de ces informations sensorielles. D'une part, les stimulations tactiles d'orientation ont été perturbées par l'utilisation d'un dispositif homogénéisant les pressions cutanées disponibles. D'autre part, les informations intéroceptives gravitaires ont été renforcées par la réalisation d'un lestage gastrique. Ces modifications des stimulations somesthésiques ne sont cependant pas comparables, puisqu'il s'agit pour l'une d'appauvrir leur pertinence dans l'estimation de la position du corps dans le champ gravitaire et pour l'autre d'utiliser l'estomac comme un fil à plomb pour renforcer les indices gravitaires disponibles.

On rappelle que les données de la littérature montrent (1) une disparition de l'effet Aubert chez les sujets patients souffrant de dysfonctionnements somesthésiques (Anastasopoulos et al., 1999 ; Bronstein, 1999 ; yardley, 1990), (2) une augmentation de l'effet Aubert secondairement à l'homogénéisation des pressions par l'immersion (Schöne, 1964 ; Wade, 1973) et (3) une augmentation de l'effet Aubert avec les délais d'inclinaison par adaptation somesthésique (Aubert, 1861 ; Müller, 1916). L'effet Aubert étant classiquement expliqué par une sous estimation de la position du corps dans l'espace, nous faisons l'hypothèse que l'appauvrissement de la pertinence des informations tactiles d'orientation augmente l'effet Aubert en majorant la sous estimation de l'orientation corporelle. Par ailleurs, la diminution de l'effet Aubert observée dans les ajustements haptiques verticaux a été interprétée comme un renforcement des indices gravitaires par la masse de l'ensemble du bras (Gentaz & Hatwell, 1996). Dans le même sens, il est attendu que le renforcement des indices gravitaires gastriques en jouant le rôle d'un fil à plomb freine l'expression de l'effet Aubert.

#### 4-1-2 Contribution somesthésique d'un point de vue différentiel

Il est communément admis qu'il existe une différence inter-individuelle dans l'aptitude à percevoir la verticale (Asch & Witkin, 1948 ; Ohlmann, 1988), certains sujets produisant des erreurs de jugement de type Müller pour les inclinaisons importantes, d'autres un effet Aubert dès les faibles inclinaisons. La stabilité de ces différences inter-individuelles (Bergenius et al., 1996 ; Mittelstaedt, 1983 ; Tribukait et al., 1995) suggère qu'elles reposent sur l'existence de modes différents de perception de la gravité. Notre objectif dans la deuxième expérience est de comprendre comment les relations que le sujet entretient avec l'environnement et la connaissance acquise au travers de l'expérience cumulée, modifient le traitement des informations sensorielles, notamment somesthésiques, et la construction perceptive de la verticale qui en découle.

L'ensemble des données de la littérature sur les experts sportifs suggère une amélioration des caractéristiques fonctionnelles des systèmes sensoriels (Bringoux et al., 2000 ; Kiourmourtzoglou et al., 1997). Il a notamment été mis en évidence chez les gymnastes une amélioration fonctionnelle des systèmes otolithique et somesthésique (Bringoux et al., 2000 ; Denis et al., 1996). Pour atteindre l'objectif fixé, nous avons choisi d'appréhender l'organisation des différentes sources d'information dans le codage de la direction gravitaire par la prise en compte des effets de l'apprentissage sur le jugement de verticalité. Plus précisément, il est question de savoir dans quelle mesure l'expertise sportive est susceptible de modifier l'influence de la décorrélation gravito-posturale dans la lecture de la gravité.

La natation synchronisée pourrait constituer un apprentissage pertinent au regard de notre objectif. Sa pratique requérant la maîtrise de contraintes posturales importantes et répétées, elle implique un apprentissage efficace de la lecture de la direction gravitaire en situation de décorrélations posturo-graviques. L'acquisition d'une telle expertise pourrait reposer sur un renforcement des indices gravitaires d'orientation, otolithiques et somesthésiques, au détriment du référentiel égocentré. Compte tenu de l'habileté posturale développée par ces experts sportifs, il est intéressant de savoir si une meilleure utilisation de l'information sensorielle se retrouve pour des orientations purement perceptives où l'activité motrice n'est pas sollicitée. Il est donc attendu que la décorrélation posturo-gravique n'entraîne pas les mêmes conséquences négatives sur la perception visuelle de la direction gravitaire que chez les sujets normaux. De surcroît, le milieu aquatique constitue un environnement appauvri en indices gravitaires tactiles d'orientation. La natation synchronisée impose ainsi aux athlètes de maintenir la position verticale en l'absence d'appuis plantaire, et la position horizontale avec une réduction de l'asymétrie des pressions cutanées. Nous avons donc cherché à déterminer si l'altération des

indices gravitaires tactiles par homogénéisation des pressions cutanées était compensée chez les nageurs synchronisés par une meilleure utilisation des autres sources d'informations sensorielles disponibles, en particulier otolithiques.

#### **4-2 Rôle du jugement d'orientation corporelle dans le jugement visuel de la direction gravitaire**

La deuxième question suit logiquement la première puisqu'elle cherche à déterminer comment les informations somesthésiques sont impliquées dans la relation espace corporel/espace gravitaire. Au regard de l'explication physiologique des effets Aubert-Müller et de l'hypothèse d'une contribution somesthésique au jugement de verticalité, il est fait l'hypothèse que les erreurs de jugement de l'orientation corporelle conditionnent les erreurs visuelles de perception de la verticale. Trois expériences poursuivent cet objectif.

##### 4-2-1 Rôle de la perception d'orientation corporelle et des informations tactiles dans le jugement visuel de la direction gravitaire

L'hypothèse d'un jugement de verticalité dépendant de l'orientation corporelle perçue est évaluée par la détermination concomitante de l'orientation corporelle par estimation verbale et de la perception visuelle de la verticale. En accord avec l'hypothèse physiologique (Day & Wade, 1969 ; Howard & Templeton, 1966 ; Parker et al., 1983), il est attendu l'expression d'une sous-estimation de l'orientation corporelle et d'un effet Aubert augmentant conjointement avec l'inclinaison corporelle. Pour évaluer la place des informations somesthésiques dans cette relation, nous avons cherché à déterminer si une altération des informations gravitaires tactiles entraîne des modifications cohérentes de ces deux jugements perceptifs. Dans la logique des hypothèses précédentes, il est fait l'hypothèse qu'une majoration de la sous-estimation de l'estimation corporelle par la perturbation tactile soit associée à un plus grand effet Aubert.

#### 4-2-2 Rôle des contraintes d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité

Un certain nombre d'expériences met en évidence que la façon avec laquelle l'information d'orientation peut être obtenue conditionne la qualité de la perception d'orientation ; plus un sujet est passif, moins bonne sera ses performances perceptives (Gibson, 1962, 1966 ; Stoffregen & Riccio, 1988). Ces considérations suggèrent que les difficultés rencontrées pour formaliser la relation corps/verticale pourraient résulter des contraintes d'orientation inhérentes à la procédure utilisée pour le jugement de l'orientation corporelle. Ceci nous amène à évaluer l'influence de la procédure de jugement de l'orientation corporelle dans la perception de la direction gravitaire.

Il s'agit dans un premier temps de comparer les jugements d'orientation corporelle obtenus par auto ajustement du corps sur une orientation requise à ceux obtenus par une estimation verbale de cette orientation. L'analyse de ces deux procédures de jugement de l'orientation corporelle montre qu'elles impliquent des informations sensorielles d'orientation ainsi qu'un niveau d'engagement des sujets différents (Gibson, 1966 ; Higashiyama & Koga, 1998). Alors que l'estimation verbale de l'orientation corporelle nécessite pour les sujets d'indiquer leur inclinaison à partir des informations d'orientation qui leur sont disponibles dans la position inclinée donnée, l'auto ajustement corporel les engage dans la recherche et l'analyse des indices d'orientation au fur et à mesure qu'ils déplacent leur corps vers l'inclinaison requise. Il est donc fait l'hypothèse que le jugement d'orientation corporel est meilleur lors d'un auto ajustement corporel. Par conséquent, s'il existe une relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité, il est attendu que l'activité d'auto ajustement corporelle améliore la perception de la direction gravitaire en situation de décorrélation posturo-gravique.

#### 4-2-3 Rôle des informations d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité

Une autre façon d'évaluer l'hypothèse physiologique consiste à proposer aux sujets différentes informations d'orientation vraies (orientation réelle) ou fausses (sous ou sur estimation de l'angle d'inclinaison), et d'analyser en retour le jugement de verticalité produit. En accord avec l'hypothèse physiologique, une information d'orientation biaisée par une sous-estimation serait cohérente avec le ressenti du sujet alors qu'une information d'orientation en accord avec l'inclinaison réelle ou biaisée par une surestimation constituerait deux situations de discordance perceptives. En conséquence, il est attendu que l'information d'orientation corporelle sous-estimée ne modifie pas les performances perceptives classiquement décrites. Mittelstaedt (1983) propose par ailleurs l'existence d'un processus automatisé responsable d'une attraction de la direction gravitaire vers l'axe corporel modulée par le niveau de désorientation spatiale des sujets. Il est raisonnable de penser que les deux situations de discordance perceptives renforcent le poids de l'axe corporel dans le jugement de verticalité en majorant les incertitudes spatiales des sujets (effet Aubert augmenté).

#### **4-3 Rôle de la perception visuelle de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de la direction gravitaire**

La dernière expérience complète la question de la relation corps/verticale en s'interrogeant sur la dernière étape conduisant au jugement de gravité à partir de la perception d'orientation corporelle. L'hypothèse physiologique postule que les sujets effectuent un calcul d'angle à partir de leur orientation corporelle subjective pour juger de la direction gravitaire. Si tel est le cas, les sujets sur la base de l'angle d'inclinaison corporelle perçu, repousserait la baguette pour l'orienter sur la direction gravitaire. Cette étape impliquerait pour le sujet de se

représenter correctement son espace Euclidien, i.e. les 360 degrés avec pour origine son axe corporel. Si cet espace est correctement représenté lorsque le sujet est vertical (Van Gisbergen & Van Beuzekom, 2000), la question reste ouverte en situation de décorrélation posturo-gravique.

Au terme de ce chapitre et avant d'aborder la méthodologie générale utilisée dans les expériences de ce travail, il nous a paru important de proposer un résumé de la partie expérimentale à venir. Il s'agit de préciser les expériences réalisées en fonction de leur ordre de présentation afin de récapituler les différentes mesures comportementales enregistrées ainsi que les facteurs de manipulations qui ont été utilisés (tableau 2).

Tableau 2 : Récapitulatif des hypothèses expérimentales développées dans les six expériences de ce travail ainsi que des tâches expérimentales utilisées et des facteurs manipulés.

<b>Problématique</b>	<b>Hypothèses expérimentales</b>	<b>Tâches expérimentales</b>	<b>Facteurs manipulés</b>
<b>Rôle de la somesthésie dans le jugement visuel de verticalité</b>	<u>Expérience 1 (publication n°1) :</u> La somesthésie jouerait un rôle dans la genèse de l'effet Aubert.	Verticale visuelle subjective	Somesthésie tactile Somesthésie gastrique
	<u>Expérience 2 (publication n°2) :</u> L'apprentissage modulerait l'utilisation des informations somesthésiques dans le jugement visuel de verticalité.	Verticale visuelle subjective	Somesthésie tactile Expertise sportive
<b>Rôle de la perception d'orientation corporelle dans le jugement visuel de verticalité</b>	<u>Expérience 3 (publication n°3) :</u> Le rôle des informations somesthésiques dans le jugement visuel de verticalité passerait par son utilisation dans le jugement de l'orientation corporelle.	Verticale visuelle subjective Perception d'orientation corporelle (estimation verbale)	Somesthésie tactile
	<u>Expérience 4 (publication n°4) :</u> La relation corps/verticale dépendrait des contraintes d'orientation inhérentes à la procédure d'évaluation de l'orientation corporelle.	Verticale visuelle subjective Perception d'orientation corporelle	Paradigme d'orientation corporelle (estimation verbale vs. auto ajustement)
	<u>Expérience 5 (publication n°4) :</u> L'utilisation d'informations d'orientation dans le jugement de verticalité traduirait leur cohérence avec le ressenti des sujets	Verticale visuelle subjective	Information d'orientation corporelle fournie par l'expérimentateur
<b>Rôle de la perception de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de verticalité</b>	<u>Expérience 6 (publication n°4) :</u> Le jugement visuel de verticalité dépendrait des effets d'inclinaison corporelle sur la perception visuelle de l'espace Euclidien.	Verticale visuelle subjective Perception visuelle de l'espace Euclidien	

## CHAPITRE 5 : Méthodologie générale

Dans l'ensemble de ce travail, nous avons décorrélé l'axe corporel de la direction gravitaire pour étudier le rôle de la perception d'orientation dans le codage visuel de la direction gravitaire. Afin de faciliter la lecture des chapitres suivants, il s'agit de préciser la méthodologie générale utilisée dans les différentes expériences réalisées et les justifications des choix méthodologiques relativement aux hypothèses posées. L'ensemble des 6 expériences présentées dans ce travail a fait l'objet de publication ou sont soumises. Les articles étant mis en annexe (cf. annexes 1-4), nous ne développerons dans ce chapitre que les éléments méthodologiques importants pour la compréhension des résultats expérimentaux. Nous décrirons successivement (1) le dispositif expérimental permettant de générer la décorrélation des directions gravitaire et corporelle par inclinaison corporelle, (2) la tâche utilisée pour étudier le jugement visuel de verticale en détaillant la procédure et les variables retenues pour les analyses statistiques et enfin (3) les moyens développés pour manipuler les informations somesthésiques d'orientation. Dans les différentes expériences présentées, certains éléments méthodologiques sont modifiés. Ces modifications seront alors précisées dans les chapitres correspondants.

### 5-1 Décorrélation gravito-posturale

La mise en œuvre d'un biais postural a été réalisée grâce à l'utilisation d'une plate-forme inclinable servo-assistée, composée d'un pan postérieur dont les dimensions sont de 2m de long sur 1.5m de large sur lequel est fixé un siège à baquet dont les côtés en structure rigide permettent de s'adapter à la largeur des sujets (figure 15). Le siège est ajustable en hauteur de telle façon que la tête des sujets soit toujours située au niveau des axes de rotation de la plate-forme.

Cette dernière possède deux axes motorisés, centrés par rapport au plan postérieur, permettant de réaliser des rotations en roulis (dans le plan frontal, selon un axe sagittal) et en tangage (dans le plan sagittal, selon un axe transversal), à des vitesses et accélérations extrêmement faibles (vitesse constante :  $5 \cdot 10^{-1} \text{ deg.s}^{-1}$  ; accélération initiale et décélération finale :  $5 \cdot 10^{-3} \text{ deg.s}^{-2}$ ). Les rotations de la plate-forme peuvent être mises en œuvre soit par l'expérimentateur à partir d'un système de commandes centralisées, soit par le sujet à l'aide d'une manette. Un système d'asservissement en position et en vitesse permet d'atteindre une précision au  $1/200^{\text{ième}}$  de degrés. Les signaux de position de la plate-forme sont échantillonnés à 20 hertz (convertisseur A-D 12 bits).

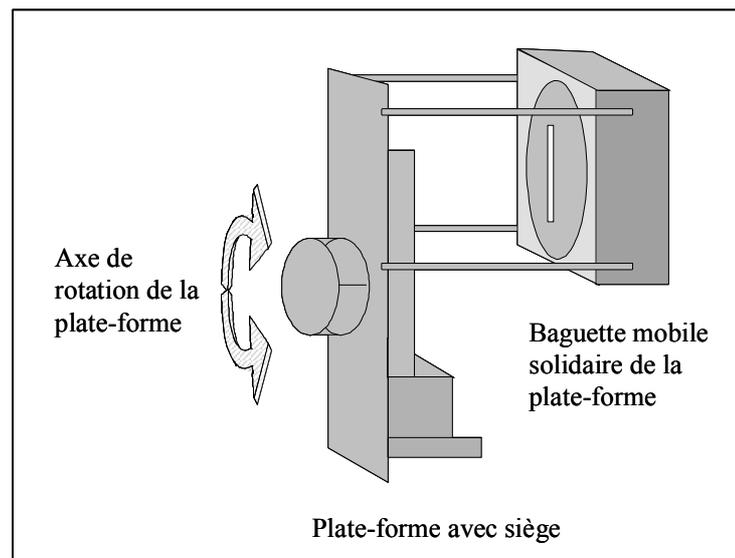


Figure 15 : Schéma du dispositif expérimental constitué de la plate-forme et de la baguette.

### 5-2 Jugement visuel de la direction gravitaire

*Dispositif expérimental* : Le matériel utilisé est constitué d'une baguette lumineuse de 31.5 cm de long et 1.5 cm de large, fixée à une distance de 75 cm du sujet et solidaire du siège sur lequel le sujet est assis (figure 15). Son milieu, situé au niveau des yeux du sujets, est fixe. La taille angulaire du dispositif ainsi constitué est de 23.7 degrés. La baguette, mobile dans le plan

frontal, est manipulée par le sujet au moyen d'une manette. Il peut ainsi réaliser des inclinaisons de la baguette en roulis, dans les deux sens, ce qui lui permet de l'ajuster sur n'importe quelle orientation requise par l'expérimentateur. Un système d'asservissement en vitesse permet des ajustements rapides et précis.

*Tâche expérimentale et procédure* : La tâche des sujets consiste à remettre à la verticale physique, la baguette lumineuse inclinée au départ de 20 degrés aléatoirement d'un côté ou de l'autre de la verticale alors qu'ils sont placés dans l'obscurité la plus complète et inclinés en roulis à différents angles. Pour être certain que les sujets ont bien compris la signification de la verticale physique, on utilise différentes comparaisons, telles que la direction du fil à plomb, la pluie qui tombe sans vent ou encore la direction des immeubles, etc.. En dépit de l'utilisation d'accélération angulaire non perceptibles par le système canaliculaire lors des inclinaisons en roulis, un temps de latence de 30 secondes est respecté avant la réalisation d'un ajustement de la baguette à la verticale, afin de permettre un délai suffisant pour une remise à zéro d'un signal canaliculaire résiduel (after-effect ; Howard, 1986). De surcroît, les phénomènes d'adaptation somesthésique sont contrôlés dans l'ensemble des expériences par une alternance des côtés droit et gauche d'inclinaisons corporelles en roulis (Higashiyama et Koga, 1998). Cette procédure permet de définir la verticale visuelle subjective de référence (verticale visuelle contrôlée ou spontanée). En fonction des objectifs poursuivis dans certaines des expériences, cette procédure pourra subir des modifications.

*Variable dépendante* : Elle est définie par le degré d'erreurs par rapport à la verticale physique (représentant le zéro degré). Plusieurs variables de traitement ont été utilisées dans la partie expérimentale : (1) la valeur algébrique brute (positive pour les erreurs à droite du sujet et négative pour les erreurs à gauche) lorsque le sujet n'est pas incliné afin de vérifier l'aptitude à

percevoir la verticale visuelle en l'absence de biais posturo-gravitaire, (2) la valeur algébrique signée des erreurs d'ajustement par rapport à la verticale qui rend compte de la signification de l'ajustement en terme d'effet Aubert et Müller. Ainsi, une erreur d'ajustement dans le sens de l'inclinaison du corps (le sujet attire la baguette ; effet A), est notée positivement. A l'inverse, une erreur d'ajustement dans le sens opposé (le sujet repousse la baguette ; effet E) est notée négativement.

### **5-3 Modifications des informations somesthésiques d'orientation**

Pour déterminer l'influence d'une modalité sensorielle dans une tâche perceptive, il est nécessaire de mettre en place un dispositif expérimental qui permette de modifier ces informations, tout en excluant ou du moins en limitant les autres sources sensorielles connues pour jouer un rôle dans la tâche spatiale étudiée. Les expériences conduites dans le cadre de ce travail s'inscrivent dans cette logique. En effet, les informations visuelles (obscurité totale) et canaliculaires ont été contrôlées. Eliminer les informations otolithiques sur terre est impossible, aussi pour dissocier la contribution otolithique de la contribution somesthésique, il faut se situer dans des conditions expérimentales telles que la contribution otolithique ne constitue pas un facteur de variation.

#### **5-3-1 Problèmes méthodologiques**

Comme pour le système otolithique, il n'est pas possible de déconnecter le système somesthésique sur terre. Concernant la manipulation des informations somesthésiques, l'analyse de la littérature nous rappelle qu'elle est relativement complexe à mettre en œuvre en laboratoire du fait notamment de la complexité et du caractère diffus de ce système. L'anesthésie des surfaces cutanées de contact par refroidissement a été le premier moyen expérimentalement utilisé pour étudier le rôle de ces informations dans l'orientation spatiale (Armdts, 1924 ; Garten,

1920). Son utilisation a cependant rapidement été abandonnée car étant superficielle, elle ne permet pas de réduire les informations proprioceptives, ni même certaines informations tactiles issues des récepteurs profonds (notamment de type Pacini).

Afin de mieux contrôler les informations somesthésiques, notamment tactiles, certains auteurs ont cherché à rendre difficile la lecture des indices gravitaires somesthésiques disponibles par la mise en place d'une pression uniforme sur l'ensemble de la surface corporelle. La situation d'apesanteur est utilisée car éliminant par définition le facteur gravitaire, elle ne rend plus pertinente la direction verticale pour les capteurs sensoriels (Howard, 1982). D'un point de vue analytique, cette situation expérimentale affecte la sensibilité tactile et intéroceptive, mais également la stimulation vestibulaire. Il semble par ailleurs que la proprioception reste fonctionnelle (Money & Cheung, 1991). Cependant, cette situation expérimentale induit une permutation de la référence verticale sur l'axe corporel impliquant que toute mesure du jugement de verticalité évalue en fait un jugement d'orientation de l'axe Z (Lackner & DiZio, 1993, 2000 ; Raphan, Dai & Cohen, 1992).

Si l'immersion constitue une autre méthode nettement moins onéreuse pour manipuler les informations somesthésiques, elle affecte comme la situation d'apesanteur les stimulations otolithiques. Elle permet de perturber artificiellement les entrées sensorielles proprioceptives et tactiles par la réduction des charges gravitaires qui s'exercent au niveau des articulations grâce à la poussée d'Archimède et par l'égalisation, ou homogénéisation, des pressions sur l'ensemble du corps. Cependant, l'immersion pose un certain nombre de problèmes liés (1) à l'information dynamique véhiculée par la résistance du fluide aux mouvements du sujet, (2) à la flottabilité variable des différentes parties du corps, qui, du fait de leur densité différente, peuvent fournir des indices d'orientation, et (3) des aspects respiratoires liés aux phases respiratoires en l'absence

d'équipements (bulles d'air à l'expiration) ou aux équipements eux même du fait de leur encombrement (Brown, 1961). De plus, dans la plupart des études, la condition expérimentale (i.e. condition normale dite «au sec» versus en immersion) est un facteur inter-sujet.

Pour éviter les perturbations otolithiques inhérentes aux deux conditions expérimentales précédentes, certains auteurs ont développé des systèmes permettant de générer artificiellement des stimulations tactiles diffuses (Bringoux, 2001 ; Nyborg, 1971). En perturbant les indices tactiles d'orientation par l'utilisation de mousses ou de matelas à dépressurisation, ce procédé offre un moyen intéressant pour étudier l'influence des informations somesthésiques dans la perception visuelle de la direction gravitaire.

#### 5-3-2 Perturbation des informations tactiles d'orientation

Dans le présent travail doctoral, nous avons utilisé le principe d'une stimulation tactile diffuse en améliorant les dispositifs techniques déjà existants pour étudier le rôle de la somesthésie tactile dans le jugement de verticalité. Le dispositif développé pour générer la perturbation somesthésique est constitué d'un matelas-coquille modulaire assurant, outre une fonction d'immobilisation, un équilibre des pressions sur l'ensemble du corps. L'ensemble des parties du matelas-coquille, une fois solidarisées, permet d'envelopper la tête, le dos, les épaules, les flancs, le bassin, les cuisses, les jambes et les pieds du sujet. Le sujet est ainsi enfermé dans une sorte de sarcophage, seuls le visage et une partie de la face abdominale sont libres. Plusieurs sangles permettent d'optimiser les surfaces de contact et de fixer le matelas-coquille sur la plateforme (figure 16). Un dispositif de sécurité est prévu afin de détacher chaque sangle de la plateforme rapidement.

L'intérêt d'un tel dispositif est de modifier efficacement les indices gravitaires tactiles et proprioceptifs directement engendrés par une modification de l'orientation spatiale du sujet sans

qu'il y ait interférence avec la qualité du contrôle des autres sources d'information auxquelles le sujet peut avoir accès. Il permet donc de déterminer la contribution somesthésique au jugement de verticalité en comparant les performances perceptives des sujets en fonction de la pertinence des appuis tactiles disponibles relativement à l'inclinaison corporelle. Lorsque les sujets sont assis et attachés dans le siège à baquet sur la plate-forme, les structures rigides qui les contraignent latéralement génèrent des pressions tactiles en cohérence avec l'inclinaison corporelle. Dans cette condition sanglée, considérée comme contrôle, ils disposent donc d'informations tactiles d'orientation pertinentes caractérisées par une intensité et une asymétrie de pressions cutanées en relation directe avec la valeur de l'inclinaison corporelle (cf. pp.51-52). Par ailleurs, le système d'attache du sujet dans le siège limite tout déplacement du corps et de ses segments lors de l'inclinaison, et le maintien de la tête par un casque fixé sur la plate-forme permet un alignement constant de l'axe céphalique avec le tronc (figure 16). Ce système d'attache limite donc les activités d'équilibration posturale du sujet, dont les stimulations proprioceptives nucales.

Lorsque les sujets sont assis dans le sarcophage, que constitue le matelas-coquille rigidifié par dépressurisation, il existe probablement une réduction des indices gravitaires proprioceptifs. Cet enveloppement corporel total des sujets immobilisés entraînerait, en effet, la suppression de toute activité musculaire nécessaire au maintien postural, une absence de variation d'étirement musculaire, constituant ainsi un amoindrissement des indices de «charge» (Dietz, et al., 1992). Ces hypothèses n'ont pas été vérifiées expérimentalement. La dépressurisation du matelas-coquille permet surtout d'obtenir une modification des appuis gravitaires tactiles par dilution des pressions locales exercées par les forces de réaction antigravitaires sur la peau. Le matelas-coquille crée ainsi un ensemble de pressions diffuses qui s'exercent sur toute la surface

corporelle, et ce quelle que soit l'inclinaison du sujet. Bien que toujours présente la stimulation somesthésique est diminuée au niveau des surfaces d'appui normalement stimulées par l'inclinaison du corps. En ce sens, les indices tactiles dont peut bénéficier le sujet peuvent être considérés comme amoindris. mais aussi discordants au regard des informations tactiles qu'il aurait à sa disposition pour une même position corporelle, en l'absence du matelas (figure 16).

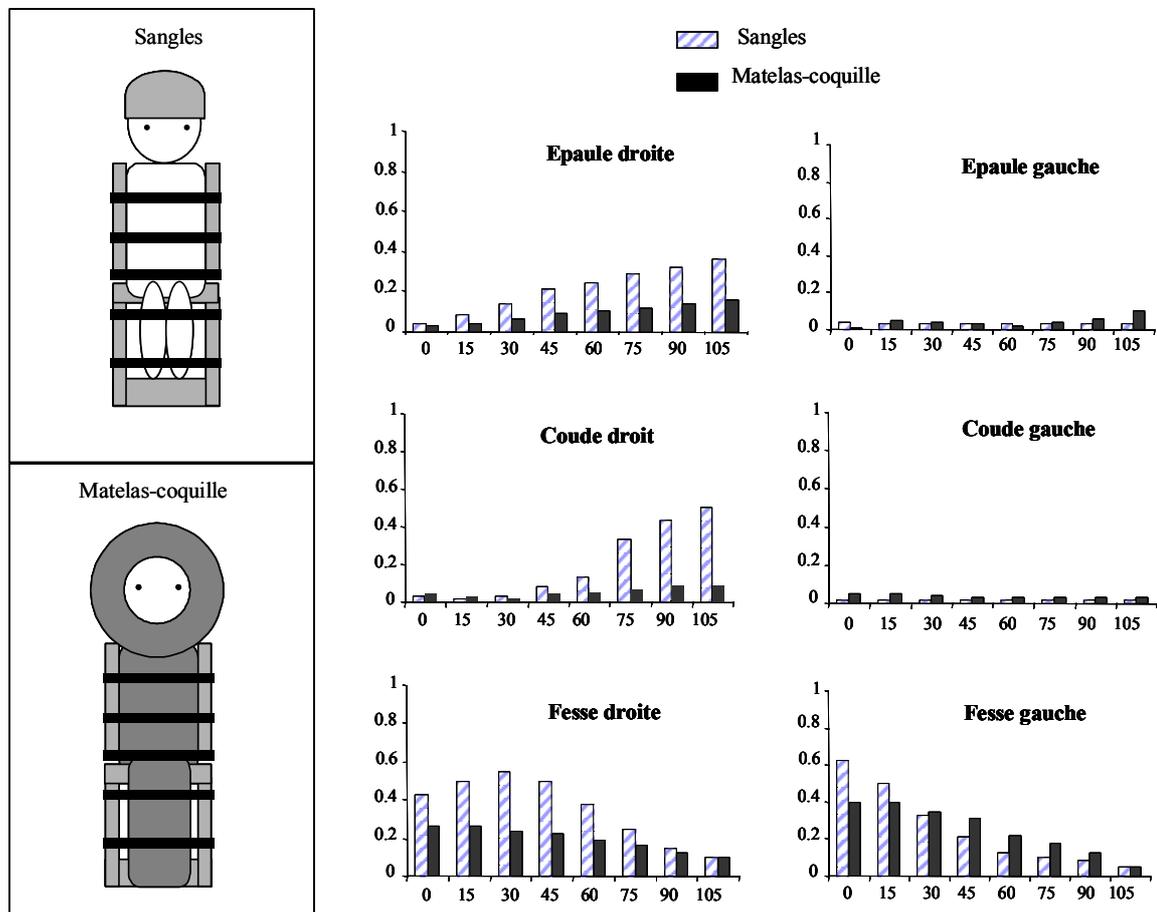


Figure 16 : A gauche : Représentation des deux conditions de stimulation somesthésique et des systèmes d'attaches ; en haut, condition sanglee ; en bas, condition matelas-coquille.

A droite : Evolution des pressions cutanées -  $1/résistance$  ( $k\Omega$ ) – pour six capteurs positionnés au niveau de six zones différentes du corps en fonction de l'inclinaison en roulis du sujet (degrés).

Les patrons de pression générés par le matelas-coquille ont été précisément décrits et comparés aux distributions tactiles écologiques dans les publications n° 1 et 3 (annexes 1 et 3). Les résultats obtenus valident la description des modifications tactiles générées par le matelas-coquille lors des inclinaisons corporelles. Le matelas-coquille constitue donc un dispositif innovant permettant de modifier les entrées somesthésiques lors d'inclinaison corporelle en roulis dans le sens où il réduit considérablement les variations de pression qui se produisent normalement lors d'inclinaisons corporelles. Cette technologie est avantageuse au regard des études réalisées en immersion ou en microgravité, notamment les vols paraboliques, car il n'y a pas de contrainte de temps, ni de contrainte technique associée. De plus, contrairement à la situation d'immersion, la pression exercée sur les organes internes n'est pas modifiée par le matelas-coquille.

#### 5-3-3 Renforcement des informations d'orientation par lestage gastrique.

Plusieurs éléments ont contribué au choix de l'estomac pour renforcer les indices gravitaires d'orientation. Sa disposition anatomique en forme de «J» et le système d'attaches par lequel il est lié aux autres organes abdominaux suggèrent qu'il pourrait fonctionner comme un fil à plomb. De surcroît, certaines études bio-dynamiques lui confèrent un rôle de gravicepteur potentiel (Hoffer et al., 2002 ; Von Gierke & Parker, 1994). Enfin, l'hypothèse d'une implication intéroceptive reposant sur la masse des organes à l'intérieur du champ d'accélération gravitaire, le renforcement du poids de l'estomac en augmentant la masse de cet organe était relativement facile à mettre en œuvre par un apport alimentaire contrôlé.

Les sujets ont ainsi ingéré 450 g de pâtes alimentaires cuites, sans adjonction d'un quelconque condiment (beurre, sauces,..) alors qu'ils étaient en jeûne relatif (4 heures) et que l'apport hydrique était contrôlé. Le choix de cet aliment repose sur sa lenteur à être digéré, des

études ayant mis en évidence le maintien dans l'estomac de 78% du volume ingéré après 45 min (Cortot & Ruskone, 1981). Enfin, il a été mis en évidence, par une mesure des pressions cutanées dans différentes inclinaisons corporelles en roulis, que le lestage gastrique ne modifiait pas la distribution des pressions cutanées qui existent en l'absence de lestage (annexe 1).

## CHAPITRE 6 : Rôle de la somesthésie dans le jugement visuel de verticalité

Cette première partie expérimentale poursuit deux objectifs, l'un en loi générale, l'autre en loi différentielle. Il s'agit, dans un premier temps, d'étudier la contribution des informations somesthésiques tactiles et intéroceptives dans la perception de la direction gravitaire de sujets contrôles (Expérience 1). On définit arbitrairement qu'un sujet est un sujet contrôle, s'il ne présente aucun déficit sensoriel ainsi qu'aucune expertise particulière dans le domaine de l'orientation spatiale. Nous évaluerons ensuite le rôle de l'expertise spatiale dans la contribution somesthésique au jugement de verticalité en comparant les performances perceptives de sujets contrôles à celles de sujets possédant une expérience sportive caractérisée par une aptitude à maintenir des orientations corporelles verticales et horizontales dans un milieu où les informations somesthésiques sont diffuses (Expérience 2).

### **6-1 Expérience 1 : Contribution des informations somesthésiques tactiles et intéroceptives dans le jugement visuel de la direction gravitaire, approche générale**

Annexe 1 : Publié dans Trousselard, M., Barraud, P.A., Nougier, V., & Cian, C. (2004). Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. Cognitive Brain Research, 20, 355-362.

Cette expérience répond à trois objectifs. Il s'agit d'abord de perturber isolément les entrées tactiles par l'utilisation d'un matelas-coquille, pour étudier les conséquences d'une

modification des informations gravitaires tactiles dans la perception visuelle de la verticale. Dans une même logique, le deuxième objectif concerne le rôle des informations intéroceptives dans ce jugement, qui sera étudié par le biais d'un renforcement des indices gravitaires gastriques par lestage de l'estomac. Enfin, le poids respectif des informations sensorielles tactiles et gastriques dans la perception de la verticale sera évalué à partir de l'étude des conséquences d'une double manipulation des informations somesthésiques d'orientation sur les réponses perceptives.

On rappelle d'une part que les données expérimentales obtenues en situation d'immersion (Brown, 1961 ; Nelson, 1968 ; Wade, 1973) et chez des sujets atteints de pathologies somesthésiques (Anastasopoulos & Bronstein, 1999 ; Anastasopoulos et al., 1999 ; Bronstein, 1999 ; Yardley, 1990) suggèrent que les informations tactiles contribuent à l'expression de l'effet Aubert. D'autre part, Higashiyama et Koga (1998) montrent que la différence de répartition des pressions sur la peau est un des déterminants clés de la perception d'inclinaison du corps. L'ensemble de ces éléments nous amène à considérer que l'implication de la somesthésie dans le jugement de la direction gravitaire est liée à l'information qu'elle apporte sur la connaissance de l'orientation de son corps dans le champ gravitaire. Au regard de l'explication physiologique de l'effet Aubert interprétant cette illusion perceptive comme la conséquence d'une sous-estimation de l'orientation corporelle et des caractéristiques respectives des deux manipulations somesthésiques mises en œuvre, il est supposé (1) une augmentation de l'effet Aubert des sujets inclinés en roulis par une majoration de la sous-estimation de l'orientation corporelle en matelas-coquille et (2) une diminution de l'effet Aubert en présence d'appuis tactiles écologiques lorsque l'on renforce les informations gravitaires par lestage gastrique. Enfin, il est fait l'hypothèse que le lestage gastrique s'oppose, en partie au moins, à l'effet du matelas coquille sur la perception de la direction gravitaire.

*Résultats et discussion :*

Conformément à la littérature (Ohlmann, 1988 ; Templeton, 1973 ; Witkin & Asch, 1948), un sujet en position verticale est capable d'ajuster une baguette inclinée à la verticale avec une grande précision ( $0.85 \pm 1.58$  en valeurs algébriques vs.  $1.68 \pm 1.02$  en valeurs absolues). En matelas-coquille, le sujet vertical maintient cette capacité ( $0.09 \pm 1.83$  en valeurs algébriques vs.  $1.44 \pm 1.1$  en valeurs absolues).

Lorsque le sujet est incliné en situation contrôle (jeûne, appuis écologiques), les résultats sont globalement conformes aux données classiques de la littérature montrant, à partir de 45 degrés d'inclinaison corporelle, une augmentation de l'effet Aubert avec l'angle d'inclinaison. Ces résultats valident le dispositif expérimental utilisé pour étudier les implications somesthésiques dans le jugement de la verticale (figure 17).

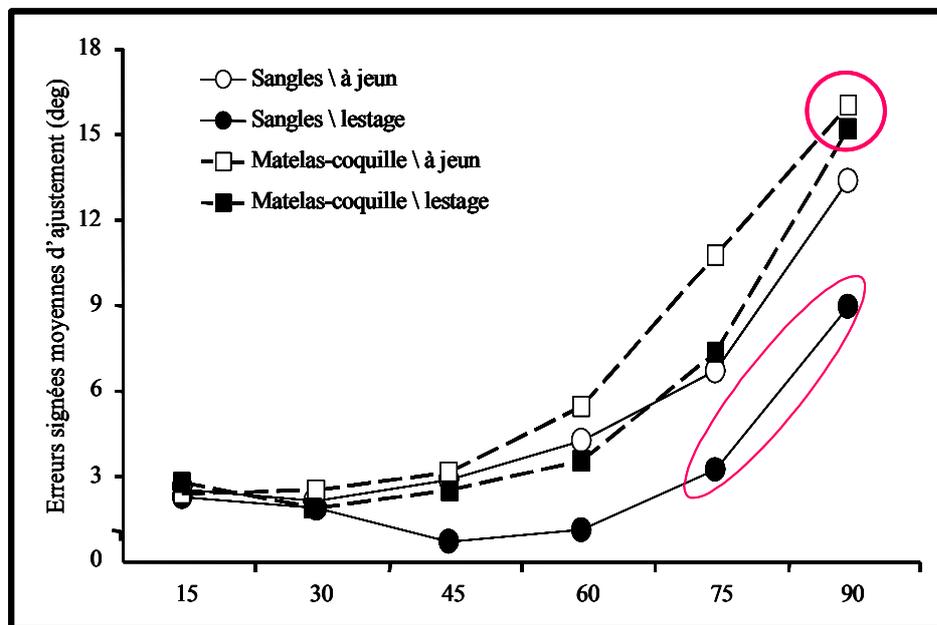


Figure 17 : Erreur moyenne signée de jugement de la VVS (écart angulaire entre la VVS et la verticale physique) pour les quatre condition somesthésiques en fonction des inclinaisons corporelles (degrés). Les cercles représentent les ajustements pour lesquels l'effet du lestage gastrique disparaît.

Les résultats des ajustements visuels verticaux en condition de perturbation tactiles (jeûne, matelas-coquille) vont dans le sens de l'hypothèse puisque, dès 60 degrés d'inclinaison corporelle, l'utilisation du matelas-coquille entraîne une augmentation significative de l'effet Aubert, c'est à dire une attraction plus marquée de la baguette vers l'axe corporel du sujet (figure 17). Si ces résultats impliquent que la qualité de la stimulation tactile contribue à l'expression de l'effet Aubert pour les inclinaisons importantes, ils confortent l'idée que la réduction des intensités de pressions cutanées pourrait agir sur la perception de la verticale en modifiant la perception d'orientation corporelle dans le sens d'une sous-estimation.

Cependant d'autres interprétations de l'effet du matelas-coquille peuvent être proposées. On peut envisager une origine périphérique posturale dans l'augmentation de l'effet Aubert en matelas-coquille. Les données de la littérature mettent en avant l'implication des informations proprioceptive dans les activités d'orientation (Higashiyama & Koga, 1998 ; Ohlmann, 1988 ; Teasdale et al., 1999 ; Van Gisbergen & Van Beuzekom, 2000). Bien qu'aucune mesure physique n'ait été effectuée, la stimulation proprioceptive ne constituerait pas un facteur de variation entre les deux conditions somesthésiques, les sujets étant fortement immobilisés dans chacune, l'alignement des axes tête et tronc étant également contrôlé. De surcroît, il apparaît que les indices proprioceptifs peuvent nous renseigner sur la direction gravitaire sans qu'il n'y ait aucune activité posturale (Clarck & Graybiel, 1966). Une autre interprétation de l'effet du matelas s'appuie sur le caractère inhabituel de l'expérience perceptive du sujet dans la condition matelas, du fait de la non redondance ou plutôt de la discordance entre les informations sensorielles d'orientation. Alors que les otolithes renseignent le sujet sur la position de sa tête relativement à la direction gravitaire, les informations tactiles homogénéisées lui fournissent une information d'orientation corporelle différente et les muscles cervicaux lui indiquent un alignement de sa tête

et de son tronc. On peut donc supposer que l'utilisation du matelas-coquille perturbe l'intégration des informations d'orientation disponibles, voire engendre une situation de désorientation spatiale (Ito & Gresty, 1997). En somme, l'augmentation de l'effet Aubert en matelas-coquille s'expliquerait principalement par une modification du patron des pressions cutanées, bien que d'autres facteurs périphériques (proprioception) et/ou centraux (discordance sensorielle) puissent également être impliqués.

Si l'on s'intéresse maintenant aux conséquences isolées du lestage gastrique, par rapport à la condition de référence, on observe une amélioration de la perception de la direction gravitaire dès 45 degrés d'inclinaison corporelle. De surcroît, dans cette condition, on n'observe pas de différence entre les erreurs de jugement de la verticale et l'erreur nulle, excepté lorsque le sujet est incliné à 90 degrés (figure 17). Pour cette orientation, l'effet Aubert observé demeure néanmoins plus faible qu'en situation de jeûne. Ainsi, la stimulation gastrique, en renforçant les indices gravitaires disponibles, freinerait l'apparition de l'effet Aubert jusqu'à 75 degrés inclus d'inclinaison corporelle. L'ensemble de ces résultats suggèrent que le lestage gastrique en renforçant la lecture de la direction gravitaire pourrait contrecarrer la difficulté des sujets à déterminer l'orientation de l'axe corporelle dans le champ gravitaire à partir des informations tactiles écologiques.

Se pose la question des mécanismes qui pourraient rendre compte de l'amélioration de la perception de la verticale par le lestage gastrique. Les mesures des variations de pression cutanées en condition d'apport alimentaire isolé permettent d'éliminer l'hypothèse d'une implication du lestage gastrique secondairement à un renforcement des indices gravitaires tactiles du fait d'une augmentation du poids du sujet (annexe 1). Deux principales hypothèses physiologiques peuvent alors rendre compte du rôle de l'estomac dans la perception de la

verticale. D'abord, la plénitude gastrique pourrait jouer un rôle par le biais des gravicepteurs vasculaires splanchniques. En effet, en situation post-prandiale, il y a une nette augmentation du flux sanguin intestino-splanchnique qui pourrait fournir des informations sur la direction gravitaire selon la position du sujet (Vailt, 1996 ; Vailt & al., 2002). Cependant, ces récepteurs étant distribués sur l'ensemble des parois vasculaires, il n'y a aucune justification à la diminution d'efficacité de l'information gravitaire gastrique observée pour une inclinaison du corps à 90 degrés dans les deux conditions de stimulation tactile. Une seconde explication apparaît plus pertinente, car elle rend compte de l'ensemble des résultats. Elle s'appuie sur l'implication des mécanorécepteurs gastriques renseignant le sujet sur la direction gravitaire par la prise en compte de l'augmentation de poids consécutivement au lestage gastrique. D'un point de vue purement anatomique, ces mécanorécepteurs sont situés au niveau de la zone fundique de l'estomac, c'est à dire dans un plan globalement perpendiculaire à la direction de l'accélération gravitaire. En position horizontale, il faut envisager la possibilité que la stimulation gravitaire, stimulant ces mécanorécepteurs, diminue du fait d'une «verticalisation» de la zone fundique, qui deviendrait alors moins pertinente dans le codage de la direction verticale.

Enfin, lorsque les indices gravitaires tactiles sont perturbés et les indices gravitaires gastriques renforcés, les effets Aubert produits sont identiques à ceux obtenus avec des appuis tactiles écologiques (condition de référence), jusqu'à 75 degrés inclus d'inclinaison corporelle (figure 17). Ces résultats suggèrent que le lestage gastrique pourrait s'opposer aux conséquences de la perturbation tactile sur la perception de la direction gravitaire de manière «additive». Avec l'utilisation du matelas-coquille, on enlève des informations somesthésiques d'orientation et l'effet Aubert est majoré alors qu'à l'inverse avec le lestage gastrique on rajoute des indices gravitaires et l'effet Aubert est minoré.

Cependant, l'observation des performances perceptives individuelles dans chacune des quatre conditions somesthésiques ne confirme pas cette hypothèse. En effet, il apparaît, au-delà de 45 degrés d'inclinaison corporelle, l'existence de deux sous-populations caractérisées non seulement par leur aptitude à percevoir la verticale visuelle mais aussi par leur sensibilité aux informations somesthésiques disponibles. Les sujets ajustant la baguette sur la direction gravitaire avec un faible effet Aubert dans la condition de référence, ne sont pas améliorés par l'ajout d'information gravitaire gastrique alors qu'ils sont particulièrement perturbés par la modification des informations tactiles (effet Aubert augmenté). A l'inverse, les sujets à grand effet Aubert dans la condition de référence, sont particulièrement améliorés par l'ajout d'information gravitaire gastrique (effet Aubert diminué) alors qu'ils ne sont pas perturbés par la modification des informations tactiles. Au-delà, pour la condition de double perturbation, il apparaît (1) que les sujets perturbés par le matelas-coquille ne sont pas améliorés par l'ajout des informations gravitaires gastriques et (2) que le matelas-coquille ne modifie pas la perception de la verticale des sujets améliorés par le lestage gastrique. Ces observations permettent ainsi d'appréhender la similarité des effets Aubert observée dans la situation de référence et la condition de double manipulation somesthésique comme une conséquence de la variabilité inter-individuelle plutôt que d'une contribution «additive» des informations somesthésiques tactiles et gastriques disponibles.

On rappelle qu'aucun des sujets testés ne possède d'expertise sportive particulière permettant d'émettre l'hypothèse de l'acquisition d'une stratégie de traitement de l'information et/ou d'une sensibilité sensorielle développée spécifiquement. Dans le but de mieux appréhender ces mécanismes, l'expérience suivante évalue comment une connaissance de la verticale acquise

au travers d'une expérience sportive peut modifier le traitement des informations sensorielles et la construction perceptive de la verticale qui en découle.

### **6-2 Expérience 2 : Contribution des informations tactiles dans le jugement visuel de la direction gravitaire, approche différentielle**

Annexe 2 : Trousselard, M., Cian, C., & Nougier, V. (en révision). Differences in the determinants of the Subjective Visual Vertical associated with synchronized-swimming. Journal of Vestibular Research.

La question de l'organisation des différentes sources d'information dans le codage de la direction gravitaire doit prendre en compte la réalité des différences inter-individuelles (Witkin & Asch, 1948; Ohlmann, 1985, 1988, 1989 ; Reuchlin, 1978). Une approche différentielle de la contribution somesthésique dans le jugement de verticalité apparaît donc comme un complément nécessaire à l'approche générale. Dans ce but, la deuxième expérience compare la perception de la direction gravitaire chez des sujets contrôles et des nageuses synchronisées dans deux conditions de stimulation somesthésique (sangles vs. matelas-coquille).

Compte tenu de l'amélioration des capacités spatiales mise en évidence chez les «experts spatiaux» (Bringoux et al., 2000 ; Kiourmourtzoglou et al., 1997) et des contraintes posturales et environnementales qu'impose la pratique intensive de la natation synchronisée (Starkes et al., 1989), on peut formuler l'hypothèse d'une amélioration de la perception de la direction gravitaire par l'expertise en natation synchronisée (effet Aubert absent ou diminué), dans les deux conditions somesthésiques. Cette amélioration pourrait impliquer non seulement une meilleure

capacité à utiliser les informations otolithiques et/ou somesthésiques, mais également une plasticité d'utilisation des informations sensorielles en fonction de la qualité de l'environnement d'évolution.

### Résultats et discussion

En présence d'appuis tactiles écologiques, alors que les sujets contrôles produisent des réponses Aubert dont l'amplitude augmente avec l'inclinaison corporelle, on observe une absence de biais directionnel chez les sujets experts (figure 18).

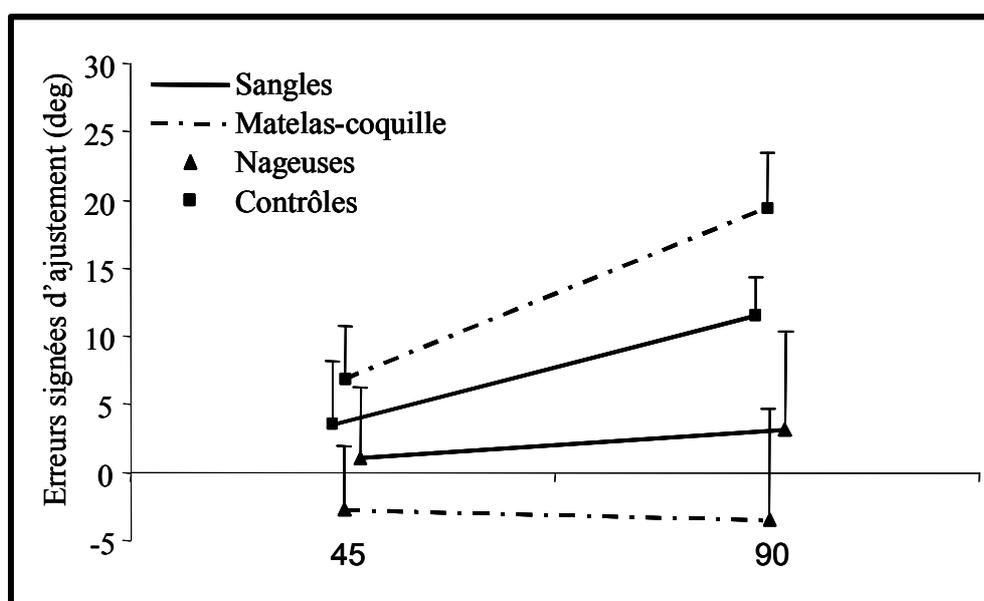


Figure 18 : Erreur moyenne signée de jugement de la VVS (écart angulaire entre la VVS et la verticale physique) et écart-type pour les deux conditions d'immobilisation posturale en fonction des inclinaisons corporelles (degrés) pour les nageuses et les contrôles

Si ces résultats sont en accord avec l'hypothèse d'une amélioration du jugement gravitaire par l'expertise spatiale, ils demandent à être nuancés par la prise en compte de la forte variabilité intra-individuelle associée aux réponses perceptives des nageuses. En effet, ce groupe d'experts

accepte comme «verticale» des orientations différentes, distribuées autour de la verticale gravitaire. L'étendue des réponses perceptives verticales des sujets contrôles est moins grande même si ces réponses sont plus éloignées de la direction gravitaire. Si l'absence de biais directionnel dans le jugement visuel de la direction gravitaire chez les nageuses ne peut pas être interprété comme une perception correcte de la direction verticale, l'apprentissage de cette discipline améliorerait la lecture de la direction gravitaire en situation de décorrélation posturo-gravique. Dans ce sens, on peut signaler, la présence d'un effet Aubert modéré chez les quatre nageuses les moins performantes sportivement - classement pour des compétitions identiques - les deux autres ajustant la baguette sans biais avec une variabilité intra-individuelle plus faible.

L'analyse de l'effet matelas porte sur la différence entre les erreurs en condition matelas et celles mesurées en condition contrôle pour chaque sujet, expert et contrôle. Ce paramètre indique pour une différence positive, un effet du matelas dans le sens d'une erreur Aubert alors que pour une différence négative, il traduit un effet du matelas dans le sens d'une erreur Müller (diminution de l'effet Aubert ou augmentation de l'effet Müller). Les résultats des analyses statistiques montrent que le matelas-coquille produit une déviation opposée des ajustements entre les deux groupes. On observe une majoration de l'effet Aubert pour les contrôles et un déplacement des erreurs dans le sens d'un effet Müller pour les nageuses (figure 18).

S'il est possible d'envisager que l'expertise abaisse le seuil de sensibilité tactile permettant la prise en compte des légères modifications de pression qui n'apparaissent pas pertinentes pour les contrôles, il faut également considérer qu'elle entraîne une meilleure efficacité dans l'utilisation d'autres informations sensorielles renseignant sur la direction gravitaire, telles que les indices otolithiques et/ou intéroceptifs. On rappelle que les erreurs de type Müller sont attribuées au fonctionnement otolithique (Bergenius & al, 1996 ; Böhmer &

Mast, 1999 ; Mittelstaedt, 1983). Il est probable, d'une part, qu'une plus faible variation au niveau de ces afférences soit beaucoup plus informative chez les expertes que chez les contrôles. D'autre part, il faut envisager que les expertes aient inconsciemment développer des stratégies perceptives pour prélever l'information la plus pertinente pour la lecture gravitaire à partir des indices sensoriels disponibles dans l'environnement (Berthoz, 1997). La modification des comportements perceptifs en situation de discordance sensorielle créée par le matelas-coquille (stimulation tactile perturbée et information otolithique écologique) suggère une utilisation préférentielle des indices gravitaires otolithiques.

### **Conclusions**

Le rôle des informations somesthésiques dans la perception visuelle de verticalité est plus important que ne le laisse supposer le peu de littérature existant à ce sujet. Si la somesthésie semble contribuer à la perception de verticalité par la variété de ses récepteurs sensibles aux indices de charges, il apparaît cependant que son rôle n'est pas univoque. La somesthésie tactile renseignerait les sujets sur l'orientation de leur corps dans le champ gravitaire, alors que les indices de charge gastriques leur apporteraient des informations sur la direction gravitaire, indépendamment de la position de l'axe Z, i.e. un fil à plomb. De surcroît, si l'efficacité de ces indices de charge dans la lecture de la direction gravitaire ne semble pas identique, il existerait des différences inter-individuelles dans leur utilisation. Le comportement perceptif observé chez les nageuses synchronisées suggère l'idée d'une origine posturale à l'utilisation différentielle des indices gravitaires.

Ainsi, il n'existe pas une information somesthésique mais des informations somesthésiques pour le codage de la direction gravitaire, dont l'utilisation et l'efficacité

dépendraient non seulement de la qualité de l'environnement sensoriel mais aussi de l'expérience des sujets. Il a été mis en évidence que le patron de stimulation cutanée généré par les forces de réaction gravitaires et correspondant à une posture donnée contribuait à la perception de l'orientation du corps dans l'espace (Bronstein, 1999 ; Dietz, 1998 ; Higashiyama & Koga, 1998). Ceci nous amène à considérer que l'implication de la somesthésie pourrait être liée à l'information qu'elle apporte sur la connaissance de l'orientation du corps dans l'espace. Dans ce but, le chapitre suivant cherche à mettre en relation les informations somesthésiques, la capacité des sujets à estimer la position de leur corps dans l'espace et leur perception de la direction gravitaire.

## **CHAPITRE 7 : Rôle de la perception d'orientation corporelle dans le jugement visuel de verticalité**

Après avoir constaté la réalité d'une contribution somesthésique au codage de la direction gravitaire, nous pouvons maintenant aborder la question d'une dépendance des erreurs de perception de la verticale aux biais d'orientation corporelle (Day & Wade, 1969 ; Howard & Templeton, 1966 ; Parker et al., 1983). Les trois expériences qui structurent ce chapitre cherchent toutes à vérifier la validité de l'hypothèse physiologique expliquant l'effet Aubert par une sous-estimation de l'inclinaison corporelle.

Au regard de cette hypothèse, une première expérience (Expérience 3) s'intéresse à la cohérence des erreurs de jugement d'orientation corporelle et de verticalité dans les deux conditions de stimulation somesthésique (sangles et matelas). Une deuxième expérience (Expérience 4) étudie l'influence de la procédure de jugement de l'orientation corporelle dans la perception de la direction gravitaire afin de déterminer les conséquences du niveau d'engagement du sujet dans la tâche posturale sur la relation corps/verticalité. Enfin, une troisième expérience (Expérience 5) évalue comment le sujet utilise différentes informations d'orientation corporelle dans le jugement visuel de verticalité.

### **7-1 Expérience 3 : Rôle de la perception d'orientation corporelle et des informations tactiles dans le jugement visuel de la direction gravitaire**

Annexe 3 : Publié dans Trousselard, M., Cian, C., Nougier, V., Pla, S., & Raphel, C. (2003). Contribution of somaesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical. *Perception and Psychophysics*, 65(8), 1179-1187.

Afin d'évaluer l'hypothèse physiologique d'une dépendance directe des erreurs de jugement de la verticalité aux biais d'orientation corporelle, les sujets inclinés en roulis réalisent une estimation verbale de leur orientation corporelle, immédiatement suivie d'un jugement visuel de la verticale dans deux conditions de stimulation somesthésique (sangles et matelas).

Au vu des résultats de l'expérience 1 (effet Aubert en condition sanglée majorée par le matelas-coquille) et de l'effet du matelas-coquille sur les patrons de pression cutanée, il est attendu une sous-estimation de l'orientation corporelle en condition sanglée majorée en condition matelas-coquille.

#### *Résultats et discussion*

Comme nous l'avons observé dans l'expérience 1, l'utilisation du matelas-coquille perturbe la perception de la verticale visuelle dès 45 degrés d'inclinaison corporelle en augmentant l'effet Aubert comparativement à la condition contrôle (figure 19). Concernant l'estimation de l'inclinaison corporelle, les résultats mettent en évidence une absence de biais dans la perception de l'orientation corporelle en condition contrôle. La variabilité interindividuelle observée ne permet pas de considérer les performances des sujets comme une perception correcte de l'orientation corporelle en présence d'appuis écologiques. La perturbation

tactile engendrée par le matelas-coquille entraîne une sous-estimation de l'angle d'inclinaison pour les inclinaisons inférieures à 60 degrés et une surestimation des angles d'inclinaison au-delà (figure 19).

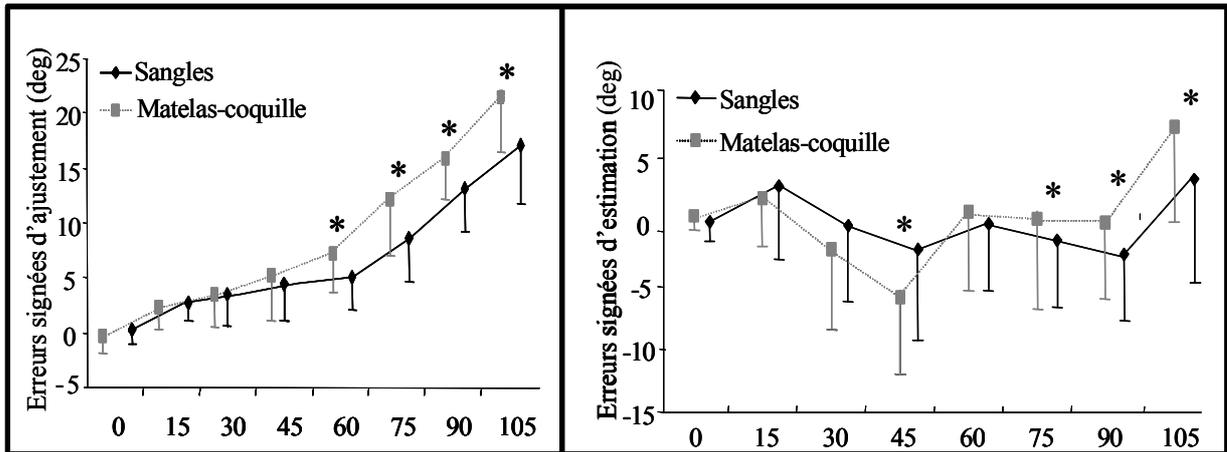


Figure 19 : Erreur moyenne signée d'estimation de la VVS (à gauche) et de l'orientation corporelle (à droite) et écart-type pour les deux conditions d'immobilisation posturale en fonction des inclinaisons corporelles (degrés). (\*= $p < .05$ ). Pour les réponses corporelles, la variable dépendante, constituée du degré d'erreur calculé entre l'inclinaison corporelle de référence et la réponse du sujet, est par convention signée négativement lorsque le sujet sous-estime son orientation corporelle et positivement lorsqu'il la surestime.

L'absence de sous-estimation de l'orientation du corps en condition contrôle ne permet pas de conclure quant à l'hypothèse physiologique. De surcroît, si les résultats montrent que le matelas-coquille perturbe l'estimation de l'orientation corporelle, la surestimation de l'orientation corporelle observée pour les inclinaisons importantes constitue une erreur qui ne peut pas rendre compte de l'augmentation de l'effet A, tel que cela a été proposé. Enfin, il existe une indépendance statistique entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité, dans chaque condition de stimulation tactile.

Afin de préciser ces données, et d'aller plus loin dans l'analyse de la relation somesthésie/verticale visuelle subjective/orientation corporelle subjective, nous avons calculé l'angle apparent, c'est à dire l'écart angulaire entre l'estimation de l'orientation posturale et l'ajustement

de la verticale visuelle, tel qu'il a été défini par Bauermeister (1964). Comme le montre la figure 20, pour chaque valeur d'inclinaison testée, l'angle apparent ne diffère pas entre les deux conditions de stimulation tactile. Le matelas-coquille induit un déplacement identique des deux jugements perceptifs dans le sens de l'inclinaison, qui se traduit par une augmentation de l'effet Aubert et par une surestimation de l'orientation corporelle. Par ailleurs, pour chaque inclinaison, il existe une corrélation entre l'angle apparent calculé en condition contrôle et celui obtenu en condition matelas.

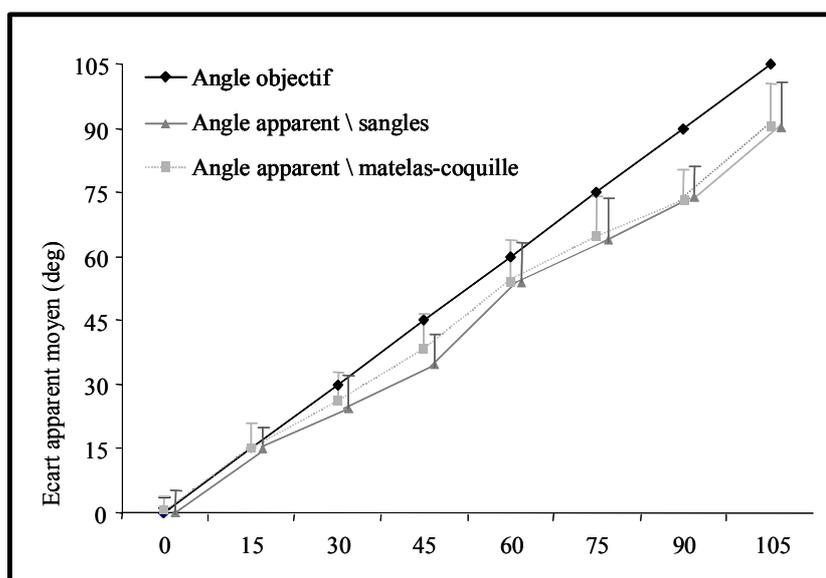


Figure 20 : Angle apparent moyen (estimation de l'orientation posturale moins ajustement de la VVS) et écart-type pour les deux conditions d'immobilisation posturale en fonction des inclinaisons corporelles (degrés).

Si l'angle apparent est toujours inférieur à l'angle objectif, la différence «angle apparent - angle objectif» augmente avec l'inclinaison corporelle. Bauermeister (1964), observant également ce résultat, propose une interprétation en termes de diminution de la relation liant les jugements d'orientation corporelle et de verticalité avec l'inclinaison. La mise en évidence d'un

impact similaire de la perturbation somesthésique sur les jugements d'orientation posturale et de verticale ne suffit cependant pas à conclure à une relation entre ces deux tâches perceptives.

Cette expérience pose deux questions. La première concerne la possibilité que les sujets modifient les traitements en jeu dans la perception de la direction verticale lorsqu'ils estiment préalablement une orientation corporelle (Ebenholtz & Schebilske, 1973 ; Ito & Gresty, 1997 ; Kaptein & Van Gisbergen, 2003 ; Wade, 1970a). Il importe donc de vérifier si le jugement d'orientation corporelle influence la perception spontanée de la verticale visuelle. Le deuxième problème est d'ordre méthodologique, puisqu'il pose la question de l'influence de la procédure expérimentale utilisée (estimation verbale de l'orientation corporelle perçue) dans l'hétérogénéité des résultats observés dans la littérature. La méthode d'estimation verbale de l'orientation posturale a été retenue, relativement à un autre paradigme, pour des raisons théoriques. En effet, afin de s'affranchir (ou de minimiser) les problèmes d'adaptation somesthésique inhérents au fonctionnement des récepteurs cutanés de pression (Cholewiak & Collins, 1991 ; Schöne & Udo de Haes, 1968 ; Wade, 1970), ce choix permettait d'obtenir, pour une même inclinaison, les estimations d'orientation et de verticale dans un délai très court (moins de 2 min). En contrepartie, l'interprétation des résultats implique de prendre en compte l'importante différence de précision qui existe dans la mesure des effets de chacune des tâches perceptives (10 degrés de précision pour l'orientation posturale versus 0.01 degrés pour la perception de la VVS) car elle pourrait peut-être rendre compte de l'absence de corrélation entre elles.

Face à ces difficultés méthodologiques et afin d'obtenir une estimation la plus représentative de la perception de l'orientation corporelle, certains auteurs ont proposé de moyenniser les erreurs d'estimation verbale et celles produites par un auto ajustement du corps sur une orientation requise (Gescheider, 1985 ; Higashiyama & Koga, 1998). Cette manière de

procéder permettrait de minimiser les biais inhérents à chacune des procédures et d'obtenir une estimation de l'orientation corporelle la plus représentative du ressenti du sujet.

#### **7-2 Expérience 4 : Rôle des contraintes d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité**

Annexe 4 : Manuscrit soumis à publication ; Trousselard, M. ; Barraud, P.A. ; Nougier, V., & Cian, C. Role of egocentric and exocentric body information on perceived verticality. Journal of experimental Psychology, Human Perception and Performance.

Cette expérience poursuit l'objectif d'évaluer la dépendance du jugement de verticalité au jugement d'orientation corporelle, en regardant la cohérence des modifications de ces deux jugements perceptifs avec la procédure de jugement de l'orientation corporelle utilisée. Etant donnée la mise en évidence d'une modification des erreurs Aubert-Müller par des changements de définition de la notion de verticale (Ebenholtz & Schebilske, 1973 ; Wade, 1970a), il est également nécessaire de déterminer l'influence d'un jugement d'orientation corporelle précédent le jugement de verticale dans l'expression des effets Aubert-Müller.

Dans ce but, la perception spontanée de la verticale visuelle subjective a été comparée à celle qui suit un jugement d'orientation du corps par estimation verbale ou par auto ajustement. Un certain nombre d'expériences mettant en évidence que la façon avec laquelle l'information d'orientation peut être obtenue conditionne les performances perceptives (Gibson, 1962, 1966), il est attendu une amélioration conjointe des jugements d'orientation corporelle et de verticalité avec la procédure d'auto ajustement (orientation corporelle correcte et effet Aubert absent ou diminué).

*Résultats et discussion*

Quelle que soit la procédure expérimentale utilisée (estimation verbale et auto ajustement), on observe une absence de biais directionnel dans la perception de l'orientation corporelle (figure 21). Cependant, comme nous l'avons observé dans la première expérience, l'importance de la variabilité inter-individuelle ne permet pas d'interpréter l'absence de biais directionnel observé comme une perception correcte de l'orientation corporelle. Les jugements d'orientation sont cependant cohérents entre eux puisqu'un sujet qui verbalise une sous-estimation produira un ajustement corporel surestimé en proportion et inversement (corrélations négatives).

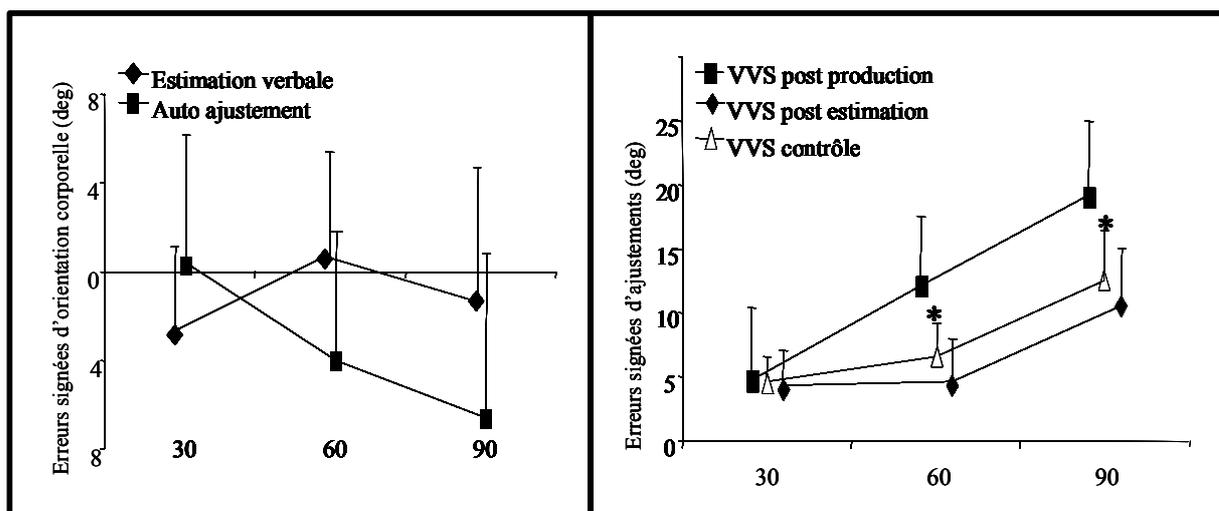


Figure 21 : Erreur moyenne signée et écart-type d'estimation et d'auto ajustement de l'inclinaison corporelle (à gauche) ainsi que de la verticale visuelle subjective (VVS, à droite) pour chacune des conditions posturales (contrôle, estimation et auto ajustement) en fonction des inclinaisons corporelles (degrés). (\*= $p < .05$ ).

Pour les réponses corporelles, la variable dépendante, constituée du degré d'erreur calculé entre l'inclinaison corporelle de référence et la réponse du sujet, est par convention signée négativement lorsque le sujet sous-estime son orientation corporelle et positivement lorsqu'il la surestime.

Si quelle que soit la condition posturale (absence de jugement d'orientation, estimation verbale et auto ajustement), les erreurs de verticale visuelle augmentent avec l'inclinaison

corporelle, les deux procédures d'orientation corporelle n'aboutissent pas à la même perception de la direction gravitaire (figure 21). Alors que l'estimation verbale produit des jugements de verticalité similaires et positivement corrélés à ceux obtenus en l'absence de jugement de l'orientation corporelle, la tâche d'auto ajustement corporel engendre dès 60 degrés d'inclinaison, un effet Aubert supérieur et statistiquement indépendant des deux autres.

Par ailleurs, la relation entre les tâches perceptives visuelle et posturale diffère selon le paradigme d'orientation corporelle utilisé. Ainsi, un auto ajustement corporel perturbe la perception de verticalité en modifiant les processus impliqués dans le jugement de la direction verticale ; l'augmentation de l'effet Aubert étant liée aux performances posturales (corrélations négatives). Une telle relation n'est pas retrouvée lorsque le sujet estime verbalement son inclinaison corporelle. Néanmoins, ce dernier résultat nécessite d'être nuancé. D'un point de vue méthodologique, il faut noter qu'il existe une importante différence de précision dans la mesure des jugements perceptifs. Alors que les sujets ont reçu la consigne d'être le plus précis possible dans l'estimation verbale de leur inclinaison, ils ont systématiquement utilisé des pas de 10 degrés pour l'estimer, alors que le jugement de verticalité, comme l'auto ajustement postural ont été enregistrés avec une précision de 0.01 degrés. Ce biais expérimental imprévu serait susceptible de perturber les résultats des analyses de corrélations effectuées entre les estimations verbales d'orientation corporelle et la perception de la verticale.

Pris dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que plus un sujet se positionne au-delà de l'orientation corporelle requise (i.e. il se positionne à 105 degrés au lieu de 90 degrés), ce comportement engendrant un moindre effet Aubert, plus il sous-estime verbalement son orientation lorsqu'on l'incline dans cette position (i.e. il estime son orientation à 75 degrés lorsqu'il est incliné à 90 degrés). En considérant la relation qui existe entre les deux jugements

d'orientation corporelle, on peut donc penser, qu'une sous-estimation de l'inclinaison corporelle est associée à un moindre effet Aubert. A l'inverse, plus un sujet se positionne en-deçà de l'orientation requise (i.e. il se positionne à 75 degrés), ce comportement engendrant un fort effet Aubert, plus il surestime verbalement une orientation corporelle (i.e. il estime une inclinaison de son corps de 90 degrés comme une inclinaison de 105 degrés). On peut donc penser, qu'une surestimation de l'inclinaison corporelle est associée à un fort effet Aubert. Ces résultats s'opposent à l'hypothèse d'un effet Aubert expliqué par une sous-estimation de l'orientation corporelle. Cependant, ils suggèrent qu'une sous (ou sur) estimation de l'espace postural pourrait être associée à une sous (ou sur) estimation de l'espace perceptif corps/objet.

Si cette hypothèse nécessite d'être évaluée, les sensations de désorientation spatiale rapportées par l'ensemble des sujets à l'issue de la tâche d'auto ajustement suggèrent la possibilité d'une autre interprétation. L'auto ajustement engage davantage le sujet dans un choix postural concret qu'une estimation verbale. Cependant, il faut considérer que cet auto ajustement effectué en l'absence de référence gravitaire environnementale majore les doutes du sujet sur la qualité de sa réponse posturale. Cette incertitude augmenterait avec l'importance de l'inclinaison à produire. De surcroît, le sujet immobilisé dans le dispositif expérimental, est privé des informations proprioceptives d'orientation. Il se retrouve acteur d'une situation perceptive qui ne lui permet pas de prélever l'ensemble de l'information nécessaire pour réaliser la tâche (Gibson, 1966 ; Stoffregen & Riccio, 1988). Pour Mittelstaedt (1983), l'importance de l'effet Aubert, en traduisant l'attraction exercée par l'axe corporel sur la perception de la direction corporelle, serait l'expression de l'importance des incertitudes de l'individu quant à son orientation spatiale. Ces considérations impliqueraient donc que l'auto ajustement corporel réalisé en condition d'immobilisation majore l'attraction exercée par l'axe du corps sur la perception de la direction

gravitaire. En conséquence, nous ne serions plus en présence d'une explication physiologique des effets d'inclinaisons corporelles sur le jugement visuel de la direction gravitaire mais plutôt face à une hypothèse interprétative et, par conséquent, plus cognitive ou psychologique de l'origine des effets Aubert-Müller.

### **7-3 Expérience 5 : Rôle des informations d'orientation dans la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité**

Annexe 4 : Manuscrit soumis à publication ; Trousselard, M. ; Barraud, P.A. ; Nougier, V., & Cian, C. Role of egocentric and exocentric body information on perceived verticality. Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance.

Dans le but de déterminer l'influence du facteur certitude de l'estimation d'orientation corporelle dans le jugement de verticalité, des informations d'orientation ont été données aux sujets. Les sujets reçoivent deux types d'information, une information reflétant la valeur exacte de leur inclinaison corporelle et une information biaisée par une surestimation ou une sous-estimation de 10 degrés de l'inclinaison réelle. Les erreurs de perception de la verticale visuelle dans chacune de ces trois conditions d'information sont comparées à celles obtenues en l'absence de toute information d'orientation (verticale visuelle de référence).

Dans la logique des résultats précédents, une première hypothèse est qu'une adéquation entre l'inclinaison ressentie par les sujets et l'information d'orientation donnée par l'expérimentateur constitue une situation de cohérence qui conforte les sujets dans leur perception d'orientation. Si l'on prend en compte l'hypothèse physiologique, une situation cohérente est réalisée avec une information biaisée dans le sens d'une sous-estimation. Les

informations juste et surestimée constitueraient alors deux conditions d'information d'orientation sur estimées susceptibles d'entraîner une discordance sensorielle pouvant générer une forte incertitude chez les sujets quant à leur orientation spatiale. On rappelle que pour Mittelstaedt (1983), la représentation interne de l'axe du corps, ou vecteur idiotropique, serait une constante personnelle indiquant le niveau de certitude des sujets dans leur performance perceptive. Par ailleurs, le rôle de référentiel de secours joué par le vecteur idiotropique a été mis en évidence dans certaines situations de conflits perceptifs (Friederici & levet, 1990 ; Ito & Gresty, 1996 ; Ohlmann, 1988). En conséquence, il est supposé que la situation de discordance augmente le poids de l'axe corporel dans le jugement de verticalité (effet Aubert augmenté) alors qu'il ne sera pas modifié si le sujet perçoit son inclinaison en accord avec l'information d'orientation qu'il reçoit.

#### *Résultats et discussion*

Il apparaît que l'augmentation de l'effet Aubert avec l'angle d'inclinaison dépend de la condition « information » (figure 22). Plus précisément, conformément à l'hypothèse de départ, une information d'orientation corporelle sous-estimée apparaît cohérente avec le ressenti du sujet puisque dans cette condition la perception de la verticale est identique à celle obtenue en l'absence d'information. Les erreurs de verticalité en condition d'information sous-estimée sont positivement corrélées avec celles observées en condition de non information. Ces résultats laissent donc supposer qu'en situation de jugement spontané de la verticale visuelle, il existe de façon concomitante une sous-estimation de l'inclinaison corporelle et un effet Aubert.

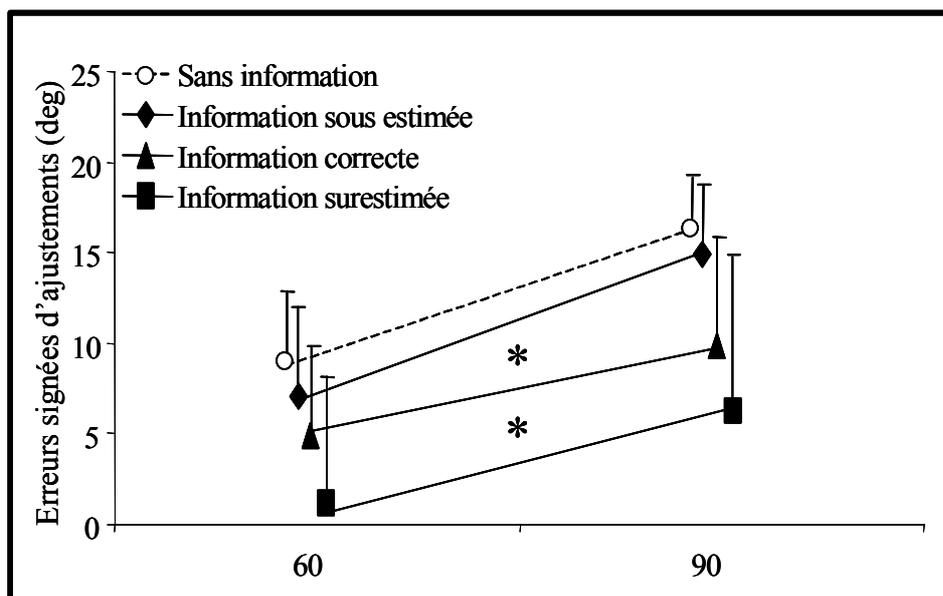


Figure 22: Erreurs moyennes signées d'estimation de la VVS et écart-type pour les quatre conditions d'information d'orientation en fonction des inclinaisons corporelles (degrés). (\*= $p < .05$ ).

Ils confortent également l'hypothèse que les informations d'orientation juste et surestimée constituent deux conditions d'informations surestimées. Cependant, la diminution de l'effet Aubert observée dans les deux conditions de surestimation subjective ne confirme pas l'hypothèse d'un effet de l'incertitude spatiale en présence d'informations d'orientation discordantes, telle qu'elle a été proposée. L'absence de corrélation entre ces jugements de verticalité et ceux réalisés en condition de non information, laissent supposer que les informations d'orientation surestimées modifieraient les processus impliqués dans le jugement spontané de la direction gravitaire. De surcroît, l'observation d'une diminution graduelle et corrélée des effets Aubert entre les conditions d'information correcte et surestimée, suggère un calcul de la direction gravitaire sur la base de la valeur angulaire de l'information d'orientation corporelle fournie par l'expérimentateur. Cependant, l'application stricte de cette stratégie de calcul conduit à des ajustements de type Müller en présence d'une information surestimée et sans erreur lorsque l'information indique la position réelle du sujet.

Afin d'évaluer l'hypothèse d'un ajustement angulaire effectué par le sujet à partir de l'information d'orientation qu'il reçoit, nous avons réalisé une régression linéaire de l'angle perçu, ou angle subjectif (angle d'information moins erreur de perception de la verticale), en fonction de l'information d'orientation corporelle reçue (figure 23).

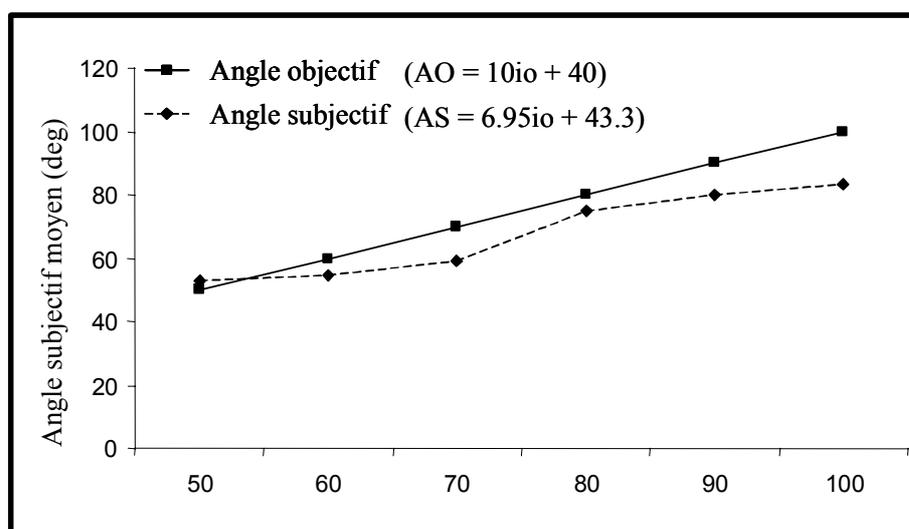


Figure 23 : Représentation graphique de la relation entre l'angle subjectif (AS, deg) et l'information d'orientation (io, deg).

La droite de régression, calculée pour l'ensemble des sujets, a pour expression  $AS = 6.9io + 43.3$  (variance expliquée de 93 %) ; avec AS, l'angle subjectif exprimé en degrés et io, l'information d'orientation reçue exprimée en degrés. Si l'ensemble de ces résultats confortent l'hypothèse d'un ajustement de la baguette sur la direction verticale réalisé à partir d'un calcul d'angles, ils suggèrent également l'existence d'une perturbation de la perception visuelle des angles dans l'espace du sujet en situation d'inclinaison corporelle.

## Conclusions

Au regard des résultats de ces trois expériences, il paraît difficile de considérer la relation corps/verticalité sous l'angle de l'hypothèse physiologique. D'une part, si la population expérimentale présente un effet Aubert, il n'a pas été mis en évidence de sous-estimation systématique de la perception d'orientation corporelle en présence d'appuis tactiles écologiques, et ce quelle que soit la procédure expérimentale utilisée. Les jugements d'orientation corporelle ne sont cependant pas aléatoires ; pour un angle donné, une sous-estimation verbale s'accompagne d'un positionnement au-delà de l'orientation corporelle requise, une surestimation verbale s'accompagne d'un positionnement corporelle en-deçà. D'autre part, la surestimation de l'orientation corporelle consécutive à la réduction des indices gravitaires tactiles d'orientation n'est pas cohérente avec l'observation d'une augmentation de l'effet Aubert.

Les modifications de la perception de la direction gravitaire par les conditions expérimentales mises en oeuvre rendent difficile toute tentative de formalisation de la relation corps/verticale. Néanmoins, il ressort de ces résultats que les sujets pourraient juger de la verticalité par un calcul d'angles à partir de l'information d'orientation corporelle dont ils disposent. Les jugements de verticalité observés dans les trois conditions d'information corporelle suggèrent fortement une telle interprétation. Les corrélations observées (1) entre les jugements de verticalité spontané, après estimation verbale ou en présence d'une information d'orientation sous-estimée et (2) entre l'auto ajustement corporel et le jugement de verticalité, s'inscrivent également dans une logique de calcul. Les interrogations sur la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité questionneraient alors l'espace corps/objet, autrement dit la perception euclidienne de l'espace égo-centré.

## **CHAPITRE 8 : Role de la perception visuelle de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de verticalité (Expérience 6)**

Annexe 4 : Manuscrit soumis à publication ; Trousselard, M. ; Barraud, P.A. ; Nougier, V., & Cian, C. Role of egocentric and exocentric body information on perceived verticality. Journal of experimental Psychology, Human Perception and Performance.

Le questionnement de ce dernier chapitre expérimental, concerne la représentation visuelle de l'espace Euclidien lors d'une inclinaison corporelle en roulis.

Un certain nombre d'études se sont intéressées à l'estimation visuelle de l'orientation d'une baguette dans le plan frontal. Elles mettent en évidence une estimation plus précise des directions verticale et horizontale (effet de l'oblique, Appelle, 1972) ainsi que l'attraction des inclinaisons des orientations obliques vers les normes verticale et horizontale (effet de normalisation, Howard, 1982). Par ailleurs, il a été montré qu'en l'absence d'indice visuel d'environnement, les sujets avaient une perception correcte de leur espace trigonométrique lorsqu'ils étaient en position verticale, puisqu'ils évaluaient sans erreur des angles de 10 degrés d'amplitude dans le plan frontal, avec deux baguettes lumineuses (Higashiyama & Koga, 1998). Enfin, Van Gisbergen et al. (2001) étudient comment des sujets assis dans l'obscurité estiment verbalement l'orientation d'une ligne lumineuse. Il apparaît que les sujets estiment correctement l'orientation de l'objet lorsqu'il est faiblement inclinée (<45 deg) alors qu'ils sous-estiment la valeur de son orientation pour des inclinaisons supérieures. Cependant, il demeure difficile

d'émettre une quelconque hypothèse sur la capacité des sujets à percevoir leur espace égocentré à partir de données exocentrées d'orientation.

Au regard des résultats du chapitre précédent, il est proposé une explication de l'effet Aubert en terme de sous-estimation des angles perçus dans l'espace égocentré. Dans le but de vérifier cette hypothèse, il est demandé aux sujets inclinés dans différentes positions, de produire un angle entre l'axe de leur corps et celui de la baguette, en déplaçant cette dernière à partir d'une position aléatoire dans l'espace. Dans cette expérience, les sujets ont réalisé au préalable une tâche de jugement visuel de la verticale, effectuée dans les mêmes conditions d'inclinaisons corporelles que la tâche de production d'angles.

#### *Résultats et discussion*

Contrairement à l'hypothèse de départ, il n'y pas de sous-estimation systématiques des angles égocentriques. Les résultats ne montrent aucun biais directionnel quelles que soient la valeur d'inclinaison corporelle du sujet et celle de l'angle égocentrique requis (tableau 3).

Tableau 3 : Erreurs moyennes de découpage de l'espace trigonométrique en valeur signée (et écart-type) en fonction de l'inclinaison pour les 3 angles objectifs. La variable dépendante, constituée du degré d'erreur calculé entre l'angle produit par le sujet et l'angle requis par l'expérimentateur, est signée par convention positivement lorsque l'angle produit sous-estime l'angle requis (attraction de la baguette vers l'axe corporel) et négativement lorsque l'angle produit surestime l'angle requis (répulsion de la baguette).

	30 deg	60 deg	90 deg
<b>Inclinaison corporelle</b>			
0 deg	2.52 (4.36)	.59 (5.27)	1.12 (2.28)
30 deg	-1.93 (6.11)	2.82 (5.72)	2.34 (2.02)
60 deg	3.19 (6.42)	-1.74 (5.61)	1.67 (2.9)
90 deg	5.91 (5.43)	2.7 (6.22)	-2.56 (2.89)

Afin de mieux appréhender la perception de l'espace Euclidien des sujets, nous nous sommes intéressés aux variables les plus pertinentes à l'égard de notre problématique. Il s'agit des angles pour lesquels l'angle égocentré requis correspond à un ajustement de la baguette sur la direction gravitaire par rapport à l'inclinaison du sujet (angles égocentrés verticaux, AEV). Malgré les différences conceptuelles qui existent entre la perception d'angles égocentrés verticaux et le jugement de verticalité, nous avons comparé les erreurs produites dans ces deux jugements. D'une part, il existe une augmentation de l'effet Aubert avec l'inclinaison corporelle pour le jugement visuel de verticalité alors que la perception visuelle égocentrée des angles produit des erreurs de type Müller (le sujet repousse la baguette au-delà de l'angle requis) dont l'expression dépend de l'angle d'inclinaison corporelle. D'autre part, on observe une corrélation positive entre les erreurs de production des angles égocentrés verticaux et de jugement de la verticale visuelle, à l'exception de l'inclinaison corporelle de 90 degrés.

La position horizontale correspond pour les angles égocentrés verticaux à deux types d'ajustements verticaux différents selon que le sujet déplace la baguette vers le haut (verticale, 0 degré) ou vers le bas (verticale inversée, 180 degrés). Il apparaît que la perception d'un angle de 90 degrés en position horizontale est sous-estimée lorsque le sujet déplace la baguette vers le haut (verticale) et surestimée lorsqu'il la déplace vers le bas (verticale inversé). La mise en évidence d'une influence du sens de rotation de la baguette dans ces ajustements égocentrés spécifiques, nous a conduit à réévaluer nos premiers résultats en prenant en compte ce facteur.

Nous avons dans un premier temps renouvelé l'analyse des effets de la tâche perceptive (AEV vs. VVS) sur la perception de la direction gravitaire, en éliminant les jugements verticaux égocentrés inversés. Dans ces conditions, on observe une augmentation de l'attraction de la direction verticale vers l'axe du corps avec l'inclinaison corporelle dans les deux jugements

verticaux égo et exocentrés (Figure 24). De surcroît, la diminution de l'effet Müller (diminution de la surestimation) avec l'angle d'inclinaison pour les AEV et l'augmentation de l'effet Aubert en VVS sont corrélées pour l'ensemble des inclinaisons corporelles. En d'autres termes, un fort effet Aubert est associé à une sous-estimation de l'angle égocentré vertical correspondant.

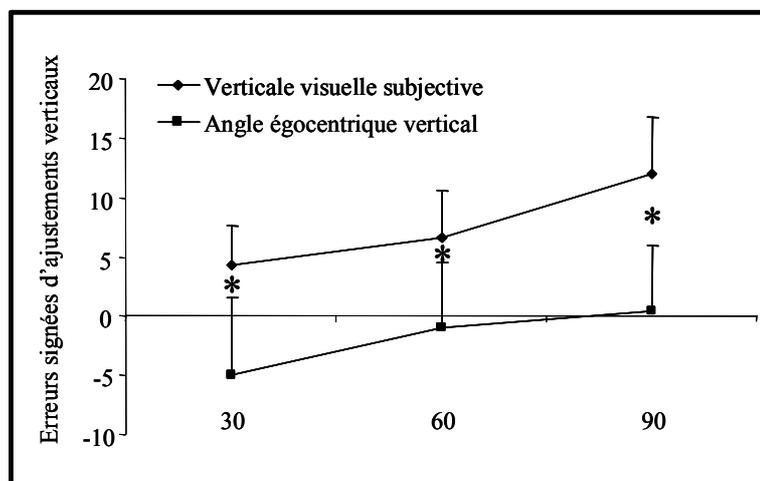


Figure 24 : Erreur moyenne de perception de la direction gravitaire en valeur signée (et écart-type) pour la VVS et l'AEV (degrés) en fonction de l'inclinaison corporelle (degrés). (\*= $p < .05$ ).

Pour étudier plus précisément, l'effet du sens de rotation de la baguette sur la perception des angles égocentrés, nous avons comparé les angles égocentrés verticaux (0 deg, rotation vers le haut) avec les angles égocentrés opposés, c'est à dire correspondant pour une même inclinaison corporelle à un déplacement de la baguette d'une même valeur angulaire mais vers le bas. Il apparaît deux patrons de réponses opposés en fonction du sens de rotation de la baguette. Pour les ajustements verticaux égocentrés (vers le haut), on observe une évolution des erreurs dans le sens d'une sous-estimation avec l'inclinaison corporelle. Le déplacement de la baguette vers le bas produit une surestimation des angles égocentrés qui augmente avec l'inclinaison corporelle (figure 25).

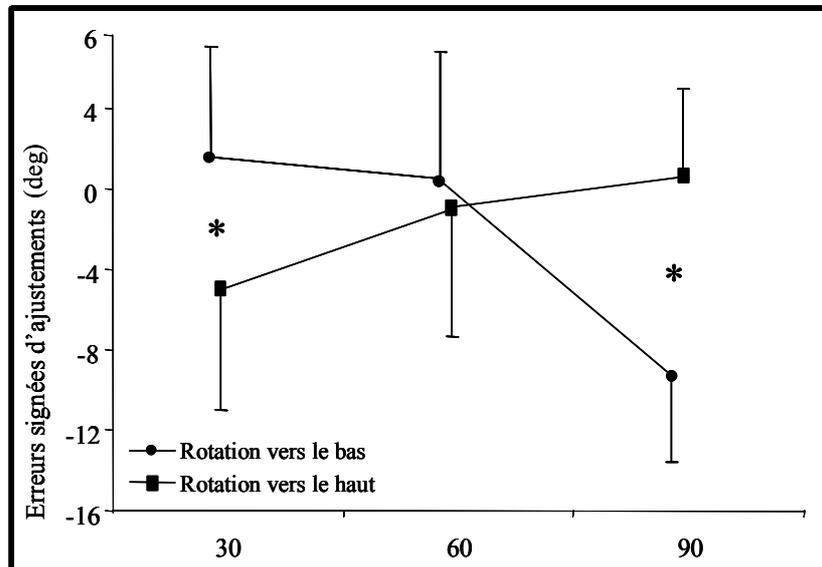


Figure 25 : Erreurs moyennes signées et écart type des angles égocentrés pour une rotation de la baguette vers le haut et vers le bas en fonction des inclinaisons corporelles (degrés). (\*= $p < .05$ ).

## Conclusions

Il est difficile d'inférer au regard de ces résultats une relation entre les perceptions de l'espace Euclidien égocentré et de la direction verticale. Certains travaux mettent en évidence que l'ajustement d'une baguette sur l'axe du corps, en l'absence de référence visuelle environnementale, se fait avec des erreurs dans le sens de l'inclinaison corporelle (Bauermeister, 1964 ; Ceyte et al., en rédaction). Cette déviation de la perception de l'orientation de l'axe Z pourrait être à l'origine des erreurs d'angle entre l'axe corporel pris pour origine et la baguette. En effet, si le sujet considère qu'une baguette déviée dans le sens de son inclinaison corporelle est parallèle à son axe Z, il effectuera les jugements d'angles non pas à partir de son orientation corporelle réelle, mais à partir de l'orientation perçue de son axe Z. En conséquence, ce n'est pas la direction du mouvement de la baguette qui est à prendre en compte pour expliquer les deux patrons de réponses opposés mais l'origine des ajustements, l'axe Z perçu.

Aussi, une partie des sujets a réalisé une expérience complémentaire afin d'évaluer la perception de l'orientation de leur axe Z dans deux conditions d'inclinaison corporelle (60 et 90 degrés). Les résultats obtenus confirment la déviation de la perception d'orientation de l'axe Z du côté de l'inclinaison. De surcroît, cette inclinaison de l'orientation subjective de l'axe Z (Z subjectif) est responsable de la corrélation observée entre les angles égocentrés verticaux et le jugement de verticalité (analyse de corrélation partielle). Ainsi, la déviation de l'orientation de l'axe Z a des conséquences non seulement sur la perception de l'espace égocentré mais aussi sur le jugement de la verticale gravitaire. Il ressort de cette expérience que l'expression de l'effet Aubert reflète l'orientation perçue de l'axe Z.

Avant d'aborder les éléments de discussion générales que soulèvent ce travail, nous nous proposons de résumer par un tableau récapitulatif les différents résultats obtenus en fonction de leur problématique respective (tableau 4).

Tableau 4 : Récapitulatif des hypothèses expérimentales développées ce travail et des résultats obtenus.

Problématique	Hypothèses expérimentales	Résultats
<b>Rôle de la somesthésie dans le jugement visuel de verticalité</b>	<u>Expérience 1 (publication n°1) :</u> La somesthésie jouerait un rôle dans la genèse de l'effet Aubert.	1/ La somesthésie tactile et intéroceptive contribue au jugement de la direction verticale par les forces de réaction générées au niveau des mécanorécepteurs en réponse à l'accélération gravitaire. 2/ Il existe une sensibilité individuelle au niveau de ces mécanorécepteurs qui pourrait contribuer aux différences inter-individuelles dans le jugement de verticalité.
	<u>Expérience 2 (publication n°2) :</u> L'apprentissage modulerait l'utilisation des informations somesthésiques dans le jugement visuel de verticalité.	L'expérience améliore la prise en compte des afférences sensorielles au niveau périphérique et cognitif.
<b>Rôle du jugement corporelle dans le jugement visuel de verticalité</b>	<u>Expérience 3 (publication n°3) :</u> Le rôle des informations somesthésiques dans le jugement visuel de verticalité passerait par son utilisation dans le jugement de l'orientation corporelle.	1/ La somesthésie contribue au jugement de l'orientation corporelle. 2/ La SVV n'est pas une conséquence directe des erreurs de perception de l'orientation corporelle. 3/ Une perturbation tactile induit un déplacement identique des jugements d'orientation et de verticalité dans le sens de l'inclinaison.
	<u>Expérience 4 (publication n°4) :</u> La relation corps/verticale dépendrait des contraintes d'orientation inhérentes à la procédure d'évaluation de l'orientation corporelle.	1/ Le jugement de verticalité dépend du paradigme d'orientation. 2/ La confiance du sujet dans son orientation corporelle conditionnerait le jugement visuel de verticalité.
	<u>Expérience 5 (publication n°4) :</u> L'utilisation d'informations d'orientation dans le jugement de verticalité traduirait leur cohérence avec le ressenti des sujets.	1/ La perception de la verticalité est associée à une information d'orientation corporelle sous-estimée. 2/ les sujets calculent la direction de la verticale gravitaire à partir de l'axe de leur corps et l'information d'orientation corporelle reçue.
<b>Rôle de la perception de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de verticalité</b>	<u>Expérience 6 (publication n°4) :</u> Le jugement visuel de verticalité dépendrait des effets d'inclinaison corporelle sur la perception visuelle de l'espace Euclidien.	1/ La perception visuelle de l'espace Euclidien est biaisée par la perception de l'orientation de l'axe égo-centré. 2/ Le jugement de verticalité est biaisée par la perception de l'orientation de l'axe égo-centré.

## CHAPITRE 9 : Discussion générale

Ce travail doctoral s'est intéressé à la manière dont l'homme code et perçoit la direction gravitaire, et plus particulièrement à l'influence de la perception d'orientation corporelle dans le jugement de verticalité à partir de trois questions principales. Les expériences présentées dans le premier chapitre expérimental ont d'abord cherché à mettre en évidence l'existence d'une contribution des informations somesthésiques d'orientation dans le jugement de la verticalité des objets et à en évaluer son importance d'un point de vue général mais également différentiel. La détermination des relations existant entre les perceptions d'orientation corporelle et de verticale visuelle subjective a fait l'objet d'un deuxième chapitre expérimental. L'hypothèse physiologique d'une explication de l'effet Aubert par une sous-estimation de l'orientation corporelle a été étudiée en manipulant des facteurs périphériques (stimulations somesthésiques) et perceptivo-cognitifs (disponibilité des informations d'orientation). Enfin, les résultats de ces deux parties expérimentales nous ont amenée à nous intéresser au rôle de la perception visuelle de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de verticalité et au-delà à la perception de la référence égocentrée.

Avant d'aborder les différents éléments de discussion, deux remarques s'imposent. D'une part, les expériences ayant principalement mis en évidence des erreurs de perception de la direction gravitaire de type Aubert, les différentes conclusions apportées concernent cet effet. La notion «d'effet Aubert-Müller» indique lorsqu'elle est utilisée, l'erreur de perception visuelle de la direction gravitaire indifféremment du sens des erreurs. D'autre part, ce travail s'inscrit dans une approche de l'orientation spatiale basée sur les conflits perceptifs. Il faut considérer qu'au regard des théories écologiques de l'orientation, l'ensemble des expériences réalisées a abordé un

aspect particulier de la perception de la direction gravitaire dans lequel le sujet, observateur contraint physiquement dans différentes positions corporelles statiques, juge la verticalité d'un objet. Le contraste existant entre les résultats souvent médiocres des individus au cours des expériences de jugement de la verticale visuelle et l'effcience dont l'homme fait preuve dans sa vie quotidienne, s'expliquerait, pour les tenants de cette approche fonctionnelle de l'orientation, par le fait que les tâches de jugement d'un observateur passif ne constituent pas une mesure pertinente de l'orientation. L'information proprioceptive contribuerait fortement au recalibrage des données spatiales à partir des indices posturaux (Dietz et al., 1992 ; Paillard, 1971, 1974, 1987). La somesthésie proprioceptive permettrait donc de relativiser voire de corriger l'effet perturbateur de la décorrélation posturo-gravique dans le jugement de gravité en renseignant le sujet sur l'orientation de son corps dans le champ gravitaire. Cependant, les contraintes d'immobilisation des sujets n'ont pas permis dans ce travail, d'étudier sa contribution au jugement de verticalité.

Les différentes expériences présentées ayant déjà fait l'objet de discussions spécifiques, seuls seront mis en relief les points forts développés dans les chapitres expérimentaux avant d'envisager les perspectives de recherches que soulève ce travail.

### **9-1 Les informations somesthésiques contribuent à la perception d'un espace exocentré organisé**

La manipulation des informations somesthésiques modifie les jugements de verticalité et d'orientation corporelle suggérant que ce système sensoriel contribue à la perception de l'orientation des objets et du corps dans le champ gravitaire.

### 9-1-1 La somesthésie contribuerait de façon différenciée au jugement de verticalité

L'analyse des modifications perceptives secondaires à une manipulation des informations intéroceptives et tactiles montre que la question de la contribution somesthésique au jugement de verticalité doit prendre en compte l'existence de différences inter-individuelles.

Pendant longtemps, les afférences viscérales primaires ont été considérées comme peu nombreuses et fonctionnellement peu importantes, donc négligeables, mis à part quelques territoires nobles privilégiés (cœur, poumons, etc.). Si Mittelstaedt (1992, 1997, 1999) est l'un des rares auteurs à prendre en compte le rôle du système intéroceptif dans la perception d'orientation corporelle, il s'oppose, cependant, à nos résultats en affirmant qu'il n'est pas impliqué dans le jugement de verticalité. Au regard de l'amélioration de la perception de la direction gravitaire par un lestage gastrique et des caractéristiques bio-dynamiques de l'estomac, l'intéroception gastrique contribuerait fortement au jugement de verticalité, en renseignant le sujet directement sur la direction gravitaire. Il existe cependant des différences inter-individuelles dans l'effet du renforcement gravitaire gastrique. Les sujets à faible effet Aubert ne sont pas sensibles au lestage gastrique alors que les sujets à fort effet Aubert sont améliorés. Les erreurs de ces derniers demeurent cependant toujours plus importantes. En condition écologique, la dynamique du balancement postural implique que cet organe asymétrique et relativement mobile n'est jamais stricto sensu aligné sur l'axe corporel du sujet mais sur la direction de l'équilibre dynamique des sujets. Le fait d'incliner le sujet et de lester l'estomac majore cette décorrélation habituelle. Ces considérations confortent l'idée que l'intéroception gastrique agit plutôt comme un fil à plomb de façon différenciée en fonction des sujets.

La question de la contribution tactile au jugement de verticalité apparaît plus difficile à définir. L'homogénéisation des pressions cutanées augmente l'effet Aubert alors que

paradoxalement une réduction des afférences somesthésiques d'origine pathologique induit une absence d'effet Aubert. Les patients somesthésiques bilatéraux inclinés ajustent une baguette sur la direction gravitaire sans déviation systématique en raison d'une forte variabilité intra-individuelle (Bronstein, 1999). Les sujets hémiparétiques n'ont pas d'effet Aubert lorsqu'ils sont inclinés du côté lésé alors qu'ils ont un effet Aubert pour des inclinaisons controlatérales à la lésion (Anastasopoulos et al., 1997). Si l'information tactile est impliquée dans la genèse de l'effet Aubert, les différences inter individuelles observées dans son expression pourraient être interprétées en termes de pondération différenciée des informations tactiles dans les processus d'intégration sensorielle conduisant au jugement de verticalité. Seuls les sujets qui présentent un faible effet Aubert en situation tactile écologique voient leurs performances dégradées en matelas-coquille. Leurs erreurs demeurent cependant toujours moins importantes que celles des sujets présentant un fort effet Aubert en condition écologique. L'absence de perturbation en matelas-coquille chez ces derniers pourrait par ailleurs s'expliquer par un phénomène de plafonnement des erreurs.

Bien que les deux situations de perturbation tactile ne soient pas comparables (matelas, pathologies), l'ensemble de ces observations confirment la participation des informations tactiles à l'émergence de l'effet Aubert. Il reste néanmoins à déterminer comment les informations tactiles écologiques contribuent à la genèse de différences inter-individuelles stables dans le jugement visuel de la direction gravitaire.

#### 9-1-2 La somesthésie tactile contribuerait à une perception globalement correcte de l'orientation corporelle.

Si les informations tactiles écologiques contribuent à une perception erronée de la direction gravitaire, il apparaît que ces informations concourent avec l'ensemble des indices

sensoriels d'orientation à une perception globalement correcte de l'orientation du corps dans le champ gravitaire. La surestimation de l'orientation corporelle induite par la manipulation des indices gravitaires tactiles confirme la contribution de l'extéroception au jugement d'orientation corporelle. Cependant, le sens de cette perturbation n'est pas cohérent avec l'homogénéisation des pressions cutanées telle qu'elle est générée par le matelas. L'effet du matelas sur le jugement de l'orientation corporelle ne peut donc pas s'expliquer à un niveau physiologique.

Une interprétation de la déviation observée pourrait reposer sur la prise en compte d'une seconde conséquence sensorielle de cette manipulation tactile. En plus de la diminution de la pertinence des informations tactiles relativement à la gravité, l'inclinaison du corps en matelas met en effet les différentes informations d'orientation en situation de discordance. On peut considérer que le patron des pressions cutanées généré par le matelas est responsable d'une perception d'orientation de l'axe du corps moins inclinée alors que l'information otolithique relativement à l'orientation céphalique dans l'espace gravitaire n'a pas été modifiée par le matelas. Cette dissociation des perceptions d'orientations du tronc et de la tête n'est de surcroît pas confirmée par la stimulation proprioceptive nucale qui rend compte d'un alignement des axes de la tête et du corps. En l'absence de vision, la perception de l'orientation du corps dans l'espace reposerait sur la transformation des coordonnées de l'information vestibulaire relative à l'orientation de la tête dans l'espace, et de l'information proprioceptive relative à l'orientation de la tête par rapport au tronc. Cette information serait elle-même moyennée avec des informations somesthésiques directement en relation avec l'orientation du tronc dans l'espace (Mergner et al, 1991 ; Wade, 1992). Un certain nombre d'expériences mettent en évidence le rôle directeur de la tête dans l'établissement des rapports spatiaux entre l'organisme et l'environnement (Mergner, et al, 1991 ; Paillard, 1991 ; Parker & Poston, 1984 ; Van Gisbergen & Van Beuzekom, 2000). On

rappelle qu'en microgravité, les astronautes perçoivent leur orientation corporelle en fonction de la position de la tête (Friederici & Levelt, 1990). De surcroît, lorsque les axes de la tête et du tronc sont dissociés par des inclinaisons en tangage opposées, les jugements de verticalités se font dans le sens de la tête (Schöne et al, 1968). Ces données suggèrent la contribution du segment céphalique à la perception de l'orientation corporelle. Il a de plus été proposé que la disparité anatomo-fonctionnelle entre les macules sacculaire et utriculaire implique pour les sujets la sensation d'être plus inclinés qu'ils ne le sont réellement (Dighans et al., 1974 ; Schöne, 1964 ; Yardley, 1990). Il faut donc envisager que si des indices gravitaires tactiles cohérents limitent l'influence du dysfonctionnement otolithique dans la perception d'orientation du corps dans l'espace, une diminution de leur pertinence ne permet plus ce contrôle.

Il ressort de ces considérations que si la somesthésie tactile contribuerait à l'estimation de l'orientation du corps dans l'espace gravitaire en synergie avec l'ensemble des informations sensorielles disponibles, elle ne permet pas une référence précise pour l'orientation (Mittelstaedt, 1999). La difficulté pour analyser précisément sa participation au jugement d'orientation corporelle réside dans le fait que toute manipulation tactile expérimentale (renforcement ou perturbation) entraîne un conflit sensoriel en raison de la discordance qu'elle va générer entre les stimulations otolithique, nucale et tactile.

### 9-1-3 L'espace égo-centré contribuerait à l'organisation de l'espace exocentré

L'hypothèse centrale de ce travail supposait l'existence d'une relation géométrique entre la perception de l'orientation du corps dans le champ gravitaire et le jugement de verticalité. En d'autres termes, le sujet se sentant moins incliné qu'il ne l'est, repousserait la baguette à partir de son corps de façon telle que l'angle entre son axe corporel et la baguette soit conforme à l'inclinaison qu'il ressent. Cette explication suggère une sous-estimation de l'orientation

corporelle (espace postural) associée à une lecture correcte de l'espace Euclidien (espace corps/objet).

Contrairement à l'hypothèse, les sujets ne présentent pas de biais dans leur estimation de l'orientation corporelle. Cependant, l'absence de sous-estimation systématique de l'orientation corporelle doit être nuancée. D'une part, la mesure indirecte de la perception d'orientation corporelle par l'utilisation d'informations d'orientation montre que le jugement spontané de verticalité est associé à une sous-estimation de l'orientation corporelle. D'autre part, la prise en compte des différences inter individuelles suggère qu'il existe une perception cohérente de l'espace corps/gravité (espace postural) différenciée en fonction des sujets. Un individu qui a tendance à surestimer une orientation corporelle donnée, se positionne en-deçà de l'orientation requise, alors que celui qui a tendance à sous estimer une orientation corporelle donnée, se positionne au-delà de l'orientation requise. Ainsi, la sensation d'être plus inclinée qu'on ne l'est (surestimation verbale d'une position avec un auto ajustement en deçà de la position) pourrait signifier un perception rétrécie de l'espace postural alors que la sensation d'être moins inclinée que l'inclinaison réelle (sous-estimation verbale et auto ajustement au-delà) traduirait une perception dilatée de cet espace. Signalons enfin, que plus un sujet a un espace postural rétréci, plus son effet Aubert est important.

Bien que cohérente, cette organisation de l'espace postural ne peut rendre compte que partiellement de l'amplitude de l'effet Aubert. La question de la contribution de l'espace corps/objet dans les erreurs de perception de la direction gravitaire se pose alors. Il est surprenant d'observer que lorsqu'un sujet estime son orientation corporelle, son jugement de verticalité ne reflète pas la valeur de l'inclinaison verbalisée, mais une valeur sous-estimée. De surcroît, si l'on donne à ce sujet différentes informations d'orientation corporelle, son jugement de verticalité

traduit une sous-estimation de l'utilisation de cette information d'orientation. Enfin, lorsque ce même sujet se positionne sur une orientation requise, il repousse la baguette d'un angle inférieur à l'angle postural produit. Au regard de ces observations, une sous-estimation de l'espace corps/objet contribuerait à l'effet Aubert. Ainsi, les perceptions égocentrée et exocentrée (i.e. perception de la gravité) pourraient être liées (figure 26 ; Lackner & DiZio, 2005).

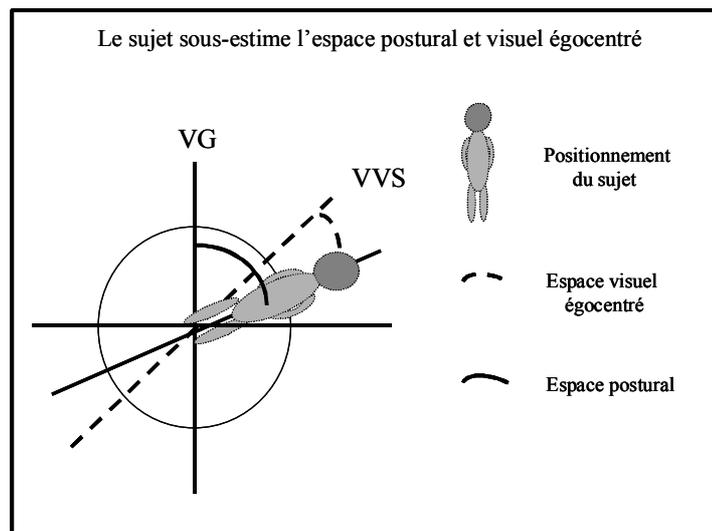


Figure 26 : Représentation de la perception d'un angle de 90 degrés entre le corps et la gravité au niveau postural et visuel égocentré. VG et VVS représentent respectivement la direction gravitaire et la verticale visuelle subjective.

Deux explications, non exclusives, pourraient rendre compte de la sous-estimation de l'espace corps/objet. La première fait directement appel à la capacité des sujets à se représenter un angle entre l'axe Z et un objet. La seconde suppose qu'un décalage illusoire de la référence égocentrée (axe Z subjectif, Zs) dans le sens de l'inclinaison biaise la perception des angles égocentrés et en conséquence le jugement de l'orientation d'un objet dans l'espace exocentré (Lackner & DiZio, 2005).

## 9-2 L'axe égocentré contribue aux erreurs de jugement visuel de verticalité

Lorsque l'on s'intéresse à la perception euclidienne de l'espace corps/objet d'un sujet incliné en roulis, il apparaît qu'une déviation de l'axe Z subjectif dans le sens de l'inclinaison est à l'origine de la sous-estimation des angles égocentrés. Ce décalage illusoire de la référence égocentrée est également impliqué dans la genèse de l'effet Aubert. Le sujet incliné ajustant la baguette sur la verticale à partir de l'axe Z subjectif, l'effet Aubert sera d'autant plus important qu'il perçoit son axe Z dévié dans le sens de l'inclinaison. Bien que l'implication de la déviation de la référence égocentrée dans le jugement de l'orientation corporelle n'ait pas été étudiée, ces résultats donnent à l'axe Z subjectif une valeur heuristique dans l'orientation spatiale. Appréhender les mécanismes contribuant à l'élaboration de la référence égocentrée apparaît donc essentiel.

«Le référentiel égocentré a une importante valeur adaptative car les coordonnées égocentrées, toujours présentes voire immanentes sont en quelque sorte tapies derrière les coordonnées exocentrées.» (Ohlmann, 1988, p.107). Cependant, la perception de l'espace égocentré demeure peu étayée par des données expérimentales. La perturbation de la perception de l'axe Z (axe Z subjectif) peut être générée par des facteurs d'ordre pathologique mais également situationnels. Dans ce dernier cas, il apparaît que cet axe n'est pas perçu de façon univoque puisque certaines manipulations du corps ou de l'environnement peuvent engendrer des modifications du jugement de son orientation, voire même de son utilisation (Bauermeister, 1964 ; Ben Dhiab, 1994 ; Friederici & Levelt, 1990 ; Harris, 1974 ; Lackner & Graybiel, 1978 ; Luyat, 1997 ; Parker et al., 1983 ; Templeton, 1973).

La décorrélation posturo-gravique engendre une déviation de la perception de l'axe égocentré dans le sens de l'inclinaison corporelle. Par définition, l'axe Z, représentation interne

du corps, n'est pas situé dans le référentiel exocentrique. Cependant, il a été proposé que cette construction subjective résulte d'une intégration des informations sensorielles sans cesse réactualisée par les expériences posturales rencontrées (Andersen et al., 1997 ; Critchley, 1953 ; Head & Holmes, 1911 ; Karnath, 1996 ; Schilder, 1950 ). Elle pourrait constituer le reflet de l'état d'équilibre qui existe entre les informations sensorielles arrivant des deux côtés de l'espace corporel (Heilman et al., 1983 ; Jeannerod & Biger, 1987 ; Ventre et al., 1984). Au vu de ces considérations, le déplacement de cet état d'équilibre pourrait rendre compte de la déviation de l'axe Z subjectif. Les stimulations cutanées ayant besoin d'être localisées par rapport au corps lui-même, la composante cutanée fonctionnerait plutôt en coordonnées égocentrées, (Ohlmann, 1988 ; Reiser & Pick, 1976). En conséquence, l'inclinaison de l'axe Z subjectif pourrait être basée sur les différences de pression cutanée entre les côtés gauche et droit du corps générées par l'inclinaison en roulis. L'axe Z perçu serait alors déplacé du côté de l'inclinaison corporelle consécutivement à l'augmentation de l'intensité des appuis cutanés.

Il a par ailleurs été mis récemment en évidence une majoration du déplacement de l'axe Z subjectif en situation d'informations tactiles homogénéisées (matelas-coquille, Ceyte et al., en rédaction). On rappelle d'une part que le matelas-coquille induit une discordance sensorielle (otolithes / somesthésie tactile / somesthésie proprioceptive nucale) qui pourrait impliquer une perception de l'orientation céphalique dans le champ gravitaire plus inclinée que celle du tronc. D'autre part, un certain nombre de données plaident en faveur de l'existence de référentiels égocentrés multiples, centrés sur différentes parties du corps (la tête, le tronc, l'épaule, la main, etc.) et mis en jeu différemment en fonction des tâches perceptives à réaliser (Heuer & Sangals, 1998 ; MacIntyre et al., 1997 ; Soechting & Flanders, 1992). Au regard de ces éléments, l'augmentation de la déviation de l'axe subjectif a été interprétée en termes de changement de

référentiel égocentré (Ceyte et al., en rédaction). Le sujet, incliné en matelas, jugerait de l'orientation de l'axe Z dans un référentiel égocentré centré sur la tête et non plus sur le référentiel égocentré corps. En conséquence, l'augmentation de l'effet Aubert observée en matelas-coquille pourrait résulter d'une majoration de la déviation de l'axe Z subjectif. Le déplacement identique des jugements d'orientation corporelle et de verticalité en matelas traduirait alors un impact identique de cette déviation majorée de Zs dans les deux jugements perceptifs exocentrés. Dans cette logique, il serait intéressant d'étudier l'influence d'un lestage gastrique sur le déplacement de l'axe Z subjectif afin d'évaluer quelle est la contribution de ce fil à plomb dans la perception de la référence égocentrée et dans le jugement d'orientation corporelle.

En définitive, il apparaît que la stimulation sensorielle engendrée par l'inclinaison du corps dans le champ gravitaire participe à l'élaboration de l'axe Z et que l'axe Z subjectif influence la perception visuelle de la direction gravitaire. Si les informations somesthésiques, notamment tactiles, contribuent à déterminer la perception de son corps relativement à la direction gravitaire, elles interviendraient également dans l'émergence de l'axe Z subjectif. Cependant, l'hypothèse d'une implication de la déviation de Zs dans le jugement d'orientation corporelle demande à être vérifiée. La référence égocentrée pourrait donc jouer un double rôle dans le jugement de verticalité (Kaptein & Van Gisbergen, 2003 ; Mittelstaedt, 1983 ; Ohlmann, 1988). En servant de référenciateur dans les situations perceptives inhabituelles et/ou discordantes, elle contribuerait à perturber le jugement de verticalité en se substituant à l'invariant gravitaire. Par ailleurs, le biais de perception de ce référenciateur contribuerait, per se, aux erreurs de perception visuelle de la direction gravitaire et de l'espace égocentré.

## PERSPECTIVES

---

Au terme de ce travail, nous rapportons dans un schéma récapitulatif les résultats principaux obtenus et les perspectives qu'ils soulèvent (figure 27). Face aux insuffisances inhérentes au caractère restrictif d'une représentation schématique, l'objectif d'un tel schéma est de mettre en exergue la valeur heuristique de l'axe Z subjectif dans les jugements perceptifs en général et dans la perception de la direction gravitaire en particulier. En effet, ce travail inscrit dans une heuristique de recherche centrée sur le rôle de la perception d'orientation corporelle dans le jugement visuel de la direction gravitaire, n'a pas apporté une explication univoque des effets Aubert-Müller lors des décorrélations posturo-graviques, mais mis en avant un certain nombre de déterminants contribuant à rendre compte de ces illusions perceptives. Il découle de ce travail principalement trois perspectives de recherche concernant le rôle du référentiel égocentré, la mise à jour d'un référentiel subjectif d'orientation et la nécessité d'une prise en compte des différences inter-individuelles.

### **1. Rôle déterminant du référentiel égocentré**

L'utilisation d'une dissociation des axes gravitaire et corporel, nous a conduit à analyser les données en termes de référentiels. Il ressort de ce travail que la perception de l'orientation égocentrée est présente aux niveaux sensori-moteur et perceptivo-cognitif de la perception de la

direction gravitaire. La compréhension des processus en jeu dans la perception verticale passe donc par une étude du rôle de la référence égocentrée dans les effets Aubert-Müller.

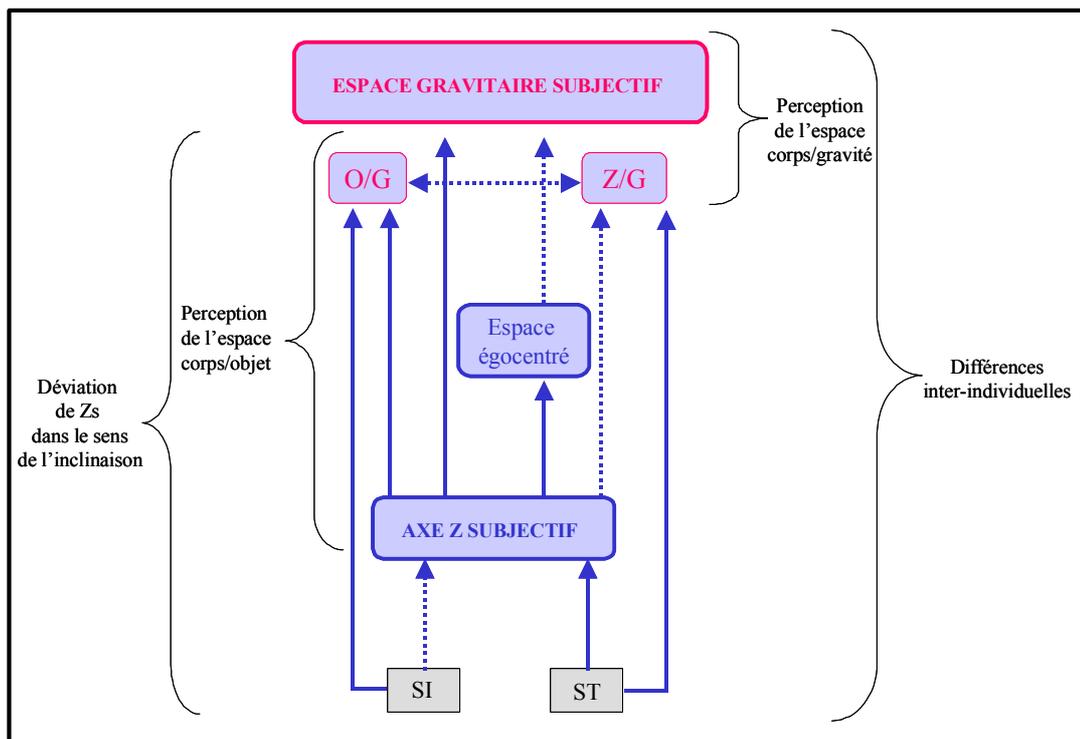


Figure 27 : Schéma récapitulatif des résultats et perspectives de recherche. SI représente la somesthésie intéroceptive, ST, la somesthésie tactile, O/G l'orientation d'un objet dans le champ gravitaire et Z/G, l'orientation de l'axe corporel dans le champ gravitaire. Les traits indiquent les relations mises en évidence dans ce travail, les traits pointillés, les relations supposées à partir de la littérature mais qui restent à évaluer.

Cependant, lorsque l'on s'intéresse à la littérature portant sur le référentiel égocentré, force est de constater que les données sont non seulement peu nombreuses, mais surtout très hétérogènes. Si l'on conçoit aisément la complexité d'étude qu'implique ce référentiel virtuel, il apparaît qu'un certain nombre de confusions conceptuelles et méthodologiques peuvent contribuer à ces difficultés. En effet, toute recherche sur le référentiel égocentré nécessite au préalable une définition claire de la tâche expérimentale utilisée (droit devant soi subjectif, plan médian apparent, vecteur idiotropique, axe Z), la terminologie retrouvée dans la littérature n'étant

pas toujours explicite. Il apparaît également indispensable de spécifier la signification des indices comportementaux que l'on mesure (Matin & Li, 1995) afin de prendre en compte ce qui relève de l'orientation de la référence égocentrée (objet parallèle à l'axe corporel) et de sa localisation (objet localisé juste devant soi, ni à droite, ni à gauche de l'axe corporel).

Il ressort de la littérature que si l'ensemble des informations sensorielles contribue à l'élaboration de la référence égocentrée et à la perception de son orientation, les informations somesthésiques sont particulièrement impliquées. Ainsi, les afférences tactilo-kinesthésiques renseignent sur la position des segments les uns par rapport aux autres (Bard et al., 1995 ; Gurfinkel et al., 1993 ; Lackner, 1988), et contribuent, notamment avec les informations nucales, à la détermination de l'orientation du référentiel égocentré (Karnath et al., 1994 ; Ivanenko et al., 2000). On rappelle enfin que le rôle de certaines informations intéroceptives dans la perception de l'orientation corporelle nécessite d'envisager leur participation à la construction de l'axe égocentré. La compréhension des processus en jeu dans la perception de la direction gravitaire apparaît indissociable de l'étude de la construction et de la perception du référentiel égocentré.

## **2. Mise à jour d'un référentiel d'orientation subjective**

Des études ont cherché à définir quel était le référentiel que les sujets inclinés utilisaient pour juger d'orientations visuelles exocentrées, telles que les orientations obliques. Il apparaît que lorsque le sujet est incliné, les jugements ne s'effectuent pas dans le référentiel gravitaire mais dans un référentiel gravitaire subjectif, incliné dans le même sens que le corps (Chen & Levi ; 1996 ; Lipshits & McIntyre ; 1999 ; Luyat & Gentaz, 2002). Ce référentiel subjectif, spécifique à chaque sujet et à chaque inclinaison corporelle, serait construit à partir de la verticale visuelle subjective et de l'horizontale visuelle subjective pour chaque inclinaison. Cependant, la place de l'axe Z subjectif dans ce référentiel n'a pas été étudiée.

Le référentiel gravitaire subjectif pourrait donc constituer une représentation personnelle de l'espace gravitaire de haut niveau cognitif (Brandt et al., 1994 ; Luyat & Gentaz, 2002). Ce référentiel subjectif serait construit à partir des expériences perceptivo-motrices du sujet, et pourrait servir de lien entre l'espace égocentré et l'environnement exocentré en situation de décorrélation pour permettre une performance optimale en relation avec les contraintes de l'appareil sensori-moteur (Luyat & Gentaz, 2002). En accord avec ces hypothèses, nos résultats suggèrent que les processus contribuant à l'élaboration du jugement de verticalité pourraient contribuer à l'élaboration d'un référentiel gravitaire subjectif dans lequel le sujet perçoit sa verticale. Les informations somesthésiques, notamment tactiles, pourraient être impliquées dans la construction de ce référentiel par leur implication dans la perception biaisée de l'orientation de l'axe Z. Par ailleurs, l'effet de l'homogénéisation des pressions cutanées sur les orientations subjectives corporelle et verticale traduirait dans ce contexte un déplacement du référentiel gravitaire subjectif du fait de la diminution de la pertinence des informations gravitaires somesthésiques. L'étude de ce référentiel gravitaire subjectif apparaît intéressante pour la compréhension des mécanismes de perception de la direction gravitaire. Une première approche consisterait à mettre en évidence son existence dans d'autres modalités sensorielles que la modalité visuelle.

### **3. Nécessité d'une approche différentielle**

Enfin, nous voudrions clore ce travail en insistant sur la nécessité d'aborder le problème de la perception de la direction gravitaire du point de vue des différences inter-individuelles. Si la compréhension des mécanismes de l'orientation spatiale a fortement bénéficié du pouvoir heuristique de l'approche différentielle, elle a principalement été utilisée dans le domaine particulier de la perception de la direction verticale pour étudier l'effet des perturbations visuelles

(Cian; 1992 ; Ohlmann, 1988 ; Witkin & asch, 1948 ). Cette approche différentielle nous apparaît importante à deux niveaux. Elle permettrait, d'une part, au niveau sensori-moteur, de mieux comprendre l'effet de l'expérience sensorielle sur la perception de la direction gravitaire. D'autre part, il a été mis en évidence une influence de la capacité de représentation de l'espace Euclidien (Kalichman, 1988) dans certaines performances perceptives. En conséquence, il apparaît pertinent d'appréhender la perception de la verticale au niveau perceptivo-cognitif d'un point de vue différentiel. Une comparaison des performances entre des populations confrontées à une représentation omniprésente de la verticale (architectes, maçons,...) et une population standard permettrait de mieux appréhender les processus cognitifs impliqués dans la construction du percept de verticalité.

## REFERENCES

- 
1. Agostini, E. (1977). Transpulmonary pressure. In J.B. West (Ed.), *the respiratory muscles: mechanics and neural control* (pp. 48-79). W.B. Saunders Company, Philadelphia.
  2. Anastasopoulos, D., & Bronstein, A. (1999). A case of thalamic syndrome: somatosensory influences on visual orientation. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *67*, 390-394.
  3. Anastasopoulos, D., Bronstein, A., Haslwanter, T., Fetter, M., & Dichans, J. (1999). The role of somatosensory input for the perception of verticality. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *871*, 379-383.
  4. Anastasopoulos, D., Haslwanter, T., Bronstein, A., Fetter, M., & Dichans, J. (1997). Dissociation between the perception of body verticality and the visual vertical in acute peripheral vestibular disorder in humans. *Neuroscience Letters*, *233*, 151-153.
  5. Anastasopoulos, D., Nasio, G., Psilas, K., Megner, Th., Maurer C., & Lûcking, C.H. (1998). *What is straight ahead to a patient with torticollis?*. *Brain*, *121*, 91-101.
  6. Andersen, R.A., Essick, G.K., & Siegel, R.M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science*, *230*, 456-458.
  7. Andersen, R.A., & Mountcastle, V.B. (1983). The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the parietal posterior cortex. *Journal of Neuroscience*, *3*, 532-548.
  8. Andersen, R.A., Snyder, L.H., Bradley D.C., & Xing, J. (1997). Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience*, *20*, 303-330.
  9. Appelle, S. (1972). Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The oblique effect in man and animals. *Psychological Bulletin*, *78*, 266-278.
  10. Arndts, F. (1924). Zur Frage nach der Lagewahrenehmung dienenden sinnes-funktionene. *Plüfers Archiven Gesamt Physiologie*, *204*, 539-540.
  11. Asch, S.E., & Witkin, H.A. (1948). Studies in space orientation: II. Perception of the upright with displaced visual fields and with body tilted. *Journal of Experimental Psychology*, *38*, 455-477.
  12. Assaiante, C. (1990). Contrôle visuel de l'équilibre locomoteur chez l'homme: développement et stratégies sensori-motrices. Thèse pour le doctorat de Neurosciences, Laboratoire de psychologie expérimentale, Université Aix-Marseille II.
  13. Aubert, H. (1861). Eine scheinbare bedeutende drehung von objecten bei neigung des kopfes nach rechts oder links. *Virkows Archivs*, *20*, 381-393.

14. Banks, M.S., & Stolarz, S.J. (1975). The effect of head tilt on meridional differences in acuity: implications for orientation constancy. *Perception and Psychophysics*, *17*, 17-22.
15. Bard, C., Fleury, M., Teasdale, N., Paillard, J., & Nougier, V. (1995). Contribution of proprioception for calibrating and updating motor space. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, *73*, 246-254.
16. Barlow, J.S. (1964). Inertial navigation as a basis for animal navigation. *Journal of theoretical Physiology*, *6*, 76-117.
17. Bauermeister, M. (1964). Effect of body tilt on apparent verticality, apparent body position, and their relation. *Journal of Experimental Psychology*, *67*, 142-147.
18. Bauermeister, M. (1978). Differences between right versus left lateral body tilt in its effect on the visual and tactual perception. *Psychological research*, *40*, 183-187.
19. Bauermeister, M., Werner, H., & Wapner, S. (1964). The effect of body tilt on tactual-kinesthetic perception of verticality. *American Journal of Psychology*, *77*, 451-456.
20. Ben Diab, H. (1994). Fonctions angulaires du cadre et de la tête. Mémoire de Maîtrise en Psychologie différentielle, Laboratoire de Psychologie Expérimentale, Université pierre Mendès-France, Grenoble II.
21. Benson, A.J. (1990). Sensory functions and limitations of the vestibular system. In R. Warren & A.H. Wertheim (Eds.). *Perception Control of Self-Motion* (pp. 145-170). Hillsdale, New-Jersey : Erlbaum.
22. Bergenius, J., Tribukait A., & Brantberg, K. (1996). The subjective horizontal at different angles of roll-tilt in patients with unilateral vestibular impairment. *Brain Research Bulletin*, *40*, 385-390.
23. Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement*. Paris : Odile Jacob.
24. Bischof, N. (1974). Optic-vestibular orientation to the vertical. In H.B. Kornhuber (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology* (pp.155-190). New-York: Springer-Verlag.
25. Bisdorff, A.R., Wolsley, C.J., Anastasopoulos, D., Bronstein, A.M., & Gresty, M.A. (1996). The perception of body verticality (subjective postural vertical) in peripheral and central vestibular disorders. *Brain*, *119*, 1523-1534.
26. Böhmer, A., & Mast, F. (1999). Assessing otolith function by the subjective visual vertical. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *871*, 221-231.
27. Böhmer, A., & Rickenmann, J. (1995). The subjective visual vertical as a clinical parameter of vestibular function in peripheral vestibular diseases. *Journal of Vestibular Research*, *5* (1), 35-45.
28. Bramble, D.M., & Jenkins, F.A.Jr. (1993). Mammalian locomotor-respiratory integration: implications for diaphragmatic and pulmonary design. *Science*, *262*, 235-240.
29. Brandt, T., Dieterich, M., & Danek, A. (1994). Vestibular cortex lesions affect the perception of verticality. *Annals of Neurology*, *35*(4), 403-412.

30. Bremmer, F., Schlack, A., Duhamel, J.R., Graf, W., & Fink, G.R. (2001). Space encoding in primate posterior cortex. *Neuroimage*, *14*, 46-51.
31. Bringoux, L., Marin, L., Nougier, V., Barraud P.A., & Raphel, C. (2000). Effects of gymnastics expertise on the perception of body orientation in the pitch dimension. *Journal of Vestibular Research*, *10*, 1-8.
32. Bringoux, L. (2001). Implications vestibulaires et somesthésiques dans la perception de l'orientation du corps dans l'espace. Thèse pour le doctorat de Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives. Université Joseph Fourier, Grenoble I.
33. Bronstein, A.M. (1999). The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease. In B. Cohen & B.J.M. Hess (Eds.), *Otolith function in spatial orientation and movement* (pp. 324-333), Annals of the New York Academy of Sciences (Vol. 871).
34. Brotchie, P.R., Andersen, R.A., Snyder, L.H., & Goodman, S.J. (1995). Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. *Nature*, *375*, 232-235.
35. Brosgole, L., & Cristal, R.M. (1967). The role of phenomenal displacement on the perception of the visual upright. *Perception and Psychophysics*, *2*, 179-188.
36. Brown, J.L. (1961). Orientation to the vertical during water immersion. *Aerospace Medicine*, *32*, 209-217.
37. Buser, P., & Imbert, M. (1975). *Neurophysiologie Fonctionnelle : centres nerveux, motricité et régulations végétatives autonomes*. Paris : Hermann.
38. Buser, P., & Imbert, M. (1982). *Psychophysiologie sensorielle : Neurophysiologie Fonctionnelle II*. Paris : Hermann.
39. Campbell, E.J.M., Agostini, E., & Davis, J.N. (1970). The respiratory muscles: mechanic and neural control. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
40. Carriot, J., Charles, C., Huffenus, A.F., Nougier, V., Raphel, C., & Cian, C. (1999). Effect of low stimulation on the perception of target elevation: role of spatial expertise. *Perception and Psychophysics*, in press.
41. Carrozzo, M., McIntyre, J., Zago, M., & Lacquaniti, F. (1999). Viewer-centered and body-centered frames of reference in direct visuomotor transformations. *Experimental Brain Research*, *129*, 201-210.
42. Ceyte, H., Cian, C. Nougier, V., Olivier, I., & Trousselard, M. (En rédaction). Role of gravity-based information in the localization and orientation of the mid-sagittal plane.
43. Chen, S., & Levi, D.M. (1996). Meridional anisotropy in the discrimination of parallel and perpendicular lines – effect of body tilt. *Perception*, *25*, 633-649.
44. Cholewiak, R., & Collins, A. (1991). Sensory and physiological bases of touch. In M.A. Heller & W. Schiff (Eds.), *The psychology of touch* (pp. 23-62). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

45. Cian, C. (1992). Perception de la verticale visuelle: approche différentielle des mouvements oculaires. Thèse pour le doctorat de Psychologie Cognitive, Université Pierre Mendès-France, Grenoble II.
46. Citek, K., & Ebenholtz, S.M. (1995). Vertical and horizontal eye displacement during static pitch and roll postures. *Journal of Vestibular Research*, 6(3), 213-228.
47. Clark, W.S., Lange K.C., & Coermann, R.R. (1962). Deformation of the human body, due to uni-directional forced sinusoidal vibration. *Human Factors*, 255-274.
48. Clark, B., & Graybiel, A. (1963). Perception of the postural vertical in normal and subjects with labyrinthine defects. *Journal of Experimental Psychology*, 65, 490-494.
49. Clark, B., & Graybiel, A. (1966). Perception of the visual horizontal in normal and labyrinthine defective observers during prolonged rotation. *American Journal of Psychology*, 79, 608-612.
50. Clark, F.J., & Horch, K.W. (1986). Kinesthesia. In K.R. Boff, L. Kaufman, & J.P. Thomas (Eds), *Handbook of perception and human performance. Vol 1: Sensory processes and perception* (pp. 13.1-13.63). New York: Wiley.
51. Cohen, M. (1981). Visual-proprioceptive interactions. In R.D. Walk & J.R. Pick (Eds), *Intersensory perception and Sensory Integration*. New York: Plenum.
52. Correia, M., Hixson, W.C., & Niven, J.I. (1968). On the predictive equations for subjective judgments of vertical and horizon in a force field. *Acta Otolaryngologica*, 230 (n° supp), 3-20.
53. Cortot, A., & Ruskone, A. (1981). Gastric emptying of a meal. Recent advances. *Gastroentérologie clinique et Biologique*, 5(5), 922-927.
54. Craig, J.C., & Rollman, G.B. (1999). Somesthesia. *Annual Review of Psychology*, 50, 305-331.
55. Critchley, M. (1953). The parietal lobes. Hafner, New York.
56. Curthoys, I.S. (1996). The role of ocular torsion in visual measures of vestibular function. *Brain Research Bulletin*, 40, 399-405.
57. Dai, M.J., Curthoys, I.S., & Halmagayi, G.M. (1989). Linear acceleration perception in the roll plane before and after vestibular neurectomy. *Experimental Brain Research*, 77, 315-328.
58. Darling, W.G., & Hondzinski, J.M. (1997). Visual perceptions of vertical and intrinsic longitudinal axes. *Experimental Brain Research*, 116, 485-492.
59. Darian-Smith, I. (1984). The sense of touch : performance and peripheral neural processes. In I. Smith (Ed.), *Handbook of Physiology - The nervous system ; vol. 3* (pp. 739-789). New-York : Academic Press.
60. Darlot, C. (1987). Traitement central des informations otolithiques. Etude par la méthode de rotation autour d'un axe incliné par rapport à la gravité. Thèse de Sciences Naturelles, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.

61. Day, R.H., & Wade, N.J. (1969). Mechanisms involved in visual orientation constancy. *Psychological Bulletin*, 71, 33-42.
62. De Graaf, B., Bekkering, H., Erasmus, C., & Bles, W. (1992). Influence of visual, vestibular, cervical, and somatosensory tilt information on ocular rotation and perception of the horizontal. *Journal of Vestibular Research*, 2, 15-30.
63. De Graaf, B., Bos, J.E., & Groen, E (1996). Saccular impact on ocular torsion. *Brain Research Bulletin*, 40, 321-330.
64. De Vries, H. (1950). The mechanisms of the labyrinth otoliths. *Acta Otolaryngologica*, 38, 262-273.
65. Dichgans, J., Diener, H.C., & Brandt, T. (1974). Optokinetic-graviceptive interactions in different head positions. *Acta Laryngologica*, 78, 391-398.
66. Dick, M., & Hochstein, S. (1989). Visual orientation estimation. *Perception and Psychophysics*, 46, 227-234.
67. Dietz, V. (1998). Evidence for a load receptor contribution to the control of posture and locomotion. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 22, 495-499.
68. Dietz, V., Gollhofer, A., Kleiber, M., & Trippel, M. (1992). Regulation of bipedal stance : dependence on “load” receptors. *Experimental Brain Research*, 89, 229-231.
69. Droulez, J. (1986). Les fonctions otolithiques chez l’homme. Etude des contributions vestibulaires et visuelles à la détermination des mouvements propres rectilinéaires et aux réflexes oculo-moteurs associés. Thèse pour le doctorat de Médecine, Université Lariboisière-Saint Louis, Paris VII.
70. Einstein, A. (1945). The meaning of relativity. Princeton: Princeton University Press.
71. Ebenholtz, S.M. (1970). Perception of the vertical with body tilt in the median plane. *Journal of Experimental Psychology*, 83, 1-6.
72. Ebenholtz, S.M. (1977). Determinants of rod and frame effect: the role of retinal size. *Perception and Psychophysics*, 22, 531-538.
73. Ebenholtz, S.M., & Shebilske, W. (1973). Instructions and the A and E effects in judgments of the vertical. *American Journal of Psychology*, 3, 601-612.
74. Ebenholtz, S.M., & Shebilske, W. (1975). The doll reflex: ocular counterrolling with head-body in the median plane. *Vision research*, 15(6), 713-717.
75. Eggert, T., (1998). Der Einfluss orientierter Texturen auf die subjective Vertikale und seine systemtheoretische Analyse. PhD Thesis, Munich Technical University.
76. Essok, E.A. (1980). The oblique effect of stimulus identification considered with respect to two classes of oblique effect. *Perception*, 9, 37-46.
77. Fernandez, C., & Goldberg, J.M., (1976). Physiology of peripheral neurons innervating otolith organs of the squirrel monkeys. I. Response to static tilts and to long-duration centrifugal force, *Journal of Neurophysiology*, 39, 970-984.

78. Fischer, M.H. (1930). Messende Untersuchungen über die gegenrollung der Augen und die Lokalisation der scheinbaren Vertikalen bei seitlicher Neigung des Gesamtkörpers bis zu 360°. *Albrecht von Graefes Archive der Ophthalmologie*, 123, 476-508.
79. Flourens, P. (1924). *Recherches expérimentales sur les propriétés et fonction du système nerveux chez les animaux vertébrés*. Paris : Crevot.
80. Friederici, A.D., & Levelt, W.J.M. (1990). Spatial reference in weightlessness: perceptual factors and mental representations. *Perception and Psychophysics*, 47, 253-266.
81. Friedman, G. (1970). The judgment of the visual vertical and horizontal with peripheral and central vestibular lesion. *Brain*, 93, 313-328.
82. Friedman, G. (1971). The influence of unilateral labyrinthectomy on orientation in Space. *Acta otolaryngologica*, 71, 289-298.
83. Froese, A.B., & Bryan, A.C. (1974). Effects of anesthesia and diaphragmatic mechanics in man. *Anesthesiology*, 41, 242-255.
84. Fujita, A. (1956). An effect of apparatus exercise on perception of upright. *Research Journal of Physical Education*, 2, 94-100.
85. Furmanski, C., & Engel, A., (2000). An oblique effect in human primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 3, 535-536.
86. Garten, S. (1920). Über die Grundlagen unsere Orientierung im Raum. *Abh. Säch Ges. (Akad.) Wiss.*, 36, 431-510.
87. Gentaz, E. (2000). Existe-t-il un effet de l'oblique dans la perception tactile des orientations? *L'année psychologique*, 100, 111-140.
88. Gentaz, E., & Ballaz, C. (2000). La perception visuelle des orientations et l'effet de l'oblique. *L'année Psychologique*, 100, 715-744.
89. Gentaz, E., & Hatwell, Y. (1996). Role of gravitational cues in the haptic perception of orientation. *Perception and Psychophysics*, 58, 1278-1292.
90. Gescheider, G.A. (1985). *Psychophysics: method, theory, and application*. Hillsdale, New-Jersey: Erlbaum.
91. Gibson, J.J. (1952). The relation between visual and postural determinants of the phenomenal vertical. *Psychological Review*, 59, 370-375.
92. Gibson, J.J. (1962). Observation of active touch. *Psychological Review*, 69, 477-491.
93. Gibson, J.J. (1966). *The ecological approach to visual perception*. Boston: Houghton Mifflin Company.
94. Gibson, J.J. (1979). *The sense considered as perceptual systems*. Westport, Connecticut: Greenwood Press.
95. Glaister, D.H. (1977). Effect of acceleration. In: J.B. West (Ed.), *Regional difference in the lung* (pp. 323-377). Academic Press, New York.

96. Graybiel, A., Miller, E.F., Newsom, B.D., & Kennedy, R.S. (1968). The effect of water immersion on perception of oculogravic illusion in normal and labyrinthine defective subjects. *Acta otolaryngologica*, 65, 599-610.
97. Grod, J.P., & Diakow, P.R. (2002). Effect of pain on verticality perception: a cohort study. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 83, 412-415.
98. Gurfinkel, V.S., Lestienne, F., Levik, Y.U.S., Popov, K.E., & Lefort, L. (1993). Egocentric references and human spatial orientation in microgravity. II. Body-centered coordinates in the task of drawing ellipses with prescribed orientation. *Experimental Brain research*, 95, 343-348.
99. Habib, M. (1989). Bases neurologiques des comportements. Masson : Paris.
100. Hammer, M., & Turkewitz, G. (1974). A sensory basis for the lateral difference in the newborn infant's response to somesthetic stimulation. *Journal of Experimental Child Psychology*, 18, 304-312.
101. Harris, C.W. (1974). Beware a straight-ahead shifts. A non perceptual change in experiments on adaptation to displaced vision. *Perception*, 3, 461-476.
102. Head, H., & Holmes, G. (1911). Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 34, 102-254.
103. Heur, H., & Sangals, J. (1998). Task-dependant mixtures of coordinate systems in visuomotor transformations. *Expérimental Brain Research*, 119, 224-236.
104. Heilman, K.M., Bowers, D., & Watson, R.T. (1983). Performance on hemispatial pointing task by patients with neglect syndrome. *Neurology*, 33, 661-664.
105. Higashiyama, A., & Koga, K. (1998). Apparent body tilt and postural aftereffect. *Perception and Psychophysics*, 60 (2), 331-347.
106. Hoffer, M.E., Gottshall, K., Weisskopf, P., Moore, R.J., Kopke, R.D., Wester D., & Balastan, C. (2002). The role of extr vestibular inputs in maintaining spatial orientation in military vehicles. *RTO-MP-086: Spatial Disorientation in Military Vehicles: causes, consequences and cures*, 3.1-3.7.
107. Howard, I.P. (1982). *Human visual orientation*. London : Willey.
108. Howard, I.P. (1986). The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In K. Boff, L. Kaufman, & J. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance; Vol. 1* (pp. 1-62). New-York : Willey.
109. Howard, I. P. (1997). Interactions within and between the spatial senses. *Journal of Vestibular Research*, 7, 311-345.
110. Howard, I.P., & Templeton, W.B. (1966). *Human spatial orientation*. New-York : Willey,.
111. Hubel, D.H., & Wiesel, T.N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology-London*, 195, 215-243.
112. Hudspeth, A.J. (1983). The hair cells of the inner ear. *Scientific American*, 248, 54-64.

113. Imbert, M. (1988). La vision naturelle: le traitement neuronal de l'information visuelle. *Intellectica*, 5, 3-31.
114. Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., & Amblard, B. (1997). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Experimental Brain research*, 114, 584-589.
115. Ito, Y., & Gresty, M.A. (1996). Shift of the subjective reference and visual orientation during slow pitch tilt for the seated human subjects. *Brain Research Bulletin*, 40, 417-421.
116. Ito, Y., & Gresty, M.A. (1997). Subjective postural orientation and visual vertical during slow pitch tilt for the seated human subject. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 68, 3-12.
117. Ivanenko, Y.P., Grasso, R., & Lacquaniti, F. (1999). Effect of gaze on postural responses to neck proprioceptive and vestibular stimulation in humans. *Journal of Physiology (London)*, 519, 301-314.
118. Jaggi-Schwarz, K., & Hess, B.J.M. (2003). Influence of dynamic tilts on the perception of earth-vertical. *Experimental Brain Research*, 149, 340-350.
119. Jarchow, T., Phil, L., & Mast, F.W. (1999). The effect of water immersion on postural and visual orientation. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 70, 879-886.
120. Jeannerod, M., & Biguer, B. (1989). Référence égocentrique et espace représenté. *Revue Neurologique*, 145, 635-639.
121. Kalichman, S.C. (1988). Interindividual differences in water-level task performance: a component-skills analysis. *Developmental Review*, 8, 273-295.
122. Kanaya, T., Gresty, M.A., Bronstein, A.M., Buckwell, D., Day, B. (1995). Control of the head in response to tilt of the body in normal and labyrinthine-defective human subjects. *Journal of Physiology*, 489, 895-910.
123. Kaptein, R.G., & Van Gisbergen, A.M. (2003). Interpretation of the sense of verticality at large body tilt. *Journal of Neurophysiology*, 91, 2205-2214.
124. Karnath, H.O. (1996). Optokinetic stimulation influences the disturbed perception of body orientation in spatial neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 60, 217-220.
125. Karnath, H.O., Sievering, D., & Fetter, M. (1994). The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective "straight ahead" orientation in man. *Experimental Brain Research*, 101(1), 140-146.
126. Kaufman, G.D., Wood, S.J., Gianna, C.C., Black, F.O., & Paloski, W.H. (2001). Spatial orientation and balance control changes induced by gravitoinertial force vectors. *Experimental Brain research*, 137, 397-410.
127. Keusch, S., Hess, B.J.M., & jaggi-Schwarz, K. (2004). Direction specific error patterns during continuous tracking of the subjective visual vertical. *Experimental brain research*, 155, 283-290.

128. Keil, L.C. McKeever, K.H. Skidmore, H.G. Hines J., & Severs, W.B. (1992). The effect of head-down tilt and water immersion on intracranial pressure in non-human primates. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 63, 181-185.
129. Kioumourtzoglou, E., Derri, V., Mertzaniidou, O., & Tzetzis, G. (1997). Experience with perceptual and motor skills in rhythmic gymnastics. *Perceptual and motor skills*, 84, 1363-1372.
130. Korner, P.I. (1971). Integrative neural cardiovascular control. *Physiology Review*, 51, 312-367.
131. Kothe, A.C. (1994). The effect of posture on intraocular pressure and pulsatile ocular blood flow in normal and glaucomatous eyes. *Survey Ophthalmology*, 38 (suppl.), 191-197.
132. Lackner, J.R. (1973). The role of posture in adaptation to visual rearrangement. *Neuropsychologia*, 11(1), 33-34.
133. Lackner, J.R. (1978). Some mechanisms underlying sensory and postural stability in man. In R. Held, H. Leibowitz, & H.L. Teuber (Eds.). *Handbook of sensory physiology*, 3, 805-845. Berlin.
134. Lackner, J.R. (1988). Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain*, 111, 281-297.
135. Lackner, J.R. & DiZio, P. (2005). Vestibular, proprioceptive, and haptic contributions to spatial orientation. *Annual Review of Psychology*, 56, 115-147.
136. Lackner, J.R., & DiZio, P. (1993). Multisensory, cognitive, and motor influences on human spatial orientation in weightlessness. *Journal of Vestibular Research*, 3 (3), 361-372.
137. Lackner, J.R., & DiZio, P. (2000). Human orientation and movement control in weightless and artificial gravity environments. *Experimental Brain Research*, 130, 2-26.
138. Lackner, J.R., & Graybiel, A. (1978). Some influences of touch and pressure cues on human spatial orientation. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 49, 798-804.
139. Lacour, M. (1981). Contribution à l'étude de la restauration des fonctions posturo-cinétiques après labyrinthectomie chez le singe et le chat. Thèse pour le Doctorat de Sciences, Université d'Aix-Marseille I.
140. Lechner-Steinleitner, S. (1978). Interaction of labyrinthine and somatoreceptor inputs as determinants of the subjective vertical. *Psychological research*, 40, 65-76.
141. Lechner-Steinleitner, S., & Schöne, H. (1980). The subjective vertical under "dry" and "wet" conditions at clockwise and counterclockwise changed positions and the effect of a parallel background field. *Psychological research*, 41, 305-317.
142. Lechner-Steinleitner, S., Schöne, H., & Wade, N.J. (1979). Perception of the visual vertical: utricular and somatosensory contributions. *Psychological Research*, 40, 407-414.
143. Lipshits, M., & McIntyre, J. (1999). Gravity affects the preferred vertical and horizontal in visual perception of orientation. *NeuroReport*, 10, 1085-1089.

144. Loe, P.R., Tomko D.L., & Werner, G. (1973). The neural signal of angular head position in primary afferent vestibular nerve axons. *Journal of Physiology-London*, 230, 29-50.
145. Luyat, M. (1996). *La perception visuelle de la verticale : rôle de l'activité posturale et de l'orientation du corps*. Thèse pour le doctorat de psychologie cognitive, Laboratoire de psychologie expérimentale, Université Pierre-Mendès-France, Grenoble II.
146. Luyat, M. (1997). Verticale subjective versus verticale posturale : une note sur l'étude de la perception de la verticale. *L'Année psychologique*, 97, 433-447.
147. Luyat, M., & Gentaz, E. (2002). Body tilt effect on the reproduction of orientations: studies on the visual oblique effect and subjective orientations. *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 28(4), 1002-1011.
148. Luyat, M., & Gentaz, E., Regia Corte, T., & Guerraz, M. (2001). Reference frames and haptic perception of orientation: body and head tilt effects on oblique effect. *Perception and Psychophysics*, 63, 541-554.
149. Mann, C.W., Berthelot-Berry, N.H., & Dauterive, H.J. (1949). The perception of the vertical: I. Visual and non-labyrinthine cues. *Journal of Experimental Psychology*, 39, 538-547.
150. Massion, J., Fabre, J.C., Mouchnino, L., & Obadia, A. (1995). Body orientation and regulation of the center of gravity during movement under water. *Journal of Vestibular Research*, 5, 211-221.
151. Massion, J., Popov, K., Favre, 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, 384-389.
152. Mast, F., & Jarchow, T. (1996). Perceived body position and the visual horizontal. *Brain Research Bulletin*, 40 (5-6), 393-397.
153. Matin, L., & Li, W. (1995). Multimodal basis for egocentric spatial localization and orientation. *Journal of Vestibular Research*, 5, 499-518.
154. Mayne, R.A. (1974). A systems concept of the vestibular organs. In HH Kornhuber (Ed), *Handbook of Sensory Physiology Vestibular System* (pp. 493-580). Springer, New-York.
155. McIntyre, J., Stratta, F., & Lacquintini, F. (1997). Viewer-centered frame of reference for pointing the memorized targets in the three dimensional space. *Journal of Neurophysiology*, 78, 1601-1618.
156. Meiry, D.M. (1966). The vestibular system and human dynamic space orientation. NASA-CR-628.
157. Melvill-Jones, G., & Young, L.R. (1978). Subjective detection of vertical acceleration: a velocity dependent response. *Acta Otolaryngologica*, 85, 45-53.
158. Merfeld, D.M., Zupan, L. & Peterka, R.J. (1999). Humans use internal models to estimate gravity and linear acceleration. *Nature*, 398, 615-618.

159. Mergner, T., & Rosermaier, T. (1998). Interaction of vestibular, somatosensory and visual signals for postural control and motion perception under terrestrial and microgravity conditions – a conceptual model. *Brain Research Review*, 28, 118-135.
160. Mergner, T., Siebold, C., Schweigart, G., & Becker, W. (1991). Human perception of horizontal trunk and head rotation in space during vestibular and neck stimulation. *Experimental Brain Research*, 85, 389-404.
161. Miller, E.F., Fregly, A.R., Van den Brink, G., & Graybiel, A. (1965). Visual localization of the horizontal as a function of body up to  $\pm 90^\circ$  from gravitational vertical. *NSAM-942 NASA Order n°: R-47*, Naval School of Aviation Medicine, Pensacola, Florida.
162. Mittelstaedt, H. (1983). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, 70, 272-281.
163. Mittelstaedt, H. (1986). The subjective vertical as a function of visual and extraretinal cues. *Acta Psychologica*, 63, 63-85.
164. Mittelstaedt, H. (1991). The role of otoliths in the perception of self and word to vertical. *Zool. Jb. Physiol.*, 95, 419-425.
165. Mittelstaedt, H. (1992). Somatic versus vestibular Gravity reception in man. In B. Cohen, D. L. Tomko & F. Guedry (Eds.), *Sensing and Controlling Motion, Vestibular and Sensorimotor Function* (Vol. 656, pp. 124-139). Annals of the New York Academy of Sciences.
166. Mittelstaedt, H. (1995). The formation of the visual and the postural vertical. In T. Mergner, & F. Hlavacka (Eds.). *Multisensory Control of Posture* (pp. 147-155). New-York : Plenum Press.
167. Mittelstaedt, H. (1996). Somatic graviception. *Biological Psychology*, 42, 53-74.
168. Mittelstaedt, H. (1997). Interaction of eye-, head-, and trunk-bound information in spatial perception and control. *Journal of Vestibular Research*, 7, 283-302.
169. Mittelstaedt, H. (1999). The role of otoliths in perception of the vertical and in path integration. In B. Cohen & B.J.M. Hess (Eds.), *Otolith function in spatial orientation and movement* (pp. 334-343), Annals of the New York Academy of Sciences (Vol. 871).
170. Mittelstaedt, H., & Fricke, E. (1988). The relative effect of saccular and somatosensory information on spatial orientation and control. *Advances in Oto-Laryngology*, 42, 24-30.
171. Mittelstaedt, M.L., & Mittelstaedt, H. (1996). The influence of otholiths and somatic graviceptors on angular velocity estimation. *Journal of Vestibular Research*, 6 (5), 355-366.
172. Money, K.E., & Cheung, B.S. (1991). Alteration of proprioceptive function in the weightless environment. *Journal of Clinical Pharmacology*, 31(10), 1007-1009.
173. Money, K.E., & Scott, J.W. (1962). Functions of separate sensory receptors of non auditory labyrinth in the cat. *American Journal of Physiology*, 202, 1211-1220.

174. Müller, G.E. (1916). Über das Aubertsche Phänomen. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, 49, 109-204.
175. Nashner, L.M. (1970). Sensory feedback in human postural control. *MIT Report*, MVT 70-3.
176. Nelson, J.G. (1968). Effect of water immersion and body position upon position of gravitational vertical. *Aerospace medicine*, 39, 806-811.
177. Nyborg, H. (1971). Tactile stimulation and perception of the vertical. I. Effect of diffuse vs. Specific tactile stimulation. *Scandinavian Journal of Psychology*, 12, 1-13.
178. Ohlmann, T. (1985). Variabilité intraindividuelle et fonctionnement cognitif. In M. Huteau, J. Drevillon, F. Longeot, M. Moscato & T. Ohlmann (Eds.). *Fonctionnement cognitive et individualité*. Bruxelles : Mardaga.
179. Ohlmann, T. (1988). La perception de la verticale. Variabilité interindividuelle dans la dépendance à l'égard des référentiels spatiaux. Thèse pour le Doctorat d'Etat es Lettres et Sciences Humaines. Université Paris VIII.
180. Ohlmann, T. (1989). Evocabilité différentielle des référentiels spatiaux, posture et orientation spatiale. In V. Nougier & J. P. Blanche (Eds.). *Pratiques sportives et modélisation du geste*, 215-240.
181. Ohlmann, T. (1990). Les systèmes perceptifs spatiaux vicariants. In M. Reuchlin, J. Lautrey, C. marendaz & T. Ohlmann. *Cognition: l'individuel et l'universel*. Presses Universitaires de France.
182. Olzak, L.A., & Thomas, J.P. (1986). Seeing spatial patterns. In K.R. Boff, J. Thomas & L. Kaufmann (Eds.). *Handbook of Perception and Human Performance (Vol. 1.)*. London: Wiley.
183. Ono, H., & Angus, R.G. (1974). Adaptation to sensori-motor conflict produced by the visual direction of the hand specified from the cyclopean eye. *Journal of Experimental Psychology*, 103, 1-9.
184. Paillard, J. (1971). Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. *Les cahiers de Psychologie*, 14 (4), 261-316.
185. Paillard, J. (1974). Le traitement des informations spatiales. In Association de Psychologie de Langue Française (Ed.), *de l'espace corporel à l'espace écologique* (pp. 7-54). Paris : Presses Universitaires de France.
186. Paillard, J. (1987). Cognitive versus sensorimotor encoding of spatial information. In P. Ellen, & C. Thinus-Blanc (Eds.), *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man. Vol II : Neurophysiology and developmental aspects* (pp. 43-47). Dordrecht : Martinus Nijhoff Publishers.
187. Paillard, J., & Amblard, B. (1985). Static versus kinetic visual cues for the processing of spatial relationships. In D.J. Ingle, M. Jeannerod & D.N. Lee (Eds.). *Brain Mechanisms and Spatial Vision* (pp. 299-330). Dordrecht : Martinus Nijhoff Publishers.

188. Paintal, A.S. (1973). Vagal sensory receptors and their reflex effects. *Physiology Review*, 53, 159-227.
189. Parker, D.E., & Poston, R.L. (1984). Tilt from head-inverted position produces displacement of visual subjective vertical in the opposite direction. *Perception and Psychophysics*, 36 (5), 461-465.
190. Parker, D.E., Poston, R.L., & Gullledge W.L. (1983). Spatial orientation: Visual-vestibular-somatic interaction. *Perception and Psychophysics*, 33, 139-146.
191. Pavlou, M., Winjnberg, N., Faldon, M.E., & Bronstein, A. (2003). Effect of semicircular canal stimulation on the perception of the visual vertical. *Journal of Neurophysiology*, 90, 622-630.
192. Pearson, R.G., & Hauty G.T. (1959). Adaptative processes determining proprioceptive perception of verticality. *Journal of Experimental Psychology*, 57, 367-371.
193. Pettigrew, J.D., Nikara, T., & Bishop, P.O. (1968). Responses to moving slits by singles units in cat striate cortex. *Experimental Brain research*, 6, 373-390.
194. Raphan, T., Dai, M. & Cohen, B. (1992). Spatial orientation of the vestibular system. In B. Cohen, D.L. Tomko & F. Guedry (Eds.), *Sensing and controlling motion. Vestibular and sensorimotor function* (pp. 140-157). New-York: New-York Academy of Sciences.
195. Reiser, J.J., & Pick, J.R. (1976). Reference systems and the perception of the tactual and haptic orientation. *Perception and Psychophysics*, 19, 117-121.
196. Reuchlin, M. (1978). Processus vicariants et differences individuelles. *Journal de Psychologie*, 2, 133-145.
197. Riccio, G.E., Martin, E.J., & Stoffregen, T.A. (1992). The role of balance dynamics in the active perception of orientation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 3, 624-644.
198. Riccio, G.E., & Stoffregen, T.A. (1990). Gravito-inertial force versus the direction of balance in the perception and control of orientation. *Psychological Review*, 97, 135-137.
199. Roy, J.E., & Cullen, K.E (2001). Selective processing of vestibular reafference during self-generated head motion. *Journal of Neuroscience*, 21, 2131-2142.
200. Ruppert, A. (2000). Tactile situation awareness system: proprioceptive prostheses for sensory deficiencies. *Aviation, space and Environmental Medicine*, 71(9), 92-99.
201. Sandström, C.I. (1954). A note of the Aubert phenomenon. *Journal of Experimental Psychology*, 48, 209-210.
202. Sandström, C.I. (1956). Sex differences in tactile-kinaesthetic and visual perception of verticality. *Quarterly Journal Experimental Psychology*, 8, 1-7.
203. Schilder, P. (1950). The image and appearance of the human body. International Universities Press, New York.
204. Schneider, G.E. (1969). Two visual systems. *Science*, 163, 895-902.

205. Schöne, H. (1964). On the role of gravity in human spatial orientation. *Aerospace medicine*, 35, 764-772.
206. Schöne, H. (1975). The weight of the gravity organ's signal in the control of perceptual and reflex type orientation at different body positions. *Forstschritt der Zoologie*, 23, 274-285.
207. Schöne, H. (1984). *Spatial orientation: The spatial control of behavior in animals and men*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
208. Schöne, H., & Parker, D.E. (1967). Inversion of the effect of increased gravity on the subjective vertical. *Naturwissen*, 54, 288-289.
209. Schöne, H., & Udo de Haes, H. (1968). Perception of gravity-vertical as a function of head and trunk position. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 60, 347-352.
210. Sherrington, C.S. (1906). On the proprioceptive system, especially in its reflex aspect. *Brain*, 29, 467-482.
211. Snyder, L.H., Grieve, K.L., Brotchie, P., & Andersen, R.A. (1998). Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature*, 394, 887-891.
212. Soechting, J.F., & Flanders, M. (1992). Moving in the three-dimensional space of reference: frames of reference, vectors, and coordinate systems. *Annual Review of Neurosciences*, 15, 167-191.
213. Solley, C.M. (1956). Reduction of error with practice in perception of the postural vertical. *Journal of Experimental Psychology*, 52, 329-333.
214. Starkes, J.L., Gabriele, L., & Young, L. (1989). Performance of the vertical position in synchronized swimming as a function of skill, proprioceptive and visual feedback. *Perceptual and Motor Skills*, 69, 225-226.
215. Stoffregen, T.A., & Riccio, G.E. (1988). An ecological theory of orientation and the vestibular system. *Psychological Review*, 95, 3-14.
216. Tardy-Gervet, M.F., & Severac-Cauquil, A. (1998). Effects of galvanic vestibular stimulation on perception of subjective vertical in standing humans. *Perceptual and Motor Skills*, 86, 1155-1161.
217. Teasdale, N., Nougier, V., Barraud, P.A., Bourdin, C., Debû, B., Poquin, D., & Raphel, C. (1999). Contribution of ankle, knee and hip joints to the perception threshold for support surface rotation. *Perception & Psychophysics*, 61, 615-624.
218. Templeton, W.B. (1973). The role of gravitational cues in the judgment of visual orientation. *Perception and Psychophysics*, 14(3), 451-457.
219. Trevarthen, C.B. (1968). Two mechanisms of vision in primates. *Psychologische Forschung*, 61, 229-337.
220. Tribukait, A., Bergenius, J., & Brantberg, K. (1996). The subjective visual horizontal for different body tilts in the roll plane: characterization of normal subjects. *Brain Research Bulletin*, 40, 375-383.

221. Trinker, D.E.W. (1962). The transformation of mechanical stimulus into nervous excitation by the labyrinthine epithelium. *Symposium of the Society of Experimental Biology*, 16, 289-316.
222. Udo de Haes, H.A. (1970). Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt. *Perception and Psychophysics*, 8, 137-142.
223. Udo de Haes, H.A., & Schöne, H. (1970). Interaction between statolith organs and semicircular canals on apparent vertical and nystagmus. Investigations on the effectiveness of the statolith organs. *Acta Otolaryngologica*, 69, 25-31.
224. Vailt, D. (1996). Interoception. *Biological Psychology*, 42, 1-27.
225. Vailt, D., Mittelstaedt, H., Saborowski, R., Stark R., and Baisch, F. (2002). Shifts in blood volume alter the perception of posture: further evidence for somatic graviception. *International Journal of Psychophysiology*, 44, 1-11.
226. Van Beuzekom A.D., & Van Gisbergen J.A.M. (2000). Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates. *Journal of Physiology*, 84, 11-27.
227. Van Beuzekom A.D., Medendorp, W.P., & Van Gisbergen J.A.M. (2001). The subjective vertical and the sense of self orientation during active body tilt. *Vision Research*, 41, 3229-3242.
228. Ventre, J., Flandrin J.M., & Jeannerod, M. (1984). In search for the egocentric reference, A neurophysiological hypothesis. *Neuropsychologia*, 22, 797-806.
229. Vital Durand, F. (1986). Le système visuel du singe. Anatomie, Physiologie, développement et manipulations précoces. Thèse pour le Doctorat d'Etat es Sciences. Lyon I.
230. Von Gierke, H.E., & Parker, D.E. (1994). Differences in otolith and abdominal viscera graviceptor dynamics : implications for motion sickness and perceived body position. *Aviation, Space and Environmental Medicine*, 65, 747-751.
231. Wade, N.J. (1968). Visual orientation during and after lateral head, body, and trunk tilt. *Perception and Psychophysics*, 3, 215-219.
232. Wade, N.J. (1970a). Effect of instruction on visual orientation. *Journal of Experimental Psychology*, 83, 331-332.
233. Wade, N.J. (1970b). Effects of prolonged tilt on visual orientation. *Journal of Experimental Psychology*, 22, 423-439.
234. Wade, N.J. (1973). The effect of water immersion on the perception of the visual vertical. *British Journal of Psychology*, 64, 351-361.
235. Wade, N.J. (1992). The representation of orientation in vision. *Australian Journal of Psychology*, 44, 139-145.
236. Wade, N.J., & Curthoys, I.S. (1997). The effect of ocular torsion position on perception of the roll-tilt of visual stimuli. *Vision research*, 37, 1071-1078.

237. Walsh, E.G. (1961). Role of the vestibular apparatus in the perception of motion on a parallel swing. *Journal of physiology*, 155, 506-513.
238. Wapner, S., & Werner, H. (1952). Experiments on sensory-tonic field theory of perception: V. Effect of body status on the kinesthetic perception of verticality. *Journal of Experimental Psychology*, 44, 126-131.
239. Weinstein, S. (1968). Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, and laterality. In D.R. Kenshalo (Ed.), *The skin senses* (pp. 195-222). Springfield, IL: Thomas.
240. Weiss, P.A. (1941). Self differentiation of the basic pattern of coordination. *Comparative Psychology Monographs*, 17, 1-96.
241. West, J.B., Elliott, A.R., Guy, H.J.B., & Prisk, G.K. (1997). Pulmonary function in space. *Journal of the American Medical Association*, 277, 1957-1961.
242. Witkin, H.A. (1949). Perception of body position and of the position of the visual field. *Psychological Monographs: General and Applied*, 63(302), 1-46.
243. Witkin, H.A., & Asch, S.E. (1948). Studies in space orientation: III. Perception of the upright in the absence of a visual field. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 603-614.
244. Yardley, L. (1990). Contribution of somatosensory information to perception of the visual vertical with body tilt and rotating visual field. *Perception & Psychophysics*, 48 (2), 131-134.
245. Yelnik, A.P., Lebreton, F.O., Bonan, I.V., Colle, F., Meurin, F., Guichard, J.P., & Vicaut, E. (2002). Perception of verticality after recent cerebral hemispheric stroke. *Stroke*, 33, 2247-2253.
246. Young, L.R. (1984). Perception of the body in space : Mechanisms. In I. Smith (Ed.), *Handbook of Physiology - The nervous system ; vol. 3* (pp. 1023-1066). New-York : Academic Press.
247. Young, L. R., Oman, C. M., Merfeld, D., Watt, D., Roy, S., Deluca, C., Balkwill, D., Christie, J., Groleau, N., Jackson, D. K., Law, G., Modestino, S., & Mayer, W. (1993). Spatial orientation and posture during and following weightlessness : human experiments on Spacelab Life Sciences 1. *Journal of Vestibular Research*, 3, 231-239.
248. Zipser, D., & Andersen, R.A. (1988). A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of parietal neurons. *Nature*, 331, 679-684.
249. Zoccolotti, P., Antonucci, G., Goodenough, D.R., Pizzamiglio, L. & Spinelli, D. (1992). The role of frame size on vertical and horizontal observers in the rod-and-frame illusion. *Acta Psychologica*, 79, 171-187.

## ANNEXES

---

**Annexe 1 :** Publié dans Trousselard, M., Barraud, P.A., Nougier, V., & Cian, C. (2004). Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. Cognitive Brain Research, 20, 355-362.

**Annexe 2 :** Trousselard, M., Cian, C., & Nougier, V. (en révision). Differences in the determinants of the Subjective Visual Vertical associated with synchronized-swimming. Journal of Vestibular Research.

**Annexe 3 :** Publié dans Trousselard, M., Cian, C., Nougier, V., Pla, S., & Raphel, C. (2003). Contribution of somaesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical. Perception and Psychophysics, 65(8), 1179-1187.

**Annexe 4 :** Manuscrit soumis à publication ; Trousselard, M. ; Barraud, P.A. ; Nougier, V., & Cian, C. Role of egocentric and exocentric body information on perceived verticality. Journal of experimental Psychology, Human Perception and Performance.

**Annexe 1: Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the  
direction of gravity**

Trousselard<sup>1</sup>, M., Barraud<sup>1</sup>, P.A., Nougier<sup>2</sup>, V., Raphel<sup>1</sup>, C., & Cian<sup>1</sup>, C.

1. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.
2. Laboratoire Sport et Performance Motrice, Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France.

Address for correspondence to : Marion Trousselard, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France. Telephone 33.4.76.63.97.18. E-mail : [mtrousselard@crssa.net](mailto:mtrousselard@crssa.net)

**Abstract**

Without relevant visual cues, the subjective visual vertical (SVV) is biased in roll tilted subjects toward the body axis (Aubert or A-effect). This effect is generally ascribed to changes in the vestibular and somatosensory inputs following a body tilt. This study focused on the contribution of interoception and tactile cues in the SVV. The body-cast technology and gastric fullness were used to obtain a diffuse tactile stimulation and an overload stomach stimulation, respectively. 15 subjects placed in a tilt-chair were rolled sideways from 0 to 90 deg. They were asked to adjust a luminous line to the vertical under two body restriction conditions (strapped vs. body-cast) and two stomach load conditions (empty vs. full). Results showed (1) an improvement in the SVV judgment when somaesthetic cues were available in the full stomach condition ( $p < .001$ ), (2) an increased A-effect for the higher body tilt values in the body-cast condition (beyond 45 deg,  $p < .001$ ), and (3) a smaller disrupting effect of the body-cast in the SVV judgment in the full stomach condition ( $p < .05$ ). Since the vestibular system produced the same gravity response in all conditions, it can be stated that somaesthetic cues are involved in the SVV. Tactile mechanoreceptors may have contributing by detected the changing pattern of pressures generated on the skin that results from changes in body orientation. The stomach load may act through the inertial forces exerted against the gravity load when the stomach is full by the mechanoreceptors in the fundus. Thus, the somaesthetic system can indicate the direction of gravity via patterns of pressure within and at the surface of the body.

**Theme :** *Sensory Systems*

**Topic :** Somatic and visceral afferents

**Keywords :** Somatosensory system, interoception, subjective visual vertical.

## 1. Introduction

The errors in direction and magnitude made by humans when roll-tilted and asked to set a visual line in an otherwise dark environment to the direction of gravity (Subjective Visual Vertical, SVV) have been investigated since Aubert's first account in 1861 [2]. Moderate tilts of the body (smaller than 45 deg) are known to induce errors in the SVV that are in the direction opposite to postural inclination (Müller or E-effect) whereas for greater tilts the final setting of the visual line deviates from the true vertical in the direction of the postural inclination (Aubert or A-effect).

The A-effect has been explained by an underestimation of one's own body position [15, 24]. However, the relationship between the SVV and the body position estimation still remains unclear. Van Beuzekom and Van Gisbergen [33] observed a correlation between the errors made in body tilt estimates and the errors produced in the SVV task for tilt angles exceeding 60 deg whereas for Mittelstaedt [20] the SVV and the body tilt estimates are different phenomena, mediated by different information processing structures. According to Mittelstaedt [17], the A-effect might be the result of the subject's tendency to shift the SVV toward the longitudinal body axis. This so called idiotropic vector would result from a sensory integration and the A-effect would be ascribed to a consequence of the changes in the vestibular (namely otolith) and somatosensory inputs following a body tilt. Several authors suggested (i) that the SVV partially depends on the otolith function, and (ii) that the decrease in accuracy (Aubert-effect) is related to a decrease in the utricle sensitivity as the body tilt increases [4, 28]. When a subject is tilted, the somatosensory information also changes. The somatosensory system acts through the muscular and articular endocaptors, the cutaneous exocaptors and by interoception, that is, afferent signals from the visceral organs [19, 21]. Several studies have shown an involvement of somatosensory information in the A-effect. On one hand, when the somaesthetic inputs are artificially disturbed under immersion -gravity

loads on the joints are reduced and pressures are equalized over the whole body- authors have shown that the SVV adjustment errors (A-effect) increase for tilt values higher than 40 deg [27, 36]. On the other hand, case studies showed that patients with no somatosensory function below the neck [38] and patients suffering from an hemisensory loss lying on their anaesthetized side [1] did not exhibit the expected A-effect when tilted in the way that normally induced an A-effect. Moreover, the use of diffuse tactile stimulation, induced by a padded structure or a body-cast which modifies tactile orientation information over the whole body by creating a more diffuse and isotropic pattern of pressure stimulation, produced a greater A-effect when subjects roll-tilted [23, 30].

There are several indications that tactile cues are involved in the determination of the SVV (A-effect). In addition, it would be useful to have a reference to this statement. However less attention has been paid to interoceptive cues. The idea that interoceptive sensors could sense gravitational acceleration is based on the assessment that all tissues in the body have a mass. The implication of this truism is that gravito-inertial acceleration will impact directly on pulmonary function, movements of the abdominal viscera within the peritoneal cavity, regional blood distribution, intraocular pressure and intracranial pressure [8, 12, 13, 25]. Mittelstaedt [19] attempted to localize two centers for the truncal graviceptors with paraplegic and nephrectomized subjects: one associated with the motion of the cardiovascular system and one associated with the motion effects on the kidneys. This author showed that the graviceptors located in the trunk play an important role in determining the perception of body orientation. Nevertheless, previous work on the perception of body tilt with lying subjects concluded that the truncal graviceptors do not affect the subjective vertical [20]. Several authors showed a systematic intrasubject difference from day to day in the size of the A-effect [26, 31, 33]. The absence of day to day repeatability has no explanation in the literature. The fact that the experiments were performed in separate sessions on different days, without a

systematic control of the bladder or stomach's filling, suggests that the possibility that the viscera may influence the SVV. For example, Vaitl, Mittelstaedt, Saborowski, Stark and Baish [32], working on the perception of posture, required subjects to empty their bladder in order to ensure relatively stable interindividual conditions for the distribution of body fluids. According to these authors, it appears important to control the fullness of the viscera, namely the stomach and bladder, to better understand whether or not they have an implication on the SVV evaluation.

As suggested by various authors, the inertial forces exerted by the entire mass of the full abdominal viscera may contribute to somatic graviception [20, 34]. That is, the mass of a full stomach exerts inertial forces on the ligaments which support this organ against the gravitational load. On the biomechanical side, the abdominal viscera loosely tethered to the gastrointestinal tract can be described as a liquid-filled fluid sac that deforms when submitted to a linear acceleration [10]. Moreover, biodynamical studies on the effects of vibration have established that in response to a periodic vibration in the Z-direction, the abdominal viscera vibrate as a whole coherent mass or fluid-filled balloon. This movement of the abdominal viscera depends on the body position, size, weight and muscle tension [6].

The contribution of the proprioceptive and tactile receptors with respect to interoception for the determination of the SVV remains unclear. The aim of the present experiment was i) to investigate whether the stomach load has an influence on the SVV by its implication for somatic graviception, and ii) to determine the relative importance or "weighting" of the different somaesthetic information on the SVV. Thus, we examined the interaction of gastric fullness with either reliable or disturbed tactile cues induced by a body-cast on the SVV settings. A decreased A-effect was expected when compared to the empty stomach condition. Considering the effect of disturbed tactile cues on the SVV (increased A-effect, [30]), we also

postulated that the gastric fullness could partially counteract the body-cast effects on the SVV adjustments as shown by a decreased A-effect.

## 2. Materials and methods

### *Subjects*

15 naive subjects all volunteers (four females and eleven males; mean age, 28) took part in the experiment. All subjects had normal or corrected-to-normal vision (eye glasses or lenses) and were free of any apparent vestibular or somesthetic abnormalities. In conformity with the Helsinki Convention, which controls and regulates human experimentation, informed consent was obtained from all subjects.

### *Apparatus*

The subjects were placed in a chair on an apparatus capable of rotating to any angle in the frontal plane with a  $3 \text{ deg.s}^{-1}$  constant velocity and a starting acceleration and final deceleration of  $0.01 \text{ deg.s}^{-2}$  (Fig. 1A). The pivot on which the body rotated was approximately at midpoint between the eyes. Subjects were restrained in the chair with their head aligned with the body by means of straps or the body-cast. In the strapped condition, subjects were immobilized by means of five large straps fixed at the level of the breast, abdomen, hips, knees and ankles (Fig. 1B). Subjects' head was held by an helmet. A stiff side support surface provided ample cutaneous input. In the body-cast condition, subjects were completely immobilized by means of four plastic envelopes filled with micro-marbles and connected to a depressurization device (Fig. 1C). The surface of the plastic envelopes was very thin in order to ensure the closest possible contact with the subjects' body. The first envelope partly covered the subjects' trunk and shoulders. The second envelope surrounded the hips. The third envelope specifically immobilized the head except for the face. The last one was wrapped around the knees and the feet. In roll tilt, the homogenization of the pressures on the gluteal side, head and support surface - for any body orientation - reduced the asymmetry of

deep pressures, whatever the body tilt. Consequently, compared to the strapped condition, it can be stated that gravity-based somaesthetic cues were altered in the body-cast [27].

Subjects faced a monitored 32-cm long and 1.5-cm wide luminous rod secured to the platform at a 55-cm distance. The rod was a linear array of equally spaced LEDs covered by a translucent plastic sheet, the luminance of the target was  $0.3 \text{ cd.m}^{-2}$  (Spectrascan 650). The adjustable line was rotated on the subjects' frontal plane approximately on the midpoint of the inter-ocular axis at a velocity of  $5 \text{ deg.s}^{-1}$ , by means of a joystick held in the subjects' hands lying on their thighs. The platform position and the settings of the luminous rod were controlled and recorded at a 0.01 deg accuracy using a digital position encoder.

< Insert Fig. 1 >

#### *Procedure*

Subjects placed in an otherwise dark room were instructed to keep their eyes closed at all times except during the rod adjustment since it was impossible to switch off the rod between the trials. For a given trial, the chair rotated and stopped at the preset position. After a delay of 30 seconds to eliminate possible transitory effects due to the postrotary deflection of the cupula [11], the subject was asked to open the eyes (binocular vision) and was required to adjust the luminous line to the apparent gravitational vertical from a randomly starting position at 20 deg clockwise (cw) or counterclockwise (ccw) from the true vertical. The subject pushed the button of the joystick when the adjustment was completed. For the next trial, the subject was told to close her/his eyes and the chair was rotated in the direction side to the previous preset position. Subjects stopped in the upright position for the body upright trials only.

Subjects took part in four 45 min sessions corresponding to the four possible combinations of body interoception state (full vs. empty stomach) and body tactile restriction (strapped vs. body cast). Before each session began, subjects had gone without food for four hours and

were required to empty their bladder. In the full stomach condition, subjects had to eat, just before the experiment, 150 g of raw pasta without seasoning, that is, 450g of cooked pasta. The stomach filling up with carbohydrates of low glycaemic index and low solubility in the gastric liquid slows down the gastric emptying. According to various authors [7, 16], after 45 mn, approximately 22% of the food left the stomach. The order of presentation of the different sessions was counterbalanced across participants. Each session included 26 trials, 13 angles of roll tilt repeated twice. The tilts of the chair were 0,  $\pm 15$ ,  $\pm 30$ ,  $\pm 45$ ,  $\pm 60$ ,  $\pm 75$  and  $\pm 90$  deg. The sequence of trials was randomly determined. The trials alternated left and right body tilts with respect to the gravitational vertical to maintain the adaptation of the upright body to gravity [9]. Another condition was that the subjects would never be placed in an upside down position when they were being moved between consecutive trials. Subjects received no feedback about their performances.

Data analyses were carried out on the angular difference expressed in degrees between the rod settings and the upright position. For the body upright condition, the subjective vertical error was calculated using the mean unsigned error. For the body tilt condition, the rod adjustment error was calculated using the algebraic mean settings and arbitrarily considered to be positive if they were in the direction of the body tilt (A-effect) and negative if they were in the opposite direction (E-effect). In order to test the presence of asymmetric adjustment errors, 2 side tilts (left vs. right)  $\times$  6 body tilt orientations analyses of variance (ANOVAs) with repeated measures on both factors were applied to the rod adjustment errors for each condition separately. As the results showed no difference between the right and the left tilts ( $p > .05$ ), the errors for left and right tilts were pooled for further analysis and the algebraic mean setting of the four trials was calculated as the measure of the effect.

### 3. Results

#### *Preliminary experiment*

In order to investigate the alteration of gravity-based tactile stimulation induced by the gastric fullness and the body-cast, we restrained two subjects (1 male, 1.78m, 72 kg; 1 female, 1.69m, 54 kg) on the movable platform in the three following conditions - strapped unloaded stomach, strapped loaded stomach and body-cast unloaded stomach. Subjects were tilted at roll angles ranging from 0 to 90 deg by steps of 15 deg, only right tilts were tested. Pressure variations were recorded at 6 symmetrical parts on the left and right sides of the body by means of Force Sensing Resistance (FSR). The variation of resistance as a function of force gives an estimation of the variation of pressure generated at the level of the captor, with the output resistance increasing as the force decreases. The six FSR locations were distributed as follows: one on each shoulder at the level of the deltoid proximal insertion, one on each elbow (epicondyl) , and one on each ischiatic tuberosity.

< insert Fig. 2 >

As illustrated in Fig. 2, results obtained from the two subjects with different morphological characteristics showed a similar variation of pressure cues with respect to body orientation. We first compared the variations of pressure, indirectly measured by the FSR, obtained in the two conditions of stomach load when the subjects were strapped. The pattern of pressures for each roll tilt and FSR location was similar. Concerning the right shoulder and elbow, the pressure values increased linearly from the vertical to the 90 deg tilt value. However, under the ischiatic tuberosity, pressure values decreased in both conditions suggesting that the gluteal part of the body took off from the chair for larger tilts, leading progressively to no contact with the FSR. Moreover for both strapped conditions (loaded and unloaded stomach), the pressure difference between the right and left sides increased with the roll tilt until 90 deg. Whatever the stomach load, the pressure generated by the antigravity reaction forces

increased in the contact zone with the increased body tilt. At the same time, the pressure distribution became more asymmetrical. Whatever the tilt value, results showed no difference between the two stomach restriction conditions, suggesting that 450 g of cooked pasta did not modify the tactile pattern of pressure. In the body-cast, a variation of pressure was also observed in relation to the body tilt value. However, the right pressure values and the pressure difference between the right and left sides of the body remained smaller than in the strapped condition whatever the body-tilt. Consequently, compared to the strapped condition, it can be stated that gravity-based somaesthetic cues were greatly reduced in the body-cast.

#### *Subjective Visual Vertical in the upright position*

In order to investigate the effects of the stomach load and the body cast in the upright position, a 2 stomach load conditions (empty vs. full)  $\times$  2 body restriction conditions (strapped vs. body-cast) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the mean unsigned adjustment errors. Results showed no effects of body restriction [ $F(1,14)=1.76$ ,  $p>.05$ ] and stomach load [ $F(1,14)=.57$ ,  $p>.05$ ]. As summarized in table 1, in the dark an upright subject can adjust a rod to the vertical with a great accuracy. Furthermore, the body-cast and the stomach load did not modify the SVV when the subject was upright.

#### *Effect of body restriction on the Subjective Visual Vertical*

A 6 body tilt orientations (15 to 90 deg)  $\times$  2 body restriction conditions (strapped and body-cast) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the mean adjustment errors in the unloaded stomach condition. Results (table1) showed systematic positive errors (A-effect) which became greater for the larger tilt [ $F(5,70)=58.99$ ,  $p<.001$ ]. As illustrated in Fig. 3, SVV settings deviated more in the direction of body tilt in the body-cast condition [ $F(1,14)=9.55$ ,  $p=.008$ ]. There was also a significant interaction of body tilt  $\times$  body restriction [ $F(5,70)=7.06$ ,  $p<.001$ ]. A post-hoc analysis (Newmans-Keuls,  $p<.05$ ) showed that the

difference between the strapped and body cast conditions was significant for the greater body tilts only (60, 75 and 90 deg).

< insert Fig. 3 >

#### *Effect of stomach load on the Subjective Visual Vertical*

A 6 body tilt orientations (15 to 90 deg)  $\times$  2 stomach load conditions (empty and full) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the mean adjustment errors in the strapped condition. Results (table 1) showed significant main effects of body tilt orientation [F(5,70)=38.9,  $p<.0001$ ], and stomach load [F(1,14)=16.1,  $p<.001$ ], and a significant interaction of the two factors [F(5,70)=5.96,  $p<.0001$ ]. The A-effect was more important for the larger body tilts and in the unloaded stomach condition (Fig. 3). The difference between both stomach load conditions was significant for the body tilts of 45 deg and above (Newmans-Keuls,  $p<.05$ ).

#### *Combined effect of body restriction and stomach load on the Subjective Visual Vertical*

In order to investigate whether or not the gastric fullness counteracted the body-cast effect on the SVV, a 6 body tilt orientations (15 to 90 deg)  $\times$  2 stomach load conditions (empty and full) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the mean adjustment errors in the body-cast-condition. Results (table 1) showed significant main effects of body tilt [F(5,70)=66.16,  $p<.0001$ ], and stomach load [F(1,14)=4.67,  $p<.05$ ], and a significant interaction of the two factors [F(5,70)=2.45,  $p<.05$ ]. The direction of errors depended on the body tilt but the A-effect was smaller in the full stomach condition (Fig. 3). The decreased A-effect was significant for the body tilts of 60 and 75 deg (Newmans-Keuls,  $p<.05$ ). In order to further investigate to which extent the stomach load compensated for the disrupting effect of the body-cast, a separate ANOVA compared the body-cast to the strapped condition, when the stomach was loaded. A higher A-effect was observed in the body-cast than in the strapped condition [F(1,14)=80.86,  $p<.001$ ]. A significant interaction of the two factors [F(1,70)=8.79,

$p < .001$ ] showed a difference in the A-effect for the body tilts equal or higher than 60 deg (Newmans-Keuls,  $p < .05$ ; Fig. 3).

#### 4. Discussion

The aim of the present study was to investigate the relative influence of tactile and interoceptive cues on the SVV. In the unloaded stomach and strapped condition (available tactile cues), the SVV judgment showed systematic positive errors in the direction of the A-effect which became greater for the larger tilts. The absence of the E-effect for the smaller tilts was not surprising. Several authors found an A-effect instead of an E-effect for those lateral tilts [35, 37]. Thus, some subjects were resistant to the E-effect whereas the A-effect was consistent [26, 31]. However, as indicated in the literature [30] when the appropriate use of gravity-based tactile and proprioceptive information was altered (body-cast), the A-effect increased, especially for the greater tilts (above 45 deg). One can assume that the rod settings errors were caused merely by the changes in the stimulation of the tactile mechanoreceptors distributed over the wide area of cutaneous tissue since the antigravity muscle tone was reduced similarly in both conditions - subjects were completely immobilized in the strapped as in the body-cast condition. On the other hand, loading the stomach when somesthetic information was available (strapped condition) resulted in an improvement of the SVV judgment from 45 deg of body tilt and above. Moreover, up to 75 deg of roll tilt, rod settings errors were close to the true gravitational vertical as they failed to differ from the 0 deg of error. Thus, when subjects were lying on their side (90 deg), interoceptive information was less effective in orientation estimation. However, even if rod settings errors increased in the way of an A-effect, they remained smaller than errors obtained in the unloaded stomach condition. In the same way, when tactile cues were disturbed by the body-cast, to fill one's stomach improved the visual perception of the verticality except for the 90 deg tilt. However, up to 75 deg, it can be stated that the gastric fullness did not completely counteract but rather

reduced the body-cast disrupting effect on the SVV as there were more errors in the stomach load condition when the body-cast was present than absent.

Thus, interoceptive as tactile cues play an important role in the perception of orientation. The tactile mechanoreceptors provide the CNS with spatially and temporally coded information associated with changes in the distribution of pressures on the skin that result from changes in body orientation [9]. The receptors transduce forces acting on the skin and hence the acceleration acting on the body through the surfaces with which it is in contact [3]. Thus, the somatosensory system should be able to register the direction of the static gravito-inertial force (gravity) through the surface of contact. How the loaded stomach plays a role in the SVV adjustments is not yet understood. As illustrated in Figure 2 for the preliminary experiment, the tactile inputs were not modified by a stomach load of 450 g. Thus, it cannot be stated that to fill one's stomach improves the visual perception of the verticality by modifying the pattern of pressures at the surface of the body. However, two functions of the viscera as a gravity sense organ may be implied in the spatial orientation based on anatomical, mechanical and physiological facts. First, Chou [5] showed that, until 30 mn after a meal, digestion is accompanied by an increase in the intestinosplanchnic blood flow. Muller [22] underlined that the early postprandial increase in gut blood flow is met by an increase in cardiac output. Thus, gastric fullness could modulate the output of the splanchnic vascular graviceptors and may partake in the SVV by the static information provided by gravity perception of blood distribution. However, for the 90 deg of body tilt, subjects showed an increased A-effect whatever the condition. This suggests that the force exerted by the mass of the blood cannot explain the stomach effect because the receptors in the vessel are distributed all over the surface of the vessel. The second hypothesis is that the viscera could measure the inertial forces as statoliths. The mechanoreceptors, which are in area of the fundus, could measure the strain in the structure supporting the gastric vessel against the gravity load when the stomach

was full [10]. In addition, based on the verbal reports of our subjects, there was a subjective feeling of the stomach load which helped them to perceive the SVV. Moreover, it can be stated that the decreased effect of the stomach load for the 90 deg of body tilt in all conditions, may be related to the mechanoreceptors in the fundus which could not provide information about the direction of the gravity in this position.

In conclusion, it can be argued that the somatosensory system acts through patterns of pressures within and at the surface of the body to indicate the direction of gravity. Thus, for each experiment and for each subject, results emphasize the need for a control of the gastric load which could subserve the intra individual variability in the SVV. This experiment also suggests that a portion of the body “gravitoinertial framework map” is based on the experience of receptors associated with the hollow viscera of the abdomen and to the diaphragm and present inside the blood vessels. Since childhood, the body learns that positional changes or certain postures exhibit a different set of influences on these somatic graviceptors. However, how interoceptive cues provide an indication of the direction of gravity demands further studies.

### **References**

- [1] D. Anastasopoulos, A. Bronstein, T. Haslwanter, M. Fetter, M., and J. Dichgans,. The role of somatosensory input for the perception of verticality, *Ann NY Acad Sci.* 871 (1999) 379-383.
- [2] H. Aubert, Eine scheinbare bedeutende drehung von objecten bei neigung des kopfes nach rechts oder links, *Virkows Archivs* 20 (1861) 381-393.
- [3] A.J. Benson, Sensory functions and limitations of the vestibular system. In: R. Warren and A.H. Wertheim (Ed.), *Perception Control of Self Motion.* Hillsdale, New-Jersey, Erlbaum, 1990, pp. 145-170.

- [4] A. Bronstein, The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease, *Ann NY Acad Sci.* 871 (1999) 324-333.
- [5] C.C. Chou, Splanchnic and overall cardiovascular hemodynamics during eating and digestion, *Fed Proc.* 42(6) (1983) 1658-1661.
- [6] W.S. Clark, K.C. Lange and R.R. Coermann, Deformation of the human body, due to uni-directional forced sinusoidal vibration. *Hum Factors* (1962) 255-274.
- [7] A. Cortot and A. Ruskone, Vidange gastrique d'un repas. Données récentes. *Gastroenterol Clin Biol.* 5 (1981) 527-536.
- [8] D.H. Glaister, Effect of acceleration. In: J.B. West (Ed.), *Regional difference in the lung.* Academic Press, New York, 1977, pp. 323-377.
- [9] A. Higashiyama and K. Koga, Apparent body tilt and postural aftereffect. *Percept Psychophys.* 60(2) (1998) 331-347.
- [10] M.E. Hoffer, K. Gottshall, P. Weisskopf, R.J. Moore, R.D. Kopke, D. Wester and C. Balastan, The role of extr vestibular inputs in maintaining spatial orientation in military vehicles. *RTO-MP-086: Spatial Disorientation in Military Vehicles: causes, consequences and cures*, (2002) 3.1-3.7.
- [11] I.P. Howard, The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In: K.R. Booff, J. Thomas and L. Kaufmann (Ed.), *Handbook of Perception and Human Performance.* Vol. 1, chapter 18, Willey, New-York, 1986, pp. 1-62.
- [12] L.C. Keil, K.H. McKeever, H.G. Skidmore, J. Hines and W.B. Severs, The effect of head-down tilt and water immersion on intracranial pressure in non-human primates, *Aviat Space Environ Med.* 63 (1992) 181-185.
- [13] A.C. Kothe, The effect of posture on intraocular pressure and pulsatile ocular blood flow in normal and glaucomatous eyes, *Surv Ophtalmol.* 38 (suppl.) (1994) 191-197.

- [14] S. Lechner-Steinleitner and H. Schöne, The subjective vertical under "dry" and "wet" conditions at clockwise and counterclockwise changed positions and the effect of a parallel background field, *Psychol Res.* 41 (1980) 305-317.
- [15] F.W. Mast and T. Jarchow, perceived body position and visual horizontal, *Brain Res Bul.* 40 (1996) 393-398.
- [16] M. Mignot, J.P. Galmiche, M. Lewin and S. Bonfils, *Physiologie de l'estomac.* in P. Meyer (Ed), *Physiologie Humaine Chapter 4*, Flammarion, Paris, 1983, pp. 192-196.
- [17] H. Mittelstaedt, A new solution to the problem of the subjective vertical, *Naturwissenschaften* 70 (1983) 272-281.
- [18] H. Mittelstaedt and E. Fricke, The relative effect of saccular and somatosensory information on spatial perception and control, *Adv Oto-Rhino-Laryng.* 42 (1988) 24-30.
- [19] H. Mittelstaedt, Somatic versus vestibular Gravity reception in man. In: B. Cohen, D.L. Tomko and F. Guedry (Ed.), *Sensing and Controlling Motion. Vestibular and Sensorimotor Function.* Ann NY Acad Sci. 656 (1992) 124-139.
- [20] H. Mittelstaedt, Somatic graviception, *Biol Psychol.* 42(1996) 53-74.
- [21] H. Mittelstaedt, Interaction of eye-, head-, and trunk-bound information in spatial perception and control, *J Vestibul Res.* 7 (1997) 283-302.
- [22] A.F. Muller, L. Fullwood, M. Hawkins and A.J. Cowley, The integrated response of the cardiovascular system to food, *Digestion* 52 (1992) 184-193.
- [23] H. Nyborg, Tactile stimulation and perception of the vertical. I. Effect of diffuse vs. specific tactile stimulation, *Scand J Psychol.* 12 (1971) 1-13.
- [24] D.E. Parker, R.L. Poston and W.L. Gullledge, Spatial orientation : Visual-vestibular-somatic interaction, *Percept Psychophys.* 33(2) (1983) 139-146.
- [25] V. Sakellari, A.M. Bronstein, S. Corna, C.A. Hammon, S. Jones and C.J. Wolsley, The effects of hyperventilation on postural control mechanisms, *Brain* 120 (1997) 1659-1673.

- [26] C.I. Sandström, A note on the Aubert phenomenon, *J Exp Psychol.* 48 (1954) 209-210.
- [27] H. Schöne, On the role of gravity in human spatial orientation, *Aerospace Med.* 35 (1964) 764-772.
- [28] H. Schöne, The weight of the gravityorgan's signal in the control of perceptual and reflex type orientation at different body positions, *Forstchr d Zool.* 23 (1975) 274-285.
- [29] H. Schöne and N.J. Wade, The influence of force magnitude on the perception of body position, *Brit J Psychol.* 62 (1971) 347-352.
- [30] M. Trousselard, C. Cian, V. Nougier, S. Pla and C. Raphel, Contribution of somaesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical, *Percept Psychophys.* 65(8) (2003) 1179-1187.
- [31] H.A. Udo de Haes, Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt, *Percept Psychophys.* 8 (1970) 137-142.
- [32] D. Vailt, H. Mittelstaedt, R. Saborowski, R. Stark and F. Baish, Shifts in blood volume alter the perception of posture: further evidence for somatic graviception, *Int J Psychophysiol.* 44 (2001) 1-11.
- [33] A.D. Van Beuzekom and J.A.M. Van Gisbergen, Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates, *J Neurophysiol.* 84 (2000) 11-27.
- [34] H.E. Von Gierke and D.E. Parker, Differences in otolith and abdominal viscera graviceptor dynamics: implications for motion sickness and perceived body position, *Aviat Space Environ Med.* 65 (1994) 747-751.
- [35] N.J. Wade, Effect of forward head inclination on visual orientation during lateral body tilt, *J Exp Psychol.* 96 (1972) 203-205.
- [36] N.J. Wade, The effect of water immersion on the perception of the visual vertical, *Brit J Psychol.* 64 (1973) 351-361.

[37] H.A. Witkin and S.E. Asch, Studies in space orientation : III. Perception of the upright in the absence of a visual field, J Exp Psychol. 38 (1948) 603-614.

[38] L. Yardley, Contribution of somatosensory information to perception of the visual vertical with body tilt and rotating visual field, Percept Psychophys. 48(2) (1990) 131-134.

Table 1. Mean rod settings errors (MAE: mean absolute errors; MSE: mean signed errors) and standard deviations for the body tilts in each of the four conditions: strapped unloaded stomach, strapped loaded stomach, body-cast unloaded stomach and body-cast loaded stomach.

Body orientation		Strapped		Body-cast	
		Unloaded stomach	Loaded stomach	Unloaded stomach	Loaded stomach
0°	MAE-deg	1.48 (1.02)	1.01 (0.68)	1.44 (1.11)	1.31 (0.75)
15°	MSE-deg	2.24 (1.43)	1.69 (1.94)	2.24 (1.66)	2.62 (1.94)
30°	MSE-deg	1.86 (2.18)	1.28 (2.60)	2.39 (2.41)	1.68 (3.14)
45°	MSE-deg	2.57 (3.74)	0.12 (3.30)	2.98 (3.41)	2.35 (2.99)
60°	MSE-deg	3.94 (3.93)	0.55 (3.73)	5.30 (4.29)	3.37 (4.48)
75°	MSE-deg	6.40 (4.51)	2.67 (5.02)	10.63 (5.02)	7.18 (4.40))
90°	MSE-deg	13.06 (4.27)	8.36 (4.73)	15.91 (5.12)	15.00 (5.93)

### Figure captions

**Fig. 1.** Apparatus (A), immobilization in the strapped condition (B) and the body-cast-condition (C). The platform could produce any desired body roll tilt. A position and velocity interlocking system provided a  $1/200^{\text{th}}$  accuracy. The luminous rod tilted in the frontal plane, with a velocity interlocking system allowing fast and accurate adjustments. The dashed-line indicates the eye level and the axis of rotation of the platform and the rod. The subject's hands and the joystick are not illustrated.

**Fig. 2.** Evolution of pressure -  $1/\text{resistance}$  (kohm) - for the six captors located at six body places as a function of objective body tilt (deg) for the three conditions (strapped and unloaded stomach dark plot; strapped and loaded stomach white plot; body-cast and unloaded stomach gray plot) and for the two subjects : one male (subject 1) and one female (subject 2).

**Fig. 3.** Mean signed rod setting errors (deg) for the strapped unloaded stomach (empty circle), the strapped loaded stomach (full circle), the body-cast unloaded stomach (empty square) and the body-cast loaded stomach (full square) conditions as a function of roll tilts (deg).

Fig. 1

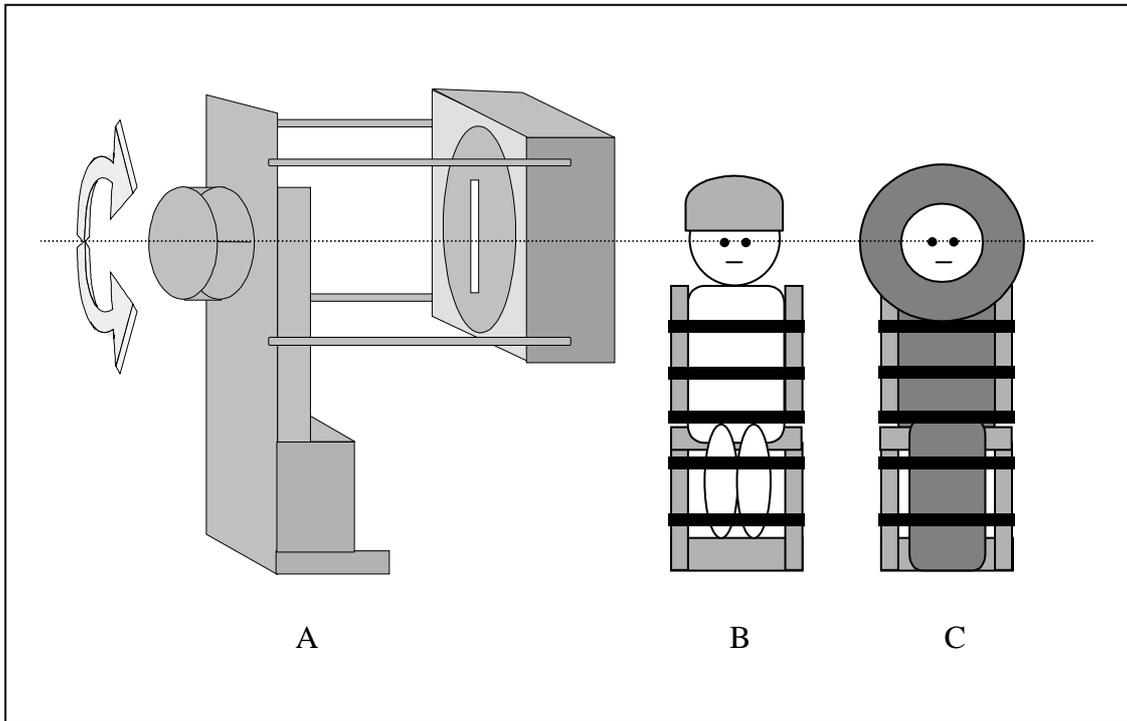


Fig. 2

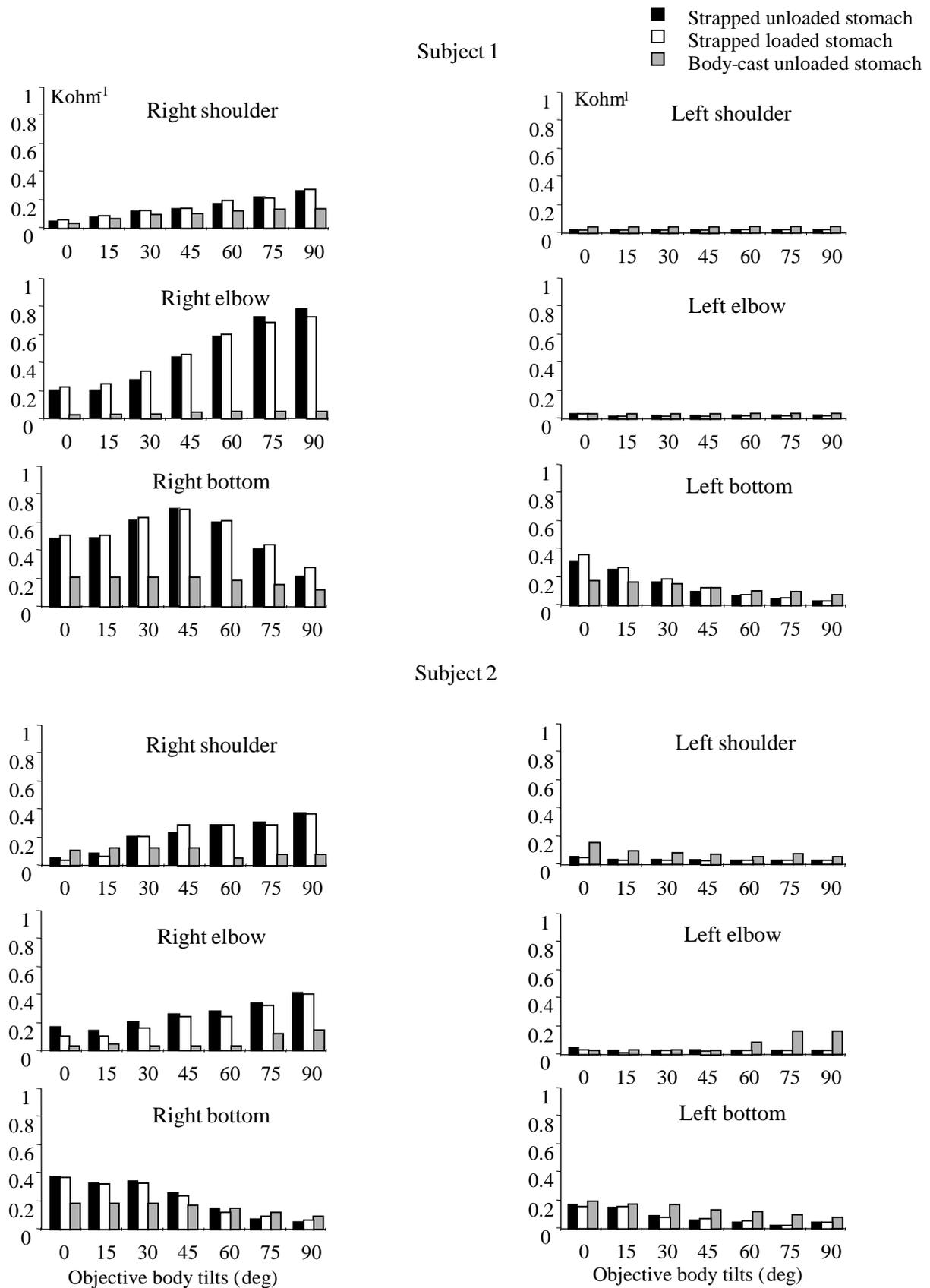
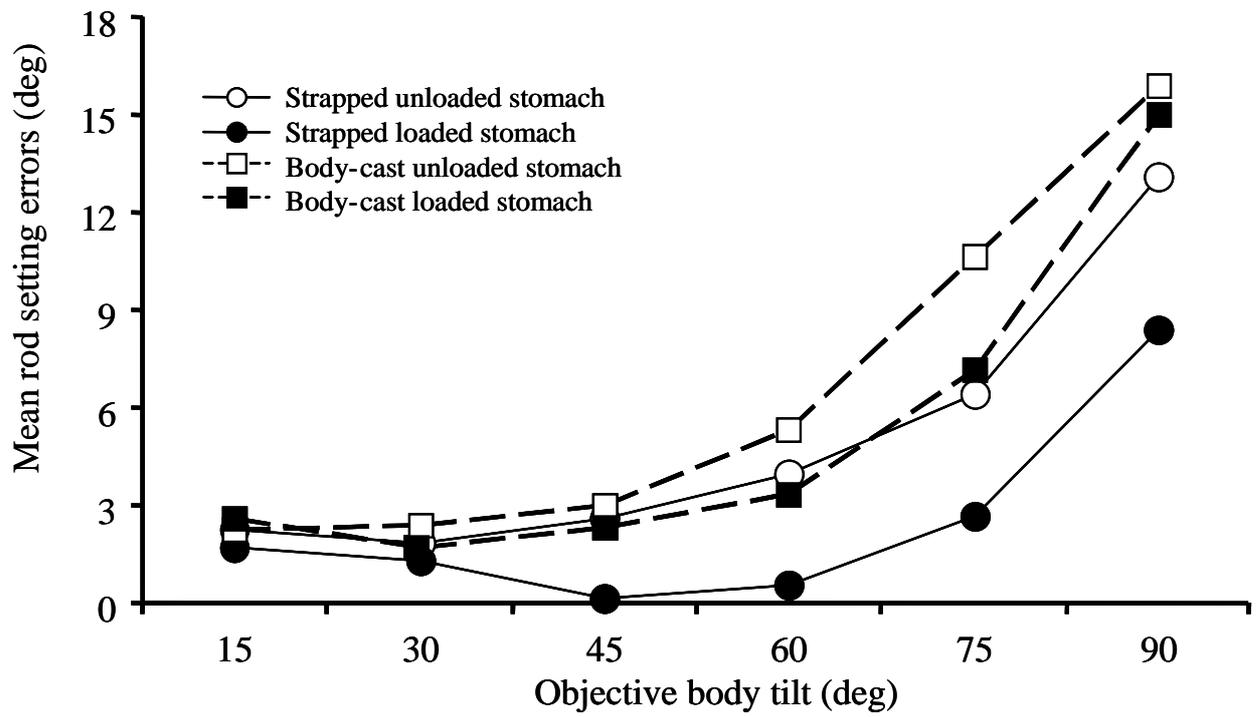


Fig. 3



**Annexe 2: Differences in the determinants of the Subjective Visual Vertical associated  
with synchronized swimming**

Trousselard<sup>1</sup>, M., Cian<sup>1</sup>, C., & Nougier<sup>2</sup>, V.

1. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.
2. Laboratoire Sport et Performance Motrice, Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France.

Running title : Changes in the perception of verticality by spatial expertise

Address correspondence to : Corinne Cian and Marion Trousselard, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.

E-mail : [corinnecian@crssa.net](mailto:corinnecian@crssa.net); [mtrousselard@crssa.net](mailto:mtrousselard@crssa.net)

## ABSTRACT

Without relevant visual cues, the subjective visual vertical (SVV) depends on the body roll tilt with a deviation either in the direction of body tilt (Aubert or A-effect) or in the opposite direction (Müller or E-effect). The E-effect is generally ascribed to the vestibular system whereas the A-effect is explained by a shift toward the body-axis in order to limit the imperfections of the vestibular system. This study investigated how subjects trained to refer to the gravity under particular somatosensory stimulation conditions (synchronized-swimming experts) estimated the SVV. Two groups (expert vs. novice) of six subjects placed in a tilt-chair were rolled sideways (45 and 90 deg). They were asked to adjust a luminous line to the vertical in the darkness in a strapped and a body-cast condition. The body-cast technology was used to obtain a diffuse tactile stimulation. In the strapped condition, the controls showed a higher A-effect than the experts. The body-cast increased the A-effect for the controls whereas it induced errors in the direction of an E-effect for the experts. The results suggested that this specific expertise (1) influences the processes involved in the perception of the direction of gravity with smaller errors for the specific 90 deg of body tilt and (2) modifies subjects' efficiency in the use of otolithic inputs.

Keywords: spatial expertise, otolithic system, sensory adaptation, subjective visual vertical.

## INTRODUCTION

In the absence of visual cues, the subjective visual vertical (SVV) is accurate in the upright position, but deviates either in the direction opposite to postural inclination (Müller or E-effect) for tilts smaller than 60 deg or ipsilateral to the body tilt (Aubert or A-effect) for greater tilts. Why tilted subjects are unable to correctly estimate the direction of gravity is not yet fully understood. There are several indications that the otolithic system is involved in the E-effect. Patients suffering from an acute unilateral vestibular lesion showed an A-effect instead of an E-effect for moderate tilts [1] and an asymmetrical E-effect for smaller roll tilt is considered, in otoneurological examinations, as an indicator of asymmetric otolithic function [3]. For several authors [14,27], the E-effect would be due to a supposed imperfection of the otolith (utricle and saccule) signals. More precisely, when the body is tilted not too far from its usual upright position, the E-effect would be explained by the inequality of the two sets of otolith maculae due to the imbalance of the resting discharge level of the saccular [8,12]. To limit the magnitude of the E-effect at small tilts, that is to improve the performances at the usual small tilts, it was proposed that an internal representation of the person's own longitudinal axis might act by shifting the SVV toward the direction of the body-axis [14]. The body-axis representation, termed "idiotropic vector", would not be defined with respect to a specific sensory system. Rather, this representation would result from a complex sensory integration in which the somatosensory contribution might play an increasing role with tilt [5,14,23,24]. As a consequence of the body-axis attraction, the A-effect would constitute the price to pay at the larger rarely encountered tilts [14]. Moreover, it has been proposed that the weighting of the body axis on the SVV settings could influence the person's confidence about the perception of the direction of gravity [14].

However, notable inter-individual differences have been depicted in the literature. Some subjects exhibited an E-effect instead of an A-effect for the greater angles [13,29] whereas

others produced an A-effect all over the range of tilts [19,25,28]. Moreover, test-retest experiments exhibited a great stability of such inter-individual differences suggesting that they are related to differences in the gravity-sensing systems [1,14,22]. In accordance with the important influence assigned to the otoliths on both the subjective visual horizontal and vertical perceptions during passive roll tilt [14,15,22], the inter-individual differences in the perception of verticality might be explained by differences in the functional capacities of the otolithic system. Moreover, to explain the differences in subjects' perceptivo-spatial ability, several authors proposed that the functional capacities of the sensory systems and the predictive internal models which specify the spatial expected sensory configurations are determined by the knowledge acquired through experience [2,10,11].

According to this framework, it is well documented that sport practice can enhance the use of some aspects of the sensory systems and can modify the sensory processes leading to spatial orientation [4,6,9]. In order to better understand the processes implied in the perception of the direction of gravity and the contribution of each sensory system to this perception, we evaluated to which extent spatial expertise can modify the processing of sensory information and the resulting vertical perceptive construction. Synchronized-swimming practice is assumed to develop a "verticality expertise" as this specific training requires a high control of body position with respect to both verticality and horizontality under water [20]. Considering the role of otolithic information as a static vertical reference [16,30] and the postural characteristics of the synchronized-swimming practice, it can be supposed a major role of the otolithic system for this specific expertise. On the other hand, the particular "under water" environment induces poor gravity based tactile information as water immersion disturbs the natural changing pressure pattern generated by a support surface during a body tilt. This kind of information appears to be of great importance for perceiving the direction of gravity as

authors have shown that the A-effect increases for tilts larger than 40 deg [17,18,23,24] when the tactile inputs were artificially disturbed under immersion or by a padded structure.

The aim of this experiment was (1) to investigate the processes underlying the perception of the direction of gravity by measuring the SVV in synchronized-swimming experts and in control subjects and (2) to determine the influence of somatosensory and otolithic cues in each population by using two body restriction conditions (i.e., with or without disturbed tactile cues) in the SVV task. A more accurate perception of gravity for the swimmers experts was expected when compared to the controls, particularly for the 90 deg tilt. Considering the under water training of the synchronized-swimmers, we also postulated that the disturbed tactile cues induces no change in their performance or if there is a shift this would be smaller than for the control subjects.

## **METHODS**

### **Subjects**

Six naive females (controls, mean age, 24) and six females who were experts in synchronized-swimming (mean age, 20) took part in the experiment. All the swimmers had more than 5 years of experience in synchronized-swimming competitions at a regional or higher level. All subjects were free of any apparent sensory abnormality. In conformity with the Helsinki Convention, which regulates human experimentation, informed consent was obtained from all subjects.

### **Apparatus**

Subjects were seated in a chair fixed to an apparatus capable of rotating to any angle in the frontal plane with a  $3 \text{ deg}\cdot\text{s}^{-1}$  constant velocity and a starting acceleration and a final deceleration of  $0.01 \text{ deg}\cdot\text{s}^{-2}$ . A monitored luminous rod, rotated by means of a joystick, faced the subjects approximately at the midpoint of the inter-ocular axis. Subjects, head and body aligned, were restrained in the chair by means of straps (control condition) or a body-cast. In

the strapped condition, subjects' head was held by an helmet and five large straps at the level of the breast, abdomen, hips, knees and ankles fixed them at a stiff side support in order to immobilize them and to provide ecological cutaneous input. The body-cast was composed of several plastic envelopes filled with micro-marbles in order to ensure the closest possible contact with subjects' body, including the head. It was connected to a depressurization device which allowed a distribution of the body pressure against all parts of the body when the depressurization was realized. A previous experiment compared the pattern of pressures in the two body restriction conditions when subjects were roll tilted [23]. In the body-cast condition, the changing pattern of pressures generated during body tilt was nearly invariant, whatever the body tilt, whereas in the strapped condition with increasing tilts, the pressures generated by the antigravity reaction forces increased in the contact zones and the pattern of pressures became more asymmetrical. Consequently, gravity-based somaesthetic cues were greatly disturbed in the body-cast condition.

#### Procedure

Each subject performed two separate SVV sessions which differed in the body restriction condition (strapped and body-cast conditions). One week at least elapsed between each session which lasted 45 min each. The order of the sessions was counterbalanced over participants. For each session, in an otherwise darkroom, subjects were instructed to keep their eyes closed at all times except during the SVV setting. For a given SVV trial, they were rotated and stopped at the preset position. After a delay of 30 sec to eliminate possible after-effects, they were required to adjust the luminous line to the apparent gravitational vertical from a randomly starting position between 20 deg clockwise and 20 deg counterclockwise from the true vertical. Then, the rod was switched off and subjects were told to close their eyes and the chair was rotated to the next position. Each SVV session included 5 angles of roll tilt repeated three times (0,  $\pm 45$ , and  $\pm 90$  deg), for a total of 15 SVV trials. The sequence

of trials was random. The trials alternated left and right body tilts with respect to the gravitational vertical. Subjects received no feedback about their performance. Moreover, subjects should not eat anything during 4 hours prior to each session and they had to urinate to avoid differences in the interoceptive cues between the two sessions [24].

#### Data analyses

The individual mean errors and standard deviations (signed and unsigned) were calculated for each of the five tilt angles (3 trials) and body restriction conditions using the angular difference expressed in degrees between the upright position and the rod response. Unsigned errors associated to standard deviations were generally considered as a good estimate of the precision in the settings of the rod. Signed errors allowed investigating whether there was an eventual systematic directional bias. For the body upright condition, rod adjustment errors were arbitrarily considered to be positive if they deviated to the right (clockwise, as seen by the subject) and negative if they deviated to the left. For the body tilt condition, rod adjustment errors were arbitrarily considered to be positive when they were in the direction of body tilt (A-effect) and negative when they were in the opposite direction (E-effect). In order to test the presence of asymmetric adjustments errors, separate preliminary analyses of variance (2 side tilts (left vs. right)  $\times$  2 tilt orientations (45 and 90 deg) ANOVAs with repeated measures on the two factors) were applied in each group (control and expert) to the rod adjustment errors and standard deviations (unsigned and signed) for the strapped and body-cast conditions. Results showed no side tilt effect ( $p > .05$ ) whatever the level of expertise. Thus, for further analyses, the algebraic and absolute mean settings and standard deviations were calculated over the six trials (3 trials  $\times$  2 body sides).

In order to study the magnitude of body tilt and restriction condition effects in each subjects' group, ANOVAs (group  $\times$  tilt angle  $\times$  body restriction condition with repeated measures on the two last factors) were applied to unsigned and signed SVV errors, separately. In order to

determine whether response variability was affected by the experimental conditions and subjects' group, ANOVAs (group x tilt angle x body restriction condition with repeated measures on the two last factors) were applied to standard deviations. A post-hoc Newman-Keuls (N-K) was performed when  $p < .05$ . To determine whether a directional bias exists in direction of an A or E-effect, a zero t-test comparison was applied to signed errors in the upright body orientation.

## RESULTS

The mean (unsigned and signed) errors and standard deviations for each subject, tilt and restriction conditions are shown in Table 1.

<insert Table 1>

### Unsigned data

Figure 1 showed that whatever the group ( $p > .05$ ), the mean rod setting errors increased with the increasing body tilt [ $F(2,20)=77.35$ ,  $p < .05$ ], with a greater magnitude of errors for the body-cast [ $F(1,10)=8.17$ ,  $p < .05$ ]. The interaction of body restriction x tilt angle [ $F(2,20)=15.12$ ,  $p < .05$ ] showed that the difference between the two body restriction conditions was only significant for the 90 deg of body roll tilt ( $p < .05$ ). The significant tilt angle x group interaction [ $F(2,20)=9.4$ ,  $p < .05$ ] revealed larger errors in the SVV' settings for the 90 deg of body tilt for the control group compare to the swimmer group, whatever the body restriction condition ( $p < .05$ ). Concerning the standard deviations, results showed a main effect of the tilt angle condition [ $F(2,20)=95.89$ ,  $p < .05$ ] in the direction of a decreasing certainty with the increasing body tilt but no effect of the group and of the body restriction conditions ( $p > .05$ ). In summary, compare to the control group, the swimming training decreased the SVV' errors under 90 deg body tilt with a similar certainty as regards to the direction of gravity.

<insert Fig 1>

## Signed data

Upright body orientation: Table 2 indicated the algebraic mean rod setting errors and standard deviation for each group and each body restriction condition. The t-test comparison showed that errors failed to differ from zero whatever both the group and the body restriction conditions ( $p > .05$ ). As previously indicated in the literature, subjects sitting in the vertical position in the dark can adjust the rod to the vertical without systematic deviation. Furthermore, the body-cast and the level of expertise did not modify the SVV in the upright body position.

<insert Table 2>

Tilted body orientation : Figure 2 showed that whatever the body restriction ( $p > .05$ ), the mean rod setting errors increased with the increasing body tilt [ $F(1,10)=11.44$ ,  $p < .05$ ], differently between the groups [ $F(1,10)=24.18$ ,  $p < .05$ ]. The significant interaction of group x tilt angles [ $F(1,10)=8.7$ ,  $p < .05$ ] specified that errors differed between the two group for the 90 deg of body tilt ( $p < .05$ ). The significant interaction of group x body restriction condition [ $F(1,10)=8.18$ ,  $p < .05$ ] also confirmed that compare to the strapped condition the body-cast induced a greater A-effect for the controls whereas errors were in the direction of an opposite E-effect for the swimmers ( $p < .05$ ). Concerning the standard deviations, results showed a main effect of the tilt angle condition [ $F(2,20)=59.83$ ,  $p < .05$ ] in the direction of a decreasing certainty with the increasing body tilt, of the group [ $F(1,10)=8.66$ ,  $p < .05$ ] but no effect of the body restriction conditions ( $p > .05$ ). The significant interaction of group x tilt angle [ $F(1,10)=9.82$ ,  $p < .05$ ] indicated that the interval of uncertainty was greater for the swimmers than the controls for the 90 deg body tilt whatever the body restriction condition ( $p < .05$ ). By regarding the individual settings under 90 deg body tilt condition (Table 1), it is shown that contrary to the controls who systematically exhibited an A-effect some swimmers exhibited

an A-effect and others an E-effect (one in the strapped condition and three in the body-cast condition).

<insert Fig 2>

To further understand this last result, we calculated for each subject (swimmers and controls), the difference between the mean rod setting errors measured in the two body restriction conditions (body-cast errors minus strapped errors). Conventionally, a positive difference indicated that the body-cast induced errors in the direction of an A-effect, whereas a negative difference indicated that the body-cast induced errors in the direction of an E-effect (smaller A-effect or greater E-effect). The ANOVA (2 groups (experts vs. controls) x 2 tilt angles (45 and 90 deg) with repeated measures on the last factor, applied to the SVV differences, showed a significant main effect of group [ $F(1,10)=18.18$ ,  $p<.05$ ] but no effect of tilt angle and no interaction of the two factors ( $p>.05$ ). Whereas the body-cast induced errors in the direction of a greater A-effect for the controls, the swimmers exhibited errors in the direction of an E-effect. More precisely, compare to the strapped condition, the body-cast a smaller A-effect for 3 swimmers, a greater E-effect for 1 swimmers and an E-effect instead of an A-effect for 2 swimmers accounting for a negative difference for the entire swimmers' group (Table 1). Consequently, rather than a greater uncertainty in perceiving the SVV, the increased standard deviation observed for the swimmers under the 90 deg body tilt can be understood as the reflect of a tendency to adjust the SVV in the direction of an E-effect whose magnitude differed between swimmers.

Inter group comparison for the relationship between the two SVV settings

To evaluate if the SVV settings under the body-cast condition are related to the SVV setting under the strapped condition, eight analyses of correlation (Bravais-Pearson test) were applied to the signed and unsigned errors for each condition of body tilt and for each group, separately (Table 3). For the control group, results revealed significant positive correlations

for each body tilt condition ( $p < .05$ ). Subjects who made high errors in the strapped condition also made high errors in the body-cast. Conversely, no correlation was found for the swimmer group whatever the body tilt condition ( $p > .05$ ).

< Insert table 3 >

## DISCUSSION

The goal of this experiment was to compare the SVV estimates between controls and swimmers by modifying tactile stimulation in order to study the processes underlying the perception of verticality. Under natural tactile stimulation (strapped condition), results showed an inaccuracy in perceiving the SVV whose increase with the increasing body tilt was smaller for the swimmers than for the controls. Regarding the direction of the errors, results also were quite different between the two groups. More precisely, in the strapped condition, the present experiment showed that the controls systematically produced the well-known A-effect whereas the swimmers exhibited either a smaller A-effect either an E-effect. By regarding the individual swimmers' vertical settings, it appeared that this inter-experts variability could be related to swimmers' ranking in competition. Indeed, results showed a large E-effect for the two best expert performers whereas the others produced a small directional bias in the direction of a small A-effect or E-effect (table 1). Interestingly, all swimmers were trained together by the same coach and had no specific experience in other sport practices. Thus, an extensive practice in synchronized-swimming seemed to decrease the magnitude of the A-effect. In addition, a high level of expertise seemed to induce an increased E-effect. A large E-effect is believed to reflect an increased contribution of the otolithic system [1,3]. In the light of Mittelstaedt's model [14] it may be speculated whether practicing synchronized-swimming decreases the influence of the idiotropic vector so that the otolith organs play a larger role in perceiving the visual vertical.

The sensory discordance created by the body cast between the disturbed tactile cues and the unchanged otolithic inputs impaired the precision of the SVV settings for the two groups but the magnitude of the errors was larger for the controls than for the swimmers. Moreover, this specific sensory stimulation induced a shift in opposite directions in the perception of the SVV for the two groups. Compared to the strapped condition, the controls exhibited a shift toward the direction of the body-axis, as previously shown in the literature [23] whereas the experts shifted the SVV in the direction of a body-axis repulsion. Interestingly, the performances in perceiving the vertical in the body-cast were related to those produced in the strapped condition only for the control group suggesting that the perception of the vertical is based on similar processes in the two body restriction conditions. For the swimmers, the absence of any relationship between the two body restriction conditions can be explained by the different level of swimmers' expertise and suggested the use of different processes. It has been proposed that specific training improves the functional characteristics of the different sensory systems (otoliths, somatosensory systems) and/or unconsciously develops perceptual strategies to pick up the relevant information still available [4,9]. According to these assumptions, one can argue that the sensory discordant situation created by the body-cast would induce a switch of the computational strategy reflecting a "re-weighting" of the reliable available gravity-based cues. Faced to the direction of the errors [1,3], one can argue that expertise requiring a sensory control of body orientation with respect to gravity under water may be associated to a process of sensory integration which gives more weight to the otolithic information.

To summarize the swimmers' perception of gravity direction for the specific horizontal position, it was observed a small magnitude in the errors for the entire group whatever the body restriction condition, on one hand, and a bias in the direction of an E-effect for the best swimmers performers under the body-cast condition, on the other hand. The synchronized-

swimming practice develops the ability to maintain two main body positions, the vertical and the horizontal [20], requiring a perfect alignment with respect to the gravity (either parallel or perpendicular). Hence, under the well-known 90 deg body orientation, the sensory feedback gained through extensive practice presumably allowed synchronized-swimmers to reduce the attraction of the body-axis whatever the available somaesthetic cues. Moreover, the relevance of otolithic inputs seemed to increase with an increasing level of skill.

Finally, this specific training failed to produce correct visual vertical judgments. In the two body restriction conditions, the decrease in the antigravity muscle tone may explain this results. It is well documented that the changes in muscular tension opposing the attraction of gravity play a role in spatial judgments [7,21,27]. This suggests that the absence of proprioceptive inputs in both the strapped and body-cast conditions probably disturbed the swimmers' representation of their body in space for performing the SVV estimates [5,26]. Such an explanation also could account for the swimmers' dubiousness regarding the direction of gravity for the specific horizontal position. Future research investigating the postural estimation of synchronized-swimming experts may prove valuable for further understanding the present results.

**Acknowledgements.** The authors are grateful to the Instrumentation and Technological Research Service of the Centre de Recherches du Service de Santé des Armées for the construction of the experimental device and the technical expertise and assistance.

**REFERENCES**

- [1] J. Bergenius, A. Tribukait and K. Brantberg, The subjective horizontal at different angles of roll-tilt in patients with unilateral vestibular impairment, *Brain Research Bulletin* 40 (1996), 385-390.
- [2] A. Berthoz and I. Viaud-Delmon, Multisensory integration in spatial orientation, *Current Opinion in Neurobiology* 9 (1999), 708-712.
- [3] A. Böhmer and F. Mast, Assessing otolith function by the subjective visual vertical, in: *Annals of the New York Academy of Sciences*, B. Cohen and J.M. Hess, ed., 871 (1999), pp.221-231.
- [4] L. Bringoux, L. Marin, V. Nougier, P.A. Barraud and C. Raphel, Effects of gymnastics expertise on the perception of body orientation in the pitch dimension, *Journal of vestibular Research* 10 (2000), 251-258.
- [5] A.M. Bronstein, The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease, in: *Annals of the New York Academy of Sciences*, B. Cohen and J.M. Hess, ed., 871 (1999), pp. 324-333.
- [6] J. Carriot, C. Charles, A.F. Hufenus, V. Nougier, C. Raphel, C. Cian, Effect of low stimulation on the perception of target elevation: role of spatial expertise, *Perception and Psychophysics* (in press)
- [7] V. Dietz, A. Gollhofer, M. Kleiber and M. Trippel, Regulation of bipedal stance: Dependence on “load” receptors, *Experimental Brain Research* 89 (1992), 229-231.
- [8] C. Fernandez and J.M. Goldberg, Physiology of peripheral neurons innervating otolith organs of the squirrel monkeys. I. Response to static tilts and to long-duration centrifugal force, *Journal of Neurophysiology* 39 (1976), 970-984.

- [9] E., Kioumourtzoglou, T. Kourtessis, M. Michalopoulou and V.E. Derri, Differences in several perceptual abilities between experts and novices in basketball, volleyball and water-polo, *Perceptual and Motor Skills* 86 (1998), 899-912.
- [10] J.R. Lackner, Spatial orientation in weightless environments, *Perception* 21 (1992), 803-812.
- [11] F. Lestienne and V.S. Gurfinkel, postural control in weightlessness : a dual process underlying adaptation to an unusual environment, *Trends in Neurosciences* 11 (1988), 359-363.
- [12] P.R. Loe, D.L. Tomko and G. Werner, The neural signal of angular head position in primary afferent vestibular nerve axons, *Journal of Physiology-London* 230 (1973), 29-50.
- [13] E. Miller, A. Fregly and A. Graybiel, Visual horizontal-perception in relation to otolith function, *American Journal of Psychology* 81 (1968), 488-496.
- [14] H. Mittelstaedt, A new solution to the problem of the subjective vertical, *Naturwissenschaften* 70 (1983), 272-281.
- [15] H. Mittelstaedt, The role of pitched-up orientation of the otoliths in two recent models of subjective vertical, *Biological Cybernetics* 61 (1989), 405-416.
- [16] L.M. Nashner, A model describing vestibular detection of body sway motion, *Acta Otolaryngologica* 72 (1971), 429-436.
- [17] J.G. Nelson, Effect of water immersion and body position upon position of gravitational vertical, *Aerospace Medicine* 39 (1968), 806-811.
- [18] H. Nyborg, Tactile stimulation and perception of the vertical. I. Effect of diffuse vs. specific tactile stimulation, *Scandinavia Journal of Psychology* 12 (1971), 1-13.
- [19] H. Schöne, On the role of gravity in human spatial orientation, *Aerospace Medicine* 35 (1964), 764-772.

- [20] J.L. Starkes, L. Gabriele and L. Young, Performance of the vertical position in synchronized swimming as a function of skill, proprioceptive and visual feedback, *Perceptual and Motor Skills* 69 (1989), 225-226.
- [21] N. Teasdale, V. Nougier, P.A. Barraud, C. Bourdin, B. debu, D. Poquin and C. raphel, Contribution of ankle, knee, and hip joints to the perception threshold for support surface rotation, *Perception and Psychophysics* 61 (1999), 615-624.
- [22] A. Tribukait, J. Bergenius and K. Brantberg, The subjective visual horizontal for different body tilts in the roll plane: characterization of normal subjects, *Brain Research Bulletin* 40 (1995), 375-383.
- [23] M. Trousselard, C. Cian, V. Nougier, S. Pla and C. Raphel, Contribution of somaesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical, *Perception and Psychophysics* 65/8 (2003), 1179-1187;
- [24] M. Trousselard, P.A. Barraud, V. Nougier, C. Raphel and C. Cian, Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity, *Cognitive Brain Research* 20 (2004), 355-362.
- [25] H.A. Udo de Haes, Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt, *Perception and Psychophysics* 8 (1970), 137-142.
- [26] A.D. Van Beuzekom and J.A.M. Van Gisbergen, Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates, *Journal of Neurophysiology* 84 (2000), 11-27.
- [27] A.D. Van Beuzekom and J.A.M. Van Gisbergen, The subjective vertical and the sense of self orientation during active body tilt, *Vision Research* 41 (2001), 3229-3242.
- [28] N.J. Wade, Effect of forward head inclination on visual orientation during lateral body tilt, *Journal of Experimental Psychology* 96 (1972), 203-205.

[29] H.A. Witkin and S.E. Asch, Studies in space orientation: III. Perception of the upright in the absence of a visual field, *Journal of Experimental Psychology*, 38 (1948), 603-614.

[30] L.R. Young, Perception of the body in space: mechanisms. In: *Handbook of Physiology: The nervous System*, vol 3, I Smith, ed., Academic Press, New-York, 1984, pp. 1023-1066.

Table 1: Mean (unsigned and signed) errors and standard deviation for the strapped and body-cast conditions for each subjects of the swimmer (S) and control (C) groups as a function of body tilt. Signed errors differences were also shown for 45 and 90 deg of body tilt.

		Strapped condition		Body-cast condition		MSE body-cast - MSE strapped
	Orientation	M	SD	M	SD	
S 1	0 MUE/MSE	2.83/2.83	.76/.76	5.96/5.96	2.43/2.43	
	45 MUE/MSE	6.56/2.2	3.87/7.8	6.93/-1.35	3.57/8.26	-3.55
	90 MUE/MSE	11.87/6.03	3.97/11.8	15.83/-15.83	10.79/10.79	-21.86
S 2	0 MUE/MSE	3.23/3.23	.84/.84	2.37/1.38	1.25/2.67	
	45 MUE/MSE	7.39/7.39	2.28/2.28	7.12/7.08	5.22/5.27	-.31
	90 MUE/MSE	8.81/4.29	6.04/10.38	7.88/2.46	5.31/9.76	-1.83
S 3	0 MUE/MSE	0.81/0.75	0.63/0.72	7.09/7.09	0.5/0.5	
	45 MUE/MSE	2.97/2.24	3.07/3.74	17.76/-17.76	6.98/6.98	-20
	90 MUE/MSE	4.73/-4.27	5.2/5.66	18.01/-11.91	7.48/9.31	-7.64
S 4	0 MUE/MSE	2.27/-1.43	1.67/2.73	2.01/-1.22	1.07/2.23	
	45 MUE/MSE	6.28/-5.38	2.6/4.4	4.76/-4.76	1.23/1.23	.62
	90 MUE/MSE	8.45/7.45	7.09/8.32	8.42/4.03	3.85/9.12	-3.42
S 5	0 MUE/MSE	3.92/3.92	.45/.45	2.96/2.09	.89/1.02	
	45 MUE/MSE	7.81/-4.36	4.9/8.62	6.23/-3.85	2.19/5.8	.5
	90 MUE/MSE	5.57/2.82	3.67/6.51	13.5/-3	12.57/19.4	-3.12
S 6	0 MUE/MSE	.94/.71	1.34/1.53	1.82/1.51	1.3/1.79	
	45 MUE/MSE	5.86/5.86	3.39/3.39	4.21/2.78	4.54/5.7	-3.08
	90 MUE/MSE	9.3/5.13	4.46/9.6	7.21/.26	4.24/8.95	-4.87

		Strapped condition		Body-cast condition		MSE body-cast – MSE strapped
	Orientation	M	SD	M	SD	
C 1	0 MUE/MSE	3.77/-3.77	1.12/1.12	4.35/-4.35	1.68/1.68	5.89
	45 MUE/MSE	7.87/1.37	3.71/9.27	9.37/7.27	2.83/7.07	
	90 MUE/MSE	11.1/9.78	3.69/6.84	20.08/20.08	6.01/6.01	
C 2	0 MUE/MSE	.78/-1.15	.54/1.09	.46/.46	.18/.18	3.34
	45 MUE/MSE	2.71/.79	1.58/3.25	6.6/4.13	4.55/7.18	
	90 MUE/MSE	11.09/11.09	6.89/6.89	14.28/14.28	6.88/6.88	
C 3	0 MUE/MSE	2.03/2.03	.36/.36	1.96/1.96	1.36/1.36	3.83
	45 MUE/MSE	9.43/9.43	1.86/1.86	13.26/13.26	2.38/2.38	
	90 MUE/MSE	15.33/15.33	6.23/6.23	23.05/23.05	4.89/4.89	
C 4	0 MUE/MSE	1.15/-0.2	.83/1.64	.74/.74	1.03/1.03	-0.21
	45 MUE/MSE	7.52/7.52	3.48/3.48	7.32/7.32	3.62/3.62	
	90 MUE/MSE	13.13/13.13	6.03/6.03	18.21/18.21	6.7/6.7	
C 5	0 MUE/MSE	2.67/-2.67	.37/.37	1.85/-1.85	.56/.56	4
	45 MUE/MSE	3.8/2.97	1.6/3.05	6.96/6.96	1.83/1.83	
	90 MUE/MSE	14.41/14.41	6.38/6.38	25.11/25.11	6.15/6.15	
C 6	0 MUE/MSE	.29/-0.29	.2/.2	1.08/-1.08	.92/.92	1.06
	45 MUE/MSE	3.11/-5.9	2.5/4.18	3.53/.47	1.3/4.04	
	90 MUE/MSE	7.68/7.68	7.16/7.16	14.66/14.66	8.41/8.41	

Table 2: Algebraic mean errors and standard deviation for the strapped and body-cast conditions for each group (swimmer and control) for the upright body position

	Strapped	Body-cast
Swimmers	1.72 ( $\pm 2.1$ )	.91 ( $\pm 2.7$ )
Controls	-.81 ( $\pm 2$ )	-.93 ( $\pm 2.13$ )

Table 3: Correlation (Bravais Pearson) between the strapped SVV and the body-cast SVV for the two groups (swimmer and control) on MUE (mean unsigned errors) and MSE (mean signed errors) as a function of body tilt

	MUE	MSE
Experts 45 deg	-.67 (p=.06)	.41 (p=.41)
Experts 90 deg	-.32 (p=.32)	.39 (p=.42)
Controls 45 deg	.82 (p=.03)	.75 (p=.03)
Controls 90 deg	.81 (p=.04)	.79 (p=.02)

## FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Unsigned mean rod setting errors in degrees ( $\pm$  standard errors) for the strapped (solid line) and body-cast (dashed line) conditions as a function of roll tilts (deg) for the swimmers (triangle) and the controls (square), respectively.

Figure 2. Signed mean rod setting errors in degrees ( $\pm$  standard errors) for the strapped (solid line) and body-cast (dashed line) conditions as a function of roll tilts (deg) for the swimmers (triangle) and the controls (square), respectively. Conventionally, an A-effect was indicated by positive errors and an E-effect by negative errors.

Figure 1

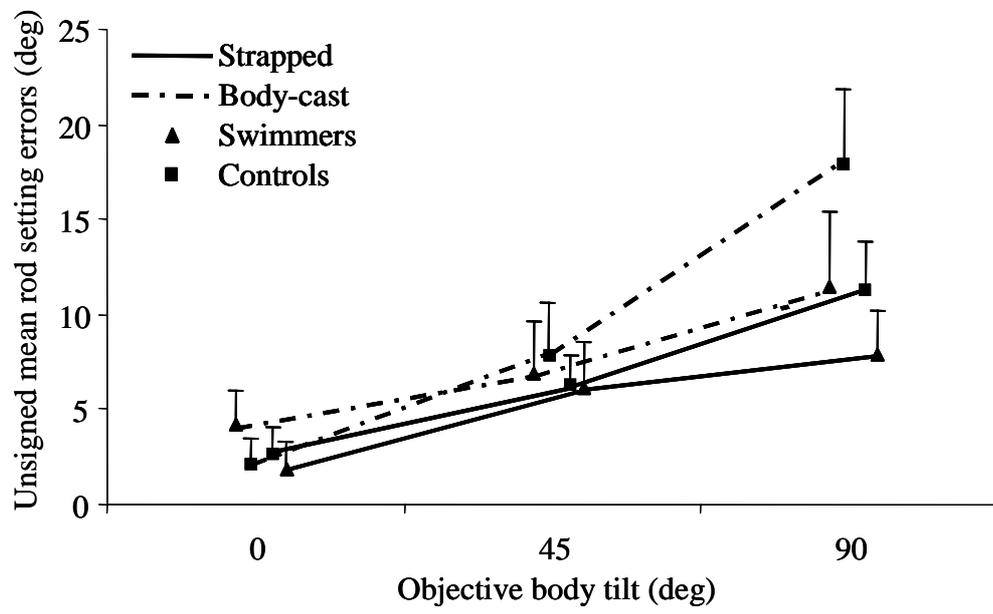
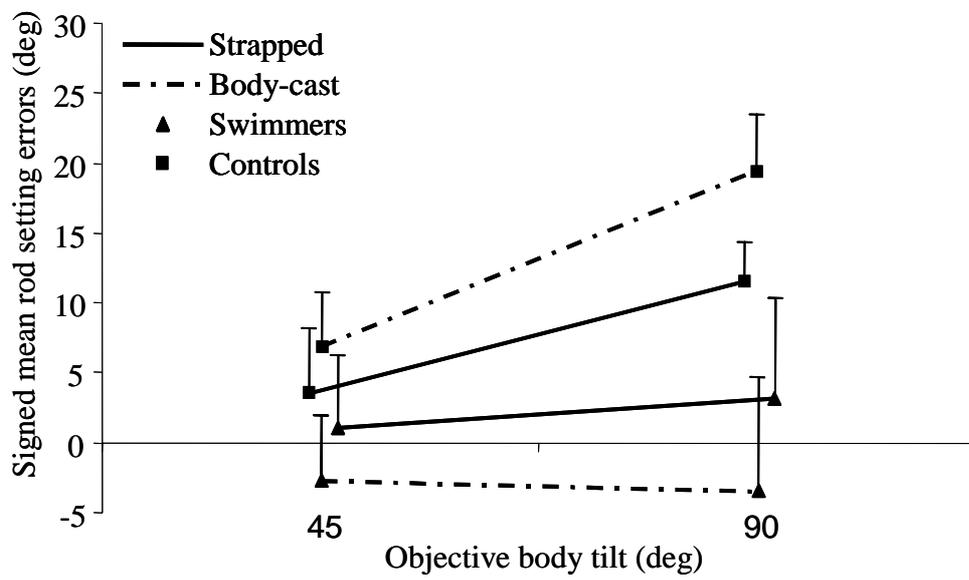


Figure 2



**Annexe 3: Contribution of somaesthetic cues to the perception of body orientation and  
subjective visual vertical**

Trousselard<sup>1</sup>, M., Cian<sup>1</sup>, C., Nougier<sup>2</sup>, V., Pla<sup>1</sup>, S., & Raphel<sup>1</sup>, C.

1. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.
2. Laboratoire Sport et Performance Motrice, Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France.

Running title : Use of somaesthetic cues in the visual vertical

Address correspondence to : Marion Trousselard, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.

E-mail : mtrousselard@crssa.net

## ABSTRACT

Without relevant visual cues, the subjective visual vertical (SVV) is biased in roll tilted subjects toward the body axis (Aubert or A-effect). This study focused on the role of the somatosensory system with respect to the SVV and on whether somaesthetic cues act through the estimated body tilt. The body-cast technology was used to obtain a diffuse tactile stimulation. An increased A-effect was expected because of a greater underestimation of the body position in the body-cast. Sixteen subjects placed in a tilt-chair were rolled sideways from 0 to 105 deg. They were asked to verbally indicate their subjective body position, and then to adjust a luminous line to the vertical under a strapped and a body-cast conditions. Results showed a greater A-effect ( $p < .001$ ) but an overestimation of the body orientation ( $p < .01$ ) in the body-cast condition for the higher tilt values (beyond 60 deg). There was no correlation between the two estimations. However, the body-cast condition produced the same response shift in the same direction for SVV and body estimations. Since the otolith organs produced the same gravity response in both conditions, errors were due to a change in somaesthetic cues. These results suggested that available somaesthetic cues are used to provide a representation of body-in-space which serves as a basis for the self-estimates and the subjective visual earth centric task.

In an otherwise dark environment, a person in an upright position can align the orientation of a visual line with the direction of gravity (Subjective Visual Vertical, SVV) very accurately (Witkin & Asch, 1948). However, two types of systematic deviations between the perceived and gravitational vertical can be observed when tilted sideways. For moderate tilts (smaller than 60 deg), the final setting of the visual line deviates from the true vertical contralaterally to the body tilt (Müller or E-effect). For greater tilts, the SVV deviates from the true vertical in the direction of the body tilt (Aubert or A-effect). The dissimilarities observed between Aubert and Müller effects are usually explained by a difference in the perceived body tilt. It is often argued that small angles of body tilt are associated with an overestimation of one's own body position - E-effect - and large angles of body tilt are associated with an underestimation - A-effect - (Day & Wade, 1969; Howard & Templeton, 1966; Parker, Poston & Gullledge, 1983). Thereby, it is assumed that the SVV and the perception of body position are based on the same reference for the physical vertical (Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000). Regarding the estimation of body tilt, results are quite inconsistent. Higashiyama and Koga (1998) recorded some fairly accurate estimates up to a 45 deg roll tilt. At higher roll tilts, the values were overestimated. On the other hand, Van Beuzekom and Van Gisbergen (2000) obtained verbal underestimations of the body roll tilt at angles comprised between 0 and 180 deg. For tilt angles exceeding 60 deg, they also observed a correlation between errors made in body tilt estimates and errors produced in the subjective vertical task. Conversely, Mast and Jarchow (1996) recorded the subjective visual horizontal when subjects have the feeling that they are lying horizontally on the side. They found a paradoxical phenomenon. While the subjects felt perfectly horizontal, they reported that the luminous line parallel to their spinal axis did not appear horizontal.

The A-effect is considered to be a consequence of the changes in the vestibular (namely the otolith) and somatosensory inputs secondary to a body tilt in the dark (Bronstein, 1999). It has

been shown that the ability to position a luminous bar on the gravitational vertical in an otherwise darkened room varies proportionally to the shear force in the utricle (Schöne & Wade, 1971). Therefore, the SVV is shown to depend in part on the otolith function (Schöne, 1964) and the decrease in precision (Aubert-effect) is related to the decrease in utricle sensitivity as the body tilt increases (Mittelstaedt, 1983; Schöne, 1975). On the other hand, when a subject is tilted, the somatosensory information from skin receptors also changes. Because this information reaches conscious perception, it has been persistently argued that it is also used as an important reference for the control and perception of posture. This sensory system acts through the muscular and articular endocaptors, the cutaneous exocaptors and by interoception, that is afferent signals from the visceral organs (Mittelstaedt, 1992, 1997). However, the weighting of the sensory systems implied in spatial orientation remains unclear. It may be assumed that the somatosensory system is likely to play an increasing role in the determination of body orientation with gradually greater body tilts (Schöne, 1975), while the otolith organs become less sensitive.

Concerning the issue of somaesthetic contribution, the difficulties involved in investigating the somatosensory system should be stressed since any experimental option will have its downsides. In research carried out under immersion, the proprioceptive, tactile and interoceptive inputs are artificially disturbed. Indeed, gravity loads on the joints are reduced and pressure is equalized over the whole body. According to certain data, SVV adjustment errors become greater under immersion vs. normal conditions at tilt values higher than 40 deg (Schöne, 1964; Wade, 1973). Other research only identified minor effects (Jarchow & Mast, 1999; Lechner-Steinleitner & Schöne, 1980). Where body tilt estimations are concerned, tilted divers could not correctly assess their body position (Brown, 1961; Nelson, 1968). Methodological problems typical of such experiments - namely equipment-related respiratory difficulties, differences in the floatability of various body parts - may account for the lack of

consensus. Also, in experiments conducted under microgravity, the gravity force, which interacts with the vestibular and somaesthetic systems, is cancelled. Moreover, in the absence of visual cues, the subject is left without spatial reference, and the vertical reference is transferred to the body axis (Raphan & Sturm, 1992). One can easily understand how difficult it would be to conduct experiments aimed at identifying the somaesthetic phenomena involved in spatial orientation. Case studies on subjects with no proprioception are scarce, and they are often biased: aetiology is variable, lesions are rarely "pure" thus making it difficult to interpret and draw generalisations from the results. Several studies showed that patients with no somatosensory function below the neck (Yardley, 1990) and patients with hemisensory loss lying on their anaesthetized side (Anastasopoulos, Bronstein, Halswander, Fetter, & Dichgans, 1999) did not exhibit the expected A-effect when tilted in the way that normally induced an A-effect. They indicate that this particular tilt mediated effect seems to be of somatosensory origin (Bronstein, 1999). In other studies, diffuse tactile stimulations were produced using a padded structure in order to modify tactile orientation information over the whole body (Nemire & Cohen, 1993; Nyborg, 1971). These studies showed that the new somaesthetic pattern reduces accuracy in exocentered and egocentered spatial orientation tasks. More recently, Bringoux, Nougier, Barraud, Marin and Raphel (in press), using a body-cast technology to create a more diffuse and isotropic pattern of pressure stimulation, found a body underestimation increase when the body is tilted in the pitch dimension. Thus, there is convincing experimental evidence that the somatosensory system play an important role in spatial orientation.

The aim of this experiment was to show whether the visual vertical is directly determined by the felt orientation of the body. To determine how estimates of body tilt can account for the VVS, we evaluated the verbal estimates of body tilt and the subjective visual vertical settings while the somatosensory cues were attenuated by means of a body-cast. Regarding to the

results observed by Bringoux et al. (in press), our main hypothesis postulated a greater underestimation of body position for larger roll tilts when the relevant somatosensory inputs were disturbed by the body-cast. Consequently, it was expected an increased A-effect .

## **METHOD**

### **Subjects**

Sixteen naive subjects all volunteers (five females and eleven males; mean age, 28) took part in the experiment. All subjects had normal or corrected-to-normal vision and were free of any apparent vestibular or somaesthetic abnormalities. In conformity with the Helsinki Convention, which controls and regulates human experimentation, informed consent was obtained from all subjects.

### **Apparatus**

The subjects were placed in a chair on an apparatus capable of rotating to any angle in the frontal plane with a  $3 \text{ deg.s}^{-1}$  constant velocity and a starting acceleration and a final deceleration of  $0.01 \text{ deg.s}^{-2}$  (figure 1). The pivot on which the body rotated was approximately at midpoint between the eyes. The subjects were restrained in the chair with their head aligned with the body by means of straps (control condition) or the body-cast. In the strapped condition, the subjects were immobilized by means of five large straps fixed at the level of the breast, abdomen, hips, knees and ankles. The subjects' head was held by an helmet. A stiff side support surface provided ample cutaneous input. In the body-cast condition, the subjects were completely immobilized by means of four plastic envelopes filled with micro-marbles and connected to a depressurization device. The surface of the plastic envelopes was very thin in order to ensure the closest possible contact with the subjects' body. The first envelope partly covered the subjects' trunk and shoulders. The second envelope surrounded the hips. The third envelope specifically immobilized the head except for the face. The last one was wrapped around the knees and the feet. In roll tilt, the

homogenization of pressure on the gluteal side, head and support surface - for any body orientation - reduces the asymmetry of deep pressure.

The subjects faced a monitored 32-cm long and 1.5-cm wide luminous rod secured to the platform at a 55-cm distance. The rod was a linear array of equally spaced LEDs covered by a translucent plastic sheet, the luminance of the target was  $0.3 \text{ cd.m}^{-2}$  (Spectrascan 650). The adjustable line was rotated on the subjects' frontal plane approximately on the midpoint of the inter-ocular axis at a velocity of  $5 \text{ deg.s}^{-1}$ , by means of a joystick held in the subject's hands lying on their thighs. The platform position and the settings of the luminous rod were controlled and recorded at a 0.01 deg accuracy using a digital position encoder.

<Insert Figure 1>

### **Procedure**

Subjects placed in an otherwise dark room were instructed to keep their eyes closed at all times except during rod adjustment. In a given trial, the chair was rotated and was stopped at the preset position. After a delay of 30 seconds to eliminate possible transitory effects due to the postrotary deflection of the cupula (Howard, 1986), the subject was required verbally to estimate the body tilt in degrees. After the estimation of body tilt, he/she was asked to open the eyes (binocular vision) and required to adjust the luminous line to the apparent gravitational vertical from a randomly starting position at 20 deg clockwise (cw) or counterclockwise (ccw) from the true vertical. The subject pushed the button of the joystick when the adjustment was completed. Then the rod was switched off, the subject was told to close his/her eyes and the chair was rotated to the next preset position.

The strapped and the body-cast conditions were the object of two separate sessions of approximately 45 min each. The order of sessions was counterbalanced over participants. Each session included thirty trials, fifteen angles of roll tilt repeated twice. The tilts of the chair were 0,  $\pm 15$ ,  $\pm 30$ ,  $\pm 45$ ,  $\pm 60$ ,  $\pm 75$ ,  $\pm 90$  and  $\pm 105$  deg. The sequence of trials was

randomly determined. The trials alternated left and right body tilts with respect to the gravitational vertical to maintain the adaptation of the upright body to gravity (Higashiyama & Koga, 1998). Another condition was that the subjects would never be placed in an upside down position when they were being moved between trials. Before each session, subjects were showed a circle on which were drawn the 360 deg by steps of 15 deg, they were told to imagine their head to be at the center of the circle and their body displaced at different angles of this scale. Subjects knew that the tilt values used are limited to 0, 15 and its multiples, left and right. They received no feedback about their performances.

Data analyses were carried out on the angular difference expressed in degrees between the body or rod response and the position of the standard (physical tilt and upright respectively). For the body upright condition, the subjective vertical and body orientation errors were calculated using the algebraic mean settings. For the body tilt condition, rod adjustment errors were arbitrarily considered to be positive if they were in the direction of the body tilt (A-effect) and negative if they were in the opposite direction (E-effect). Body estimation errors were considered to be positive if the response was between the standard and 180 deg (overestimation), and negative if the response was between the physical body tilt and the upright (underestimation).

Asymmetries described in the literature regarding the SVV assessment (Bauermeister, 1978) and the body tilt estimation (Pearson & Hauty, 1959) are uncommon and little is known about them. 2 side tilts (left vs. right)  $\times$  7 tilt orientations analyses of variance (ANOVA) with repeated measures on both factors were applied to the rod adjustment and to the body estimation errors. As results showed no difference between the right and the left tilts ( $p > .05$ ), errors for left and right tilts were pooled and the algebraic mean settings of the four trials was calculated as the measure of the effect.

## RESULTS

### Preliminary experiment

In order to investigate the alteration of gravity-based tactile stimulation that create the body-cast, we restrained two subjects (1 male, 1.78m, 72 kg; 1 female, 1.64m, 56 kg) on the movable platform in the two strapped and body-cast conditions. Subjects were tilted at roll angles ranging from 0 to 105 deg by steps of 15 deg, only right tilts were tested. Pressure variations were recorded at 6 symmetrical parts on the left and right sides of the body by means of Force Sensing Resistance (FSR). The variation of resistance as a function of force gives an estimation of the variation of pressure generated at the level of the captor, with the output resistance increasing as the force decreases. The six FSR locations were distributed as follow: one on each shoulder at the level of the deltoid proximal insertion, one on each elbow (epicondyl), one on each ischiatic tuberosity.

< insert Figure 2 >

As illustrated in figure 2, results obtained from the two subjects did not differ. This observation showed that the different morphological characteristics of the subjects do not interact with the distribution and evolution of pressure cues with respect to body orientation. The variations of pressure indirectly measured by the FSR at the six locations were different between the two conditions of body restriction. We first regarded the pressure obtained on the right side for the different right tilts. Concerning the shoulder and the elbow locations, results showed in the strapped condition that the pressure values increased progressively from the vertical to the 90 tilt value. Conversely, in the body-cast condition, the pressure values for these two locations still remained nearly constant when the body roll tilted increased. However, under the ischiatic tuberosity, pressure values decreased in both conditions. A take off probably occurred for larger tilts, leading progressively to no contact with the FSR. For each restrained condition, we compared too the difference of pressure indirectly measured by

the FSR between right and left side. In the strapped condition, results showed a greater pressure difference between the two FSR placed at the symmetrical location which increased with the roll tilt until 90 deg whereas in the body-cast pressure difference kept smaller and nearly stable.

Thus, in the strapped condition, roll tilts induced a consistent modification in the repartition of pressure exerted on the body by the support surface. The extent of this modification depended on the importance of the tilt value. The pressure, generated by the antigravity reaction forces, increased on the contact zone with the increased tilt and the pressure distribution became more asymmetrical when the tilt increased. In the body-cast condition, however, the changing pressure pattern generated during body tilt was nearly invariant, whatever the body tilt. Consequently, compared to the strapped condition, it can be stated that gravity-based somesthetic cues were altered in the body-cast.

### **Subjective Visual Vertical**

Preliminary data analyses were applied to the mean rod settings with the chair in upright position to detect the body restriction effect on SVV in the upright orientation. A one way ANOVA showed that mean adjustment errors failed to differ between both conditions [ $F(1,15)=.72, p>.05$ ]. They also failed to differ significantly from zero ( $p>.05$ ). As indicated in the literature, we found that a strapped subject sitting in the vertical position in the dark can adjust the rod to the vertical with great accuracy. Furthermore, the body-cast did not modify the SVV when the subject was upright.

A 7 tilt orientations  $\times$  2 body restriction conditions (strapped and body-cast) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the adjustment errors. Results revealed a significant effect of tilt orientation [ $F(6,15)=56.62, p<.001$ ], of body restriction condition [ $F(1,15)=31.38, p<.001$ ], and a significant interaction of these factors [ $F(6,15)=5, p<.001$ ]. Thus, the direction of errors depended on the tilt, with an A-effect at high tilt values. In the

body-cast condition, the SVV settings deviated more in the direction of body tilt than they did in the strapped condition (figure 3). A post-hoc analysis (Newmans-Keuls,  $p < .05$ ) showed that the difference between the two conditions was significant for the greater angle tilts only (60, 75, 90 and 105 deg).

< Insert Figure 3 >

### **Perceived body orientation**

A one way ANOVA applied to the mean body estimation with the upright chair showed no significant effect of body restriction [ $F(1,15)=1.69$ ,  $p > .05$ ]. Moreover estimation errors failed to differ significantly from zero ( $p > .05$ ). As reported in the literature, we found that a strapped subject sitting in the vertical position in the dark can establish that he/she is in the vertical position. Furthermore, the body-cast did not modify this estimation of the vertical position.

A 7 tilt orientations  $\times$  2 body restriction conditions (strapped and body-cast) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the body estimation errors. Results showed a significant tilt orientation effect [ $F(6,15)=6.34$ ,  $p < .001$ ], no body restriction effect [ $F(1,15)=11.22$ ,  $p > .05$ ] but a significant interaction of these factors [ $F(6,15)=3.2$ ,  $p < .005$ ]. A post-hoc analysis (Newmans-Keuls,  $p < .05$ ) confirmed two different trends (figure 4). Compared to the strapped condition, the body tilt was underestimated with the body-cast at 45 deg, and it was overestimated for body tilts values of 75 deg and above.

<Insert Figure 4>

Moreover figure 4 suggested that there were small or no estimation errors in the control condition. Indeed, when a least squares line was fitted to the mean tilts estimations in this condition, the equation was  $y = 0.99x + 0.18$  (95 % confidence interval) suggesting a correct estimation of the body orientation for all tilts. Conversely in the body-cast, a shallow slope for small tilts and a steep slope for large tilts were observed. Thus, two linear functions fitted to the mean estimation were calculated for small (0 deg to 60 deg) and large (75 deg to 105 deg)

tilts separately. The mean line taken was  $y = 0.84x + 2.6$  for small tilts and  $y = 1.14x - 8.9$  for larger tilts, which confirm underestimation for small tilts and overestimation for large ones.

### **Comparison between the effects of body restriction on the two perceptive tasks**

A 2 tasks (SVV and perceived body orientation) x 8 tilt orientation angles x 2 body restriction (strapped and body-cast) ANOVA with repeated measures on the three factors was applied to the estimation errors. Results showed significant effects of task [ $F(1,15)=29.13$ ;  $p<.001$ ], body restriction condition [ $F(1,15)=9.49$ ;  $p<.01$ ] and tilt angle [ $F(7,15)=38.54$ ;  $p<.001$ ]. A post-hoc analysis (Newmans-Keuls,  $p<.05$ ) showed that, whatever the body restriction condition, SVV estimation errors were greater than the errors produced in assessing body orientation. Moreover the absence of an interaction of task x body restriction ( $p>.05$ ) suggested that the body-cast may have the same effect on the modification of SVV and body orientation estimations.

Another way of expressing this comparison is in terms of the “subjective angle” (SA) between the body orientation perception and the SVV for each body restriction condition. The SA was calculated as the mean of the differences for each subject between the body orientation errors minus the rod adjustment errors separately for each tilt. Figure X showed the difference between the subjective angle minus the objective angle (OA, calculated as the difference between the objective body tilt minus the gravitational gravity) for the strapped and the body-cast conditions. When a least squares line was fitted to the mean difference between SA and OA, the equation was  $y = 0.99x + 0.18$  (95 % confidence interval) in strapped condition and  $y = 0.99x + 0.18$  (95 % confidence interval) in the body-cast condition. As those mean differences were the same for each body restriction condition, those results suggested that the subjective angles between the SVV and the perceived body orientation did not change with the body-cast. Moreover, the slopes suggested that the SA were always smaller than the OA

whatever the body tilt. Thus, the body-cast condition produced the same response shift in the same direction for both SVV and body estimations.

### **Relationship between the SVV and the perceived body orientation**

To further evaluate the relation between SVV adjustments and the perceived position, an analysis of correlation between body orientation errors and rod adjustment errors was made for each tilt angle. This was done separately for each body restriction condition. The Spearman tests between SVV adjustments and the perceived position failed to reveal any significant correlation in each body restriction condition ( $-0.038$  ( $p>.6$ ) and  $0.12$  ( $p>.17$ ) for the strapped and body-cast conditions respectively). A  $8$  tilt orientations  $\times$   $2$  body restriction conditions (strapped and body-cast) ANCOVA with repeated measures on the two factors was applied to the SVV adjustments with body orientation estimations as covariant factor. Results showed that the effects of the tilt angle [ $F(7,98)=12.36$ ;  $p<.01$ ] and of the body restriction condition [ $F(1,14)=33.81$ ;  $p<.01$ ] remained significant. Thus, the body orientation estimation did not account for the VVS errors.

In order to investigate whether a link existed between the subjective angles in the strapped and in the body-cast conditions, an analysis of correlation was done separately for each body restriction condition and for each tilt angle. The Spearman tests between the SA showed a significant correlation in each body restriction condition ( $r>.48$ ;  $p<.03$  and  $r>.46$ ;  $p<.035$  for the strapped and body-cast conditions respectively).

### **DISCUSSION**

This study focused on the role of the body orientation estimation on the SVV. In order to point out the link between those two perceptual tasks, we assumed that the somatosensory cues, which gives information about gravity and then about the orientation of the body, could be used in the judgment of the SVV.

We first examined results in the control condition. Concerning the perceived body orientation, we found a general accuracy of the body tilt estimation which differs from the literature (overestimation, Higashiyama and Koga, 1998; underestimation, Van Beuzekom and Van Gisbergen, 2000). Some difference in the procedure could explain this inconsistency. Indeed, subjects were asked to estimate body tilt only with values of 15 and its multiples. This choice may have led to improve body-tilt estimates, in the sense that body tilt discrimination may be less accurate than estimation across the entire range. On the other hand, in the SVV judgment, data showed systematic positive errors (A-effect) which became greater for the larger tilt (above 45 deg). The absence of the E-effect for the smaller tilts was not surprising, several authors found an A-effect instead of an E-effect for those lateral tilts (Wade, 1972; Witkin & Asch, 1948). Thus, some subjects were resistant to the E-effect whereas the A-effect exists systematically (Sandström, 1954; Udo de Haes, 1970).

In the body cast condition, regarding body orientation perception, results showed a non-linear modification of the estimation of the position of the body in space. An underestimation of the body tilt was observed at angle values below 60 deg, whereas at values larger than 60 deg an overestimation of the body tilt was observed. Concerning the SVV in the body-cast condition, the A-effect was more important, specially for the greater tilts (above 60 deg). These first results suggest that the somatosensory inputs are required for both body tilt and SVV estimations.

The somaesthetic information available for the body-cast induced smaller asymmetries and pressure intensities. We suggested that a more diffuse and isotropic pattern of pressure stimulation would lead to a body underestimation increase whereas results showed an overestimation. However, in the body-cast, the antigravity muscle tone was also reduced. Dietz, Gollhofer, Kleiber and Trippel (1992) considered that the changes in muscular tension opposing to gravity attraction may play a role in perceiving a body tilt. Teasdale, Nougier,

Barraud, Bourdin, Debû, Poquin and Raphel (1999) have shown that accurate perception of body orientation was improved when proprioceptive information can be dynamically integrated. In line with this, Van Gisbergen and Van Beuzekom (2001) found an improvement of the sense of self-tilt when subjects were active - somatosensory inputs resulting from muscular effort in postural control were available - compared to a passive condition of body roll tilt. However, in the control situation of the present experiment, subjects were restrained so that they were not free to oscillate about a given joint, they were in some way completely immobilized as in the body-cast condition. Therefore, one can assume that the results obtained in the body-cast condition were caused by the changes in tactile mechanoreceptors stimulation distributed over the wide area of cutaneous tissue. Thus, as suggested by Hygashiyama and Koga (1998), the tactile mechanoreceptors provide the CNS with spatially and temporally coded information associated with changes in the distribution of pressure on skin that result from changes in body orientation.

Nevertheless our results do not provide us with a complete explanation for the larger systematic errors that took the form of an A-effect in the disturbed condition whereas the subjects tend to feel more tilted than they actually are. Conversely to our hypothesis, the body orientation estimation did not account for the VVS errors. Moreover, the absence of relationship between both tasks suggest separate mechanisms for the SVV and body estimation under body tilt. However, in the body-cast condition, the same response shift occurred in the same direction for both the SVV and the perceived body orientation. It may be assumed that the change in somatosensory pattern inputs has a similar impact on the cognitive processes involved in assessing the perceptual tasks. One explanation of the body-cast effect focuses on the process of integration of the available information. Van Gisbergen and Van Beuzekom (2001) proposed that otolith signal, combined with non vestibular gravity signals, like somatosensory cues, provides an almost veridical representation of body in space, that

serves as basis for the self estimates and is used in the SVV task. According to Mittelstaedt (1983), an internal representation of the body axis (Z axis) - i.e. a virtual line running from the feet to the head - would be used as a reference frame both for the perception of body orientation and the SVV separately. The A-effect might be the result of the subject's tendency to shift the SVV toward this longitudinal body axis (Z-axis), this so called idiotropic vector could be considered as an self-centered reference (Mittelstaedt, 1983). The Z-axis would not be defined with respect to a specific sensory system. Rather, it would be a sensory integration where the somaesthetic contribution grows with tilt. The body-cast condition is a particular environment in which somatosensory redundancy is limited - the patterns of pressure distribution and muscle tone are unusual whereas interoception does not change. Interoception might play a greater role in building the self-centered reference because of the interference produced by other somaesthetic afferents (Mittelstaedt, 1997). The use of a body-cast may result in modifying the spatial perception of one's own body through the weighting of sensory systems. As suggested by Von Holst (1950), the relative importance, or "weighting", of the information from the different receptors changes under a variety of conditions, including alterations of somatosensory cues. Moreover, Ito and Gresty (1997) suggested that the missing congruence between somatosensory cues raises the question that "spatial disorientation" per se may interfere with thinking processes involved in perceived body orientation and SVV. Based on the verbal reports of our subjects, there was indeed a subjective feeling of spatial disorientation in the body-cast.

In conclusion, it can be argued that the somatosensory inputs - they convey information about the body-support-surface interface - are required during body tilt to estimate the SVV and the body orientation. The relationship between the assessment of the spatial position of the body and the SVV kept unclear. The construction of an egocentric reference whereby somaesthetic information, specially for greater subject tilt values, could account for a link between those

two perceptual tasks. Further research on SVV and postural estimation with some spatial deficiencies such as the spatial neglect syndrome may prove valuable in better understanding the role of the egocentric reference in the orientation in space as well as the somaesthetic contribution to the self-centered reference.

## REFERENCES

- Anastasopoulos, D., Bronstein, A., Haslwanter, T., Fetter, M., & Dichgans, J. (1999). The role of somatosensory input for the perception of verticality. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **871**, 379-383.
- Bauermeister, M. (1978). Differences between right versus left lateral body tilt in its effect on the visual and tactual perception. *Psychological Research*, **40**, 183-187.
- Bringoux, L., Nougier, V., Barraud, P.A., Marin, L., & Raphel, C. (in press). Contribution of somaesthetic information to the perception of body orientation in the pitch dimension. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*.
- Bronstein, A.M. (1999). The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **871**, 324-333.
- Brown, J.L. (1961). Orientation to the vertical during water immersion. *Aerospace Medicine*, **32**, 209-217.
- Day, R.H., & Wade, N.J. (1969). Mechanisms involved in visual orientation constancy. *Psychological Bulletin*, **71**, 33-42.
- Dietz, V., Gollhofer, A., Kleiber, M., & Trippel, M. (1992). Regulation of bipedal stance : dependance on "load" receptors. *Experimental Brain Research*, **89**, 229-231.
- Higashiyama, A., & Koga, K. (1998). Apparent body tilt and postural aftereffect. *Perception & Psychophysics*, **60** (2), 331-347.

- Howard, I.P. (1986). The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In K.R. Booff, J. Thomas, & L. Kaufmann (Eds), *Handbook of Perception and Human Performance (Vol. 1, chapter 18, pp. 1-62)*. New-York : Willey.
- Howard, I.P., & Templeton, W.B. (1966). *Human spatial orientation*. New-York : Willey.
- Ito, Y, & Gresty, M.A. (1997). Subjective postural orientation and visual vertical during slow pitch tilt for the seated human subject. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **68**, 3-12.
- Jarchow, T., & Mast, F.W. (1999). The effect of water immersion on postural and visual orientation. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **70**, 879-886.
- Lechner-Steinleitner, S., & Schöne, H. (1980). The subjective vertical under "dry" and "wet" conditions at clockwise and counterclockwise changed positions and the effect of a parallel background field. *Psychological Research*, **41**, 305-317.
- Mast, F.W., & Jarchow, T. (1996). Perceived body position and the visual horizontal. *Brain Research Bulletin*, **40 (5-6)**, 393-397.
- Mittelstaedt, H. (1983). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, **70**, 272-281.
- Mittelstaedt, H. (1992). Somatic versus vestibular Gravity reception in man. In B. Cohen, D.L. Tomko & F. Guedry (Eds.), *Sensing and Controlling Motion, Vestibular and Sensorimotor Function* (pp. 124-139). Annals of the New York Academy of Sciences (Vol. 656).
- Mittelstaedt, H. (1997). Interaction of eye-, head-, and trunk-bound information in spatial perception and control. *Journal of Vestibular Research*, **7**, 283-302.
- Nelson, J.G. (1968). Effect of water immersion and body position upon position of gravitational vertical. *Aerospace Medicine*, **39**, 806-811.

- Nemire, K., & Cohen, M.M. (1993). Visual and somesthetic influences on postural orientation in the median plane. *Perception & Psychophysics*, **53** (1), 106-116.
- Nyborg, H. (1971). Tactile stimulation and perception of the vertical. I. Effect of diffuse vs. specific tactile stimulation. *Scandinavian Journal of Psychology*, **12**, 1-13.
- Parker, D.E., Poston, R.L., & Gullledge, W.L. (1983). Spatial orientation : Visual-vestibular-somatic interaction. *Perception & Psychophysics*, **33**, 139-146.
- Pearson R.G., & Hauty, G.T. (1959). Adaptive processes determining proprioceptive perception of verticality. *Journal of Experimental Psychology*, **57**, 367-371.
- Raphan, T., & Sturm, D. (1992). Modeling the spatiotemporal organization of velocity storage in the vestibuloocular reflex by optokinetic studies. *Journal of Neurophysiology*, **66**, 1410-1421.
- Sandström, C.I. (1954). A note on the Aubert phenomen. *Journal of Experimental Psychology*, **48**, 209-210.
- Schöne, H. (1964). On the role of gravity in human spatial orientation. *Aerospace Medicine*, **35**, 764-772.
- Schöne, H. (1975). The weight of the gravityorgan's signal in the control of perceptual and reflex type orientation at different body positions. *Forstritte der Zoologie*, **23**, 274-285.
- Schöne, H., & Wade, N. J. (1971). The influence of force magnitude on the perception of body position. *British Journal of Psychology*, **62**, 347-352.
- Teasdale, N., Nougier, V., Barraud, P.A., Bourdin, C., Debû, B., Poquin, D., & Raphel, C. (1999). Contribution of ankle, knee and hip joints to the perception threshold for support surface rotation. *Perception & Psychophysics*, **61**, 615-624.
- Udo de Haes, H.A. (1970). Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt. *Perception & Psychophysics*, **8**, 137-142.

- Van Beuzekom, A.D., & Van Gisbergen, J.A.M. (2000). Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates. *Journal of Neurophysiology*, **84**, 11-27.
- Van Beuzekom, A.D., & Van Gisbergen, J.A.M. (2001). The subjective vertical and the sense of self orientation during active body tilt. *Vision Research*, **41**, 3229-3242.
- Von Holst, E. (1950). Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **32**, 60-120.
- Wade, N.J. (1972). Effect of forward head inclination on visual orientation during lateral body tilt. *Journal of Experimental Psychology*, **96**, 203-205.
- Wade, N.J. (1973). The effect of water immersion on the perception of the visual vertical. *British Journal of Psychology*, **64**, 351-361.
- Witkin, H.A., & Asch, S.E. (1948). Studies in space orientation : III. Perception of the upright in the absence of a visual field. *Journal of Experimental Psychology*, **38**, 603-614.
- Yardley, L. (1990). Contribution of somatosensory information to perception of the visual vertical with body tilt and rotating visual field. *Perception & Psychophysics*, **48** (2), 131-134.

## FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Apparatus (A), immobilization in the strapped condition (B) and the body-cast-condition (C). The platform could produce any desired body roll tilt. A position and velocity interlocking system provided a  $1/200^{\text{th}}$  accuracy. The luminous rod tilted in the frontal plane, with a velocity interlocking system allowing for fast and accurate adjustments. The subject's hands and the joystick are not described in the figure.

Figure 2. Evolution of pressure - 1/resistance (kohm) - for the six captors located at six body places as a function of objective body tilt (deg) for the two restriction conditions (control striped plot; body-cast dark plot) and for the two subjects : one male (subject 1) and one female (subject 2).

Figure 3. Mean rod setting errors (deg) for the strapped (solid line) and the body-cast (dashed line) conditions as a function of roll tilts (deg). Errors bars indicate standard deviation. \*  $p < .05$  denotes a significant difference between conditions.

Figure 4. Mean estimation errors in the perceived body orientation (deg) for the strapped (solid line) and body-cast (dashed line) conditions as a function of roll tilts (deg). Errors bars indicate standard deviation. \*  $p < .05$  denotes a significant difference between conditions.

Figure 5. Apparent angles - mean of differences for each subject between the body orientation errors minus the rod adjustments errors - for the strapped (solid line) and body-cast (dashed line) conditions as a function of roll tilts (deg). Errors bars indicate standard deviation.

Figure 1

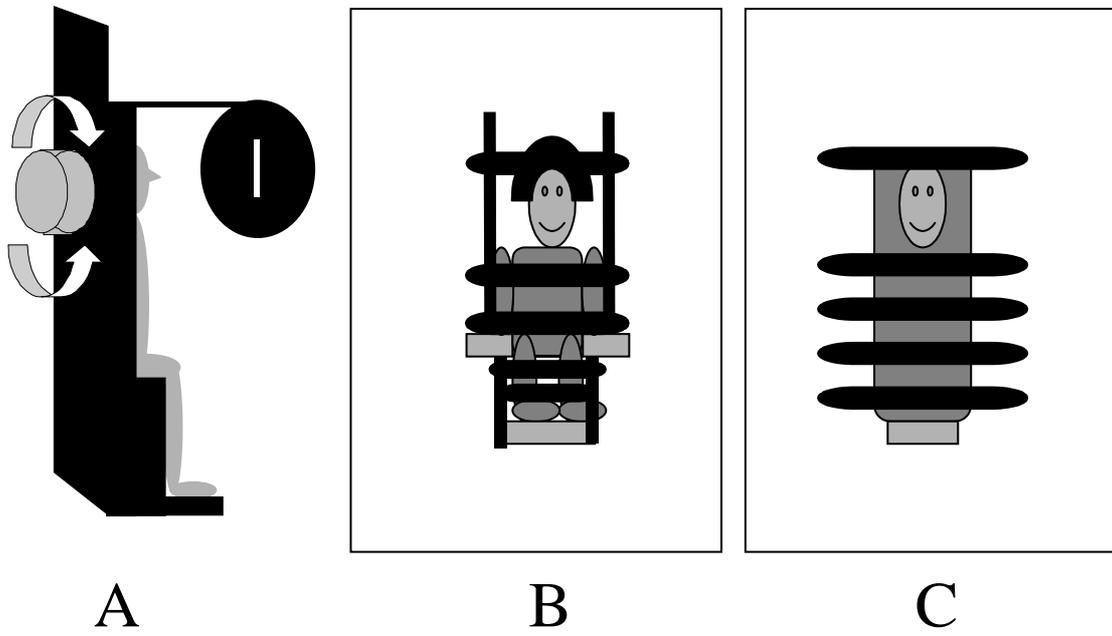
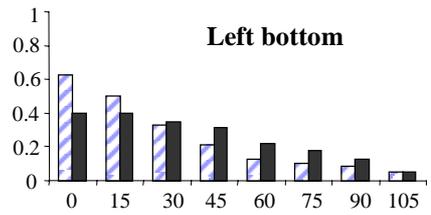
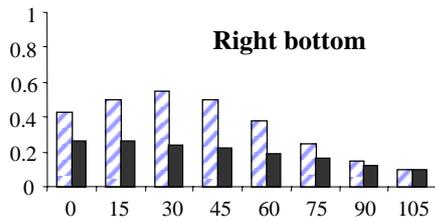
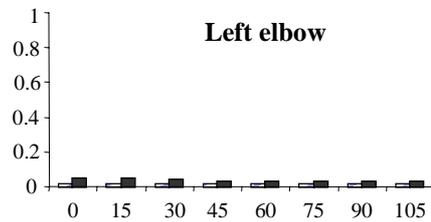
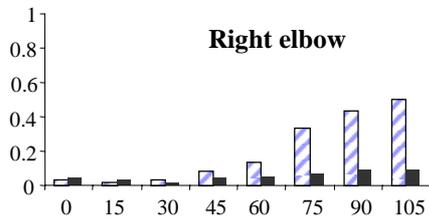
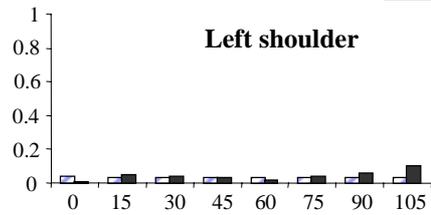
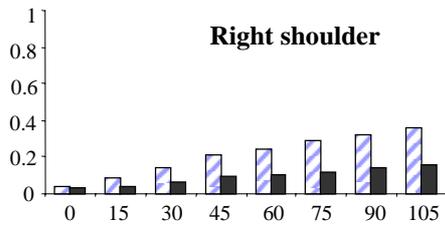


Figure 2

Subject 1

▨ strapped  
■ body-cast



Subject 2

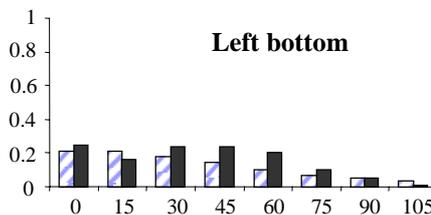
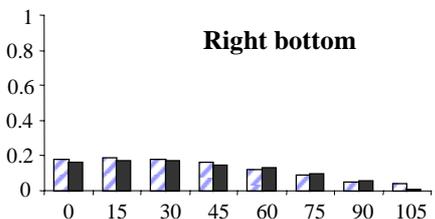
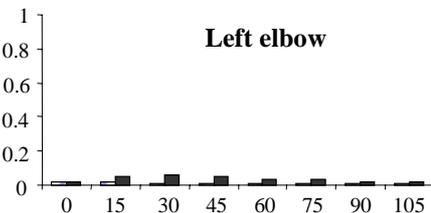
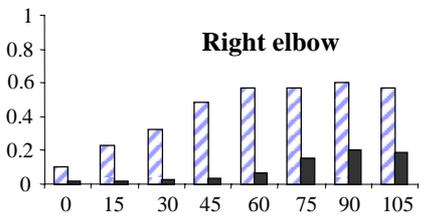
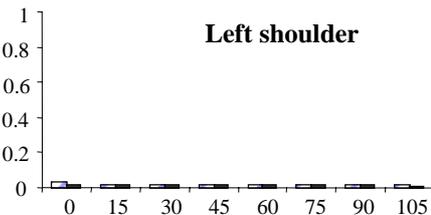
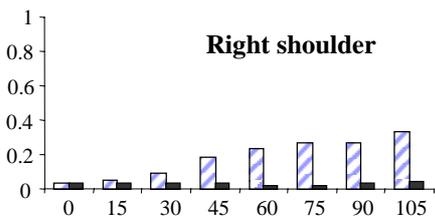


Figure 3

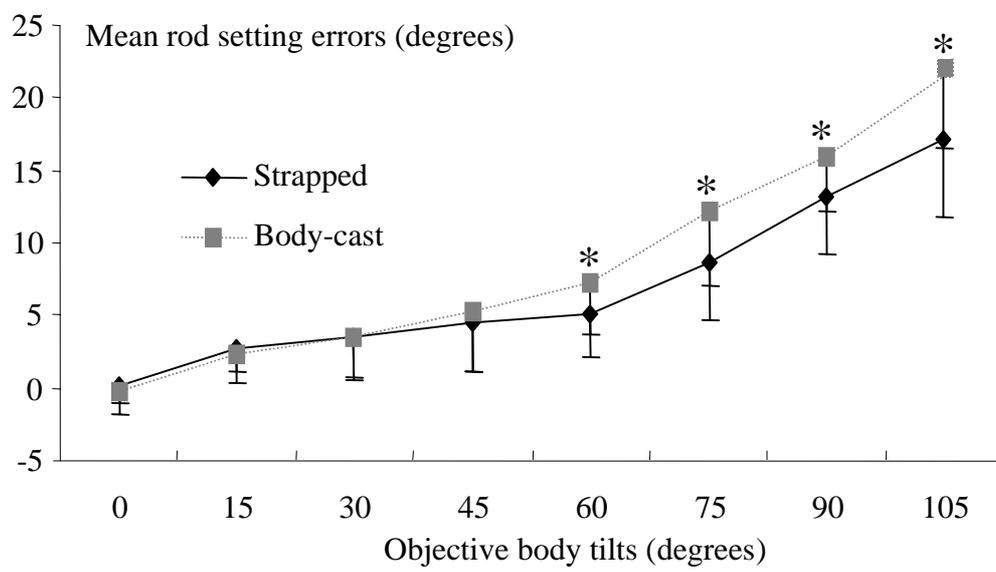


Figure 4

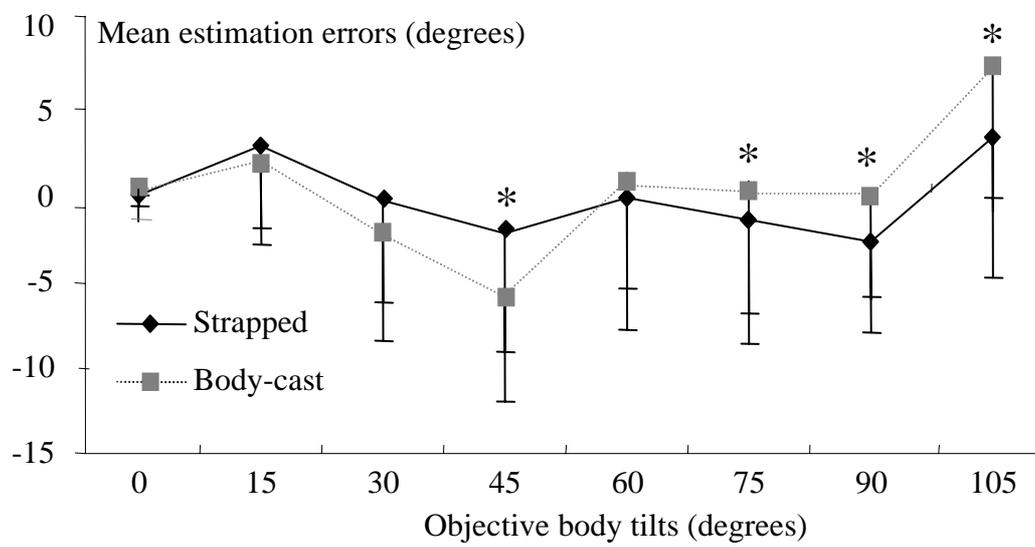
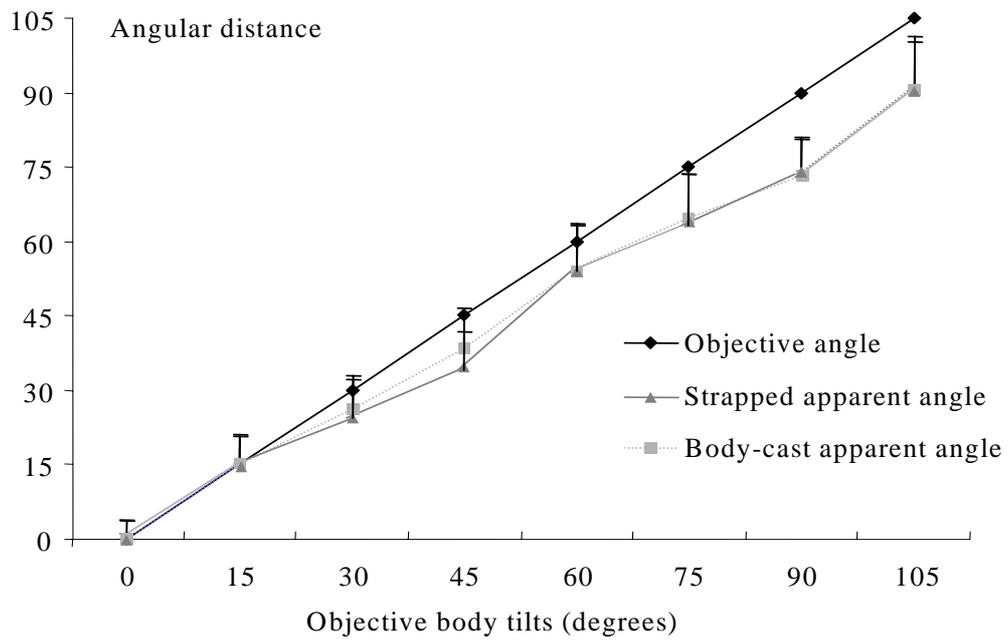


Figure 5



**Annexe 4: Role of egocentric and exocentric body information on the perceived  
verticality**

Trousselard<sup>1</sup>, M., Barraud<sup>1</sup>, P.A., Nougier<sup>2</sup>, V., Raphel<sup>1</sup>, C., & Cian<sup>1</sup>, C.

1. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.
2. Laboratoire Sport et Performance Motrice, Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France.

Address for correspondence to : Marion Trousselard, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France. Telephone 33.4.76.63.97.18. E-mail : [mtrousselard@crssa.net](mailto:mtrousselard@crssa.net)

**Abstract**

Three experiments examined the mechanisms underlying the misperception of the direction of gravity when subjects were roll tilted in darkness (Aubert effect). Results showed that an underestimated body orientation estimate appeared to be coherent with the felt body orientation when judging the direction of gravity. However, vertical judgments were determined by either (i) an intuitive automatized strategy based on an unconscious body-axis attraction related to subjects' confidence in their body orientation or (ii) a cognitive mechanism operating according to a calculation relative to the available body orientation information depending on the experimental procedure. In addition, a misperception of the egocentric co-ordinates could account for the vertical errors.

**Keywords:** Body orientation, egocentric and exocentric frames of reference, sensory systems, subjective visual vertical

Classically, two fundamental spatial frames of reference can be selected to define orientation in space: an egocentric (referred to the observer's body) and an allocentric (referred to environmental cues) frame of reference (Berthoz, 1991; Howard, 1982; Rock, 1990; Wade, 1992). Retina, head or torso form a hierarchical set of egocentric frames whereas the allocentric frame of reference can be divided into a gravitational frame defined by the direction of gravity pull (geocentric frame) and a pattern-centric frame relative to the visual contextual cues. The subjective visual vertical (SVV), defined as the orientation of an object with respect to gravity, realizes a semi-geocentric spatial task since it implies the triple integration of bodily, gravitational and visual cues (Mittelstaedt, 1983). In an otherwise dark environment, the orientation of objects in a geocentric frame of reference requires the observer to take into account information regarding the position of (i) the eye in head, (ii) the head on body and (iii) the body with respect to gravity (Howard, 1982; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000, 2001). Thus, a visual judgment of an object relative to geocentric information is derived from the egocentric signal and the perceived body position (Wade, 1992). A person in an upright position with the body-axis and the gravitational frame of reference aligned, can adjust the orientation of a visual line with the direction of gravity very accurately (Witkin & Asch, 1948). However, tilting the body in the darkness dissociates the gravitational and the egocentric frames of reference and two types of systematic deviations between the perceived and gravitational vertical can be observed. For moderate body tilts (smaller than 45 deg), the SVV is displaced in the direction opposite to the postural inclination (Müller or E-effect) whereas for greater body tilts, the SVV deviates from the true vertical in the direction of the postural inclination (Aubert or A-effect).

It has been proposed that errors in the SVV adjustments are due to a misperception of the position of the body axis, that is an overestimation of one's own body position for moderate tilts and an underestimation for greater tilts. Several explanatory factors leading to a

misperception of body position could account for these effects as the countertorsion of the retinal meridian provoked by the head tilt (Howard, 1982), the decrease of the utricle sensitivity with the increasing body tilt (Schöne, 1975; Schöne, & Wade, 1971;), and the changes in the distribution of pressures that result from changes in body orientation (Bronstein, 1999; Trousselard, Cian, Nougier, Pla, & Raphel, 2003; Trousselard, Nougier, Barraud, Raphel & Cian, 2004). However, there is a lot of controversies about the assumption that the SVV is directly determined by the sense of self tilt since results about the body position estimates are quite inconsistent. Some authors recorded fairly accurate body orientation estimates (Trousselard et al., 2003) whereas others obtained underestimations (Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000) or overestimations (Fujita, 1956; Higashiyama & Koga, 1998) of the body roll tilt. One of the problems with the studies of the perceived body position could be due to the experimental procedure as Higashiyama & Koga (1998) found that body tilt production produced more errors than verbal body tilt estimation.

Concerning the relationship between the assessment of body position and the SVV, some authors observed a correlation between the body tilt estimates and the vertical judgments for passive tilt angles exceeding 60 deg (Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000) whereas others failed to find a relationship between these two perceptual tasks (Mast & Jarschow, 1996; Trousselard et al., 2003). Several authors undertook to change the somaesthetic information available to highlight the task-related differences. On one hand, Jarchow, Phil and Mast (1999) used the water immersion to modify the somatosensory forces acting on the skin. The under water condition entailed an overestimation of the subjective horizontal position whereas no change in the SVV was observed referred to the land condition. On the other hand, Trousselard et al. (2003) used a body-cast to alter the gravity-based somaesthetic cues as this technology created a more diffuse pattern of pressure when subjects were tilted. Compared to the usual tactile stimulation, the diffuse tactile stimulation produced an overestimation of

body tilt which failed to account for the increased A-effect. In accordance, Van Beuzekom and Van Gisbergen (2001) compared the effects of passive and active body roll tilt on the subjective vertical and on the perception of self tilt. Whereas self tilt estimates were clearly improved by the active tilt condition, the SVV errors remained unchanged. Overall, these results established a direct relationship between the assessment of the body position and the SVV which is difficult to accept. Furthermore, several authors have cast doubt on the assumption that the SVV is related to a misperception of the body, and have proposed other statements. For Mittelstaedt (1983, 1996), the SVV and the body tilt estimates are different phenomena, mediated by different information processing structures. This author (1983) suggested that the A-effect is the result of subjects' tendency to shift the SVV toward the longitudinal body axis (idiotropic vector). Mittelstaedt's model proposed that the imperfections in combining information from the saccule and the utricle cause errors in the head tilt signal. The idiotropic vector would act as a central bias in order to reduce errors at small tilts but at the cost of an increasing A-effect at larger tilts. It could be considered as a self-centered reference resulting from a sensory integration (Mittelstaedt, 1983). Kaptein and Van Gisbergen (2003) found that, for roll tilt up to about 135 deg, errors in the SVV adjustments were nice in line with Mittelstaedt's model whereas for larger tilts SVV errors became incompatible with this model but concordant with errors in body tilt estimates. Whatever the proposition, when regarding the modeling studies unveiling the underlying mechanisms responsible for the SVV errors (Mittelstaedt, 1983; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000, 2001; Wade, 1992), it can be argued that the body axis is at the center of the debates. The first purpose of the present research aimed at reassessing the relationship between the subjective visual vertical and the sense of self orientation by further controlling the experimental design implied in the localization of the body in space.

However, it is known that the orientation of a visual rod interacts with postural orientation (Nemire & Cohen, 1993; Wade, 1968, 1970; Witkin, 1949). In a dark environment and in the upright position, subjects can adjust the orientation of a visual rod on their Z-axis with a good accuracy (Bauermeister, 1964; Templeton, 1973) whereas body roll tilts lead to a shift of body midline toward the tilted side (Bauermeister, 1964). Moreover, Mast and Jarchow (1996) recorded the subjective visual horizontal when subjects have the feeling that they are lying horizontally on their side. They found a paradoxical phenomenon. While subjects felt perfectly horizontal, they reported that the luminous line parallel to their spinal axis was not horizontal. These results enhanced the view that the egocentric judgment is disturbed when the orientation of the body axis is no more parallel to the direction of gravity. Such a distortion of the egocentric co-ordinates suggested an alternative assumption to account for the errors observed in the visual perception of the verticality based on subjects' ability to evaluate an angle in the reference system of one's own body. In the SVV task, if tilted subjects have to compute an angle between their body position estimate and the direction of gravity it seems reasonable to assume that misperceptions of the angles in an egocentric frame of reference can produce misjudgments of a visual indicator for verticality. This second explanation of the systematic errors in the perception of the external space was also examined in this research.

Three experiments were designed to investigate these two statements. Experiment 1 evaluated the influence of a self Z-axis position judgment on the perception of verticality by using the two methods of body tilt estimate and body tilt production. Experiment 2 investigated the influence of verbal information of body position on the judgment of verticality by comparing the SVV estimates to the SVV produced with correct and biased body position information. Finally, Experiment 3 was performed to investigate subjects' ability to estimate angle values

in the egocentric space in order to determine whether errors in the internal representation of space could account for the errors in the SVV adjustments.

### Experiment 1

In the literature, two main methods have been depicted to investigate whether the visual vertical is directly determined by the perceived orientation of the body. In the first one, subjects estimated the body tilt orientation by using a verbal estimation (Ebenholtz, 1970; Higashiyama & Koga, 1998; Trousselard et al., 2003; Van Gisbergen & Van Beuzekom, 2000, 2001). Orienting the body to a given position is the other conventional method for measuring apparent body tilt (Higashiyama & Koga, 1998; Nemire & Cohen, 1993). Both verbal body tilt estimate and body tilt production have a similar feature as they do not use an external tool, as a rod, to indicate ones' body tilt. However, several problems depending on the procedure used to evaluate the apparent body tilt can be highlighted. A first problem is that the magnitude functions of production and estimation are skewed by systematic different errors inherent to the scaling procedure. The second problem is the control of the adaptation level of body proprioception (Higashiyama & Koga, 1998). There are several demonstrations of the importance in spatial orientation of the temporal information coded by the cutaneous proprioceptors about the distribution of pressures (Clark & Horch, 1986; Lackner & Graybiel, 1978; Lackner, 1992). Maintaining the body in a tilted position produced a proprioceptive adaptation which induced a bias in direction of the adapting position. Consequently, the experiments which tilted the body on one side only or which did not randomly alternate the body tilt sides may exhibit errors in the apparent body tilt judgments (Ebenholtz, 1970; Higashiyama & Koga, 1998; Pearson & Hauty, 1959). The velocity and the acceleration chosen to place the subjects to a tested inclination constitute another problem. These parameters can modify the perception of the apparent body orientation in the direction of an increased overestimation of the body tilt with increasing velocities (Higashiyama & Koga,

1998). Consequently, as most of the experiments used different tilt velocities or did not specify the tilt velocity profiles, one could argue that it makes results difficult to compare to each other (Jaggi-chwartz & Hess, 2003). To clarify whether the visual vertical is directly determined by the perceived orientation of the body and to elicit the methodological bias, both verbal body tilt estimates and body tilt production were compared and their relationship with the SVV assessments following each body tilt judgment were studied.

### *Method*

#### *Subjects*

Eleven naive subjects, all volunteers (7 males and 4 females; mean age, 24.2), took part in the experiment. All subjects had normal or corrected to normal vision by lenses. On the basis of self reports, they had no apparent vestibular or somaesthetic abnormalities. In conformity with the Helsinki Convention, which controls and regulates human experimentation, informed consent was obtained from all subjects.

#### *Apparatus*

Subjects were placed in a chair on an apparatus capable of rotating to any angle in the frontal plane with a  $3 \text{ deg.s}^{-1}$  constant velocity and a starting acceleration and final deceleration of  $0.001 \text{ deg.s}^{-2}$ . The pivot on which the body rotated was approximately at midpoint between the eyes. Subjects were restrained in the chair with their head held by an helmet and aligned with the body fixed by means of five large straps (figure 1). Subjects faced a monitored 32-cm long and 1.5-cm wide luminous rod secured to the platform at a 55-cm distance. The rod was a linear array of equally spaced LEDs covered by a translucent plastic sheet; the luminance of the target was  $0.3 \text{ cd.m}^{-2}$  (Spectrascan 650). The adjustable rod rotated around the x-axis, approximately on the midpoint of the inter-ocular axis, in a plane parallel to the participants' frontal plane and at a velocity of  $5 \text{ deg.s}^{-1}$ . The platform position and the settings of the luminous rod were controlled by means of a joystick held in subjects' hands, lying on

their thighs. A digital position encoder controlled and recorded the settings of the platform position (i.e., body adjustments) and the luminous rod at a 0.01 deg accuracy.

<Insert Figure 1>

### *Procedure*

Each subject performed three separate SVV sessions which differed in the assessment of postural orientation preceding the SVV adjustment: (1) no judgment of the apparent body tilt (control SVV, lasting 40 min), (2) verbal body tilt estimates in degrees (BTE, lasting 45 min) and (3) body tilt production (BTP, lasting 60min). One week at least elapsed between each session.

For each session, subjects were placed in an otherwise dark room and were instructed to keep their eyes closed at all times except during the rod adjustment. For a given trial, the chair was rotated and stopped at the preset position in the control and BTE sessions whereas in the BTP session subjects displaced the chair up to the required body tilt and pushed the button of the joystick when the body adjustment was completed. After a delay of 30 sec to eliminate possible transitory effects due to the post rotary deflection of the cupula (Howard, 1982), subjects were asked to estimate their body position in the BTE session and then to open their eyes (binocular vision) and to adjust the luminous line to the apparent gravitational vertical from a randomly starting position at 20 deg clockwise (cw) or counterclockwise (ccw) from the true vertical. Then, the rod was switched off, subjects were told to close their eyes and the chair was rotated to the upright position. After a delay of 30 sec, subjects were displaced to the next preset position in the control and BTE sessions or were required to displace the chair to the next preset position.

All subjects began by the control session in order to eliminate possible influences of the judgments of postural orientation. Then, for six subjects, the BTE session followed the BTP session while for the other five subjects, the BTE came first. Each session included 12 trials,

six roll tilt angles repeated twice. The tilts of the chair were  $\pm 30$ ,  $\pm 60$ ,  $\pm 90$  deg, whose sequence was randomly determined in each task. The trials alternated left and right body tilts with respect to the gravitational vertical. For each session, subjects had to eat nothing before and to urinate in order to control changes in the interoceptive cues between sessions (Trousselard, et al., 2004). Prior to the two postural sessions (BTP and BTE), they were shown a protractor on which were drawn the 360 deg and were told to imagine their head at the center of the circle and their body displaced at different angles of this scale.

Concerning the body position responses, data analyses were carried out on the angular difference expressed in degrees between the body tilt response (verbal estimation or body tilt production) and the objective tilt (real or required). Errors were calculated using the algebraic mean setting to study the directional bias. Conventionally for the BTE and the BTP respectively, we attributed a negative sign to subjects' response when the body position estimation was between the upright and the real body tilt or when the body was positioned between the upright and the required body tilt (underestimation). A positive sign was attributed to subjects' response when the body position estimation was greater than the real inclination or when the produced body position was more tilted than the required one (overestimation). In order to test the presence of asymmetric body tilt errors for each task (BTE and BTP), a 3 body tilt orientations (30, 60, 90 deg) x 2 body tilt sides (left vs. right) analysis of variance (ANOVA) with repeated measures on the two factors was applied to the signed body errors. As results showed no difference between the right and left body tilts ( $p > .05$ ), the errors for the right and left inclinations were pooled for further analysis and the algebraic mean setting of the four trials (2 body sides x 2 adjustments) was calculated as the measure of the effect for the body estimate and the body production responses.

Concerning the SVV adjustments, data analyses were carried out on the angular difference expressed in degrees between the rod settings and the upright position. Rod adjustment errors

were arbitrarily considered to be positive when they were in the direction of body tilt (A-effect) and negative when they were in the opposite direction (E-effect). Preliminary data analyses were applied to the errors to detect the presence of asymmetric adjustments in the three different SVV sessions (control, BTE and BTP), separately. As results showed no difference between the right and left tilts ( $p > .05$ ), for each SVV session, the errors for the right and left sides were pooled for further analyses.

### *Results*

#### *Perceived body orientation*

To investigate whether the procedure induced changes in the apparent body tilt, a 3 tilt orientations (30, 60, 90 deg)  $\times$  2 body judgment conditions (BTE and BTP) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the mean signed errors. Results showed no effect of tilt orientation and no effect of body judgment ( $p > .05$ ). Subjects exhibited no systematic bias according to body judgment or tilt condition (table 1). However, for a given subject, there was an homogeneity of performances under the different body judgments. Analyses of correlation (Bravais-Pearson test,  $p < .05$ ), applied to the signed errors for each condition of tilt, revealed a negative correlation, except for the 90 deg body position. Subjects who verbally underestimated the 30 and/or the 60 deg of physical angle produced a more inclined body tilt for a similar required angle. Conversely, those who verbally overestimated their body tilt reduced the production of the required physical angle to perceive themselves in the same position.

<Insert Table 1>

#### *Subjective Visual Vertical*

To investigate whether the postural judgment modified the perception of verticality, a 3 tilt orientations (30, 60, 90 deg)  $\times$  3 SVV judgment conditions (control, post-BTE and post-BTP) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the mean signed errors.

Results showed significant main effects of tilt orientation [ $F(2,10)=26.08$ ,  $p<.05$ ] and SVV conditions [ $F(2,10)=6.71$ ,  $p<.05$ ] and an interaction of the two factors [ $F(4,40)=5.16$ ,  $p<.05$ ]. There was an increasing A-effect with the body tilt whose importance depended on the judgment condition (figure 2). Post-hoc analyses (Newman-Keuls,  $p<.05$ ) showed that the control and the BTE conditions produced a similar A-effect whereas the BTP condition induced a greater A-effect for the greater tilt angles (60 and 90 deg)

<Insert Figure 2>

In order to investigate the relationship between the SVV conditions, analyses of correlation (Bravais-Pearson test,  $p<.05$ ) were applied to the signed errors for each condition of tilt. Results revealed a positive correlation between the control and the BTE errors for the 60 and 90 deg body tilt meaning that subjects who produced a great A-effect in the control condition exhibited a great A-effect in the BTE condition. None of these conditions were correlated to the SVV post BTP.

#### *Relationship between the SVV and the perceived body orientation*

To evaluate the relationship between the SVV adjustments and the perceived body tilt, two separate analyses of correlation were made for each tilt angle between the signed SVV and the perceived body tilt errors, for the BTE and the BTP conditions, separately (Bravais-Pearson test,  $p<.05$ ). For the BTE condition, results showed no correlation between the perceived body tilt and the perceived vertical whereas negative correlations were observed for the BTP condition. The more the subjects underestimated their position, the greater A-effect they exhibited.

#### *Discussion*

This experiment evaluated the hypothesis that the SVV adjustments can be explained by the sense of self tilt when the procedure to judge body position is controlled. Regarding the body roll tilt judgments, results failed to replicate previous data (Higashiyama & Koga, 1998;

Pearson & Hauty, 1959) as both verbal body tilt estimate and production showed an absence of systematic bias. However, errors observed with the two methods were consistent. For the 30 and 60 deg of body tilt, the more subjects overestimated their position, the less they displaced the chair and the more subjects underestimated their position, the more they displaced the chair. Concerning the three judgments of verticality, results were in accordance with the literature (Howard, 1982) as they showed errors in the direction of an A-effect which increased with body tilt. The magnitude of the A-effect also depended on the experimental condition. Judging the apparent body tilt induced no change in the perception of visual verticality for the BTE condition but provoked a disruption for the BTP condition. Such results associated with the absence of difference between the two postural settings conflicted with the assumption that the apparent body estimates can directly account for the SVV errors. When regarding the BTE and control conditions, there was a positive correlation of subjects' performance. Verbal body orientation estimates did not change the processes used by the subjects to perform the vertical judgment. Whether these processes took into account the subjective body orientation remains unclear as verbal body estimations failed to account for the SVV errors (no correlation). However, this last result may be biased by a difference between the SVV and the BTE scale of judgments. Whereas the SVV settings were recorded with a 0.01 deg accuracy, subjects were not able to estimate their body tilt with such an accuracy and tended to use multiples of 10. This scale discrepancy between the two SVV and BTE tasks did not allow a satisfactory explanation for the possible mechanisms underlying the perceived vertical under the BTE condition.

Conversely, the increased A-effect was modified in accordance with the production of body orientation. However, the negative correlation indicated that a greater underestimated body position was associated with a greater A-effect. Subjects did not seem to use a mathematical calculation of the direction of gravity on the basis of the body orientation information as such

a processing would induce an E-effect (Day & Wade, 1969; Howard & Templeton, 1966; Parker, Poston & Gullledge, 1983). Moreover, as the SVV settings following this postural task were independent of the SVV errors for both the control and BTE conditions, explanations may be envisioned by considering the possible different mechanisms involved in each postural condition. Compared to the control or BTE conditions, the BTP condition implied to pay more attention to the body position. Consequently, a first difference can be interpretable in terms of time travel. It took longer to reach a required body tilt position, as subjects proceeded by trials and errors, than to be passively tilted to a given orientation. The correlation between postural and visual errors suggested that the cutaneous adaptation, which constitutes a critical determiner of the body tilt production, acts by inducing an increasing A-effect (Schöne & Udo de Haes, 1968; Udo de Haes, 1970; Wade, 1972). Secondly, as the verbal reports of our subjects expressed a subjective feeling of spatial disorientation during the body tilt production, the increased A-effect could be attributed to a possible problem of “spatial disorientation” which per se interfere with thinking processes in perceptual tasks (Ito, & Gresty, 1997). By involving more subjects’ confidence in their feeling of body axis orientation, this method could overload information channel and underly doubt about their own sense of self tilt (Ito & Gresty, 1997). Consequently, the body tilt production produced an impairment of the processes implied in the SVV estimates by modifying the weighting of the body axis in the SVV judgments (Mittelstaedt, 1983). On the basis of this model, the length of the idiotropic vector, reflecting the weighting of the body axis in the perception of verticality, accounted for subjects’ doubt about their SVV achievements. As suggested by Mittelstaedt (1983, p. 281) “the maximization of the idiotropic vector’ length stabilizes man’s confidence in the stability of his world” by increasing the body attraction in the perception of verticality.

Finally, compared to the control SVV, whereas errors in the perceived visual vertical increased and were correlated to body orientation production, the body orientation estimate produced a similar A-effect. Such a difference can account for the heterogeneous literature which exists for explaining the SVV errors by a misperception of body orientation (Mast & Jarschow, 1996, 1999; Mittelstaedt, 1983, 1996; Trousselard, et al., 2003; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000). Whether subjects had no confidence in the perception of their body orientation to counteract the body-axis attraction and/or whether systematic errors in the representation of an egocentric angle acted as a systematic bias underlying the A-effect remains unclear. In order to better understand the relationship between subjects' body tilt position and the SVV settings, Experiment 2 investigated how reliable information about body orientation influences the SVV estimates.

### Experiment 2

To determine the impact of body position confidence on the relationship between posture and SVV, correct and biased body position information about the body axis roll tilt were used. The correct body position information indicated to subjects their objective body tilt whereas biased information consisted of either underestimated or overestimated body tilt information. These different conditions of body position information could induce changes in the perception of verticality in relation to their congruence with subjects' feeling. If body information is in accordance with subjects' body position assessment it could constitute veridical information that can be taken into account to perform the SVV. Conversely, a discordance between the objective information and the felt body tilt could increase doubt about body position. A spatial disorientation can be expected (Ito & Gresty, 1997) which may a priori increase the weighting of the body axis in the SVV settings (increased A-effect). Moreover, in accordance with the literature (Groen, Jenkin & Howard, 2002; Templeton, 1973), it can be supposed that the verbal underestimated body tilt information squares with

the felt body tilt. Consequently, an overestimated and a correct verbal body position information constitute both overestimated discordant information for the felt body tilt. Compared to a SVV task without body information, a similar A-effect was expected with underestimated verbal body information associated to an increased A-effect with discordant felt body tilt.

### *Method*

#### *Subjects*

In order to avoid a presumable influence of Experiment 1, eight new healthy subjects (5 males and 3 females; mean age, 25.6) took part in this experiment. They had normal or corrected to normal vision by lenses. Written consent was obtained from all subjects in conformity with the Helsinki Convention.

#### *Apparatus and procedure*

The same apparatus depicted in Experiment 1 was used. Subjects, placed in darkness, were asked to adjust the luminous rod on the gravity direction under two information conditions of body position (with or without body position information). The condition of no body position information, so-called control condition, constituted a classical SVV task including 8 trials, 4 angles of roll tilt ( $\pm 60$ ,  $\pm 90$  deg) repeated twice and lasting 25 mn. The experiment always began by the control SVV task. For the condition of body position information, the experimenter indicated to the subjects the body tilt position and then required them to adjust the SVV. The four roll tilts tested were  $\pm 60$  and  $\pm 90$  deg. Subjects could receive either correct or biased information. The biased information consisted to indicate the body tilt with an underestimation or overestimation of 10 deg. Thus, for a 60 deg body tilt, the correct information given to the subjects was that their body was tilted at 60 deg whereas the biased information was 50 and 70 deg for the underestimated and overestimated body positions, respectively. For a 90 deg body tilt, biased information was 80 and 100 deg for the

underestimated and overestimated body positions, respectively. The session of body position information included 4 angles of roll tilts ( $\pm 60$  and  $\pm 90$  deg) x 3 conditions of body position information (correct, overestimated and underestimated), for a total of 12 trials. The body tilt angles, which alternated right and left sides, and body position information were randomly determined in one session lasting 45 mn. Subjects were never stopped at the upright position in order to avoid temporal information in terms of time travel from the gravitational vertical to the goal tilt. Gastric and bladder fullness were controlled before each SVV task and subjects received no feedback about their performance.

For each condition, the algebraic deviation from the direction of gravity (0 deg) was noted in degrees, with a positive or negative sign for the A and E-effect, respectively. In order to verify the absence of an asymmetric effect in each information condition (correct, overestimated and underestimated body positions and no information), four separate 2 body tilt orientations (60, 90 deg) x 2 body tilt sides (left and right) ANOVAs were applied to the signed rod adjustment. As results showed no asymmetric errors whatever the SVV condition ( $p < .05$ ), the errors for the left and right side tilt were pooled for further analysis. The algebraic mean settings of the four trials were calculated as the measure of the effect for each SVV condition.

### *Results*

An ANOVA applied to the adjustment errors was performed based on body information given to the subjects (correct, overestimated and underestimated body positions and no information) and tilt orientation (60, 90 deg) as repeated measures. A post-hoc analysis (Newman-Keuls) was performed when  $p < .05$ . Results showed significant main effects of body tilt [ $F(1,7)=125.6, p < .05$ ] and information condition [ $F(3,7)= 10.1, p < .05$ ] and no interaction of the two factors ( $p > .05$ ). The magnitude of the A-effect increased with body tilt (figure 3). Compared to the no information SVV, the underestimated tilt information produced a similar A-effect ( $p > .05$ ) whereas both correct and overestimated tilt information conditions induced a

smaller one ( $p < .05$ ). In addition, the correct tilt information condition produced a higher A-effect than the overestimated information condition ( $p < .05$ ).

To further evaluate the relationship between the body position information and the vertical judgment, an analysis of correlation was done. For each angle, there was a positive correlation (Bravais-Pearson test,  $p < .05$ ) of these errors between the control SVV and the condition of underestimated tilt information. There was also a positive correlation ( $p < .05$ ) of these errors between the three conditions of body tilt information (underestimated, correct and overestimated).

<Insert Figure 3>

### *Discussion*

The present experiment evaluated the respective influence of the correct and biased body position information on the perception of the direction of gravity in order to investigate whether SVV errors are induced by subjects' confidence on their body position judgment in the geocentric frame of reference. When regarding the global pattern of the SVV errors for each condition, results showed an increased A-effect with the body tilt whose magnitude effectively depended on the body information condition. The underestimated body information condition did not change the perception of the direction of gravity as a similar A-effect than in the control SVV was observed. Moreover, subjects did not modified the processing of the visual vertical between the control and underestimated SVV conditions (positive correlation). The underestimated body orientation information appeared to be coherent with the felt body orientation suggesting that this experiment evaluated by an other way the judgment of body orientation. In accordance with the literature, these results suggested that the A-effect coexists with an underestimated body orientation.

Interestingly, judging the SVV under the two conditions of overestimated information for the felt body tilt induced a decreased A-effect. When the felt orientation did not coincide with the

body orientation information, it cannot be concluded that an increased doubt in the perceived body orientation would be at work. However, a decrease in the strength of the idiotropic vector has been already described by Kaptein and Van Gisbergen (2003). They proposed that in some conflicting situations, a system of cognitive origin allows to reduce the errors due to the automatized computational system based on the idiotropic vector. According to the discordance between body information and felt orientation, the intuitive SVV setting could be transformed into a judgment placed under more conscious perceptual control (Ebenholtz, & Shebilske, 1972; Kaptein, & Van Gisbergen, 2003; Ito, & Gresty, 1997). Whereas this cognitive system has been described as relying on perceived body tilt, the larger improvement of the SVV estimation in the condition of overestimated verbal information allowed another statement. It can be hypothesized that subjects made use of the body tilt angle indicated by the experimenter and tried to evaluate an angle in the reference system of one's own body. However, even if underestimation information fitted well with the SVV task, the positive correlation between all information conditions suggested that this strategy may also be used in the underestimation situation.

Furthermore, the linear regression of perceived angles (body angle information minus SVV errors) on body orientation information (from 50 to 100 deg of tilt) showed that 93% of the variance was accounted for by assuming that subjects used an egocentric angle while performing the SVV task. However, the slope was different ( $y=9.23x+ 35.31$ ) from the one of the theoretical regression line indicating a precise use of verbal information ( $y=10x+ 40$ ). A smaller slope should indicate that angles indicated by the experimenter were underestimated. Experiment 3 investigated the egocentric space in tilted subjects in order to determine whether errors in the internal representation of space could account for the SVV adjustments.

### Experiment 3

Studies which evaluated the representation and storage of visual orientation information showed a distinct preference for horizontally and vertically oriented stimuli (oblique effect; Appelle, 1972) when subjects were upright. This effect has been attributed to innate characteristics of the visual system (Essok, 1980; Orban, & Kennedy, 1981) and to a central general bias in the representation of an oblique stimulus (Essok, 1980; Gentaz, Luyat, Cian, Hatwell, Barraud, & Raphel, 2001). From the same perspective, a visual 90 deg angle is perceived as such only when its two sides are positioned on the gravitational vertical and horizontal, respectively (Goldmeier effect). However, when estimating the memorized orientation of a light bar stimulus in a roll tilted position, the accuracy in the perception of the vertical and horizontal axes decreases involving a disappearance of the oblique effect (Lipshits, & McIntyre, 1999; Luyat, & Gentaz, 2002). The effect of tilt postures on the memorization of visual orientation suggests that the perception of visual frontal angle could be disturbed when the body axis is not aligned with the gravitational axis. Concerning the visual Cartesian coordinate system in erect subjects, results are quite inconsistent. On one hand, subjects were able to estimate accurately visual represented plane angles of 10 deg and its multiples (Higashiyama & Koga, 1998). On the other hand, Van Gisbergen and Van Beuzekom (2001) found a correct estimation of line orientation for the smallest line inclination (45 deg) associated to a tendency to an underestimation for the greatest inclinations (90 and 135 deg).

One of the problems to draw generalizations from these previous results is that experiments used the visual modality in the exocentric frame of reference, thus making difficult to postulate how subjects represent their egocentric space. The purpose of the present experiment was to determine in which way the whole 360 deg range is egocentrically perceived according to the roll body tilt value. According to the results obtained in Experiment 2, it can be suggested that angles may be underestimated. Thus, the A-effect

could be attributed to a possible contraction of the egocentric Euclidian space rather than to an underestimation of the large body tilt.

### *Method*

#### *Subjects*

Twelve new subjects (6 males and 6 females; mean age, 32) took part in the experiment. All subjects had normal or corrected to normal vision by lenses and did not present any apparent vestibular or somaesthetic abnormalities. In conformity with the Helsinki Convention, written informed consent was obtained from all subjects.

#### *Apparatus and procedure*

Subjects were seated and restrained on the apparatus facing the monitored luminous adjustable rod with similar conditions as depicted in Experiment 1. Each subject placed in an otherwise dark room performed two perceptual tasks, separately; a SVV task and an angle task. The SVV task was realized with a similar procedure than the control SVV depicted in Experiments 1 and 2. The angle task consisted to cut up the frontal plane with angles in different body roll tilt conditions. This was to assess a required angle between the body axis positioned at one of the tested tilts and a luminous rod randomly starting at 20 deg cw or ccw from the body axis. As for the SVV task, subjects on the chair were rotated to a preset roll inclination. 30 sec after the platform stopped, they were asked to open their eyes and required to represent an angle of 30, 60 or 90 deg to their left or right body side with the luminous rod. As in Experiment 1, prior to the beginning of the task, they were shown a protractor on which were drawn the 360 deg in order to familiarize themselves with the angle production.

Six of the subjects participated first in the angle task and then in the SVV task. The remaining subjects followed the reverse order. The tilts of the chair were 0,  $\pm 30$ ,  $\pm 60$ ,  $\pm 90$  deg. In each task, the sequence of trials was randomly determined. The angle task included 7 angles of body tilts x 6 angle adjustments ( $\pm 30$ ,  $\pm 60$ ,  $\pm 90$  deg), for a total of 42 trials; the SVV task

included 7 angles of roll tilt repeated twice, for a total of 14 trials. The trials alternated left and right body tilts with respect to the gravitational vertical. Subjects received no feedback about their performance. Moreover, for each task and each subject, a control of gastric and bladder fullness was realized. The SVV session and the angle session lasted 30 min and 60 min, respectively.

Concerning the angle task, data analyses were carried out on the angular difference expressed in degrees between the required angle ( $\pm 30$ ,  $\pm 60$  or  $\pm 90$  deg) and the produced angle. Arbitrarily, a negative sign was attributed to an overestimated angle (body axis repulsion, E-effect) and a positive sign to an underestimated angle (body axis attraction, A-effect). In order to control the absence of asymmetric angle errors, for each body tilt orientation (30, 60, 90 deg), 3 separate 2 body sides (left vs. right) x 3 angles (30, 60, 90 deg) x 2 angle sides (left vs. right) ANOVAs with repeated measures on the three factors were applied to the signed rod adjustment errors. As results showed no difference between the right and left body tilts, and no difference between the right and left angles ( $p > .05$ ), the errors for the left and right inclinations and left and right angles were pooled for further analysis. The algebraic mean settings of the four trials (2 body sides x 2 angle sides) were calculated as the measure of the effect. In addition, for the upright body position, a 3 angles (30, 60, 90 deg) x 2 angle sides (left vs. right) ANOVA with repeated measures on the two factors was applied to the signed rod adjustment errors. In the absence of asymmetric adjustments, errors for the left and right body tilts were pooled for further analysis.

Concerning the SVV adjustments, the error was calculated on the angular difference expressed in degrees between the rod settings and the upright position. The conventions remained unchanged with a positive sign for an A-effect and a negative one for the E-effect, respectively. A preliminary 2 side tilts (left vs. right) x 3 body tilt orientations (30, 60, 90 deg) ANOVA with repeated measures on the two factors showed no difference between the

right and left body tilts ( $p > .05$ ). In the absence of asymmetric adjustments, errors for the left and right body tilts were pooled for further analysis.

### *Results*

#### *Angles production*

A 4 body tilt orientations (0, 30, 60, 90 deg) x 3 angle size productions (30, 60, 90 deg) ANOVA with repeated measures on the two factors was performed. Results failed to show any directional bias whatever the body tilt and the angle value ( $p > .05$ ; table 2).

<Insert Table 2>

#### *Comparison between the egocentric vertical and the SVV settings*

To further evaluate the influence of gravity on the perception of egocentric angles, we defined the egocentric vertical (EV) for a given body position as the angles whose rod setting indicated the gravitational vertical. Six angles corresponded to this definition. Two angles in the body inclination of 30 deg, that is left and right tilt with a required angle of 30 deg right and left, respectively. Two angles in the body inclination of 60 deg, that is left and right tilt with a required angle of 60 deg right and left respectively. The body inclination of 90 deg constituted a particular situation in which each 90 deg egocentric angle corresponded to the vertical, either 0 deg or 180 deg. As body tilt side induced no asymmetric estimation ( $p > .05$ ), errors for left and right inclinations were pooled for further analysis.

An ANOVA of the signed mean setting errors was performed based on the task (SVV and EV) and body tilt (30, 60 and 90deg), as repeated measures. Results revealed significant main effects of task [ $F(1,12)=88.49$ ;  $p < .05$ ] and body tilt conditions [ $F(2,22)=8.19$ ;  $p < .05$ ] and an interaction of the two factors [ $F(2,22)=8.08$ ;  $p < .05$ ]. Post-hoc analysis (Newman-Keuls,  $p < .05$ ) showed an increasing A-effect with the increased body tilt for the SVV whereas in the EV, an E-effect, as indicated by the negative values, was observed depending on the body tilt. The 30 and 90 deg of body tilt induced a similar greater E-effect than the 60 deg body tilt

(table 3). In addition, a significant positive correlation (Bravais-Pearson,  $p < .05$ ) between the two tasks was observed, except for the 90 deg body tilt.

<Insert Table 3>

Faced to the lack of correlation observed for the 90 deg body tilt and considering that this particular body tilt involved the upright (0 deg) and inverted (180 deg) egocentric vertical settings, a t-test comparison (Student,  $p < .05$ ) between the two verticals was performed in order to take into account the possible influence of the rotation direction of the rod relative to the body axis (upward or downward rotation). The two vertical judgments differed significantly [ $F(1,11)=13.25$ ;  $t < .05$ ]. Production of the egocentric angles was in the direction of an overestimation for the downward rotation of the rod (180 deg) and in the direction of an underestimation for the upward displacement (0 deg). In addition, when comparing the two EV errors (0 and 180 deg) to the SVV errors at the 90 deg body tilt, a significant positive correlation (Bravais-Pearson,  $p < .05$ ) was observed in the upward rod condition whereas a statistical independence existed in the downward rod condition.

As such results showed that the rotation direction of the rod influenced the egocentric perception of the vertical, the 180 deg EV were eliminated to compare the two upward verticals, the EV (0 deg) and the SVV. The 2 tasks (SVV and EV) x 3 body tilts (30, 60 and 90 deg) ANOVA with repeated measures on the two factors, showed significant main effects of task [ $F(1,11)=47.26$ ,  $p < .05$ ] and body tilt condition [ $F(2,22)=22.28$ ,  $p < .05$ ]. There was no interaction of the two factors ( $p > .05$ ). The increasing body tilt produced changes in the errors for both tasks in the same direction, that is, in the direction of the body axis (figure 4) meaning an increasing A-effect for the SVV and an increasing underestimation for the EV with body tilt.

*Effect of the rotation direction of the rod on the egocentric angles*

In order to further evaluate the role of the direction of the rod displacement on the perception of the egocentric space, we compared the egocentric verticals with an upward rod rotation to the egocentric angles of similar magnitude with a downward rod rotation. Six angles corresponded to this last definition: A required angle of 30 deg left and right, for a body inclination of 30 deg left and right, respectively, a required angle of 60 deg left and right, for a body inclination of 60 deg left and right, respectively, and a required angle of 90 deg left and right, for a body inclination of 90 deg left and right, respectively. As body tilt side induced no asymmetric estimation ( $p > .05$ ), errors for left and right inclinations were pooled for further analyses.

A 2 rod rotation directions (upward and downward) x 3 body tilts (30, 60 and 90 deg) ANOVA with repeated measures on the two factors, was applied to the signed errors. Results revealed no main effect of rotation direction and body tilt condition ( $p > .05$ ), but a significant interaction of the factors [ $F(2,22)=15.7$ ,  $p < .05$ ]. Post-Hoc analyses (Newman-Keuls,  $p < .05$ ) showed that upward and downward rotations produced different errors in the perception of egocentric angles for the 30 and 90 deg body tilt whereas they failed to differ for the 60 deg of body tilt. Furthermore, as suggested by figure 4, the two rod rotation directions did not produce similar profiles. An analysis of regression was done for each egocentric angle production. The relationship between the body tilt and the angle errors was  $y=0.09x-7.35$  ( $R^2 = .93$ ) and  $y=-0.17x+8.3$  ( $R^2 = .82$ ) for the downward and upward egocentric angles, respectively, where  $y$  (in degrees) is the signed errors by performing the egocentric vertical angle and  $x$  (in degrees) the body tilt angle. The linear regression equations were opposite as the obtained slope clearly increased for the upward direction when body tilt increased (increasing underestimation) whereas it decreased for the downward direction (increasing overestimation).

<Insert Figure 4>

### *Discussion*

The present experiment investigated subjects' ability to produce egocentric angles according to their body position and its role in the perception of gravity. The absence of directional bias suggested that the perception of the egocentric space cannot account for the SVV errors. However, results highlighted differences between the perceived egocentric angles according to their relation with the rotation direction of the rod. An upward direction involved a global tendency to an underestimation of the egocentric angles with the increasing body tilt, whereas an opposite tendency to an overestimation appeared for the downward rotation of the rod.

When compared to the SVV, the Egocentric Vertical (0 deg) constituted an indirect perception of verticality as the vertical judgment was obtained by calculating an angle with respect to the body-axis position without using the concept of verticality per se. Results enhanced differences and similarities between the egocentric and exocentric perception of verticality. The two vertical judgments failed to exhibit errors of similar magnitude. However, when regarding the direction of the errors, results were quite similar between the two tasks. By considering that the decreased overestimation observed in the EV could reflect an increasing body attraction (Mittelstaedt, 1983), results suggested that the weighting of the body axis was enhanced in both the egocentric and exocentric space with the increasing body tilt. In addition, a statistical dependence between the two vertical settings (positive correlation) was observed.

How the misrepresentation of the egocentric space for the specific angles could contribute to the SVV remains unknown. It has been found that the body roll tilts led to a shift of body midline toward the tilted side (Bauermeister, 1964). To look "in line" with the Z-axis, a rod must be more tilted than the actual orientation of the subject. This shift could explain the tendency to overestimate the angles in the direction of the body tilted side and to underestimate the same angles in the reversed direction. Consequently, it could be suggested

that the misperception of the body midline accounts for the SVV errors. To test this last hypothesis, a corollary experiment was realized. Six of the previous subjects were asked to adjust a rod on their body midline under the 60 and 90 deg body tilt conditions. As already shown in the literature, errors in the direction of body tilted side were observed increasing slightly for 90 deg. In addition, errors in the estimation of the orientation of the Z-axis were correlated to both SVV and EV errors. The increasing body attraction observed in SVV and EV tasks was related to an increasing shift of body midline toward the body tilt. While controlling the estimation of the orientation of the Z-axis, the partial correlation between SVV and upright EV was lowered and became non significant. This implied that the relationship previously observed between the SVV and upright EV was due solely to a misperception of the orientation of the rod in an egocentric frame of reference.

#### General discussion

The main studies which explored the mechanisms underlying the misperception of the direction of gravity proposed an intuitive automatized strategy based on an unconscious body-axis attraction (Mittelstaedt, 1983) or a cognitive mechanism operating according to an underestimated felt body tilt (Kaptein & Van Gisbergen, 2003). The present experiments tried to clarify several points.

By studying the impact of a judgment of body orientation on the SVV settings, Experiment 1 supported the existence of an automatized strategy. Subjects' confidence in their body orientation could be a critical determiner of the weighting of the body-attraction in the SVV settings. However, when body orientation information was provided by the experimenter (Experiment 2), the SVV estimation implied a cognitive judgment based on the calculation of the direction of gravity relative to the available body orientation information. Interestingly, in the tested tilt range, the condition of underestimated body information produced a judgment of the gravity direction in accordance with automatized and computational strategies. On one

hand, this result suggests that both mechanisms could act in the perceived SVV and could produce a similar SVV setting. On the other hand, it also highlights that automatized SVV settings could be associated with an underestimated perceived body tilt. However, when the computational processes took into account overestimated body orientation information, it failed to produce a correct perception of the direction of gravity. As this cognitive strategy implied the production of an angle in the egocentric space, the residual errors could be attributed to a possible underestimation of the egocentric angles.

By investigating whether the errors in earth coordinates can be related to a misrepresentation of the egocentric space, results showed no directional bias of the Euclidian representation of the egocentric space, whatever the body roll tilt. The most striking result (Experiment 3) concerned the misperception of the body midline which produced a similar shift for both the egocentric visual angles and the visual vertical judgment. The perception of egocentric coordinates (Z-axis orientation perception) was implied in the errors observed in the exocentric frame of reference (SVV).

Finally, the present research showed that gravitational judgments depend on multiple factors whose contribution could be modified by the experimental procedure. Such results could account for the heterogeneous literature which exists. Results also highlighted that the egocentric co-ordinates such as the mid-sagittal plane, the Z-axis or the idiotropic vector constitute one basis of the oriented behavioral organization towards the extracorporal space (Jeannerod & Biguer, 1987). Further research on the construction of subjects' internal body representation and on the underlying mechanisms involved in its processing are also valuable to understand the role of the egocentric reference in the perceived visual vertical.

Acknowledgements. The authors are grateful to the Instrumentation and Technological Research Service of the Centre de Recherches du Service de Santé des Armées for the construction of the experimental device and the technical expertise and assistance.

## REFERENCES

- Appelle, S. (1972). Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The oblique effect in man and animals. *Psychological Bulletin*, 78, 266-278.
- Bauermeister, M. (1964). Effect of body tilt on apparent verticality, apparent body position, and their relation. *Journal of Experimental Psychology*, 67(2), 142-147.
- Berthoz, A. (1991). Reference frame for the perception and control of movement. In J. Paillard (Ed.), *Brain and space*, (pp. 81-110). Oxford, England: Oxford University Press.
- Bronstein, A.M. (1999). The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease. In: B. Cohen and J.M. Hess (Ed), *Annals of the New York Academy of Sciences*, (871, pp. 324-333).
- Clark, F.J., & Horch, K.W. (1986). Kinesthesia. In K.R. Boff, L. Kaufman, & J.P. Thomas (Eds), *Handbook of perception and human performance. Vol 1: Sensory processes and perception* (pp. 13.1-13.63). New York: Wiley.
- Day, R.H. & Wade, N.J. (1969). Mechanisms involved in visual orientation constancy. *Psychological Bulletin*, 71, 33-42.
- Ebenholtz, S.M. (1970) Perception of the vertical with body tilt in the median plane. *Journal of Experimental Psychology*, 83, 1-6.
- Ebenholtz, S.M., & Shebilske, W. (1973). Instructions and the A and E-effects in Judgments of the Vertical. *American Journal of Psychology*, 86(3), 601-612.
- Essock, E.A. (1980). The oblique effect of stimulus identification considered with respect to two classes of oblique effect. *Perception*, 9, 37-46.

- Fujita, A. (1956). An effect of apparatus exercise on perception of upright. *Research Journal of Physical Education*, 2, 94-100.
- Gentaz, E., Luyat, M., Cian, C., Hatwell, Y., Barraud, P.A., & Raphel, C. (2001). The reproduction of vertical and oblique orientations in the visual, haptic and somato-vestibular systems. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Experimental Psychology*, 54(A), 513-526.
- Groen, E.L., Jenkin, H.L., & Howard, I.P. (2002). Perception of self-tilt in a true and illusory vertical plane. *Perception*, 31, 1477-1490.
- Higashiyama, A., & Koga, K. (1998). Apparent body tilt and postural aftereffect. *Perception and Psychophysics*, 60(2), 331-347.
- Howard, I.P. (1982). *Human visual orientation*. New-York : Willey,.
- Howard, I.P. & Templeton, W.B. (1966). *Human spatial orientation*. New-York : Willey,.
- Ito, Y. & Gresty, M.A. (1997). Subjective postural orientation and visual vertical during slow pitch tilt for the seated human subject, *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 6, 3-12.
- Jaggi-Schwartz, K., & Hess, B.J.M. (2003). Influence of dynamic tilts on the perception of earth-vertical. *Experimental Brain Research*, 149, 340-350.
- Jarchow, T, Phil, L., & Mast, F.W. (1999). The effect of water immersion on postural and visual orientation. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 70, 879-886.
- Jeannerod, M., & Biguer, B. (1987). The directional coding of reaching movements. A visuomotor conception of spatial neglect. In: M. Jeannerod (Ed), *Neurophysiological and neuropsychological aspect of space neglect* (pp. 87-113). Elsevier Science North-Holland, Amsterdam.
- Lipshits, M., & McIntyre, J. (1999). Gravity affects the preferred vertical and horizontal in visual perception of orientation. *NeuroReport*, 10, 1085-1089.

- Luyat, M., & Gentaz, E. (2002). Body tilt effect on the reproduction of orientations: studies on the visual oblique effect and subjective orientations. *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 28(4), 1002-1011.
- Kaptein, R.G., & Van Gisbergen, A.M. (2003). Interpretation of the sense of verticality at large body tilt. *Journal of Neurophysiology*, 91, 2205-2214.
- Lackner, J.R. (1992). Spatial orientation in weightless environments. *Perception*, 21, 803-812.
- Lackner, J.R., & Graybiel, A. (1978). Some influences of touch and pressure cues on human spatial orientation. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 49, 798-804.
- Mast, F.W., & Jarchow, T. (1996). Perceived body position and the visual horizontal. *Brain Research Bulletin*, 40 (5-6), 393-397.
- Mittelstaed, H. (1983). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, 70, 272-281.
- Mittelstaedt, H. (1996). Somatic graviception. *Biological Psychology*, 42, 53-74.
- Nemire, K., & Cohen, M.M. (1993). Visual and somesthetic influences on postural orientation in the median plane. *Perception and Psychophysics*, 53 (1) 106-116.
- Orban, G.A., & Kennedy, H. (1981). The influence of eccentricity on receptive field types and orientation selectivity in areas 17 and 18 of the cats. *Brain Research*, 7, 203-208.
- Parker D.E., Poston R.L., & Gullledge W.L. (1983). Spatial orientation: Visual-vestibular-somatic interaction. *Perception and Psychophysics*, 33, 139-146.
- Pearson R.G., & Hauty G.T. (1959). Adaptive processes determining proprioceptive perception of verticality. *Journal of Experimental Psychology*, 57, 367-371.
- Rock, I. (1990). The frame of reference. In I. Rock (Ed.), *The legacy of Solomon Asch* (pp. 243-268). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Schöne, H. (1975). The weight of the gravity organ's signal in the control of perceptual and reflex type orientation at different body positions. *Forstchritt der Zoologie*, 23, 274-285.

Schöne, H., & Udo de Haes, H. (1968). Perception of gravity-vertical as a function of head and trunk position. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 60, 347-352.

Schöne, H., & Wade, N. J. (1971). The influence of force magnitude on the perception of body position. *British Journal of Psychology*, 62, 347-352.

Templeton, W. B. (1973). The role of gravitational cues in the judgment of visual orientation. *Perception and Psychophysics*, 14(3), 451-457.

Trousselard, M., Cian, C., Nougier, V., Pla, S., & Raphel, C. (2003). Contribution of somesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical. *Perception and Psychophysics*, 65/8, 1179-1187;

Trousselard, M., Barraud, P.A., Nougier, V., Raphel, C., & Cian, C. (2004). Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Cognitive Brain Research*, 20, 355-362.

Udo de Haes, H.A. (1970). Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt. *Perception and Psychophysics*, 8, 137-142.

Van Beuzekom, A.D., & Van Gisbergen, J.A.M. (2000). Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates. *Journal of Neurophysiology*, 84, 11-27.

Van Beuzekom, A.D., & Van Gisbergen, J.A.M. (2001). The subjective vertical and the sense of self orientation during active body tilt. *Vision Research*, 41, 3229-3242.

Wade, N.J. (1968). Visual orientation during and after lateral head, body, and trunk tilt. *Perception and Psychophysics*, 3, 215-219.

Wade, N.J. (1972). Effect of forward head inclination on visual orientation during lateral body tilt. *Journal of Experimental Psychology*, 96, 203-205.

Wade, N.J. (1992). The representation of orientation in vision. *Australian Journal of Psychology*, 44(3), 139-145.

Witkin, H.A. (1949). Perception of body position and of the position of the visual field. *Psychological Monographs: General and Applied*, 63(302), 1-46.

Witkin, H.A., & Asch, S.E. (1948). Studies in space orientation: III. Perception of the upright in the absence of a visual field. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 603-614.

Table 1: Mean signed error (deg) and standard deviation of apparent body tilt for the two conditions of body tilt estimation and body tilt production as a function of body tilt.

	Body tilt estimation	Body tilt production
Body tilt		
30 deg	-2.68 (3.83)	0.37 (5.77)
60 deg	0.68 (4.69)	-3.98 (5.81)
90 deg	-1.32 (5.98)	-6.57 (7.38)

Table 2: Mean signed error (deg) and standard deviation for the egocentric angles as a function of body tilt.

	30 deg	60 deg	90 deg
Body tilt			
Upright	2.52 (4.36)	.59 (5.27)	1.12 (2.28)
30 deg	-1.93 (6.11)	2.82 (5.72)	2.34 (2.02)
60 deg	3.19 (6.42)	-1.74 (5.61)	1.67 (2.9)
90 deg	5.91 (5.43)	2.7 (6.22)	-2.56 (2.89)

Table 3: Mean signed error (deg) and standard deviation for the subjective visual vertical and the egocentric vertical as a function of body tilt.

	Subjective visual vertical	Egocentric vertical
Body tilt		
30 deg	4.32 (3.28)	-5.02 (6.58)
60 deg	6.63 (3.96)	-1.04 (7.34)
90 deg	12.07 (4.69)	-4.38 (2.8)

## FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Illustration of the tilting chair and the adjustable rod device. The tilting chair could produce any desired body roll tilt. A position and velocity interlocking system provided a  $1/200^{\text{th}}$  accuracy. The luminous rod tilted in the frontal plane, with a velocity interlocking system allowing fast and accurate adjustments. The axis of rotation of the rod device was align on to subjects' ocular axis.

Figure 2. Mean SVV error (deg) and standard error for the body tilt production (square), the verbal body tilt estimate (diamond), and the no postural task (triangle) conditions as a function of body tilt (deg).  $p < .05$  denotes a significant difference between conditions.

Figure 3. Mean SVV error (deg) and standard error for the no information (circle), the underestimated (diamond), correct (triangle) and overestimated information (square) conditions as a function of body tilt (deg).  $p < .05$  denotes a significant difference between conditions.

Figure 4. Mean egocentric angle error (deg) and standard error for the upward (square) and downward (circle) conditions as a function of body tilts (deg).  $p < .05$  denotes a significant difference between conditions.

Figure 1

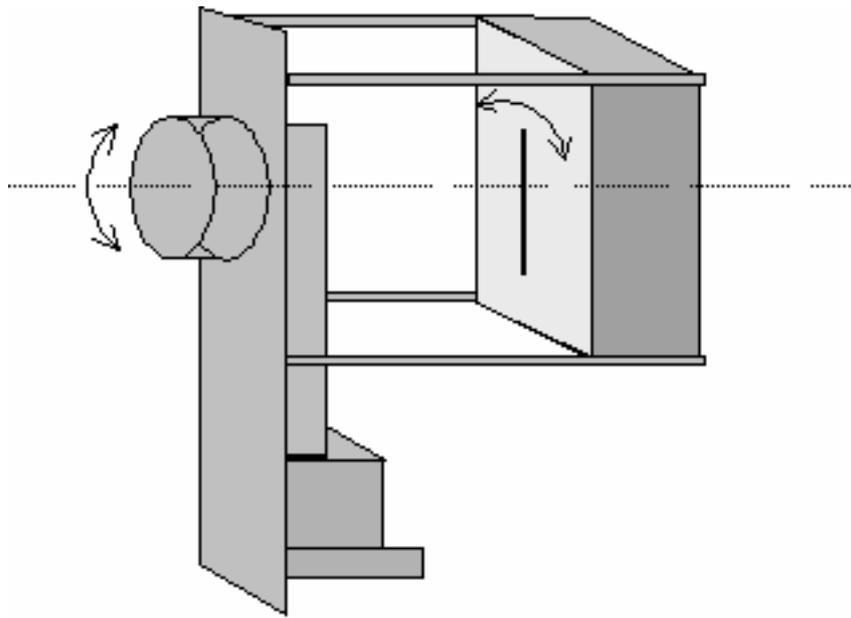


Figure 2

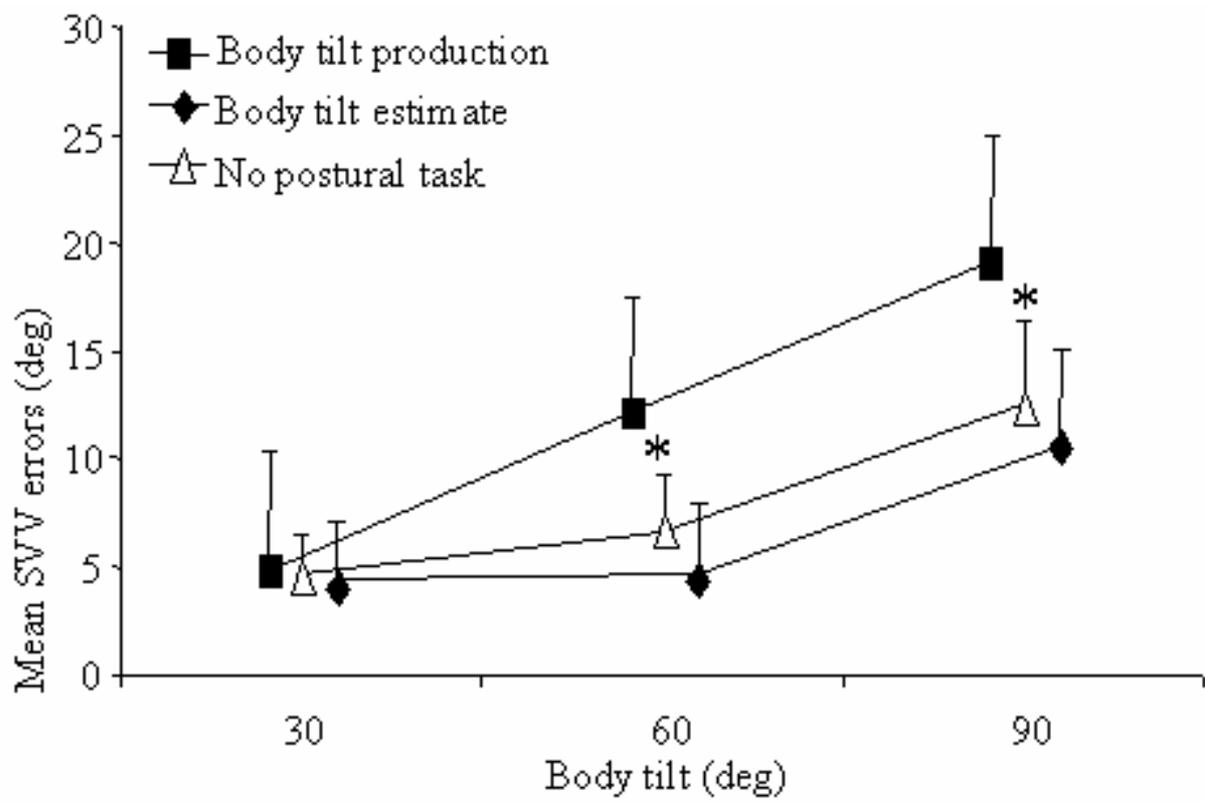


Figure 3

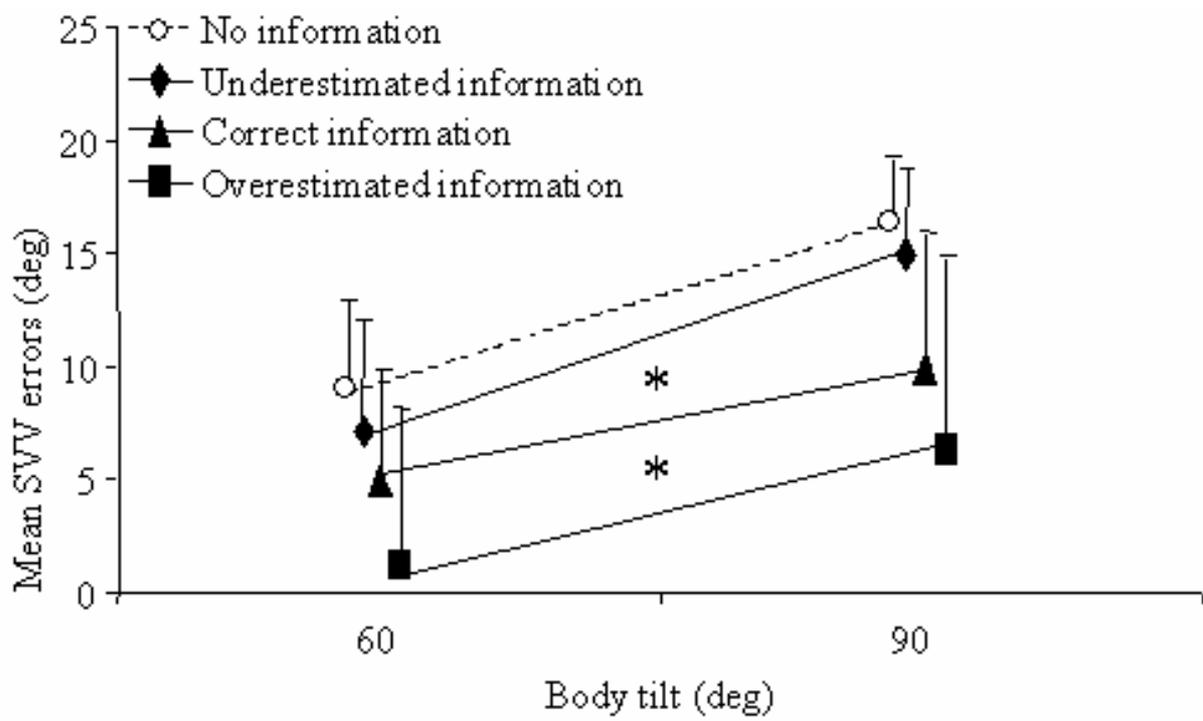


Figure 4

