Perception visuelle de l'espace égocentré: Contribution différenciée des informations sensorielles à la localisation et l'orientation du plan médian corporel

Hadrien Ceyte

▶ **To cite this version:**

Hadrien Ceyte. Perception visuelle de l'espace égocentré: Contribution différenciée des informations sensorielles à la localisation et l'orientation du plan médian corporel. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2006. Français. ⟨NNT : ⟩. ⟨tel-00121009⟩

HAL Id: tel-00121009

https://theses.hal.science/tel-00121009v1

Submitted on 19 Dec 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.

HAL Authorization

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 07 décembre 2006 par

Hadrien CEYTE

PERCEPTION VISUELLE DE L'ESPACE EGOCENTRE :

CONTRIBUTION DIFFERENCIEE DES INFORMATIONS SENSORIELLES A LA LOCALISATION ET L'ORIENTATION DU PLAN MEDIAN CORPOREL

Sous la direction de Corinne Cian et Isabelle Olivier

Composition du Jury :

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

Professeur P. Denise, Université de Médecine, Caen, France (Rapporteur)

Docteur M. Guerraz, Université de Savoie, Chambéry, France (Examinateur)

Docteur I. Israël, EPHE - LPBD, Paris, France (Examinateur)

Docteur I. Olivier, Université Joseph Fourier, Grenoble, France (Directeur de thèse)

Professeur C. Raphel, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, La Tronche, France (Président)

Docteur C. Tilikete, Unité INSERM, Lyon, France (Rapporteur)

Cette thèse a bénéficié des moyens financiers fournis par le centre de Recherches du Service de Santé des Armées et l'université Joseph Fourrier de Grenoble (Laboratoire sport et performance).

Résumé

L'objectif de ce travail doctoral est double : (1) contribuer à une meilleure compréhension des processus impliqués dans l'établissement d'une perception égocentrée d'un objet visuel dans l'espace gravitaire terrestre, et (2) éclaircir le rôle joué par la référence égocentrée dans la perception visuelle de la direction gravitaire. Une première série d'expériences montre que seule l'inclinaison en roulis induit (1) une déviation de la localisation visuelle égocentrée du côté opposé à l'inclinaison suggérant l'implication du réflexe vestibulo-oculaire, et (2) une déviation de l'orientation du côté de l'inclinaison suggérant l'implication de la somesthésie tactile. Une seconde série d'expériences met en évidence que le segment céphalique joue un rôle important dans la perception visuelle de l'orientation égocentrée du tronc en situation de discordance sensorielle (vibration mécanique des muscles du cou et microgravité). En effet, lors d'une dissociation tête/tronc, l'orientation perçue du tronc est déviée dans la direction de la tête. Ces déviations de l'espace corporel semblent cependant indépendantes de l'efficience de l'information cervicale. La dernière partie expérimentale suggère que la déviation visuelle de l'axe-Z est impliquée dans la genèse de l'effet Aubert. La perception de l'axe-Z aurait des conséquences non seulement sur la perception de l'espace égocentré mais aussi sur le jugement de la verticale gravitaire. Ces résultats donnent à la perception visuelle égocentrée une valeur heuristique dans la perception visuelle exocentrée.

Mots clés : localisation visuelle égocentrée, orientation visuelle égocentrée, plan médian, stimulations graviceptives, verticale visuelle subjective

Summary

The purpose of this doctoral dissertation is twofold: (1) to contribute to a better comprehension of the processes implied in the egocentric perception of a visual object in gravitational earth space, and (2) to study the role of the egocentric reference in the visual perception of the direction of gravity. Data from a first set of experiments showed that only roll body tilts induced errors in the visual localization and orientation of body midline. However, the deviation was in the direction opposite to body tilt for the localization task suggesting the implication of the vestibulo-ocular reflex, whereas the deviation was in the direction of body tilt for of the orientation task suggesting the implication of the tactile somaesthetic. The second set of experiments suggested that, when the head and trunk were dissociated, the cephalic segment play an important role in the egocentric perception of the orientation of the trunk by exerting an attraction in its direction in situation of sensory discordance (vibration of neck muscles and microgravity). However, these deviations seemed independent of the efficiency of cervical information. A last experiment revealed that the deviation in the perception of the orientation of the egocentric axis in the direction of the body tilt could contribute to the Aubert effect. The perception of Z-axis would have consequences not only on the perception of egocentric space but also on the judgement of the gravitational vertical. These results give to subjective body midline a heuristic value in the space orientation.

Title: Visual perception of egocentric space: Differentiated role of sensory information on the localization and orientation of the perceived body midline

Keywords: egocentric visual localization, egocentric visual orientation, body midline, graviceptives stimulations, subjective visual vertical

INTRODUCTION 4

CADRE THEORIQUE 10

CHAPITRE 1 : LA REFERENCE EGOCENTREE COMME REPRESENTATION INTERNE 10

1.1. De la notion de référence égocentrée à celle de plan médian 11

1.1.1. Définition et terminologie 11

1.1.2. Le plan médian 11

1.1.3. La position égocentrée : indice de localisation mais aussi d'orientation 12

1.2. L'espace du corps : une représentation interne 13

1.2.1. Le corps centralement représenté 15

1.2.2. Représentation interne et indices sensoriels 17

CHAPITRE 2 : DES REFERENTIELS HIERARCHISES VERS UNE PERCEPTION VISUELLE EGOCENTREE 19

2.1. Le référentiel rétino-centré 20

2.1.1. Un capteur sensoriel à double fonction 20

2.1.2. Une représentation rétino-topique 22

2.2. Le référentiel céphalo-centré 24

2.2.1. Les mouvements oculaires volontaires et réflexes 25

2.2.1.1. Le vestibule 25

2.2.1.2. Le nystagmus vestibulaire 33

2.2.2. La perception du plan médian céphalique 34

2.3. Le référentiel Tête/Tronc 36

2.4. Dissociation des référentiels égocentrés 38

CHAPITRE 3 : LA PERCEPTION EGOCENTREE DANS UN ENVIRONNEMENT GRAVITAIRE 42

3.1. Les gravicepteurs du corps 43

3.2. Décorrélation de l'axe-Z et du vecteur gravitaire en roulis 44

3.2.1. Stimulations vestibulaires 44

3.2.2. Modifications somesthésiques 47

3.2.3. Dissociation tête/tronc 48

3.3. Décorrélation de l'axe-Z et du vecteur gravitaire en tangage 50

3.3.1. Stimulations vestibulaires 50

3.3.2. Modifications somesthésiques 51

3.4. Vers un processus d'intégration multi-sensorielle 52

3.4.1. L'interaction multi-sensorielle comme réponse aux ambiguïtés perceptives 52
3.4.2. Une interaction pondérée 54

CHAPITRE 4 : ROLE DE L'AXE-Z DANS LA PERCEPTION EXOCENTREE 57
4.1. Effets de l'inclinaison en roulis de l'axe-Z sur la perception de la direction gravitaire 58
4.2. Principales hypothèses explicatives 60
4.2.1. Une origine physiologique non univoque 60
4.2.2. Modélisation vectorielle des effets Aubert-Müller 62
4.2.3. Organisation vicariante des perceptions visuelle, gravitaire et égocentrée 63
4.3. La verticale subjective comme épiphénomène de la perception du corps 66

CHAPITRE 5 : DISSOCIATION DES REFERENCES EGOCENTREE ET GRAVITAIRE : HYPOTHESES D'UNE DOUBLE INFLUENCE 68
5.1. Rôle des informations graviceptives dans la perception égocentrée d'un objet visuel 68
5.2. Rôle de la position de la tête dans la perception égocentrée d'un objet visuel 71
5.3. Rôle de l'axe-Z dans la perception visuelle de la direction gravitaire 74
5.4. Méthode générale 77
5.4.1. Jugements visuels égo- et exocentrés 77
5.4.1.1. Orientations visuelles 78
5.4.1.2. Localisation visuelle égocentrée 79
5.4.2. Modification des informations sensorielles 80
5.4.2.1. La table posturale 81
5.4.2.2. Le matelas-coquille (la somesthésie tactile) 82
5.4.2.3. La vibration mécanique (la proprioception du cou) 85
5.4.2.4. La microgravité (en absence de stimulation d'origine gravitaire) 86

RESULTATS EXPERIMENTAUX 89

CHAPITRE 6 : ROLE DES INFORMATIONS GRAVICEPTIVES DANS LA PERCEPTION EGOCENTREE D'UN OBJET VISUEL 89
6.1. Perception égocentrée dans un système de coordonnées géocentrées 89
6.2. Rôle de la somesthésie tactile dans la perception égocentrée 94
6.3. Synthèse et discussion 98

CHAPITRE 7 : ROLE DE LA POSITION DE LA TETE DANS LA PERCEPTION EGOCENTREE D'UN OBJET VISUEL 100
7.1. Rôle de la position de la tête par rapport à la direction de la gravité 100

7.2. Effet de la vibration des muscles du cou sur la perception du plan médian de la tête et du tronc 107
7.3. Perception de l'orientation des segments corporels en microgravité 114
7.4. Synthèse et discussion 117

CHAPITRE 8 : ROLE DE L'AXE-Z DANS LA PERCEPTION DE LA DIRECTION GRAVITAIRE 118

CONCLUSION GENERALE 126

C.1. Stimulation gravitaire : une influence omniprésente dans la perception visuelle égocentrée 128
C.2. Localisation et orientation égocentrées : hypothèse de référentiels différenciés 129
C.3. 'Primauté de la tête' dans l'estimation de l'orientation visuelle égocentrée 132
C.4. Rôle des informations cervicales dans la perception de l'espace égocentré 134
C.5. Axe-Z : une influence déterminante dans la perception de la direction gravitaire 135

LIMITES ET PERSPECTIVES 136
Questionnement d'un point de vue fondamental 136
Questionnement d'un point de vue clinique 137

REFERENCES 141

ANNEXES 164

INTRODUCTION

En Mécanique classique (galiléenne et newtonienne, non relativiste), toute observation dépend du référentiel choisi. En l'absence de référentiel, proposer l'existence de la position absolue d'un objet n'a pas de sens. Un référentiel constitue un espace stable par rapport auquel une observation peut être effectuée. Avant même d'approfondir sa définition, il faut rappeler qu'un référentiel spatial correspond à un formalisme mathématique qui permet la description des phénomènes observés. L'observation dépend donc directement du référentiel dans lequel elle est décrite. Au sens mathématique du terme, un référentiel se définit comme un solide aux caractéristiques invariantes à partir duquel sont évaluées les variations de position d'autres solides. Un référentiel est dit Galiléen lorsque trois axes perpendiculaires deux à deux, dirigés vers trois points fixes, sont issus d'une même origine fixe et immobile. Dans l'environnement terrestre, l'axe-Z est confondu avec la direction de la gravité ; une rotation autour de cet axe correspond à un mouvement de lacet et une translation à une montée ou une descente. L'axe-Y est contenu dans le plan horizontal ; 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 ; une rotation autour de cet axe correspond à un mouvement de roulis et une translation conduit à une avancée ou à un recul de l'objet (Figure 1). Dans ce type de référentiel, l'espace est homogène et isotrope, le temps uniforme et le principe d'inertie vérifié.

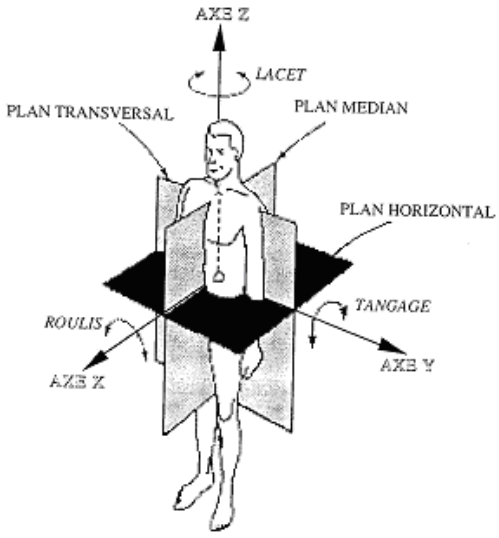


Figure 1 : Principaux plans et axes utilisés pour spécifier les directions de déplacement et de rotations pour un sujet debout. (D'après Paillard, 1971 ; Howard, 1982).

La perception spatiale soulève principalement deux questions - (1) Comment sont situés les objets qui nous entourent ? (2) Comment sommes-nous situés par rapport à notre environnement ? - désignant ainsi l'écart entre une direction ou position donnée et une direction de référence. La position spatiale d'un objet dans l'environnement est définie relativement à un ou des systèmes de coordonnées (Berthoz, 1997 ; Howard, 1982, 1986) associés à un référentiel unique pour une situation donnée (Wade, 1992). Il est communément admis que la perception spatiale d'un objet se fait à partir de deux types de référentiel : soit l'objet est situé par rapport à une référence externe au sujet, soit l'objet est référé par rapport au sujet considéré. Dans le premier cas, la littérature a pris l'habitude de qualifier le référentiel d'exocentré ou d'allocentré (Berthoz, 1997 ; Howard, 1982 ; Wade, 1992) et dans le second cas, le référentiel est dit égocentré (Howard, 1986). Il faut noter qu'un espace ne peut être en même temps objet et référence. Tout déplacement d'un référentiel ne peut être référé à lui-même, mais exclusivement par rapport à un espace stable comme peut l'être le sol ou même le sujet considéré. Dans le cas d'une description de ces déplacements par rapport au sol, le référentiel utilisé est exocentré (mais autre que l'objet par définition) et dans l'autre cas le référentiel est égocentré.

La perception spatiale exocentrée d'un objet est spécifiée par rapport à des coordonnées externes au sujet. Elle peut être référée à des attributs dits absolus, c'est-à-dire fixes dans l'espace comme les coordonnées bidimensionnelles géographiques (Nord-Sud ; Latitude-Longitude), ou encore comme les coordonnées unidimensionnelles (direction de la boussole ; direction de la gravité). Elle peut être également référée à des attributs dits relatifs définis en terme d'orientation d'un objet par rapport à un autre. Il existe également des cas dans lesquels la référence est toujours externe au sujet mais où l'objet à juger est le sujet lui-même ou une partie de son corps. Le référentiel utilisé est alors qualifié de semi-exocentré. Ainsi, la force gravitaire dans l'environnement terrestre permet la mise à jour d'un référentiel exocentré appelé spécifiquement géocentré ou gravitaire. L'origine de ce référentiel est située à la surface de la Terre, ses axes sont définis par la direction de la gravité, définissant la notion de verticalité physique, et le plan horizontal terrestre. Tout corps se trouvant à l'intérieur de ce référentiel subit une force linéaire P (poids du corps) où P = mg (m étant la masse de l'objet et g l'accélération de la gravité). L'intensité de la force (ou accélération) gravitaire terrestre est à peu près constante (environ $9.81 m.s^{-2}$). Cette force est exactement compensée par une autre force dite anti-gravitaire R, qu'exerce en sens inverse le sol sur lequel le corps est posé, de telle façon que P – R = 0. 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.

Constituant un élément fondamental pour définir l'orientation de tout objet ainsi que la coordination de l'orientation spatiale de plusieurs objets en situation écologique, la direction de cette force gravitaire est un indice clef dans la perception des relations qui nous unissent à l'environnement (Paillard, 1974). D'un point de vue général, tout organisme vivant baserait sa perception du monde sur certaines régularités attendues du monde physique telles que la direction de la force gravitaire : (1) elle jouerait un rôle central pour tous les êtres vivants tant au niveau de l'espace sensori-moteur qu'au niveau de l'espace représenté (Paillard, 1971), (2) elle organiserait la coordination posture-mouvement par le jeu de synergies musculaires issues de réactions antigravitaires, et enfin, (3) elle constituerait le dénominateur commun entre la perception de l'orientation du corps et la position spatiale des objets.

Le référentiel égocentré, quant à lui, permet de coder la position spatiale des objets par rapport au corps du sujet considéré. Il constituerait une des bases de l'organisation du comportement orienté vers l'espace extra-corporel (Jeannerod, 1988 ; Jeannerod & Biguer, 1987). C'est par rapport à cette référence égocentrée qu'est déterminée la position spatiale des objets vers lesquels sont dirigés les mouvements. Pour les objets visuels, l'acte moteur nécessite la transformation des informations afférentes en coordonnées spatiales afin de reconstruire la position égocentrée de l'objet à partir de sa position rétino-centrée (Jeannerod, 1988). La référence égocentrée peut se définir comme la représentation interne d'un plan virtuel, appelé plan médian, plus ou moins superposé au plan sagittal corporel, et qui divise le corps et l'espace attenant en deux secteurs égocentriques droit et gauche d'étendue équivalente. Par définition, le plan médian est indépendant de la position du corps par rapport à la direction de la gravité. Cependant, les choses ne paraissent pas aussi simples puisque lorsque l'orientation du corps n'est plus alignée sur le vecteur gravitaire la perception égocentrique est perturbée (Bauermeister, 1964 ; Bradshaw & coll., 1985). Il est aujourd'hui

communément accepté que ce type de décorrélation induit des modifications sensorielles notamment vestibulaire et somesthésique (Bronstein, 1999). Mais quelle est la contribution effective de ces indices sensoriels dans la construction de la référence égocentrée ? D'autre part, il a été montré qu'un décalage illusoire de la référence égocentrée engendrerait des erreurs dans la perception de la localisation et du mouvement d'un objet dans un espace exocentré (Lackner & DiZio, 2005). Bien que les perceptions égocentrée et géocentrée semblent être liées, quelle est l'influence de la perception égocentrée sur la perception exocentrée ?

Afin de répondre à ces deux principales interrogations, ce travail de recherche est organisé en trois grandes parties : le cadre théorique, les résultats expérimentaux et la conclusion générale. Le cadre théorique se divise en cinq chapitres. Le premier s'intéresse spécifiquement aux notions de référence et de référentiel égocentrés. Nous tâcherons d'y définir le concept de plan médian et de résoudre l'ambiguïté terminologique sous-jacente. Nous distinguerons également les notions proches de celle d'espace du corps utilisées dans l'établissement du référentiel égocentré. Le deuxième chapitre est consacré au caractère hiérarchique du référentiel égocentré. Nous évoquerons successivement les différentes étapes de l'établissement d'un référentiel égocentré permettant une perception égocentrée d'un objet visuel. Dans un troisième chapitre, nous discuterons de la construction d'une perception égocentrée dans un espace gravitaire. Nous présenterons tout d'abord les informations sensorielles susceptibles d'intervenir dans un tel processus. Puis, nous mettrons en évidence l'influence du vecteur gravitaire dans la perception égocentrée. Enfin, pour conclure ce chapitre, nous aborderons la notion d'intégration multi-sensorielle dans l'établissement de la référence égocentrée dans un environnement gravitaire. Dans un quatrième chapitre, nous envisagerons le rôle de l'axe-Z dans la perception exocentrée. Nous discuterons tout d'abord

des effets de l'inclinaison de l'axe-Z sur la perception de la direction gravitaire, puis nous présenterons les principales hypothèses explicatives des effets rapportés, et enfin, nous évoquerons le rôle de la perception égocentrée dans le jugement de la direction gravitaire. Les hypothèses générales de ce travail de recherche seront présentées dans un cinquième chapitre où sera également présentée la méthodologie générale afin de faciliter la lecture des différents chapitres expérimentaux (chapitres 6, 7, 8 et 9) qui constituent le cœur de ce travail de recherche. Enfin, le dernier chapitre exposera les éléments de discussion générale qui découlent des résultats recueillis dans les différentes expériences rapportées. Il développera également certaines perspectives de recherche que ce travail suscite.

CADRE THEORIQUE

CHAPITRE 1 : LA REFERENCE EGOCENTREE COMME REPRESENTATION INTERNE

La référence égocentrée constitue une des bases de l'organisation du comportement orienté vers l'espace extra-corporel (Jeannerod, 1988 ; Jeannerod & Biguer, 1987). Dans la vie quotidienne, la position spatiale des objets visuels est spontanément déterminée par rapport à une partie ou à l'ensemble de notre corps. Il est courant de s'entendre dire que tel ou tel objet est à ma droite, devant mon doigt, qu'il se situe à gauche d'où je regarde ou encore derrière moi. Ce processus de positionnement spatial nécessite la prise en compte de l'ensemble des indices sensoriels disponibles. Ces indices sont transformés en coordonnées spatiales afin de reconstruire la position égocentrée de l'objet à percevoir ou à atteindre (Jeannerod, 1988). Cette position égocentrée est calculée à partir de différents points appartenant à la représentation interne d'un plan virtuel, appelé plan médian. Plus ou moins superposé au plan sagittal du corps, ce plan divise le corps et l'espace attenant en deux secteurs égocentriques. La superposition exacte du plan sagittal corporel et du plan médian subjectif conditionne l'égalité des deux secteurs égocentriques droit et gauche de l'espace représenté (Jeannerod & Biguer, 1989). Le plan médian du corps serait la référence égocentrée naturelle pour l'estimation de la localisation horizontale (gauche ou droite) d'un objet visuel.

1.1. De la notion de référence égocentrée à celle de plan médian

1.1.1. Définition et terminologie

Différentes terminologies sont utilisées pour énoncer le repère ou l'origine du codage égocentrique : on parle d'axe-Z, de plan sagittal corporel, de plan médian ou encore de 'juste ou droit devant soi'. Le premier d'entre eux, l'axe-Z, correspond à une ligne imaginaire qui relierait le juste au dessus de la tête au juste en dessous des pieds (axe corporel). Le plan médian correspond, lui, à la représentation interne d'un plan virtuel superposé au plan sagittal corporel. Il se définit comme la projection orthogonale de l'axe-Z sur le plan fronto-parallèle divisant ainsi le corps et l'espace en deux parties égales ; sa bonne perception conditionne, par définition, l'égalité des étendues droite et gauche, ainsi que la direction du 'juste ou droit devant soi' (Jeannerod & Biguer, 1989). En résumé, le 'juste devant soi' n'est qu'un point particulier de la projection de l'axe-Z vers l'avant qui n'est lui-même qu'une simple direction appartenant au plan médian.

1.1.2. Le plan médian

On parle de plan médian subjectif ou apparent lorsque celui-ci est défini perceptivement et de plan médian objectif lorsqu'il est défini physiquement, c'est-à-dire lorsqu'il se confond exactement avec le plan sagittal corporel (Werner & coll., 1953). Nombreuses sont les études dont la finalité est de déterminer l'étendue des secteurs égocentriques droit et gauche. Une méthode directe d'estimation de la localisation subjective de cette référence consiste à demander au sujet de positionner une diode visuelle droit devant soi dans le cas d'un jugement perceptif visuel, ou de pointer 'juste devant soi', sans contrôle visuel, dans le cas d'un jugement perceptif haptique. Cependant dans de nombreuses études

de la littérature, une tâche de bissection est utilisée. Cette tâche renseigne indirectement sur la localisation de la référence égocentrée (Jeannerod & Biguer, 1989). Ainsi, il est demandé au sujet de partager une barre horizontale exactement en son milieu, initialement confondu avec son 'juste devant soi' physique. Pour une bonne compréhension des mécanismes d'estimation, la sélection spécifique des sujets au regard de leur latéralité est souhaitable. Cependant seule la latéralité motrice est prise en compte dans la littérature (Chokron & Imbert, 1995).

Le découpage des deux secteurs égocentriques droit et gauche, chez les personnes neurologiquement saines, montre, parfois, une légère déviation vers la gauche du milieu égocentrique objectif. Ce phénomène, connu sous le nom de pseudo-négligence, a été mis à jour la première fois par Bowers & Heilman au début des années 80. Depuis il a été observé à de nombreuses reprises notamment via l'utilisation des modalités tactile et kinesthésique (Bowers & Heilman, 1980 ; Bradshaw & coll., 1983, 1985 ; Bradshaw & coll., 1987 ; Heilman & coll., 1983 ; Werner & coll., 1953). Le terme de sous-estimation du côté gauche (left side under-estimation) est également employé (Bradshaw & coll., 1983). Cependant un certain nombre d'études ne retrouve pas cette déviation systématique de la référence égocentrée, que l'estimation soit tactilo-kinesthésique (Bradshaw & coll., 1989 ; Hatta & Yamamoyoto, 1986 ; Sampaio & Chokron, 1992), visuelle (Halligan & coll., 1989 ; Manning & coll., 1990 ; Vallar & coll., 1999 ;Werth & Pöppel, 1988) ou encore représentationnelle (Werth & Pöppel, 1988).

1.1.3. La position égocentrée : indice de localisation mais aussi d'orientation

Juger de la position d'un objet ne se limite pas à sa seule localisation gauche/droite par rapport au plan médian. Ce jugement nécessite également l'estimation de l'orientation (ou de l'inclinaison) de cet objet par rapport à celui du plan médian. En l'état de nos connaissances,

cette information de l'objet est moins fréquemment étudiée. Cependant, elle est indispensable lors d'intervention directe sur l'objet. C'est d'ailleurs dans l'acte moteur que cette information prend toute son importance. En effet, la première étape de l'acte moteur est de localiser l'objet (où est l'objet par rapport à moi ?) puis la seconde étape est d'estimer son orientation afin de l'appréhender pour agir sur lui. La bonne exécution de l'acte moteur dépend donc de la parfaite estimation de la position spatiale de l'objet (localisation et orientation) par rapport à soi, donc de la correcte perception de la position du plan médian. Tout au long de ce travail de recherche, nous distinguerons les deux caractéristiques spatiales du plan médian que sont la localisation horizontale et l'orientation. Elles seront toutes les deux comprises dans le terme général de position.

Ainsi, le plan médian constituerait la référence privilégiée pour le codage de la position (localisation et orientation) des objets par rapport au corps. La qualité de la perception du plan médian conditionnerait la qualité de la perception de la position des objets environnants. Puisque le plan médian, par définition, est la représentation interne du plan sagittal corporel, il permettrait la construction cognitive de l'espace du corps et de ses différents segments. Nos perceptions et actions dans l'espace extra-corporel seraient donc conditionnées par la connaissance de notre espace corporel.

1.2. L'espace du corps : une représentation interne

Avant de définir les différents espaces liés au corps, il convient au préalable de préciser et définir les deux notions-clé que sont l'image du corps et le schéma corporel. L'usage terminologique, qui s'y rapporte, reste généralement assez confus. Toutes deux

intimement liées contribuent chacune à leur niveau à la représentation interne du corps (Gallagher, 1986 ; Paillard, 1987).

La notion d'image du corps, développée par la psychanalyse, fait référence à la perception et aux représentations que chacun a de son propre corps, en tant qu'objet physique mais aussi en tant qu'objet chargé d'affects. Elle serait une représentation consciente de l'expérience tactile, visuelle et sensori-motrice que nous avons de notre corps et possèderait également une composante émotionnelle. Le schéma corporel, lui, relèverait d'une structure qui intègre les perceptions sensorielles et traduit le vécu du corps, substrat anatomique de l'image du corps, sans cependant réaliser une image puisqu'il est lié à l'expérience motrice, au ressenti musculaire (Sanglade, 1983). Considéré comme un standard auquel sont rapportés les changements de posture, avant qu'ils n'entrent dans le champ de la conscience (Head & Holmes, 1911), le terme de schéma corporel fut employé pour la première fois par Bonnier en 1893 dans une approche neurophysiologique en tant que "*figuration topographique et somatotopique du corps*". Cependant, la notion de schéma corporel doit être distinguée de celle d'espace corporel postural. L'espace corporel postural correspondrait à l'étendue spatiale dans laquelle nous pouvons organiser notre posture alors que le schéma corporel constituerait le cadre de référence pour le positionnement antigravitaire fondamental (Massion, 1994). Le schéma corporel renverrait ainsi au type de configuration spatiale prise par le corps, mais également aux processus mis en jeu pour y parvenir. Elaboré à partir du référentiel postural de base qu'est la posture debout, le schéma corporel constituerait un modèle permanent de notre propre corps qui se réalise au fur et à mesure de nos expériences vécues, par la répétition et l'exercice des différents mouvements que nous effectuons en interaction avec l'environnement gravitaire qui nous entoure (Paillard, 1971). Perceptivement construit, notre schéma corporel constitue ainsi une puissante source d'informations spatiales à la fois sur un plan statique

(orientation et position) et dynamique (forces émises) qui permet de construire une représentation du monde extérieur relativement stable par rapport à l'observateur, indépendamment de tout changement relatif à la position des yeux ou de la tête. Le concept de schéma corporel est donc intimement lié mais non assimilable à la notion d'espace corporel postural (Wallon & Lurçat, 1962). L'image du corps et la conscience que nous en avons réaliseraient en fait l'enveloppe de ce contenu animé que constituent notre squelette et les muscles qui le mobilisent.

En d'autres termes, et pour finir sur ces notions, il faut envisager ces différents concepts comme appartenant à une globalité complexe où les uns sont intimement imbriqués aux autres et réciproquement. Il y a une réelle nécessité d'entrevoir un va-et-vient permanent entre la réalité neurophysiologique associée au concept de schéma corporel et la réalité psychique associée à celui d'image du corps (Schilder, 1950).

1.2.1. Le corps centralement représenté

La géométrie du corps et ses possibilités motrices conduisent à distinguer trois espaces : (1) l'espace du corps proprement dit, délimité par le revêtement cutané, (2) l'espace proche (péri-corporel), atteignable sans activité locomotrice par l'organisme, et (3) l'espace lointain (extra-corporel), non-exposé sans activité locomotrice. Les relations entre la position de la référence égocentrée et la représentation de l'espace du corps (en particulier, la représentation des deux hémi-espaces) restent encore à établir de façon précise. Cependant, la pathologie fournit quelques arguments en faveur d'une dépendance étroite entre elles.

Les conséquences sévères de la perte partielle de la connaissance de l'espace du corps ou de celle de l'espace proche, due à une déficience neurologique telle que la négligence spatiale, ont été stigmatisées à partir de données récentes (Jeannerod, 1987 ; Pérennou & coll.,

1998 ; Thier & Karnath, 1997). L'altération sélective de la perception de ces espaces n'est pas sans incidence sur les capacités perceptivo-motrices de l'individu. Elles concernent autant la détection des événements se produisant dans l'hémi-espace contralésionnel que la réponse à ces évènements (Heilman & coll., 1985). Généralement, le patient minimise la gravité de ses troubles (anosodiaphorie), voire n'en a pas conscience (anosognosie). De façon caricaturale, on dit que le patient souffrant de négligence gauche se comporte comme si la partie gauche de l'espace n'existait plus ; la projection du corps est comprimée vers la droite (Richard & coll., 2000). Cette personne ne réagit pas aux questions d'une autre personne placée à sa gauche, alors qu'elle lui répondra immédiatement si elle était placée à sa droite. Certaines ne reconnaissent plus leur membre déficitaire, contralésionnel (hémiasomatognosie), parfois même, un délire somato-paraphrénique s'installe, dans lequel le patient attribue son bras malade à une autre personne : on parle d'aschématie pour signifier l'atteinte de la représentation schématique du corps (Bonnier, 1905). La méconnaissance de l'espace du corps induirait une mauvaise perception métrique de la projection du corps dans l'espace, ce qui entraînerait une désorganisation dans l'ensemble des espaces d'action. L'apparition d'une nouvelle représentation corporelle, objectivée par une activation cérébrale spécifique, s'accompagnerait d'une réorganisation comportementale sur l'environnement.

La construction des coordonnées spatiales égocentrées impliquerait de nombreuses régions cérébrales. La perception des parties du corps les unes par rapport aux autres dépendrait de l'activité des récepteurs sensoriels situés au niveau des articulations, de la peau, etc., et du traitement central de leurs projections au niveau du thalamus et du cortex somatosensoriel (Matthews, 1982 ; Mountcastle, 1957 ; Mountcastle & Powell, 1959). Des études chez le singe suggèrent que la région pariéto-occipitale (Galletti & coll., 1993) ainsi que la région postérieure du cortex pariétal (Andersen & coll., 1997) seraient également

impliquées tout comme le colliculus supérieur, la formation réticulée mésencéphalique ou encore la région pré-motrice (Fogassi & coll., 1996 ; Graziano & Gross, 1998). La représentation de l'espace du corps serait donc sous la dépendance de l'activité d'un ensemble distribué de ces structures nerveuses, où convergent de multiples afférences sensorielles (Jeannerod & Biguer, 1987 ; Ventre & coll., 1984). La position approximativement médiane du plan virtuel qu'est la référence égocentrique serait la résultante d'un fonctionnement symétrique de l'ensemble (Jeannerod & Biguer, 1989). On conçoit, alors, qu'une lésion survenant en un point quelconque de ce système neural complexe aurait pour résultat de créer un biais d'orientation égocentrée.

1.2.2. Représentation interne et indices sensoriels

Une connaissance correcte de l'espace du corps est cruciale pour agir de façon adaptée sur l'environnement. Cette représentation interne émergerait de l'intégration de multiples stimuli, notamment provenant du système vestibulaire et des récepteurs proprioceptifs du cou (Biguer & coll., 1988 ; Karnath, 1994 ; Karnath & coll., 1994 ; Taylor & McCloskey, 1991 ; Ventre & coll., 1984). Cependant certaines stimulations sensorielles chez le sujet sain, induiraient une déviation des coordonnées égocentrées (Biguer & coll., 1988 ; Bottini & coll., 1994 ; Howard, 1982 ; Howard & Templeton, 1966 ; Karnath & coll., 1994 ; Lackner, 1978). Ainsi, les paupières closes, lors d'une rotation des yeux, (Werner & coll., 1953) ou encore d'une rotation horizontale de la tête (Mars & coll., 1998 ; Revol, 2000), l'estimation kinesthésique de la position du tronc serait altérée (déplacée dans le sens opposé à la rotation produite). Le maintien du non-alignement tête/tronc sans indice visuel provoque l'illusion de 'retour de la tête', c'est-à-dire une illusion de réalignement de la tête sur le tronc (Gurfinkel & coll., 1992). Chez les sujets particulièrement sensibles à ce type de phénomène, la sensation

illusoire d'un alignement tête/tronc est atteinte après une dizaine de minutes d'immobilité. A ces délais, une explication en termes d'adaptation vestibulaire est exclue. Les auteurs ajoutent qu'au moment où la tête est ramenée en position neutre (i.e., tête/tronc alignés), ce recentrage réel induit la sensation d'une déviation de la tête en sens inverse de la rotation initiale (Gurfinkel & Lévik, 1991 ; Gurfinkel & coll., 1992). Ce type d'illusion ne semble pas s'expliquer par une adaptation des récepteurs des muscles du cou puisque le maintien de la position nécessite une activité tonique. Une dégradation de l'image du corps pourrait être évoquée. Le non-alignement prolongé des différents segments corporels engendrerait une dérive de l'image du corps tendant à ramener les segments en position neutre ou proximale.

La modification de position d'un segment par rapport au reste du corps et son maintien, en absence d'information visuelle, induirait non seulement une perturbation de la représentation de l'orientation relative des segments, comme cité dans la partie précédente, mais également une réorganisation voire une désorganisation de la perception de l'espace du corps. Cependant, chaque partie du corps pourrait être utilisée comme référence égocentrée par le sujet pour percevoir et agir sur l'espace péri- et extra-corporel. Le codage égocentré de la position de l'objet peut être rétino- ou oculo-centré, céphalo-centré (Karn & coll., 1997), tronc-centré (Darling & Miller, 1995), référé à un segment corporel spécifique à la tâche demandé comme l'épaule (Soechting & coll., 1990), ou encore référé à la direction du regard. A chaque tâche correspondrait un référentiel égocentré dont l'origine corporelle est différente (Ghafouri & coll., 2002). Dans le prochain chapitre, nous allons discuter des différentes étapes de la perception égocentrée d'un objet visuel par rapport au plan médian.

CHAPITRE 2 : DES REFERENTIELS HIERARCHISES VERS UNE PERCEPTION VISUELLE EGOCENTREE

La perception visuelle d'un objet par rapport au plan médian résulterait d'une intégration successive des informations afférentes dans trois référentiels égocentrés hiérarchisés (Howard, 1982 ; Wade, 1992). En l'absence de cadre visuel structuré, la transformation des indices sensoriels en coordonnées spatiales doit nécessairement intégrer (1) la stimulation rétinienne, (2) les informations concernant la position des yeux dans leur orbite, et (3) la position angulaire de la tête par rapport au tronc. Le premier d'entre eux est appelé rétino-centré. Ce codage de l'objet visuel est issu de sa projection par rapport au méridien rétinien (Howard, 1986). L'orientation et la localisation visuelles sont donc codées dans un premier temps en coordonnées rétiniennes. Dans un deuxième temps, la combinaison de ces indices rétiniens de l'objet (en anglais : retinal information - RI) et la position de chaque œil dans leur orbite respectif (en anglais : extraretinal eye position information - EEPI) détermine un référentiel égocentré de niveau supérieur : le signal de position spatiale est référé au plan médian de la tête passant par l'égocentre (ou œil cyclopéen). Cette étape constitue le codage céphalo-centré. Dans un troisième temps, la position de la tête sur le tronc doit être prise en compte. Cette dernière composante est issue principalement des propriocepteurs du cou. L'intégration de cette composante à celle céphalo-centrée (RI + EEPI) permet la perception égocentrée d'un objet visuel référée au plan médian du corps.

Dans ce chapitre, nous allons tenter de décrire l'ensemble des modalités sensorielles du corps nécessaires à la perception égocentrée d'un objet visuel. Pour ce faire, nous allons suivre le modèle de Wade (1992) en commençant au niveau de la rétine, puis au niveau du segment céphalique et enfin au niveau du corps dans sa globalité. Nous tâcherons de

comprendre les mécanismes de stimulation de chacune des modalités sensorielles, ainsi que leur implication dans la perception égocentrée d'un objet visuel.

2.1. Le référentiel rétino-centré

La vision est la modalité sensorielle la plus importante chez l'Homme. Dans les conditions naturelles, elle se substitue souvent aux autres modalités sensorielles. La vision occupe une part centrale dans la perception égocentrée de par son rôle dans le positionnement des objets visuels par rapport à soi, dans leur identification (vision centrale), mais également dans la détection de leurs mouvements relatifs, c'est-à-dire référés à l'œil lui-même (vision périphérique). La notion de flux visuel qui correspond au défilement de la scène visuelle sur la rétine, constitue à ce titre, un indice performant nous renseignant sur la direction et la vitesse des déplacements de l'environnement par rapport à l'oeil (Gibson, 1979). Nous allons dans un premier temps rapidement préciser la physiologie du récepteur oculaire que constitue la rétine avant de commenter sa contribution dans la perception égocentrée.

2.1.1. Un capteur sensoriel à double fonction

La rétine est divisée en quatre zones. Tout d'abord une zone appelée point aveugle ou papille optique qui, comme son nom l'indique, est une zone sans perception visuelle ne comprenant ni cellule nerveuse, ni récepteur, ni épithélium pigmentaire. Située dans la partie inférieure et nasale de la rétine, cette zone correspond au point d'émergence des fibres optiques (axones des cellules ganglionnaires). Les trois autres zones s'organisent de façon concentrique. Il y a tout d'abord la zone centrale de la rétine, la fovéa, dépression circulaire située immédiatement autour du point d'impact de l'axe visuel. Elle correspond à la partie la

moins épaisse de la rétine, elle est très petite, 1.5 millimètre de diamètre ce qui correspond à 5 degrés du champ visuel. La deuxième zone se situe aux abords immédiats de la fovéa, il s'agit de la tâche jaune (macula lutea) dont le diamètre est de 6 millimètres soit 15 à 20 degrés du champ visuel. Enfin entourant ces deux zones on trouve la rétine périphérique (Buser & Imbert, 1987).

Tapissée de cellules réceptrices, appelées photorécepteurs, la rétine des vertébrés est dite inversée. Il existe deux types de cellules réceptrices : les cônes et les bâtonnets. Ces cellules ont une répartition, une sensibilité, et un rôle différents. Les cônes sont les moins nombreux (environ 7 millions), ils se retrouvent essentiellement dans la partie fovéale de la rétine, ce sont eux qui ont la plus forte acuité. Ils permettent une vision précise dans une lumière forte, dite vision photopique ou diurne (Buser & Imbert, 1987 ; Howard, 1982). Les bâtonnets, plus nombreux (environ 100 millions), se situent majoritairement dans la zone péri-fovéale. Ils ont un rôle dans la vision crépusculaire, dite vision scotopique ou nocturne. Ces différences physiologiques conduisent à des différences fonctionnelles (Schneider, 1969 ; Trevarthen, 1968). La fovéa, partie centrale de la rétine, est mieux adaptée à l'analyse de détails spatiaux des objets, alors que la rétine périphérique est adaptée à la discrimination rapide mais grossière des formes mais surtout à la perception des mouvements. Cette dichotomie rétinienne fonctionnelle est communément conceptualisée en terme de vision focale versus vision ambiante. Ces deux visions bien que fonctionnellement différenciées coopèrent pour permettre une perception visuelle adaptée (Amblard & Carblanc, 1980 ; Howard, 1982 ; Jeannerod, 1974 ; Maunsell, 1987 ; Paillard & Amblard, 1986 ; Post & Leibowitz, 1982 ; Saarinen, 1987 ; Saarinen & coll., 1989 ; Virsu & coll., 1987).

2.1.2. Une représentation rétino-topique

Une des spécificités du système visuel est que la position de la projection de l'image de l'objet sur la rétine constitue en elle-même une première information spatiale (l'indice rétinien - RI -). Elle serait déterminée par son excentricité par rapport à la fovéa (Buser & Imbert, 1987 ; Imbert, 1988). Deux caractéristiques non indépendantes expliquent l'existence d'un tel référentiel : (1) le maintien jusqu'au cortex visuel primaire de l'organisation topologique des cellules stimulées de la rétine et (2) la sélectivité des neurones corticaux à l'orientation.

L'image oculaire codée par plus de 100 millions de photorécepteurs est transmise au cerveau par le nerf optique qui ne comporte qu'environ 1 million de fibres. L'information véhiculée par le nerf optique n'est donc pas une image correspondant à ce qui a été vu mais plutôt un ensemble d'informations renseignant sur l'organisation de la stimulation lumineuse qui a atteint les récepteurs. L'image oculaire serait alors codée en une représentation neurale réduite (Imbert, 1988). On parle de codage rétino-topique. A l'issue de ce premier traitement, les cellules ganglionnaires, dont les fibres constituent le nerf optique, acheminent l'information jusqu'au chiasma optique, où s'effectue une redistribution des afférences. La partie temporale du nerf optique, c'est à dire celle contenant l'information issue de la zone temporale de la rétine, est distribuée ipsilatéralement, alors que la partie nasale est distribuée controlatéralement (Figure 2 ; Buser & Imbert, 1987). En d'autres termes, il y a au niveau du chiasma optique un croisement partiel des fibres visuelles. Au-delà du chiasma, deux voies principales relient la rétine au cerveau : la voie géniculo-striée et la voie rétino-tectale. La première est constituée de fibres ganglionnaires non croisées, à conduction rapide (Jeannerod, 1974). La seconde est constituée de fibres qui décussent au niveau du chiasma, c'est à dire issues de la zone nasale de la rétine.

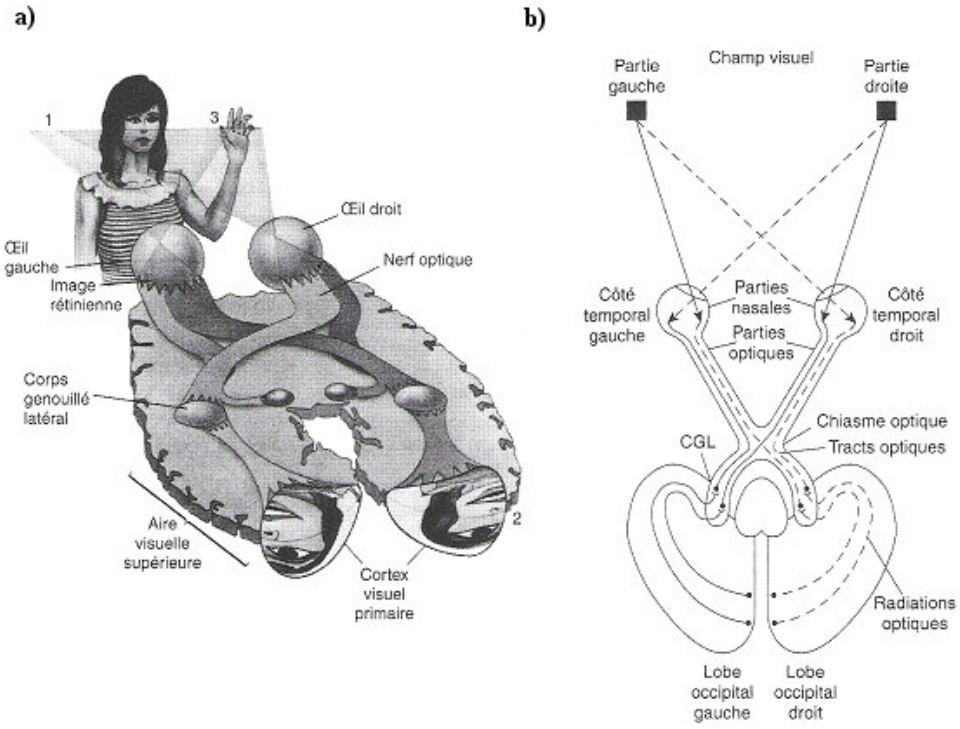


Figure 2 : a) Illustration de la distribution de la scène visuelle dans le cortex. Si la partie droite du champ visuel se retrouve dans le cortex visuel gauche, la partie centrale du champ visuel, là où se dirige le regard, se projette sur la fovéa et bénéficie d'un effet d'agrandissement dans le cortex. C'est pourquoi le visage de la jeune fille occupe un plus grand espace que son bras. (D'après Frisby, 1980). b) Schéma simplifié de la distribution de l'information visuelle. (D'après Schiffman, 1996).

La préservation de la topologie de la stimulation des récepteurs jusqu'au cortex visuel primaire fait que chaque cellule corticale n'est sensible qu'à une région limitée du champ visuel, région appelée champ récepteur. Cette correspondance quasi directe entre cellules corticales et cellules rétiniennes s'accompagne de certaines caractéristiques de la réponse du neurone du cortex visuel, comme par exemple la sélectivité à l'orientation du stimulus.

On doit la découverte de la sélectivité corticale à l'orientation aux travaux de Hubel & Wiesel (1962, 1968) qui ont mis en évidence dans l'aire VI du chat, des cellules corticales sensibles à l'orientation d'un stimulus. En effet, certains neurones présentent une réponse maximale lorsque l'orientation du stimulus coïncide avec l'orientation de leur champ récepteur. Dès que le stimulus s'écarte de cette orientation optimale, la réponse des neurones

diminue. Par exemple, certaines cellules corticales ne répondent que lorsque le stimulus a une orientation verticale. Des neurones corticaux sélectifs à l'orientation d'un stimulus vertical sont stimulés par l'activation de points rétiniens à la verticale. D'autres en revanche ne sont activés que pour des orientations horizontales ou obliques. Dans le cortex visuel, les neurones codant la même orientation sont regroupés dans des colonnes dites d'orientation, chaque orientation de 0 à 180 degrés y étant représentée. Cependant, la présence de deux lignes visuelles orientées différemment induit le phénomène de contraste d'orientation (Carpenter & Blakemore, 1973). Le contraste angulaire ou contraste d'orientation traduit une tendance du système visuel à surestimer les angles aigus formés par ces deux segments. Cette erreur atteint, sous certaines conditions, un maximum de 4 degrés pour les angles compris entre 10 et 20 degrés (Howard, 1982, 1986).

2.2. Le référentiel céphalo-centré

Dans le modèle proposé par Wade (1992), les signaux rétiniens de chaque œil et la position des yeux dans leur orbite sont combinés pour définir un système de coordonnées égocentriques avec respectivement pour origine l'égocentre ou œil cyclopéen (Ono & Angus, 1974) et pour plan de référence le plan médian de la tête. L'indice rétinien (RI) seul dans un espace visuel non structuré n'est pas suffisant pour fournir la position visuelle complète de l'objet par rapport à la tête. En effet, une des particularités de l'œil en tant qu'organe récepteur, assurée par les muscles qui lui sont associés, est sa capacité à effectuer différents types de mouvements assurant deux fonctions fondamentales : (1) diriger le regard vers une zone de l'espace afin de traiter l'information qui s'y trouve, et (2) assurer, une fois l'information saisie, sa stabilisation sur la fovéa afin qu'elle se situe toujours dans la zone d'acuité visuelle la plus forte (Paillard, 1971, 1974, 1987 ; Leibowitz & coll., 1986).

2.2.1. Les mouvements oculaires volontaires et réflexes

Les mouvements oculaires peuvent être regroupés selon leur fonction. Nous aborderons ici que deux catégories. La première constitue l'exploration visuelle proprement dite. Il s'agit de l'activité oculomotrice la plus hautement élaborée. L'exploration d'une scène visuelle se fait par une succession de saccades et de fixations du regard. Cette exploration se déroule généralement selon une stratégie organisée mettant en jeu les visions fovéale et périphérique. Les fixations du regard résultent d'un acte moteur complexe qui met un objet défini au centre de la fovéa. Les saccades sont des mouvements extrêmement rapides qui accompagnent les changements de point de fixation. Les déplacements plus importants du regard sont, en général, accompagnés de mouvements de la tête. La seconde catégorie regroupe les ajustements oculaires visant à stabiliser le flux rétinien lors des mouvements de l'observateur. Ces mouvements oculaires, appelés nystagmus, sont spécifiques à cette fonction de stabilisation visuelle. D'origine réflexe, ces mouvements oculaires sont entièrement pilotés par des stimuli sensoriels provenant d'autres récepteurs. On distingue, de manière générale, deux grandes catégories de mouvements de ce type, les nystagmus vestibulaires, induits par une stimulation vestibulaire, et les nystagmus cervicaux, induits par une stimulation proprio-somesthésique du cou. Ces derniers seront définis dans la dernière partie de ce chapitre lorsque nous aborderons la dissociation du segment céphalique et du tronc. Avant de décrire le nystagmus vestibulaire, une description anatomo-fonctionnelle du vestibule est nécessaire.

2.2.1.1. Le vestibule

L'appareil vestibulaire (Figure 3) est situé dans l'oreille interne, partie de l'oreille incluse dans une cavité creusée du rocher. Comme l'oeil, c'est un système pair, c'est à dire

constitué de récepteurs de chaque côté du plan médian corporel. A l'intérieur de la cavité osseuse, désignée sous le terme de labyrinthe osseux, se trouve, baignant dans la périlymphe, le labyrinthe membraneux, rempli d'endolymphe. Ce labyrinthe membraneux est constitué d'une cavité centrale, le vestibule proprement dit, comprenant deux systèmes de récepteurs différents : le système otolithique et le système canalaire (Benson, 1990 ; Buser & Imbert, 1982 ; Gribenski, 1979 ; Howard, 1986 ; Howard, & Templeton, 1966 ; Lacour, 1981 ; Parker, 1980 ; Schöne, 1984).

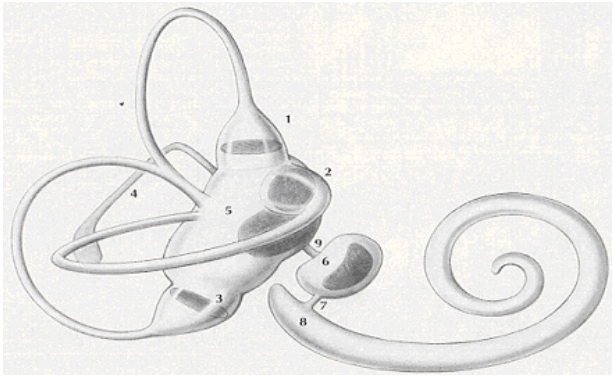


Figure 3 : Le système vestibulaire droit ; 1 : canal sagittal antérieur, 2 : canal horizontal latéral, 3 : canal frontal postérieur, 4 : canal et sac endolymphatiques, 5 : utricule, 6 : saccule, 9 : canal endolymphatique. (D'après Buser & Imbert, 1982).

L'ensemble des structures labyrinthiques constitue une entité anatomo-fonctionnelle très nette. Communicant toutes entre elles, ces structures sont remplies du même liquide extra-cellulaire, 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 particules cristallines de carbonate de calcium (statoconies ou otolithes) plus denses que l'endolymphe. La transformation d'un mouvement de la tête en un signal neural, que ce soit pour les canaux semi-circulaires ou pour les organes otolithiques, est réalisée au niveau d'une zone réceptrice : l'épithélium sensoriel. Les cellules sensorielles présentent un faisceau de cils de taille croissante, appelés stéréocils, dominé par un cil plus long et plus mobile, appelé kinocil. L'orientation du faisceau, du cil le plus petit au plus

grand, détermine la polarisation morphologique de la cellule et conditionne la directionnalité de sa réponse physiologique. D'un point de vue général, les forces gravito-inertielles consécutives à toutes accélérations angulaires et/ou linéaires du sujet constituent le stimulus efficace. La détection des mouvements d'accélération de la tête grâce au déplacement relatif d'un élément du capteur (endolymphe pour les canaux et statoconies pour les otolithes) provoque 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 canalaire et des accélérations linéaires le long des trois axes par le système otolithique (Buser & Imbert, 1982 ; Lacour, 1981).

- Le système canalaire -

Les canaux semi-circulaires sont au nombre de trois et sont orientés dans les trois plans de l'espace : un canal horizontal et deux canaux verticaux, antérieur (ou supérieur) et postérieur (ou inférieur). Chaque canal semi-circulaire prend naissance et se termine dans le sac utriculaire. Selon Darlot (1987), "*l'ensemble des canaux semi-circulaires peut être considéré comme un repère orthonormé où sont représentées les informations relatives aux rotations de la tête*". De plus, de par la symétrie de cet organe sensoriel de chaque côté du plan médian corporel, les deux canaux horizontaux, le canal antérieur droit avec le canal postérieur gauche et le canal antérieur gauche avec le canal postérieur droit forment des paires de canaux dites synergiques (Howard 1986).

L'épithélium sensoriel des canaux semi-circulaires est appelé crête ampullaire et se situe dans un renflement du canal, appelé ampoule. La crête ampullaire, composée de cellules sensorielles et de cellules de soutien, est surmontée d'une membrane élastique gélatineuse, dite cupule, qui s'étend sur toute la section de l'ampoule (Figure 4).

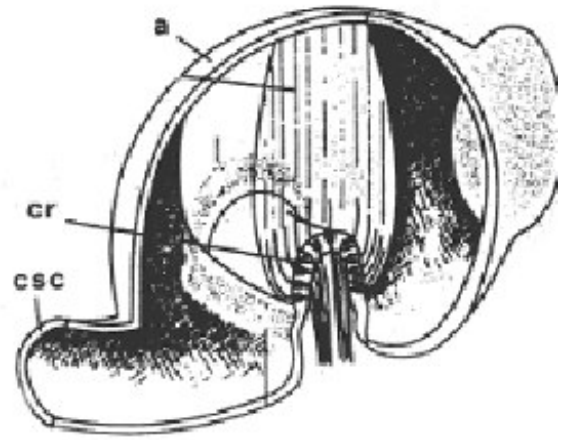


Figure 4 : Détail de la structure ampullaire. a : ampoule ; csc : canal semi-circulaire ; cr : crête ampullaire avec les cellules sensorielles. (D'après Buser & Imbert, 1982).

Quand une accélération angulaire de la tête se produit dans le plan du canal considéré, l'endolymphe se déplace en sens inverse à la rotation ce qui provoque une déformation de la cupule et stimule les cellules sensorielles. La déflection de la cupule dure aussi longtemps que dure l'accélération angulaire (Figure 5). Lorsque l'accélération est nulle, rotation à vitesse constante par exemple, la cupule retrouve sa position initiale et les cellules ne sont plus stimulées. Ce retour à la position de repos demande environ vingt secondes (Howard, 1982). La personne a alors l'impression d'être immobile. Pendant la période de décélération, l'inertie de l'endolymphe entraîne la cupule en sens inverse, ce qui correspond, du point de vue de la personne soumise au mouvement, à une sensation illusoire de rotation en sens inverse Enfin, cette sensation de rotation en direction opposée persiste quelques secondes après la fin de la rotation physique (Illusion post-rotatoire : Clark & Graybiel, 1966 ; Guedry & coll., 1971 ; Melvill-Jones & coll., 1964).

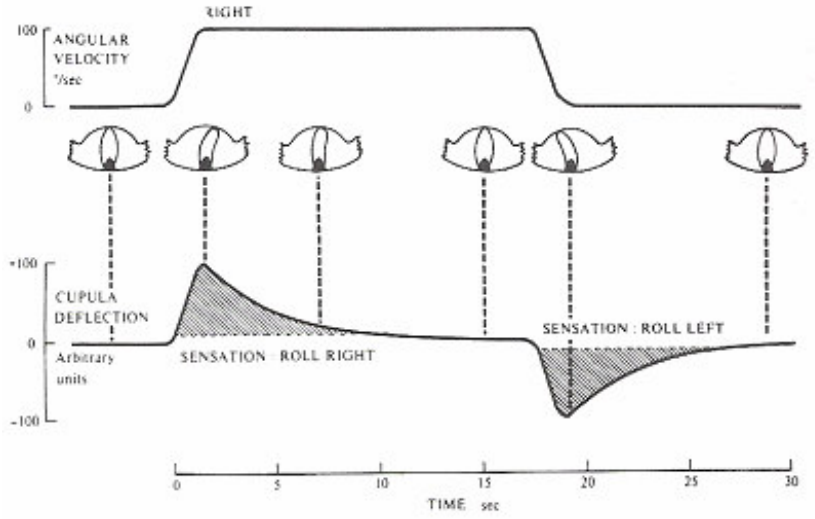


Figure 5 : Réponse des canaux semi-circulaires et sensations de rotation. Le haut de la figure montre la vitesse de rotation ; le bas de la figure montre le mouvement de la cupule après une accélération angulaire dans le plan du canal. (D'après Benson, 1988).

En posture debout, les canaux horizontaux détectent les accélérations en lacet supérieures à 0,14 deg.s^{-2}. Les canaux verticaux antérieurs et postérieurs fonctionnent en synergie, ils détectent les accélérations en tangage et en roulis au delà d'un seuil moyen de 0,5 deg.s^{-2}. Selon Penman (1973), si le canal horizontal est le plus sensible c'est parce que la plupart des mouvements que nous effectuons de façon écologique se font dans un plan horizontal et augmente l'occurrence de la stimulation de ce canal. L'exposition fréquente à une accélération angulaire particulière induirait un abaissement des seuils de détection, donc une amélioration de la sensibilité canalaire (Benson & coll., 1989).

En résumé, bien que les canaux semi-circulaires soient les principaux accéléromètres angulaires du corps humain, leur fonctionnement n'est pas parfait : (1) ils ont un seuil de perception limité, (2) la perception de la vitesse angulaire est inférieure à la vitesse angulaire réelle (Benson, 1990), (3) ils provoquent une sensation de rotation en direction opposée pendant la décélération, et enfin (4) il existe une persistance de la sensation de rotation en direction opposée après l'arrêt de la rotation.

- Le système otolithique -

L'organe otolithique est composé de deux types de structures en forme de sac, l'utricule et le saccule. La forme du saccule ressemble à un 'L' inversé et celle de l'utricule peut être comparée à celle d'un rein compact (Figure 6). L'utricule est à la jonction des trois canaux et sa cavité est continue avec celle des canaux. Le saccule est situé juste derrière l'utricule. Ces deux organes sont remplis d'endolymphe et contiennent un épithélium sensoriel appelé macule. Ils ne diffèrent que par leur orientation. La macule utriculaire repose sur le sol de l'utricule, approximativement dans le même plan que le canal horizontal. La macule sacculaire repose sur un plan sensiblement parallèle au plan du canal semi-circulaire antérieur (Darlot, 1987 ; Howard, 1986 ; Lacour, 1981). L'organisation anatomo-fonctionnelle des otolithes permet une sensibilité globale multi-directionnelle (Fernandez & Goldberg, 1976). L'extrémité des cils des cellules sensorielles 'baigne' dans une substance gélatineuse, extra-cellulaire, appelée membrane statoconiale comportant les statoconies. Ces statoconies, du fait de leur densité plus élevée que l'endolymphe et de leur extrême mobilité, se comportent en stimulateurs inertiels.

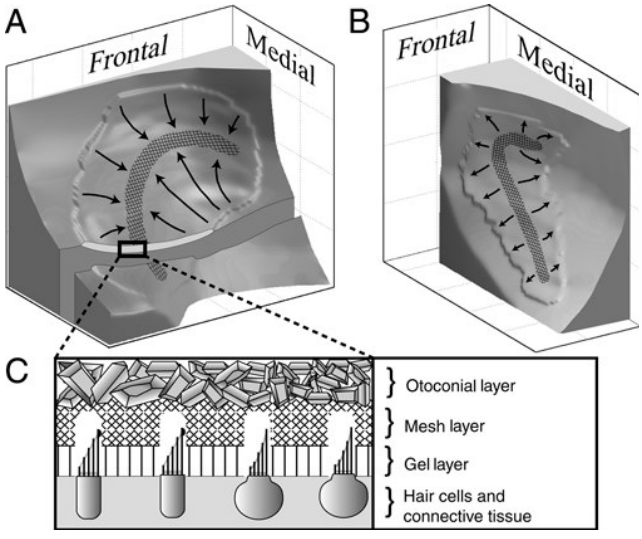


Figure 6 : Surface maculaire d'un utricule (a) et d'un saccule (b) gauche. La partie centrale ombrée représente la localisation de la striola et les flèches le sens de polarisation des cellules ciliaires. (c) Structure interne des otolithes. (D'après Jaeger & Hashwanter, 2004).

D'un point de vue général, la cellule sensorielle otolithique présente une fréquence de décharge de repos, dite spontanée. Plus spécifiquement, deux types de cellules sensorielles se côtoient : les cellules phasiques et les cellules toniques. Alors que les cellules phasiques sont spécifiquement sensibles aux accélérations linéaires de la tête dans les trois plans de l'espace (Benson, 1990), les cellules toniques conservent leur sensibilité à l'arrêt par leur activité permanente de repos, c'est-à-dire même en l'absence de toute stimulation (Darlot, 1987). Ces dernières font des otolithes des récepteurs d'accélération linéaire constante s'exerçant même en condition statique permettant en conséquence le codage des positions de la tête dans l'espace au repos (Figure 7). Leur fréquence de décharge reste identique quelle que soit la durée de l'inclinaison. Le seuil de sensibilité otolithique mesuré chez l'homme par des épreuves perceptives (Meiry, 1966 ; Melvill-Jones & Young, 1978) est entre 0.005 g et 0.01 g et entre 0.01 g et 0.1 g, respectivement pour une stimulation utriculaire ou sacculaire. Young (1984) précise que les otolithes sont capables de détecter une inclinaison de la tête à partir de 1.5 degrés.

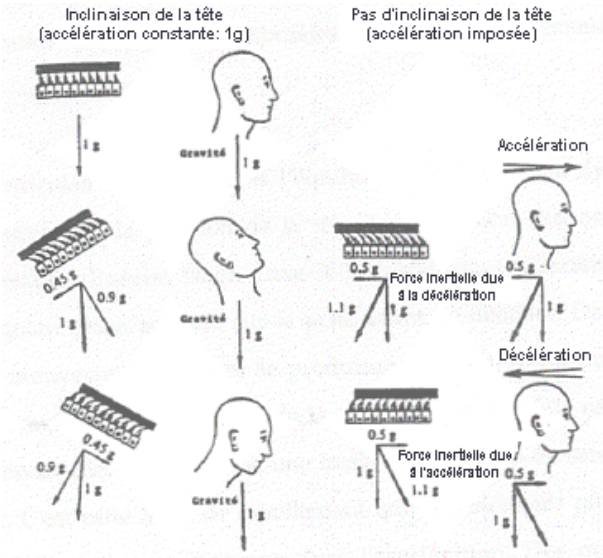


Figure 7 : Illustration de la réponse otolithique en présence d'une inclinaison céphalique en tangage ou d'une accélération linéaire selon l'axe-X. (D'après Darlot, 1987).

Le codage d'une accélération linéaire est permis par la déformation de la membrane statoconiale provoquant un mouvement relatif des statoconies (Goldberg & coll., 1984). Une force de cisaillement est alors créée entre les statoconies et la base induisant un mouvement des cils. Ce serait 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 (De Vries, 1950 ; Droulez, 1986 ; Fernandez & Goldberg, 1976). Les décharges nerveuses, générées par de tels mouvements, sont conduites par le nerf vestibulaire au cerveau le renseignant ainsi sur l'amplitude de l'accélération subie. L'orientation muti-directionnelle des cellules sensorielles otolithiques permettrait une détection des accélérations linéaires dans toutes les directions de l'espace.

Le système otolithique code la résultante des forces en présence mais ne peut discriminer l'ensemble des composantes de cette résultante, ce qui peut donner lieu à certaines ambiguïtés à l'origine d'illusions perceptives. En effet, le mouvement produit au niveau des otolithes par l'accélération linéaire vers l'avant, par exemple, peut également être produit par une inclinaison de la tête vers l'arrière. On parle 'd'ambiguïté fondamentale' du signal provenant des organes otolithiques (Howard, 1986). Le fonctionnement otolithique n'est donc pas parfait : (1) les seuils de détection sont élevés, et (2) le système otolithique isolé n'a pas les moyens de distinguer une accélération linéaire d'une inclinaison réelle de l'axe de la tête par rapport à la gravité. Ces capteurs traduisent donc un signal ambigu (ambiguïté translation/inclinaison : Angelaki & coll., 1999 ; Barlow, 1964 ; Mayne, 1974 ; Young, 1974).

2.2.1.2. Le nystagmus vestibulaire

Déclenché par des accélérations angulaires et linéaires de la tête, le nystagmus vestibulaire a pour fonction de re-stabiliser le regard, c'est-à-dire de coordonner les mouvements des yeux avec ceux de la tête pour permettre à l'homme ou à l'animal de maintenir stable l'environnement au cours de son déplacement. Cependant, il faut faire la distinction entre les nystagmus vestibulaires d'origine utriculaire et ceux d'origine ampullaire.

Les déviations oculaires d'origine ampullaire sont des mouvements oculaires faisant suite à une rotation de la tête. Le mécanisme fonctionnel est simple : lorsque d'une rotation de la tête, une alternance de phases lentes dirigées dans le sens opposé au mouvement (phases compensatrices), au cours desquelles le regard est stabilisé dans l'espace, et de phases rapides dirigées dans la direction du mouvement est alors déclenchée. Pour les déviations d'origine utriculaire, il s'agit de mouvements oculaires compensateurs dont la direction diffère selon le type de la stimulation subie. D'après Zee & Hain (1992), la contribution des organes otolithiques à la stabilisation du regard dans l'espace est de deux types. Les réflexes otolitho-oculaires dynamiques compensent les mouvements translationnels de la tête. Les réflexes otolitho-oculaires statiques ou de contre-torsion oculaire compensent les inclinaisons statiques de la tête. Ces derniers correspondent à une torsion du globe oculaire lors d'une inclinaison du corps en roulis (Miller & Graybiel, 1962) et à l'élévation ou à l'abaissement des yeux, connue sous le nom de 'réflexe des yeux de poupée' (doll's eye reflex ; Ebenholtz & Shebilske, 1975) lors d'inclinaison de la tête en tangage. Il faut cependant noter qu'il est difficile de considérer de tels mouvements oculaires comme réflexes. Il serait préférable de parler de déviation oculaire induite par stimulation constante des organes otolithiques que de nystagmus vestibulaire (Howard, 1986). De plus, ces mouvements oculaires ne compensent jamais

réellement le déplacement de la tête. Il conviendrait mieux de dire qu'ils sont de direction opposée au déplacement du segment céphalique.

2.2.2. La perception du plan médian céphalique

Ainsi, l'indice rétinien (RI) seul ne suffit pas à la bonne perception spatiale par rapport à la tête lors de mouvements de l'œil. L'information extra-rétinienne de la position de l'œil (EEPI), qui provient essentiellement des propriocepteurs des muscles et tendons extra-oculaires et/ou de la copie d'efférence (Matin, 1986), doit être intégrée pour une perception céphalo-centrée correcte. La proprioception des muscles oculaires constituerait des informations cruciales dans le codage de la position de l'œil dans la tête, permettant ainsi de passer d'un système de coordonnées rétiniennes en un système de coordonnées céphalo-centrées (Haunstein & Mittelstaedt, 1990).

Différentes théories de la stabilité de la localisation visuelle en présence de mouvements oculaires ont été proposées. Selon Helmholtz, le champ visuel reste stationnaire grâce à la prise en compte de l'effort généré par ces mouvements dans le processus de la localisation visuelle. Cette théorie, dite "*Cancellation theory*" (MacKay, 1973 ; Matin, 1972, 1976 ; Shebilske, 1977), propose que la localisation visuelle soit le résultat de la soustraction algébrique entre RI et EEPI (Figure 8). Cette annulation des effets de l'un par l'autre serait un corollaire indispensable à la stabilisation de la perception visuelle.

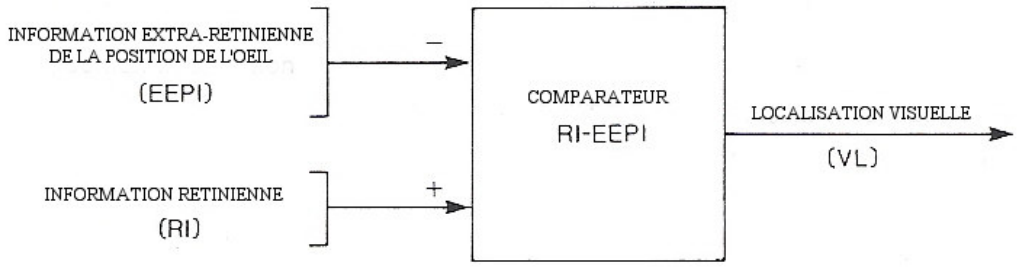


Figure 8 : Théorie de l'annulation de la localisation visuelle en présence de mouvements des yeux. (D'après Helmhotlz, 1866/1963).

Différentes versions de cette théorie ont été proposées se distinguant principalement par l'origine de l'EEPI et par son degré d'implication dans l'établissement de la localisation visuelle. Si Helmholtz (1866), suggère que l'EEPI correspond à l'effort généré par les mouvements oculaires, autrement dit à la commande initiatrice du mouvement oculaire (outflow model), une seconde version considère que seule la position de l'œil dans l'orbite est nécessaire, et non la commande motrice oculaire (inflow model : James, 1890 ; Sherrington, 1898, 1918). Enfin, une version hybride propose que la position de l'œil dans l'orbite est modulée ou combinée avec les signaux issus de la commande motrice oculaire (hybrid model : Matin, 1972, 1976 ; Shebilske, 1976, 1977).

Aucune de ces versions ne permet de rendre compte de certaines erreurs perceptives obtenues lors de la localisation de flashs brefs, lors de fixation visuelle stable. Ces échecs perceptifs ont suscité l'établissement de théories alternatives. Une de ces théories issue de l'approche cognitive utilise les mécanismes du traitement de l'information (MacKay, 1962, 1972, 1973). Elle rejette l'idée d'un mécanisme d'annulation, et propose une évaluation interne des informations. Le terme d'évaluation aurait alors une connotation cognitive, "*une sorte de processus computationnel dans lequel les signaux sensoriels sont comparés à des*

critères comme ceux générés par des feedbacks indiquant l'écart à la valeur souhaitée via un comparateur" (MacKay, 1973). Cette approche conserve cependant une difficulté commune à tout modèle théorique de traitement cognitif : leur non validation expérimentale. Une dernière théorie appelée "*Dual-Suppression Theory*" prend en compte (1) les relations spatio-temporelles des stimuli visuels, (2) l'EEPI mais de façon limitée, ainsi que (3) les modifications des coordonnées produites par l'EEPI afin d'apporter une vue constamment actualisée du champ visuel (Matin, 1972, 1976, 1981 ; Matin & Pearce, 1965 ; Matin & coll., 1969, 1980, 1981). Le processus sous-jacent à la saccade oculaire est éliminé afin d'éviter d'intégrer une image rétinienne floue induite par la saccade elle-même et ainsi conserver la perception visuelle de l'espace d'avant la saccade. Cette perception stable est ensuite stockée dans la mémoire à long terme n'induisant ainsi aucune interférence avec la perception visuelle post-saccadique. L'EEPI correspondrait à la différence entre l'image actualisée du champ visuel et l'image précédemment stockée.

2.3. Le référentiel Tête/Tronc

La dernière étape égocentrée correspond au codage de la position de la tête sur le tronc. D'après le modèle de Wade (1992), cette étape implique l'intégration des indices cervicaux. L'établissement d'un référentiel égocentré est facilité par la connaissance de la position des différents segments corporels les uns par rapport aux autres. Lorsque la tête est non alignée sur le tronc (dissociation tête/tronc), le réalignement de ces deux segments est spontanément recherché par des mécanismes réflexes appelé cervico-colique et vestibulo-colique (Assaïante, 1990). Si ces deux réflexes sont d'origine différente, ils remplissent également des fonctions différentes. Le réflexe cervico-colique, déclenché par l'étirement des

muscles du cou, aurait pour fonction de lutter contre cette tension musculaire et donc de ramener la tête dans l'alignement du tronc. Ce réflexe interviendrait chaque fois que les axes de la tête et du tronc sont non alignés. Il aurait donc lieu lors d'une inclinaison céphalique seule mais également lors d'une inclinaison corporelle alors que la tête est maintenue droite. Le réflexe vestibulo-colique est, quant à lui, déclenché par l'accélération angulaire de la tête. Cette information, passant par les voies vestibulo-spinales, agit sur la musculature cervicale afin de repositionner la tête à sa position initiale. Ce réflexe a pour but de stabiliser la tête dans l'espace. Ces deux réflexes peuvent être agonistes ou antagonistes suivant la configuration segmentaire obtenue.

La stimulation des récepteurs articulaires du cou induit également des mouvements oculaires de sens opposé. Ces déviations oculaires sont appelées nystagmus cervicaux ou réflexes cervico-oculaires (Takemori & Suzaki, 1971). Ainsi, chez l'animal labyrinthectomisé bilatéralement, la rotation de la tête produit encore des mouvements oculaires en réponses aux seules stimulations des récepteurs cervicaux. Cependant, chez l'individu normal, dont la tête est fixe et le tronc déplacé, ces déviations oculaires sont de faibles amplitudes (Buser & Imbert, 1975). L'inclinaison du tronc vers l'avant ou vers l'arrière par rapport au segment céphalique stationnaire dans l'espace induit un nystagmus ou déviation oculaire dans le plan vertical. Il faut toutefois noter que l'inclinaison en roulis du tronc ne génère aucune déviation de l'œil (Scott, 1967).

Dans la suite de cette section, nous allons envisager les conséquences d'une dissociation dans le plan horizontal de ces principaux référentiels dans la perception visuelle égocentrée. On parlera de dissociation réelle lorsqu'un segment corporel, par exemple la tête, est physiquement décorrélé d'un autre segment corporel, par exemple le tronc, et de dissociation simulée lorsqu'elle est illusoire.

2.4. Dissociation des référentiels égocentrés

La perception du 'juste devant soi', et par conséquent la localisation du plan médian subjectif, dépendrait de nombreux facteurs, tels que la direction du regard, la position de la tête ainsi que la position du tronc (Jewell & McCourt, 2000). Quand il est demandé à un sujet de fixer visuellement un objet visuel immobile et excentré, le 'juste devant soi' est dévié dans la direction opposée à la position de cet ancrage (Werner & coll., 1953). La déviation du 'juste devant soi' s'apparente à une fonction plus ou moins linéaire de l'excentricité du regard atteignant une valeur maximale de 6 degrés pour un ancrage visuel excentré de 42 degrés (Morgan, 1978). Cet effet serait dû à la position excentrée de l'œil dans l'orbite plutôt qu'à l'excentricité de l'objet visuel (Hill, 1972). Cependant pour certains auteurs, la déviation du 'juste devant soi' est d'autant plus importante que l'objet visuel est peu excentré (Jeannerod & Biguer, 1989). Pour une déviation du regard plus importante, le signal engendré par la position de l'œil devient perceptible et peut être partiellement pris en compte, ce qui réduit d'autant l'erreur d'appréciation de la position de la référence égocentrique. En revanche lorsque l'axe du regard dévie peu du plan sagittal corporel, la position perçue du regard et celle de la référence égocentrée tendent à être confondues, l'excentricité de l'œil dans l'orbite ne serait pas prise en compte dans l'estimation de la position de la référence égocentrique induisant sa déviation. La rotation horizontale isolée de la tête autour de l'axe-Z entraîne des déviations de la référence égocentrée analogues à celles induites par l'excentricité oculaire (Ebenholtz, 1976 ; Howard & Anstis, 1974 ; Shebilske & Fogelgren, 1977 ; Shebilske & Karmiohl, 1978).

Quoiqu'il en soit ces déviations systématiques de la référence égocentrée du côté opposé à la position des yeux et/ou de la tête lorsque celles-ci sont excentrées (Chokron & Imbert, 1995 ; Heilman & coll., 1983 ; Karnath & coll., 1991) est un argument fort en faveur

du plan médian du tronc comme ancrage physique de la position de la référence égocentrée (Karnath & coll., 1991). Tous mouvements des yeux et de la tête entraîneraient une sensation de rotation du tronc en sens inverse, ce qui expliquerait le sens de la déviation du 'juste devant soi'. De plus, Chokron & Imbert (1995) montrent, lors d'une tâche de pointage, que la position de la référence égocentrique est déviée du même côté que l'orientation du tronc et que l'amplitude de cette déviation coïncidait avec l'angle de rotation du tronc. Cependant Bradshaw & coll. (1983) infirment cette hypothèse. Lors d'une tâche de bissection via la modalité tactile, une rotation de la tête induirait une déviation significative du découpage des secteurs égocentriques du côté de rotation du segment céphalique. Selon les auteurs, l'alignement des deux systèmes de coordonnées tête et tronc favorise une perception adéquate des espaces péri- et extra-corporel.

Dans la littérature, une dissociation tête/tronc peut être simulée par la stimulation vestibulaire calorique et la vibration mécanique des muscles du cou. La stimulation vestibulaire calorique consiste à introduire de l'eau froide ou chaude dans le canal auditif afin de créer un différentiel de température entre les deux oreilles internes. L'endolymphe des canaux semi-circulaires est alors mis en mouvement (phénomène de convection) induisant de manière synchrone l'inclinaison du segment céphalique par rapport au tronc et le réflexe vestibulo-oculaire (en anglais : vestibulo-ocular reflex - VOR) correspondant. La vibration musculo-tendineuse consiste à positionner des bobines mécaniques au niveau du cou. Ces bobines comprennent en leur sein un moteur désaxé. L'activation de ces moteurs fait vibrer les bobines qui stimulent les propriocepteurs cervicaux à leur contact. L'étirement du muscle vibré est alors perçu ce qui modifie en conséquence l'estimation de la position de la tête par rapport au tronc. Quelque soit le dispositif expérimental utilisé, lorsque le corps est mécaniquement contraint dans un alignement tête/tronc, la dissociation est illusoire.

Intéressons nous spécifiquement à la description des conséquences physiologiques et aux effets de la vibration mécanique sur la perception égocentrée.

Lors de la vibration, le taux de décharge des fuseaux neuromusculaires est fonction de la longueur du muscle. L'augmentation du taux de décharge correspond à un étirement du muscle. Toutefois, une augmentation de ce taux de décharge peut être induite expérimentalement en l'absence d'allongement du muscle par l'application d'une vibration sur le muscle lui-même ou sur un de ses tendons (Matthew, 1982). La vibration induirait une décharge proprioceptive anormale des fuseaux neuromusculaires interprétée par le système nerveux central comme résultant d'un étirement du ou des muscles vibrés. La direction du mouvement varie systématiquement en fonction de la zone stimulée. L'effet dure aussi longtemps que la vibration est maintenue et tant que le même site anatomique est stimulé. L'illusion tend à disparaître dès lors que l'obscurité n'est plus complète et que les contours de la pièce deviennent visibles. L'arrêt de la stimulation est suivi au bout de quelques secondes d'un effet consécutif sous la forme d'une impression transitoire de mouvement en sens inverse. Cette illusion peut être reproduite sans habituation apparente.

L'alignement de la tête sur le tronc, principalement contrôlé par les récepteurs cervicaux, est perturbé par l'application unilatérale d'une telle stimulation (Biguer & coll., 1984 ; Roll & coll., 1991 ; Taylor & McCloskey, 1988). D'une part, les sujets ont la sensation d'un mouvement horizontal du segment céphalique vers le côté stimulé. D'autre part, un stimulus lumineux fixe dans le champ visuel des sujets semble dériver lentement à vitesse constante du côté opposé à celui de la vibration (Biguer & coll., 1986). Paradoxalement, le stimulus reste en permanence visible. Ces déplacements laissent planer le doute sur l'implication d'un nystagmus cervical dans la genèse de cette illusion. De surcroît, l'absence de mouvements oculaires a été démontrée par deux méthodes différentes (Biguer & coll.,

1986). L'enregistrement des mouvements oculaires par la méthode électro-oculographique (EOG) n'a pas montré de déplacement systématisé du regard au cours de la stimulation vibratoire. Ces résultats ont été confirmés indirectement par une seconde méthode. Dans cette dernière, le sujet fixait le stimulus lumineux, dans l'obscurité, à travers une fente verticale de 1 mm de large, placée à 2 cm de l'œil (l'autre étant fermé) et devait signaler verbalement toute disparition du stimulus. La vibration était appliquée en un point entraînant une illusion de mouvement dans le plan horizontal. Tout mouvement de l'œil dans ce plan aurait inévitablement conduit le sujet à perdre de vue le stimulus lumineux. Or, le sujet perçoit toujours le point lumineux, ce qui démontre que la fixation oculaire du stimulus était maintenue. L'illusion de mouvement d'une cible visuelle induite par la vibration unilatérale des muscles du cou a été interprétée comme résultant d'une distorsion systématique du message proprioceptif cervical. De nombreuses études rapportent les effets d'une telle distorsion sur la perception de la position de la tête (Biguer & coll., 1986, 1988 ; Karnath & coll., 1994 ; Lackner & Lévine, 1979). Cette distorsion serait à l'origine une perturbation systématique de la localisation égocentrique des objets visuels dans les espaces péri- et extra-corporel du côté opposé au site de vibration (Biguer & coll., 1988).

Bien que les indices cervicaux semblent impliqués dans les problèmes de position égocentrée, d'autres indices nous semblent pouvoir contribuer à la construction d'une référence égocentrée globale. En effet, la perception du milieu du corps, le plan médian, ne peut être réalisée que par l'intégration de l'ensemble des stimulations que le corps subi. Nous allons donc passer en revue les différentes stimulations sensorielles susceptibles d'intervenir dans la construction du plan médian du corps.

CHAPITRE 3 : LA PERCEPTION EGOCENTREE DANS UN ENVIRONNEMENT GRAVITAIRE

D'un point de vue général, les processus à l'origine de la perception des coordonnées égocentrées reflèteraient la somme des informations visuelles, proprio-somesthésiques et vestibulaires continuellement réactualisée par les modifications posturales (Critchley, 1953 ; Head & Holmes, 1911 ; Shilder, 1950). Ainsi, le plan médian apparent peut être considéré comme 'la position d'équilibre' entre les informations en provenance des deux côtés de l'espace corporel (Jeannerod & Biguer, 1987). Les informations sensorielles externes et internes sont en permanence prises en compte. Cependant nombre de ces signaux dépendent de l'intensité et de la direction du champ gravito-inertiel auquel le sujet est soumis.

Bien que la perception égocentrée, par définition, soit strictement liée aux stimulations endogènes, elle est altérée par l'inclinaison réelle ou simulée du corps par rapport à la direction de la force gravito-inertielle. Ainsi, une inclinaison en roulis engendre une déviation de la perception égocentrée dans le sens de l'inclinaison corporelle (Bauermeister, 1964). Bradshaw & coll. (1985), via l'utilisation d'un paradigme proche de celui de la bissection de droite, montrent que l'inclinaison latérale du corps (à l'horizontale) réduit le phénomène de pseudo-négligence (diminution de la sous-estimation de l'espace gauche, observée en situation de posture verticale). Enfin, la simulation d'une inclinaison en roulis par centrifugation - modification de la direction et de l'intensité de la force gravito-inertielle - induit une déviation du 'juste devant soi' dans le sens inverse de l'inclinaison simulée (Prieur & coll., 2005). L'existence d'une perception égocentrée d'un objet visuel dans l'espace terrestre sans la prise en compte de la stimulation gravitaire semble donc inenvisageable.

Après avoir décrit les principaux gravicepteurs du corps, nous aborderons les modifications sensorielles liées à l'inclinaison corporelle dans un environnement gravitaire.

Puis, nous discuterons des processus d'intégration multi-sensorielle conduisant à la représentation du plan médian corporel.

3.1. Les gravicepteurs du corps

Si le vestibule apparaît dans son ensemble comme un capteur gravito-inertiel complet (voir § 2.2.1.1.), les propriétés du système otolithique - du fait notamment du fils à plomb utriculaire (Droulez, 1986) - suggèrent qu'il constitue le capteur privilégié pour le codage de l'accélération linéaire gravitaire. Cependant, de nombreuses études montrent que le codage de la gravité n'est pas la seule prérogative du système otolithique mais qu'elle peut aussi être réalisée grâce aux indices somesthésiques (Benson, 1990 ; Bringoux & coll., 2000, 2002 ; Mittelstaedt, 1992, 1999 ; Mittelstaedt & Fricke, 1988 ; Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1996).

On distingue classiquement trois niveaux de sensibilité somatique (Sherrington, 1906). La sensibilité cutanée, l'extéroception, nous renseigne sur les zones du corps en contact avec le monde extérieur. La diversité des récepteurs cutanés (cellules phasiques, toniques) offre à la mécano-réception 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 antigravitaire exercées par les surfaces de support (Benson, 1990). Ainsi, les stimulations mécano-réceptrices influencent la capacité posturale (Kavounoudias & coll., 1998) et la perception d'orientation relativement à la direction gravitaire (Lackner & Graybiel, 1978). Ces stimulations tactiles ne sont pas isolées, elles sont assorties de modifications intéroceptives et proprioceptives. D'un point de vue général, tout organe intéroceptif constitue un gravicepteur de part sa masse. La sensibilité viscérale, l'intéroception, constituerait un ensemble de gravicepteurs essentiel à la perception

égocentrée dans l'espace (Bramble & Jenkins, 1993 ; Campbell & coll., 1970 ; Glaister, 1977 ; Kothe, 1994 ; Keil & coll., 1992 ; Mittelstaedt, 1996 ; Vailt & coll., 2002). La sensibilité proprioceptive, serait, quant à elle, responsable de la sensibilité profonde de l'appareil locomoteur (Dietz & coll., 1992 ; Massion, 1990). Sensibles aux variations de longueur, aux tensions musculaires (fuseaux neuromusculaires et organes tendineux de Golgi), ainsi qu'aux indices de charge, les mécanorécepteurs paraissent de ce fait spécialisés dans le codage des informations d'orientation statique du corps et de ses déplacements (Dietz & coll., 1992). Les capteurs inertiels du système somesthésique semblent à même de reproduire l'information graviceptive fournie par le système otolithique (Lackner & Graybiel, 1978). La partie suivante s'intéresse aux principales modifications des stimulations de l'ensemble de ces gravicepteurs lors de décorrélations des axes corporel et gravitaire par inclinaison corporelle en roulis et en tangage.

3.2. Décorrélation de l'axe-Z et du vecteur gravitaire en roulis

3.2.1. Stimulations vestibulaires

Lorsqu'un sujet subit une inclinaison corporelle en roulis, la direction du vecteur gravitaire change de position sur la surface maculaire otolithique. En conséquence, en fonction de leur sensibilité directionnelle, certaines cellules ciliées otolithiques sont excitées, d'autres inhibées, d'autres enfin restent au repos. Les modélisations les plus schématiques du fonctionnement otolithique proposent que l'excitation maculaire obéisse 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 α, peuvent être représentées par les fonctions suivantes $F_y = \sin \alpha$ et $F_z = \cos \alpha$ (De Graaf & coll., 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 ±90 degrés alors qu'à l'inverse, le cisaillement sacculaire est minimal en position horizontale (potentiels de repos) et maximal en position verticale (Figure 9).

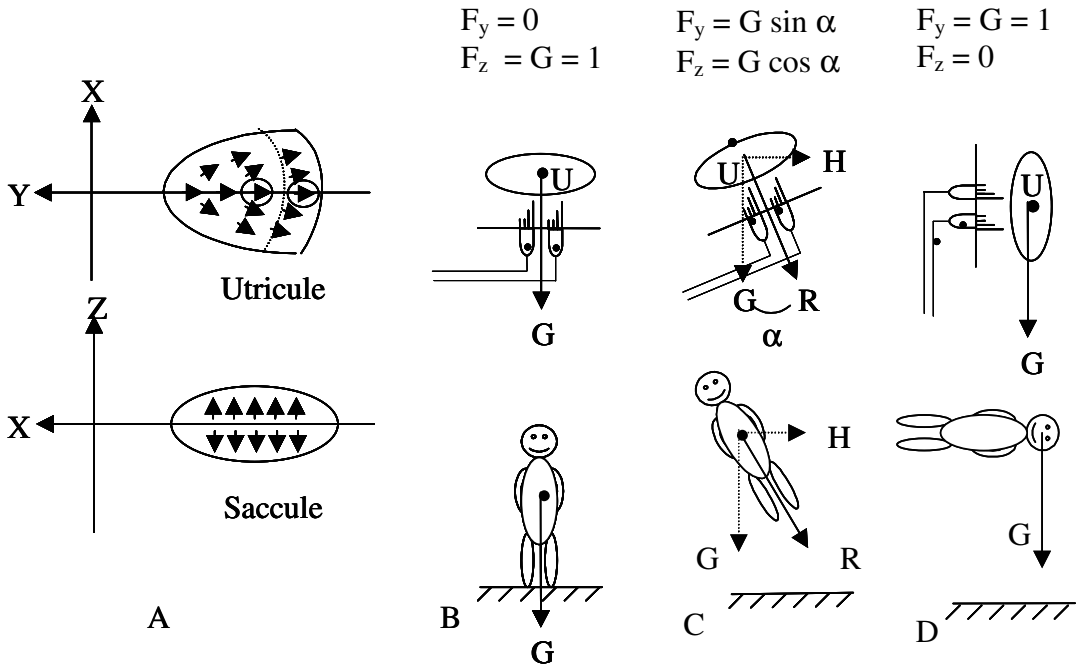


Figure 9 : En A : Formation des composantes utriculaire et sacculaire en Y et Z. En B, C, D : Forces de cisaillement produites sur les macules utriculaire (U) et sacculaire pour un sujet en position verticale (B), faiblement incliné (C) et en position horizontale (D) par addition des composantes vectorielles gravitaire (G) et inertielle (H). Action sur la membrane utriculaire en haut et sur le corps entier en bas.

D'après cette modélisation, 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 sont stimulés. Cependant, la substitution de rôle entre saccule et utricule

engendrerait une baisse de la sensibilité otolithique, chacune de ces structures étant moins efficiente que dans sa fonction habituelle (Buser & Imbert, 1982 ; Fernandez & Goldberg, 1976 ; Mittelstaedt, 1983).

Par ailleurs, les stimulations vestibulaires consécutives à une inclinaison en roulis dépendent de l'amplitude et des paramètres cinématiques d'inclinaison du sujet. En effet, des données récentes évaluant la perception de la direction gravitaire pendant et à l'issue d'inclinaisons en roulis effectuées avec des accélérations supraliminaires, montrent que la co-activation des otolithes et des canaux semi-circulaires améliorent les réponses des sujets (Higashiyama & Koga, 1998 ; Jaggi-Schwarz & Hess, 2003 ; Keusch & coll., 2004 ; Pavlou & coll., 2003). Cependant, l'inclinaison du corps engendre une stimulation otolithique permanente, alors que la stimulation canalaire cesse quelques secondes après l'arrêt de l'inclinaison. Afin d'isoler l'effet de la stimulation otolithique de l'excitation canalaire sur la perception d'orientation spatiale, l'accélération et la décélérations d'une inclinaison en roulis doivent être infraliminaires (Curthoys, 1996 ; Mast & Jarschow, 1996 ; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000, 2001 ; Wade & Curthoys, 1997).

- Les composantes du réflexe vestibulo-oculaire -

Comme nous avons pu le voir dans le chapitre 2, une déviation oculaire peut être induite par une stimulation otolithique et/ou canalaire. Dans le cas d'une stimulation otolithique, l'inclinaison du corps sur la droite induit classiquement une rotation simultanée de ses yeux vers la gauche, et inversement. Ce phénomène a pour nom la contre-cyclotorsion oculaire. Elle permet ainsi le maintien de l'orientation du méridien rétinien, de telle sorte qu'il reste le plus vertical possible malgré l'inclinaison de la tête, rendant possible les phénomènes de constance d'orientation et de stabilité de l'image visuelle sur la rétine (Day & Wade, 1969 ;

Udo de Haes, 1970 ; Howard, 1982, 1986). Cependant, la contre-cyclotorsion n'excède pas 10% de la valeur de l'inclinaison céphalique chez l'Homme (Figure 10 ; Howard, 1982, 1986 ; Schöne, 1962). Cette contre-cyclotorsion s'accompagne de translations le long des axes-Y et Z de l'œil (Pansell & coll., 2003). Ainsi, l'inclinaison de l'ensemble du corps vers la droite, par exemple, induit une torsion du globe oculaire vers la gauche, manifestée par la contre-cyclotorsion, s'accompagnant d'une translation horizontale vers la gauche des yeux et d'une élévation de l'œil droit en synergie avec un abaissement de l'œil gauche. Ces déviations oculaires semblent être contrôlées par des récepteurs vestibulaires non adaptatifs puisque leur amplitude est stable dans le temps.

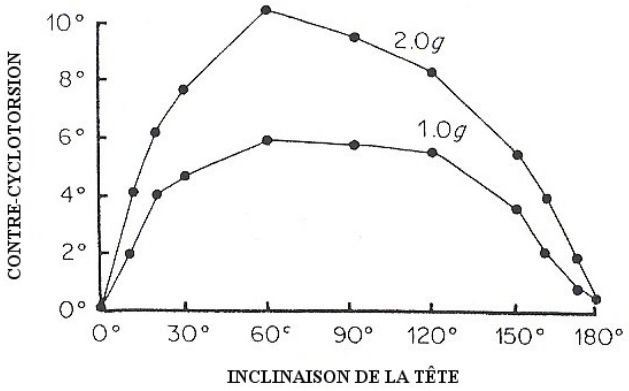


Figure 10 : Amplitude de la contre-cyclotorsion oculaire en fonction du degré d'inclinaison céphalique ou du corps entier à 1.0g et à 2.0g. (D'après Schöne, 1962).

3.2.2. Modifications somesthésiques

D'un point de vue analytique, toute inclinaison latérale du corps modifie les stimulations tactiles, telles que la distribution et l'intensité des pressions sur la peau lorsqu'un support latéral est présent (Bringoux & coll., 2001, Trousselard & coll., 2003). Pour un sujet assis en position verticale, les pressions sont concentrées sur le siège anatomique et la face postérieure du tiers supérieur des cuisses. Quand le sujet 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 (lorsque le sujet est assis dans un siège baquet). 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. Ces modifications de localisation et d'intensité des pressions cutanées sur le corps induisent une asymétrie de pression plus ou moins marquée entre les flans (gauche/droit) 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 proéminence anatomique, i.e., de bas en haut, l'épine iliaque antéro-supérieure, l'épitrochée et la face latérale du deltoïde. Enfin, incliner un sujet en roulis sur son côté droit ou gauche constitue deux situations de stimulations tactiles superposables du fait de la symétrie du corps (Trousselard & coll., 2003). L'application d'indices de contact et de pression sur différentes zones corporelles peut influencer profondément l'orientation apparente du corps (Lackner & Graybiel, 1978).

Enfin, la décorrélation de l'axe-Z et de la direction gravitaire modifie également la stimulation issue des viscères thoraco-abdominaux et des fluides corporels [liquides intraoculaires, vaisseaux sanguins (Glaister, 1977 ; Kothe, 1994 ; Mittelstaedt, 1996 ; Vailt & coll., 2002 ; Von Gierke & Parker, 1994)]. Les pressions articulaires, tout comme les réactions motrices toniques, vont donc dépendre du degré d'inclinaison, mais également du type de support dans lequel le sujet est maintenu incliné.

3.2.3. Dissociation tête/tronc

Les inclinaisons céphaliques sont souvent préférées aux inclinaisons corporelles complètes pour deux raisons principales : d'une part pour leur plus grande simplicité de mise en œuvre, et d'autre part à cause de la primauté du segment céphalique [la position de la tête

est considérée comme le principal déterminant de la position corporelle (Berthoz, 1991 ; Paillard, 1971, 1974)]. Par conséquent, si une personne perçoit correctement la position de sa tête dans l'espace, on peut en inférer qu'elle perçoit correctement la position de son corps. A contrario, si l'inclinaison céphalique provoque des perturbations perceptives de l'orientation du corps, on peut penser qu'elles sont identiques à celles que provoquerait l'inclinaison corporelle complète. "*La grande similarité des performances entre la situation où la tête seule est inclinée et celle où tout le corps est incliné du même degré, suggère que les effets perceptifs résultants de l'inclinaison du corps par rapport à la verticale ont leur cause principale dans la région de la tête*" (Witkin & Asch, 1948). Ce rôle directeur de la tête dans le positionnement corporel a souvent été énoncé dans l'établissement des rapports spatiaux entre l'organisme et son milieu (Paillard, 1971). Il a également été démontré qu'en microgravité les astronautes perçoivent leur position en fonction de la position de leur tête (Friederici & Levelt, 1987, 1990). Cette importance de la tête est également attribuée au fait que c'est sur ce segment corporel que sont réunis les capteurs d'information les plus importants pour les activités nécessitant une connaissance des rapports entre le corps et l'environnement spatial (Paillard, 1971, 1974).

La différence entre une inclinaison corporelle complète et une inclinaison uniquement céphalique se situe au niveau des récepteurs stimulés. Comme nous l'avons vu précédemment, une inclinaison de l'ensemble du corps stimule à la fois les récepteurs vestibulaires et somesthésiques. L'inclinaison céphalique, quant à elle, stimule les récepteurs vestibulaires mais également les récepteurs cervicaux. En revanche, l'information en provenance des capteurs gravitaires somesthésiques du tronc - aligné sur la direction de la gravité - ne varie pas en fonction de l'amplitude de l'inclinaison de la tête (Wade, 1969).

Dans le cas d'une inclinaison corporelle avec la tête maintenue verticale par rapport à la direction gravitaire, seules les informations en provenance des capteurs du tronc et du cou sont modifiées en fonction de l'amplitude de l'inclinaison. En effet, la tête n'étant pas déplacée, aucune variation de la stimulation vestibulaire n'est induite. La principale caractéristique de cette configuration posturale est l'ambiguïté sensorielle générée. Prenons comme exemple l'étude de Wade (1970a) dans laquelle le tronc des sujets est incliné de 30 degrés sur leur gauche. Les informations provenant du tronc indiquent au sujet une inclinaison de celui-ci sur la gauche et celles provenant du segment céphalique indiquent l'alignement de la tête sur le vecteur gravitaire. Cependant, l'information cervicale indique une inclinaison céphalique à droite par rapport au corps. Le sujet peut avoir des difficultés à choisir entre les deux perceptions sensorielles. Le type de réponse donné peut permettre de savoir quelle source d'information est prépondérante dans la perception de sa position corporelle.

3.3. Décorrélation de l'axe-Z et du vecteur gravitaire en tangage

3.3.1. Stimulations vestibulaires

A l'instar de l'inclinaison en roulis, une inclinaison en tangage produit 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 un VOR, la décorrélation par tangage provoque une déviation oculaire de sens compensatoire, dont l'origine otolithique se situerait essentiellement au niveau utriculaire (Citek & Ebenholtz, 1995 ; Ebenholtz, 1977 ; Ebenholtz & Shebilske, 1975 ; Howard, 1986). On parle de Doll Reflex comparable aux mouvements des yeux d'une poupée (Bucher & coll., 1992 ; Ebenholtz, 1970, 1977 ; Ebenholtz & Shebilske, 1973). Ce réflexe est uniquement visible sur la composante translationnelle

verticale. Il se manifeste par une élévation conjointe des yeux suite à une inclinaison de l'ensemble du corps vers l'avant ou par un abaissement conjoint des yeux suite à une inclinaison vers l'arrière.

3.3.2. Modifications somesthésiques

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 bien différentes de stimulations sensorielles puisque les faces antérieure et postérieure du corps 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. Alors que la face postérieure du sujet est le plus souvent maintenue plaquée contre un dossier ou une surface rigide, la face antérieure est généralement 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 & coll., 2001). Enfin, la stimulation intéroceptive est également difficilement comparable entre ces deux situations. Lors d'une inclinaison postérieure, les viscères sont immédiatement bloquées 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.

3.4. Vers un processus d'intégration multi-sensorielle

Les multiples capteurs sensoriels ne sont pas des systèmes au fonctionnement isolé. L'intégration des informations issues de ces différents capteurs contribuerait notamment à la perception égocentrée d'orientation dans l'espace gravitaire (Critchley 1953 ; Head & Holmes, 1911 ; Jeannerod & Biguer, 1987 ; Shilder, 1950). Ce processus d'intégration sensorielle intra- ou inter-modalitaire reposerait sur des mécanismes de convergence, de pondération, d'intégration, et de différenciation des indices sensoriels (Howard, 1997).

3.4.1. L'interaction multi-sensorielle comme réponse aux ambiguïtés perceptives

Si les différentes modalités sensorielles apportent de l'information spatiale, chacune avec leurs caractéristiques et leurs limites, l'interaction multi-sensorielle permettrait de lever certaines ambiguïtés propres à chaque système sensoriel. Il faut tout d'abord noter qu'il n'existe aucune situation naturelle où les signaux proprioceptifs du cou ne sont pas associés aux signaux vestibulaires. De nombreuses expériences chez l'animal ont montré que les signaux vestibulaires et cervicaux convergent et interagissent dans plusieurs régions du cerveau. Le complexe des noyaux vestibulaires (Fredrickson & coll., 1966 ; Brink & coll., 1980 ; Kasper & Thoden, 1981 ; Hikosaka & Maeda, 1973) et les cellules de Purkinje du cervelet (Manzoni & coll., 1998) constitueraient les premiers centres de convergence.

L'interaction cervico-vestibulaire permettrait de résoudre de nombreuses situations d'ambiguïtés sensorielles. Par exemple, on ne peut pas, sur la seule foi de l'information otolithique, faire la différence entre une accélération linéaire vers l'avant et une inclinaison statique de la tête vers l'arrière (voir § 2.2.1.1.). En l'absence de vision, alors que le segment céphalique est maintenu fixe dans l'espace, la rotation du tronc entraîne l'illusion de

mouvement de la tête en sens opposé. Cette illusion pourrait être résolue par l'intégration des indices proprio-somesthésiques du cou (Mergner & coll., 1981, 1983). Autre exemple, lorsque la tête est soumise à un mouvement de rotation très lent (de basses fréquences), les canaux seuls ne peuvent indiquer de manière exacte ce mouvement. L'exactitude de leur perception décroît avec la fréquence (Nakamura & Bronstein, 1995). Une telle diminution n'est pas observable dans le cas d'une stimulation cervicale obtenue par une rotation du tronc, la tête maintenue fixe dans l'espace (Mergner & coll., 1992). Ainsi, en interagissant avec les afférences vestibulaires, les afférences cervicales, non limitées dans la gamme des basses fréquences, permettraient de compenser les limitations du système canalaire (Mergner & coll., 1991). Ces signaux, ainsi que la copie d'efférence des commandes motrices, fourniraient des renseignements fiables sur les changements de position de la tête sur le tronc pendant et après les rotations de la tête (Blouin & coll., 1995, 1997). D'après Mergner & coll. (1991), toute une chaîne proprioceptive serait nécessaire pour que le sujet ait une perception objective du mouvement de la tête dans l'espace, et ce, en dépit des limitations du système vestibulaire (Figure 11).

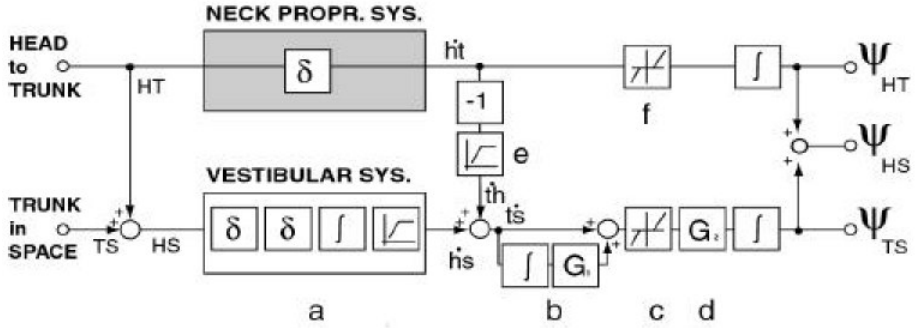


Figure 11 : Modèle décrivant l'interaction entre les entrées vestibulaires et proprioceptives du cou pour la perception de la tête sur le tronc (yHT), de la tête dans l'espace (yHS) et du tronc dans l'espace (yTS). (D'après Mergner & coll., 1991).

3.4.2. Une interaction pondérée

Ces indices sensoriels seraient donc plus complémentaires que redondants. Leur association permettrait de repousser les limitations de chacun des systèmes sensoriels pris isolément. Autrement dit, les limites d'une modalité sensorielle peuvent être dépassées grâce à l'association des différentes modalités sensorielles. Dans le cas de la présence d'informations discordantes ou non redondantes, la mauvaise résolution d'un conflit sensoriel peut entraîner des situations nauséogènes. Ces situations sont la plupart du temps dues à une dominance sensorielle intrinsèque inappropriée au cours du processus d'intégration ou à un choix de référentiel non pertinent (Ohlmann, 1990 ; Young, 1984). Les modèles de Nemire & Cohen (1993), de Van Beuzekom & Van Gisbergen (2000), et de Young (1984), illustrent de façon très générale cette vision d'intégration multi-sensorielle ascendante conduisant à l'élaboration d'un percept unique de l'orientation du corps dans l'espace (Figure 12).

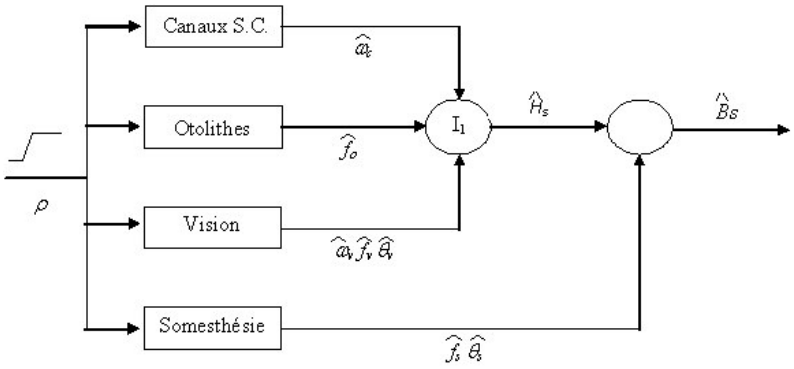


Figure 12 : Représentation schématique du processus d'élaboration de la perception de l'orientation du corps dans l'espace selon un modèle ascendant (Bottom-up) de la théorie des conflits. A la suite d'un déplacement corporel vers une orientation statique (ρ), les signaux sensoriels sont intégrés de manière à fournir une estimation optimale de l'orientation de la tête dans l'espace (Hs). Cette estimation est elle-même combinée avec les entrées somesthésiques pour définir une estimation de l'orientation du corps dans l'espace. ω, f, et θ indiquent respectivement la vitesse angulaire, la force spécifique « gravité moins accélération linéaire », et l'angle d'inclinaison. « ^ » indique une estimation du vecteur. (D'après Nemire & Cohen, 1993 ; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000 ; Young, 1984).

En l'absence de vision, la perception de l'orientation du corps dans l'espace reposerait (1) sur la sommation équi-pondérée de l'information vestibulaire, relative à l'orientation de la tête dans l'espace, de l'information proprio-somesthésique du cou, relative à l'orientation de la tête par rapport au tronc, ainsi que des informations somesthésiques, relatives à l'orientation du tronc dans l'espace (Mergner & coll., 1993, 1997), puis (2) sur sa transformation en coordonnées égocentrées. Cependant, la perception d'orientation serait basée sur des informations sensorielles sélectionnées en fonction de leur prégnance par rapport au schéma corporel du sujet (Gurfinkel & coll., 1995 ; Lackner, 1992 ; Maurer, & coll., 2000 ; Mergner & Rosemaier, 1998). De ce fait, une pondération des informations sensorielles serait déterminée par des facteurs individuels. L'idée d'une construction idiosyncratique d'une référence interne d'orientation et des configurations sensorielles associées laisse une large place à l'expérience et aux attentes de l'individu pour expliquer les comportements perceptifs.

En conclusion, différents travaux des trente dernières années ont apporté des arguments convaincants en faveur de l'existence d'un emboîtement de différents référentiels égocentriques, constituant ainsi des étapes intermédiaires pour l'intégration multi-sensorielle. Il a été mis en évidence que les coordonnées spatiales d'un objet visuel étaient d'abord représentées dans un référentiel rétino-centré, puis céphalo-centré avant d'être transposées par des mécanismes complexes de transformation des informations sensorielles en coordonnées égocentriques dites globales, en intégrant les indices issus du tronc (Carrozzo & coll., 1999). Ces constructions cognitives des principales parties du corps et l'intégration des informations graviceptives permettraient de relier les différents segments corporels entre eux (Templeton, 1973) et d'entrevoir l'élaboration d'une référence égocentrée corporelle globale dans un environnement gravitaire (Wade, 1992).

Le modèle proposé par Mergner & Rosmeier (1998) illustre bien cette idée de hiérarchisation des référentiels spatiaux (Figure 13). Par le jeu d'informations ascendantes et descendantes relatives à l'orientation et à la position des segments corporels ainsi qu'aux forces de contact entre le corps et son support, il serait possible d'établir une représentation de la relation corps/environnement permettant ainsi de percevoir et d'agir sur les objets qui nous entourent.

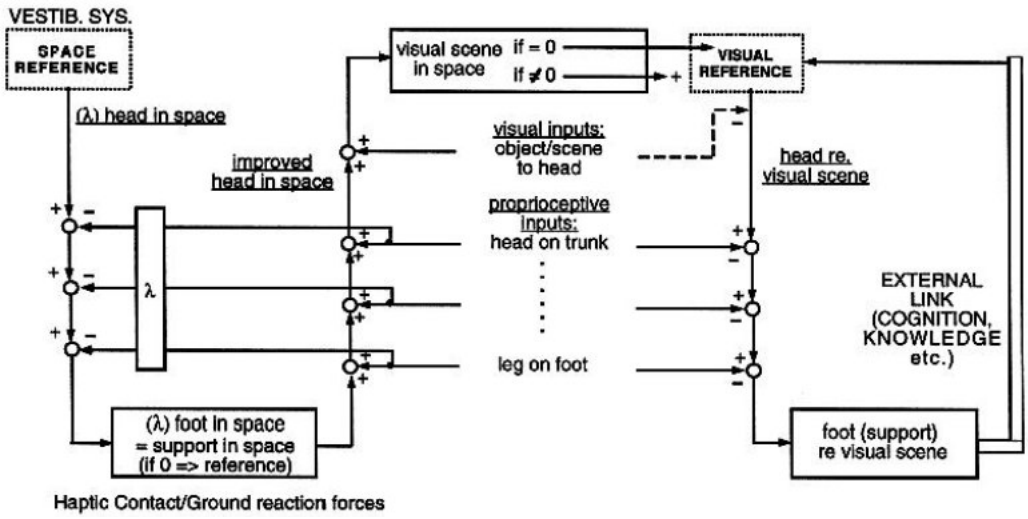


Figure 13 : Conception hiérarchique des référentiels spatiaux. L'orientation de la tête est mise en relation avec la représentation de l'orientation de la surface d'appui par l'intermédiaire d'une chaîne de transformations de coordonnées. (D'après Mergner & Rosmeier, 1998).

CHAPITRE 4 : ROLE DE L'AXE-Z DANS LA PERCEPTION EXOCENTREE

S'il apparaît que la stimulation sensorielle engendrée par l'inclinaison du corps dans le champ gravitaire participe à l'élaboration de la référence égocentrée, on peut également envisager que l'axe-Z perçu influence la perception visuelle de la direction gravitaire. Ainsi, Ohlmann (1988) souligne que "*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.*" Dans ce sens, le modèle de Wade (1992) décrit comment l'orientation d'un objet visuel peut être évaluée dans le référentiel gravitaire à partir d'un codage initial en termes de coordonnées égocentrées (Figure 14).

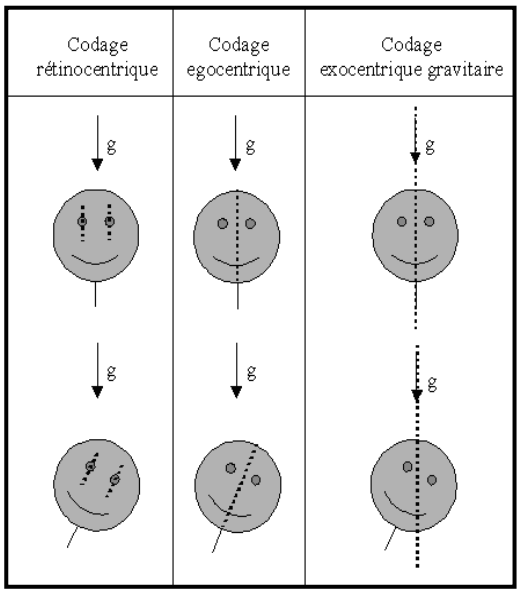


Figure 14 : Modèle hiérarchique de l'orientation spatiale. La ligne pointillée représente l'axe du référentiel pris par l'observateur selon le niveau de codage. (D'après Wade, 1992).

En absence d'un cadre visuel structuré, les deux premières étapes de ce modèle correspondent à un codage de l'orientation de l'objet visuel en terme de coordonnées égocentrées (voir chapitre 2). Au niveau rétino-centré, il n'est cependant pas possible de différencier l'inclinaison d'un objet visuel d'une inclinaison équivalente des méridiens rétiniens. 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. A ce niveau, l'inclinaison de l'objet ne peut être distinguée d'une inclinaison équivalente de la tête en sens inverse. Aussi, une étape supplémentaire est nécessaire pour l'estimation de l'orientation de l'objet relativement à la direction gravitaire. Cette étape prend en compte l'orientation du corps dans l'espace gravitaire via l'intégration des différents signaux posturaux d'origine vestibulaire et somesthésique. Ainsi, les perceptions égocentrée et exocentrée (i.e., perception de la gravité) pourraient être liées (Lackner & DiZio, 2005).

4.1. Effets de l'inclinaison en roulis de l'axe-Z sur la perception de la direction gravitaire

Une personne debout, sans référence visuelle d'orientation, à qui l'on demande d'ajuster une baguette lumineuse sur la direction gravitaire, n'éprouve aucune difficulté à exécuter correctement cette tâche. Pourtant lorsqu'on l'incline en roulis, elle commet des erreurs de jugement dont la direction est fonction de l'importance de son inclinaison corporelle (Figure 15). 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 son inclinaison : c'est l'effet Aubert (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 Müller (Müller, 1916). 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 degrés d'inclinaison corporelle (Kaptein & Van Gisbergen, 2003 ; Schöne, 1975 ; Schöne & Udo de Haes, 1968 ; Udo de Haes, 1970 ; Van Beuzekom & Van Gisbergen, 2000). 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.

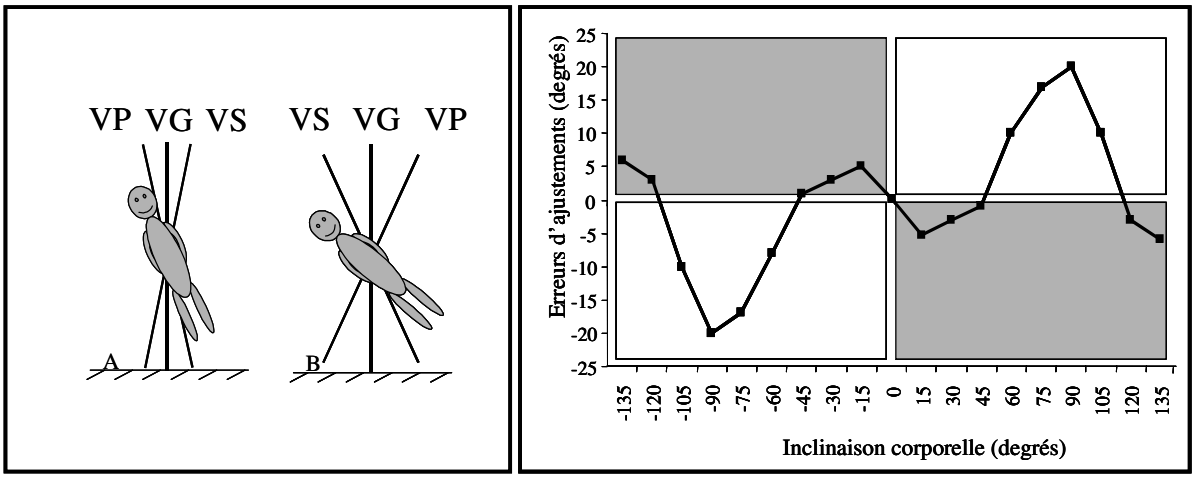


Figure 15 : A gauche, effets résultants de l'inclinaison de l'axe corporel. En A : Effet Müller ; en B : Effet Aubert. VG : Verticale gravitaire ; VP : Verticale perçue ; VS : Verticale subjective. A droite, courbe théorique des erreurs d'ajustements d'une baguette à la verticale en fonction du degré d'inclinaison des sujets ; les parties grisées correspondent à l'effet Müller, les parties blanches à l'effet Aubert. (D'après Bauermeister, 1964 ; Kaptein & coll. 2003 ; Mittelsteadt, 1983).

Ces deux effets donnent lieu à des différences inter-individuelles très fortes (Mittelstaedt, 1983). Si pour une même inclinaison corporelle, l'effet Aubert, d'amplitude variable selon les sujets, se manifeste chez tous les sujets (Miller & coll., 1965 ; Witkin & Asch, 1948) ; l'effet Müller, quant à lui, n'est jamais observé chez certains sujets (Sandström, 1954, 1956 ; Udo de Haes, 1970).

Malgré des conditions de stimulations vestibulaires et somesthésiques différentes, la décorrélation des axes corporel et gravitaire 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 corrèlent avec celles obtenues en roulis (Mittelstaedt, 1983, 1986). Nous présenterons dans la partie suivante les principales explications de ces effets proposées dans la littérature.

4.2. Principales hypothèses explicatives

4.2.1. Une origine physiologique non univoque

Les erreurs de transposition des coordonnées spatiales de l'objet visuel d'un référentiel à un autre - rétino, céphalo-centré, position de la tête et du corps dans l'espace - contribueraient à l'apparition des effets Aubert-Müller (Andersen & Mountcastle, 1983 ; Brotchie, & coll., 1995 ; Snyder, & coll., 1998 ; Wade, 1992). Ainsi, la contre-cyclotorsion oculaire influencerait le codage et la perception de l'orientation d'un objet 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 & coll., 1992 ; Ebenholtz, 1970 ; Howard, 1982 ; Howard & Templeton, 1966 ; Ohlmann, 1988 ; Wade & Curthoys, 1997).

De la même façon, les erreurs perceptives de la verticale visuelle pourraient être liées à la perception de l'orientation corporelle (Day & Wade, 1969 ; Howard & Templeton, 1966 ; Parker & coll., 1983). Il est postulé que pour de 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 16). Les limitations fonctionnelles des récepteurs sensoriels conduiraient à ces erreurs de perception de l'orientation de l'axe-Z dans le référentiel gravitaire.

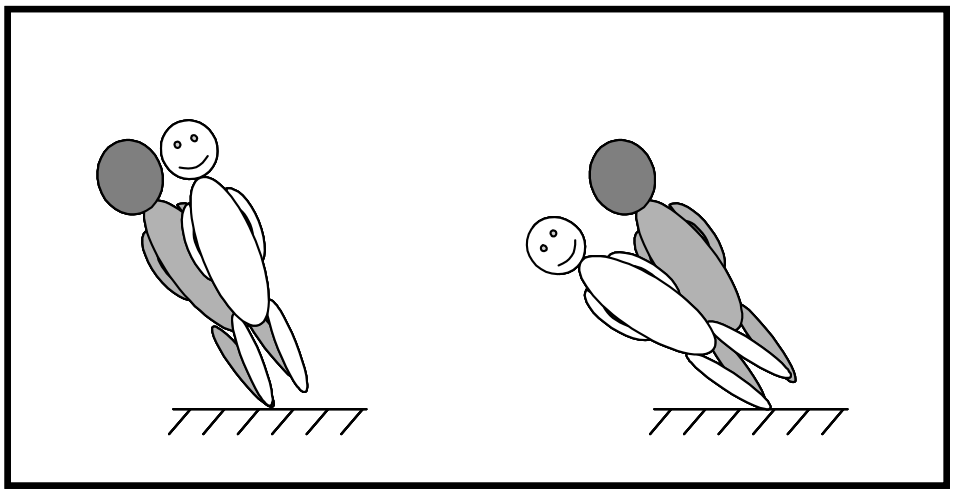


Figure 16 : Erreurs d'estimation de l'orientation de son corps au cours d'une inclinaison corporelle. A gauche : Effet Müller ; A droite : Effet Aubert. La silhouette grisée représente la position ressentie, la blanche la position réelle.

4.2.2. Modélisation vectorielle des effets Aubert-Müller

Une autre explication de ces illusions perceptives est proposée par Mittelstaedt (1983). Selon cet auteur, les erreurs perceptives seraient le fruit de l'interaction entre deux tendances. Une première tendance, dirigée par le fonctionnement otolithique, incite le sujet à repousser la verticale subjective au-delà de la verticale physique (Effet Müller). Une deuxième tendance incite le sujet à positionner la verticale subjective vers son axe longitudinal corporel (Effet Aubert). Cette dernière tendance serait modélisée par un autre vecteur, appelé idiotropique. Ce vecteur ne serait pas défini par rapport à un système sensoriel spécifique, mais résulterait plutôt d'une sommation sensorielle effectuée au niveau du système nerveux central (Mittelstaedt, 1983). Ce vecteur, indiquant la direction de l'axe longitudinal du corps (l'axe-Z), 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'importance de l'effet Aubert correspondrait à la résultante des vecteurs gravitaire et idiotropique. Elle résulterait de la valeur allouée au vecteur idiotropique par le système nerveux central en situation d'inclinaison inhabituelle. D'après les mesures effectuées par Mittelstaedt (1986), la valeur du vecteur gravitaire étant égale à 1, celle du vecteur idiotropique serait toujours comprise entre 0 et 1. Concrètement, la valeur du vecteur idiotropique est déterminée par la cotangente de l'angle existant entre la verticale subjective et l'axe-Z du sujet (Tableau 1).

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

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, ß, l'angle (deg) existant entre la verticale subjective et l'axe corporel et VI, la valeur du vecteur idiotropique. (D'après Mittelstaedt, 1986).

Cette valeur constituerait 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, tangage). Plus le vecteur idiotropique sera proche de 1, plus l'effet Aubert sera fort. La diminution de l'effet Aubert observée à partir de 130 degrés est parfaitement compatible avec ce modèle, puisque dans ces situations, les directions de l'axe-Z et de la gravité tendent alors vers la même direction. Cette modélisation vectorielle conçoit la verticale subjective comme un phénomène cognitif complexe mais inconscient donnant à la référence égocentrée une importance majeure.

4.2.3. Organisation vicariante des perceptions visuelle, gravitaire et égocentrée

La dernière explication s'intéresse à l'origine de la variabilité inter-individuelle dans l'altération de la perception gravitaire et introduit le concept de référentiels liés à des invariants directionnels. Ainsi, pour juger de l'orientation des objets, l'organisme pourrait baser sa perception sur certaines régularités attendues du monde physique. En effet, les lois de la gravitation ont conditionné l'homme 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 génèrent également des arrangements physiques dans l'espace qui nous entoure. La surface de l'eau est perçue comme un plan horizontal et les murs alignés sur la verticale. Les forces gravitaires déterminent ainsi trois invariants directionnels qui peuvent être utilisés pour attester indirectement de la direction gravitaire. Il s'agit d'un vecteur visuel composé des directions observables dans l'environnement - référentiel visuel -, d'un vecteur gravitaire qui requiert les gravicepteurs du corps - référentiel gravitaire -, et d'un vecteur idiotropique (Mittelsteadt, 1983, 1986) représenté par la direction donnée par l'axe-Z - référentiel égocentré - (Figure 17).

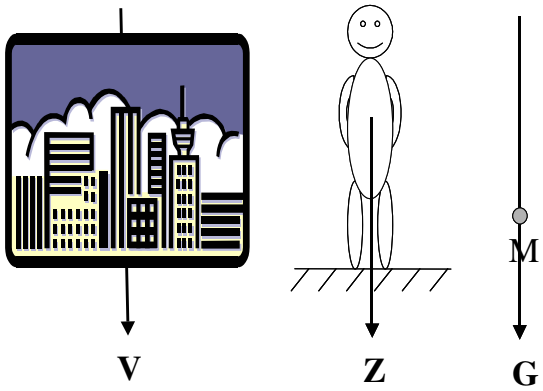


Figure 17 : Trois référentiels spatiaux. (V : visuel ; Z : égocentré ; G : gravitaire). En situation habituelle, ces référentiels donnent la même direction. (D'après Cian, 1992).

Si chaque sujet traite bien un message global multi-modal dans lequel intervient l'ensemble des indices sensoriels, il semble que le poids attribué à chaque référentiel d'orientation varie d'un individu à l'autre (Witkin & Asch, 1948). Cette pondération se rapproche de la notion de vicariance introduite par Reuchlin (1978). Cet auteur 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 visuelle de la direction gravitaire 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. Autrement dit, le parallélisme cognitif des référentiels physiques en situation naturelle conduirait les sujets à considérer inconsciemment leur référentiel de prédilection comme indiquant la direction verticale quand ils sont inclinés. 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 (1988), 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 compte de la variabilité inter-individuelle observée dans l'importance de l'effet Aubert.

Si l'expérience d'une organisation stable de la relation sujet/environnement facilite les substitutions entre les espaces égo- et exocentré par la concordance des directions égocentrée, visuelle et gravitaire en situation normale, elle engendre des confusions directionnelles importantes en présence d'une décorrélation des référentiels égo- et exocentrés. En servant de référence, l'orientation de l'axe-Z contribuerait à perturber le jugement de verticalité en se substituant à l'invariant gravitaire.

4.3. La verticale subjective comme épiphénomène de la perception du corps

En définitive, quelle que soit l'hypothèse explicative choisie, une forte relation est supposée entre la perception du corps et la perception de la référence gravitaire. Cela se conçoit parfaitement car celui qui perçoit la dimension gravitaire c'est le sujet lui-même. La perception de l'axe-Z serait une sorte de médiateur permettant à l'individu d'appréhender une direction exocentrée de l'espace. La direction de la gravité ne serait pas perçue directement

mais déduite de la perception de l'orientation de l'axe-Z. L'utilisation de l'axe-Z serait directe lorsque le sujet est aligné sur la gravité, puisque, dans cette situation posturale, l'axe-Z est confondu avec la direction de la gravité. En situation de décubitus dorsal, l'axe-Z pourrait encore servir de référence lors de l'ajustement d'un stimulus visuel en roulis à la verticale. La projection de l'axe-Z dans le plan frontal contenant le stimulus conduirait à un ajustement correct de la verticale (Luyat, 1997). Ainsi, la perception de l'axe-Z apparaît comme un élément indispensable à la perception de la direction gravitaire.

Dans cette logique, on peut réinterpréter certains résultats de la littérature comparant les ajustements des objets visuels et posturaux dans un référentiel géocentré. Mast & Jarchow (1996) ont demandé aux sujets d'ajuster leur corps à l'horizontale. Cet ajustement était suivi d'une estimation visuelle de l'horizontalité d'une baguette lumineuse. Ils expriment leur étonnement en observant que ces deux ajustements ne correspondent pas. Selon eux, les sujets n'auraient pas utilisé un raisonnement cognitif qui les aurait incité à aligner la baguette avec leur corps perçu à l'horizontale. Une telle 'incohérence' perceptive peut s'expliquer si l'on tient compte des observations de Bauermeister (1964). En effet, lorsque le sujet est incliné en roulis, une baguette lumineuse objectivement alignée avec le corps n'est pas perçue parallèle à l'axe-Z. Pour être perçue alignée sur l'axe-Z, la baguette doit être plus inclinée que l'inclinaison du corps. Cette déviation de la référence égocentrée augmente par ailleurs avec cette inclinaison. Cependant, le rôle de la perception de l'espace égocentré dans la perception de l'espace gravitaire n'a pas été validé par des données expérimentales. En effet, il a été montré que les variations perceptives non linéaires en fonction du degré d'inclinaison du corps de la verticale visuelle et de l'orientation de l'axe-Z n'étaient pas confondues (Bauermeister, 1964).

CHAPITRE 5 : DISSOCIATION DES REFERENCES EGOCENTREE ET GRAVITAIRE : HYPOTHESES D'UNE DOUBLE INFLUENCE

La perception visuelle d'un objet par rapport au plan médian résulterait d'une intégration successive des informations afférentes dans trois référentiels égocentrés hiérarchisés (Howard, 1982 ; Wade, 1992). Du codage rétinien à celui par rapport à l'ensemble du corps via le codage céphalo-centré, l'ensemble des indices sensoriels endogènes au corps est pris en compte pour l'estimation de la position égocentrée de cet objet. Cependant, la force gravito-inertielle, omniprésente dans l'espace terrestre, altérerait cette perception égocentrée de par son action sur les récepteurs graviceptifs (Bauermeister, 1964 ; Bradshaw & coll., 1985 ; Prieur & coll., 2005). L'objectif de ce travail doctoral est double. D'une part, il s'agit de contribuer à une meilleure compréhension des processus impliqués dans l'établissement d'une perception égocentrée d'un objet visuel dans l'espace gravitaire terrestre. D'autre part, on tentera d'éclaircir le rôle joué par la référence égocentrée dans la perception visuelle de la direction gravitaire. Pour ce faire, nous avons organisé nos différentes expériences autour de trois questions principales. Au terme de cette présentation des questions et hypothèses, nous aborderons la méthodologie générale utilisée dans les expériences de ce travail.

5.1. Rôle des informations graviceptives dans la perception égocentrée d'un objet visuel

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3, la perception égocentrée, correcte en posture verticale, est altérée par la modification de la direction de la gravité. En effet, Bauermeister (1964) a montré que l'ajustement d'une baguette sur le corps est dévié dans le sens de l'inclinaison corporelle en roulis. De plus, la sous-estimation du secteur égocentrique

gauche, observée lors de tâches de bissection, est réduite par l'inclinaison corporelle en roulis à l'horizontale (Bradshaw & coll., 1985). Enfin, on peut citer les travaux de Prieur & coll. (2005) réalisés dans un environnement gravito-inertiel dont la direction et l'intensité diffèrent de la gravité terrestre. Ces auteurs mettent en évidence une déviation de l'estimation du 'juste devant soi' dans le sens opposé à l'inclinaison en roulis simulée par centrifugation.

La synthèse de ces résultats met en évidence des déviations opposées en fonction des paradigmes utilisés - ajustement d'une baguette en roulis sur l'axe-Z (orientation) vs ajustement latéral d'une diode 'juste devant soi' (localisation) -. Le 'juste devant soi' n'étant qu'un point particulier de l'axe-Z, on aurait pu s'attendre à des déviations de sens identique. Il est logique de supposer que la représentation de l'orientation et celle de la localisation égocentrées ne mettent pas en jeu le même traitement des informations sensorielles. On se propose donc de distinguer, tout au long de ce travail doctoral, la localisation et l'orientation du plan médian. Le premier chapitre expérimental de ce travail doctoral propose donc une ré-évaluation de l'influence des stimulations gravitaires sur la localisation et l'orientation du plan médian par la réalisation de deux expérimentations. L'une des originalités de cette approche est de comparer ces deux types d'estimation égocentrée sur une même population.

Dés lors que l'on s'intéresse à l'influence du champ gravitaire sur la perception égocentrée, la première question qui se pose est de savoir si toute inclinaison corporelle par rapport à la gravité induit une altération de la référence égocentrée ou si ce sont les modifications sensorielles engendrées par l'orientation du corps par rapport au champ gravitaire qui contribuent à cette altération. La première étude de ce chapitre (Expérience 1) sera donc consacrée à la perception visuelle égocentrée lors d'une inclinaison corporelle de 90 degrés par rapport à la direction gravitaire en roulis (inclinaison horizontale latérale) et en tangage (décubitus dorsal). Si ces deux inclinaisons corporelles induisent une même

décorrélation entre les axes corporel et gravitaire, les stimulations sensorielles d'origine graviceptive sont cependant différentes (voir chapitre 3). Ainsi, contrairement à l'orientation corporelle en décubitus dorsal, l'inclinaison latérale induit une asymétrie des pressions tactiles gauche/droite. Par ailleurs, la composante translationnelle des déviations oculaires d'origine otolithique, qui est verticale en décubitus dorsal, ne semble pas pertinente pour les tâches visuelles de localisation latérale et d'orientation égocentrées qui nécessitent un ajustement dans le plan frontal. Si les modifications sensorielles déterminent la perception égocentrée, on peut alors émettre l'hypothèse d'une altération de la perception égocentrée uniquement lors d'une inclinaison en roulis.

Enfin, dans le cadre d'une ré-évaluation de l'influence des stimulations gravitaires sur la perception égocentrée, la question se pose également du poids des informations graviceptives d'origine otolithique vs. somesthésique dans la construction de cette perception. Pour aborder ce problème qui est au cœur d'un vaste débat, une seconde expérimentation est proposée portant sur l'altération des informations gravitaires tactiles (Expérience 2). Comme il n'est pas possible de les supprimer complètement sur terre, un dispositif spécifique, appelé matelas-coquille, a été utilisé. Ce dispositif expérimental permet de modifier les entrées somesthésiques dans le sens où il réduit considérablement les variations de pression et l'asymétrie de pression gauche/droite qui se produisent normalement lors d'inclinaisons corporelles en roulis (Trousselard & coll., 2003). Si comme le proposent différents auteurs, les processus à l'origine de la perception des coordonnées égocentrées reflètent la somme des informations sensorielles (Critchley, 1953 ; Head & Holmes, 1911 ; Shilder, 1950), la réduction de l'asymétrie de pressions tactiles devrait limiter les déviations visuelles égocentrées induites par l'inclinaison corporelle.

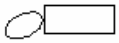
5.2. Rôle de la position de la tête dans la perception égocentrée d'un objet visuel

D'après de nombreux auteurs, la position de la tête est considérée comme le principal déterminant de la position du corps (Berthoz, 1991 ; Paillard, 1971, 1974). En d'autres termes, si une personne perçoit correctement la position de sa tête dans l'espace, on peut en inférer qu'elle perçoit correctement la position de son corps. On parle de 'primauté de la tête'. Ce rôle directeur de la tête dans le positionnement corporel a souvent été énoncé dans l'établissement des rapports spatiaux entre l'organisme et son milieu (Paillard, 1971). Il a également été démontré qu'en microgravité, les astronautes perçoivent leur position en fonction de la position de leur tête (Friederici & Levelt, 1987, 1990). Cette importance de la tête est également attribuée au fait que c'est sur ce segment corporel que sont réunis les capteurs d'information les plus importants pour les activités nécessitant une connaissance des rapports entre le corps et l'environnement spatial (Paillard, 1971, 1974).

La deuxième question de ce travail doctoral cherche à déterminer quelle est l'importance de la position de la tête dans la perception égocentrée. Trois expériences poursuivent cet objectif. Deux d'entre elles analyseront l'implication de la tête lors d'une dissociation réelle de la tête et du tronc - inclinaison d'un segment corporel par rapport à un autre - dans des environnements gravitaires différents (Expériences 3 et 5). La troisième s'intéressera aux effets d'une dissociation de la tête et du tronc simulée par vibration (Expérience 4). Il faut cependant signaler que lors d'une dissociation tête/tronc, il est difficile de demander aux sujets un ajustement sur l'axe-Z (axe longitudinal allant de la tête aux pieds). D'un point de vue expérimental, on devra alors envisager des ajustements en fonction des plans médians de la tête et du tronc.

Deux expérimentations de la littérature semblent pertinentes au regard de notre problématique. Si ces auteurs ont dissocié la tête du tronc par inclinaison céphalique en roulis en posture debout et en décubitus dorsal, ils se sont intéressés soit à la perception de l'axe de la tête (Wade, 1970b), soit à la perception de l'axe du tronc (Templeton, 1973) par ajustement d'une baguette visuelle en roulis (Tableau 2). Wade (1970b) observe une déviation de l'axe de la tête dans le sens opposé à l'inclinaison en posture debout et une déviation de cet axe dans le sens de l'inclinaison de la tête uniquement pour les inclinaisons à gauche en décubitus dorsal. De son côté, Templeton (1973) met en évidence une déviation de l'axe du tronc dans le sens de l'inclinaison du segment céphalique uniquement en décubitus dorsal. Il est difficile de faire une synthèse de ces résultats, les auteurs n'utilisant notamment pas les mêmes amplitudes de dissociation tête/tronc (de 0 à 45 degrés pour Wade ; de 20 degrés uniquement pour Templeton). Cependant, si l'on considère uniquement l'inclinaison céphalique de 20 degrés, les plans médians de la tête et du tronc seraient bien perçus en posture verticale. En décubitus dorsal, on n'observe pas de déviation systématique du plan médian de la tête alors que le plan médian du tronc est dévié du côté de l'inclinaison de la tête. Il est difficile d'interpréter ces résultats en terme de 'primauté de la tête' telle qu'elle a été décrite dans la littérature, puisque si une personne perçoit correctement la position de sa tête dans l'espace, elle percevrait également correctement la position de son corps (Berthoz, 1991 ; Friederici & Levelt, 1987, 1990 ; Paillard, 1971, 1974). Il reste que le segment céphalique jouerait un rôle important dans la perception du plan médian du tronc en exerçant une attraction dans sa direction.

Tableau 2 : Récapitulatif des résultats expérimentaux des études de Wade (1970b) et Templeton (1973).

	Inclinaison de la tête sur le tronc	
	Wade (1970b) *Perception de la tête*	**Templeton (1973)** *Perception du tronc*
Posture verticale	Déviation dans le sens opposé à l'inclinaison de la tête à partir de 30 degrés	Aucune déviation
Décubitus dorsal 	Déviation dans le sens de l'inclinaison de la tête uniquement pour les inclinaisons à gauche	Déviation dans le sens de l'inclinaison de la tête

Selon Templeton (1973), la différence des résultats en posture vertical et en décubitus dorsal serait liée à la pertinence de la direction gravitaire par rapport à la tâche à effectuer. La variation de la relation entre la direction gravitaire et l'axe des différents segments corporels permettrait d'améliorer la perception de la position de la tête par rapport au tronc et ainsi de réduire les erreurs. En décubitus dorsal, la direction de la gravité est orthogonale au plan de rotation ou de déplacement des différents segments corporels. Dans cette posture, la relation entre l'axe des différents segments corporels et la direction de la gravité est constante quelle que soit l'orientation de la tête par rapport au tronc. On se propose donc d'étudier, l'importance de la position du segment céphalique dans la perception d'orientation égocentrée en faisant varier la relation entre la direction de la gravité et l'orientation des plans médians de la tête et du tronc - tête et/ou tronc aligné(s) sur la direction gravitaire - (Expérience 3).

Enfin, la déviation observée de la perception du tronc en décubitus dorsal pose la question de la contribution des informations cervicales. Ces informations seraient insuffisantes pour une perception correcte de l'orientation des segments corporels les uns par rapport aux autres. La vérification d'une telle hypothèse sera l'objet de deux autres expérimentations. La première utilise une méthode de vibration mécanique des muscles du

cou (Expérience 4), la seconde est réalisée dans un environnement dépourvu de gravité lors de vols paraboliques (Expérience 5).

5.3. Rôle de l'axe-Z dans la perception visuelle de la direction gravitaire

La dernière partie expérimentale de ce travail doctoral complète la question de la relation entre l'espace égocentré et l'espace gravitaire en s'interrogeant sur la dernière étape conduisant au jugement visuel de la direction gravitaire à partir de la perception d'orientation corporelle. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 4, une des alternatives pour expliquer l'effet Aubert est une mauvaise perception de son corps dans l'espace (Day & Wade, 1969 ; Howard & Templeton, 1966 ; Parker & coll., 1983). Il est postulé qu'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 des erreurs d'ajustement d'une baguette visuelle sur la verticale gravitaire dans la direction de sa propre inclinaison. Ainsi, selon cette hypothèse, les sujets effectueraient dans une dernière étape un calcul d'angle à partir de leur orientation corporelle subjective pour juger de la direction gravitaire. 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 étape impliquerait pour le sujet de se représenter correctement son espace Euclidien égocentré, i.e., les 360 degrés avec pour origine son axe corporel (Figure 18A). Dans cette logique, la perception de l'espace corps/objet apparaît comme un élément indispensable à la perception de la direction gravitaire. On peut cependant supposer deux sources supplémentaires d'erreurs conduisant à l'effet Aubert. En effet, si l'espace Euclidien

égocentré est correctement représenté lorsque le sujet est vertical (Van Gisbergen & Van Beuzekom, 2000), la question reste ouverte en situation d'inclinaison corporelle en roulis. Une sous-estimation des angles égocentrés, si elle existe, pourrait accentuer les erreurs de verticalité dans le sens de l'inclinaison corporel (effet Aubert, Figure 18B). La seconde source d'erreur concerne bien entendu l'origine des ajustements angulaires de la baguette. En effet, lorsque le sujet est incliné en roulis, une baguette lumineuse objectivement alignée avec le corps n'est pas perçue parallèle à l'axe-Z (Bauermeister, 1964). Pour être perçue alignée sur l'axe-Z, la baguette doit être plus inclinée que l'inclinaison du corps. Cette déviation de la référence égocentrée augmente par ailleurs avec cette inclinaison. En conséquence, l'augmentation de l'effet Aubert observée en fonction du degré d'inclinaison du sujet pourrait résulter d'une majoration de la déviation de l'axe-Z subjectif (Figure 18C). Par ailleurs, l'une comme l'autre de ces sources d'erreurs dans l'espace égocentré peuvent constituer une hypothèse alternative aux explications classiques de l'effet Aubert (Expérience 6).

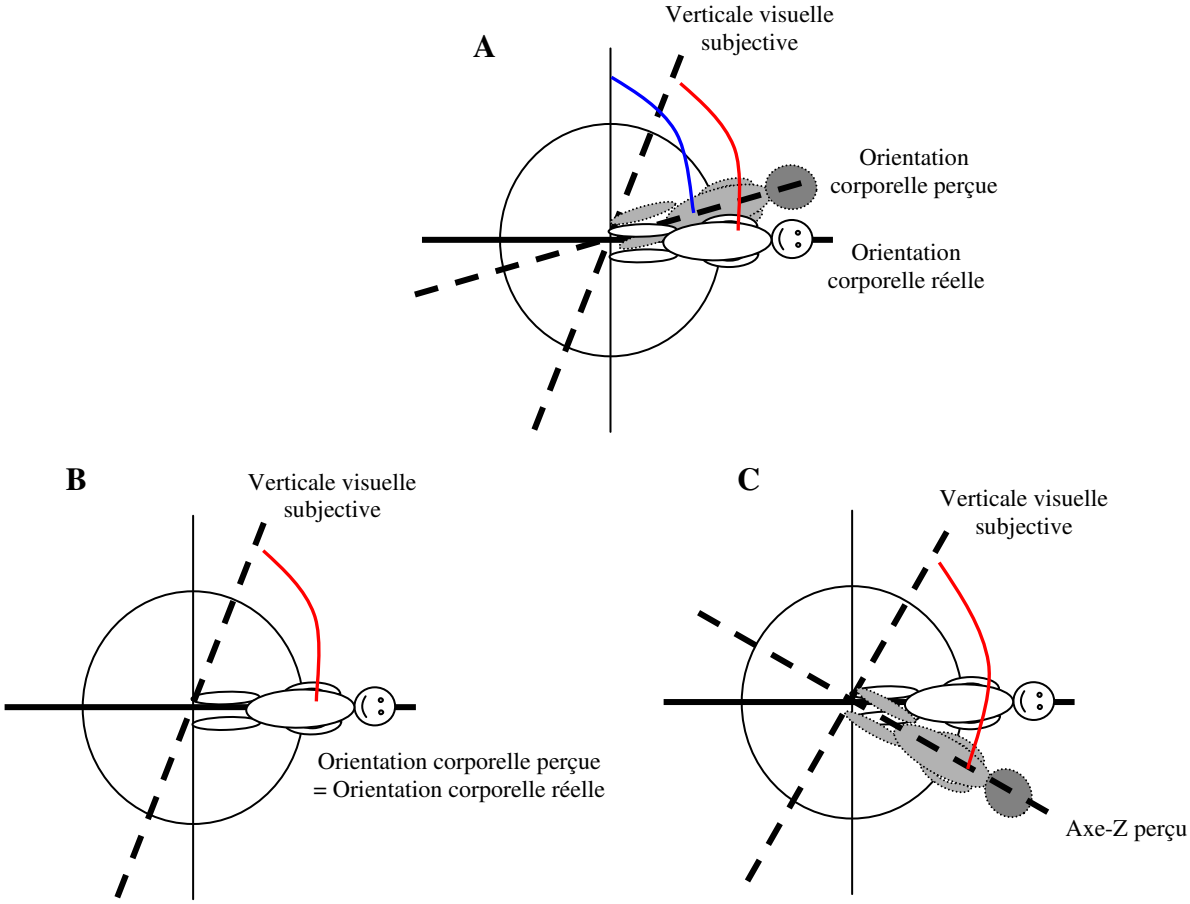


Figure 18 : Hypothèses explicatives de l'effet Aubert pour une inclinaison de 90 degrés. A) Le sujet se perçoit incliné de 80 degrés - sous-estimation de son orientation corporelle par rapport à la direction gravitaire (en bleu) -. Si l'origine (axe-Z ou plan médian visuel) et l'espace Euclidien égocentré (angle égocentré de 80 degrés) sont correctement perçus, il repoussera la baguette d'un montant égal à son orientation corporelle perçue (en rouge). B) Le sujet perçoit correctement son inclinaison corporelle et l'origine de ses ajustements visuels (axe-Z). Cependant, il existe une déformation de son espace Euclidien égocentré. Dans l'exemple donné, il est rétréci par rapport à un angle réel de 90 degrés. Les erreurs d'ajustement de la verticale visuelle subjective correspondent à la déformation de l'espace Euclidien (en rouge). C) L'orientation du corps dans l'espace et l'espace Euclidien égocentré (en rouge) sont correctement perçus. Cependant, une baguette visuelle devra être déviée dans le sens de l'inclinaison corporelle pour être perçue alignée dans l'axe-Z du sujet. La déviation de la verticale visuelle subjective reflète la déviation de l'axe-Z subjectif visuel. Ces hypothèses ne sont pas exclusives entre elles.

5.4. Méthode générale

Afin de faciliter la lecture des chapitres suivants, ce chapitre précise la méthodologie générale utilisée dans les différentes expériences réalisées et les justifications des choix méthodologiques relativement aux hypothèses posées. Nous ne développerons, dans ce chapitre, que les éléments méthodologiques importants pour la compréhension des résultats expérimentaux. Nous décrirons successivement (1) les paradigmes expérimentaux utilisés pour étudier le jugement d'orientation et de localisation du plan médian, ainsi que celui de la verticale visuelle subjective en détaillant les tâches expérimentales et les variables dépendantes retenues pour les analyses statistiques, et (2) les procédés expérimentaux utilisés pour étudier la contribution des informations sensorielles. Dans les différentes expériences présentées, certains éléments méthodologiques sont modifiés. Ces modifications seront alors précisées dans les chapitres correspondants.

5.4.1. Jugements visuels égo- et exocentrés

La salle où se déroule les expérimentations ainsi que tous les éléments constituant les différents dispositifs expérimentaux sont noirs, de sorte que lorsque les stimuli sont allumés, le sujet ne perçoit aucune référence visuelle structurelle. La luminosité des différents stimuli visuels (2.82 $cd.m^{-2}$ mesuré par spectrascam 650) a été ajustée pour être perceptible sans habituation au noir.

5.4.1.1. Orientations visuelles

Le même dispositif expérimental est utilisé pour l'orientation visuelle égocentrée et la verticale visuelle subjective. Le matériel est constitué d'une baguette lumineuse de 30 cm de long et 1 cm de large, fixée à une distance de 70 cm du sujet et solidaire au siège sur lequel le sujet est assis (Figure 19A). Le centre de rotation de la baguette se projette sur le plan médian objectif du sujet. Son positionnement en hauteur peut être modifié en fonction des objectifs poursuivis. Mobile dans le plan frontal, la baguette est manipulée par le sujet au moyen d'une manette. Le sujet 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.

Orientation visuelle égocentrée : Il est demandé au sujet d'orienter la baguette lumineuse parallèlement à son plan médian. La position initiale du stimulus visuel, aléatoirement choisie, est de 20 ou 40 degrés d'un côté ou de l'autre de l'orientation objective du plan médian du sujet. Pour être certain que les sujets ont bien compris la signification de l'orientation du plan médian, on leur indique que cette orientation correspond à l'orientation de la ligne imaginaire coupant leur corps en deux, de la tête aux pieds. La variable dépendante est définie par la différence entre l'estimation du sujet (en degré) et l'orientation objective du plan médian (représentant la valeur zéro). Elle est notée en prenant en compte la latéralité de la déviation. Une valeur positive indique que l'orientation perçue par le sujet du plan médian est inclinée à droite de son orientation objective. Une valeur négative indique que l'orientation perçue est inclinée à gauche. D'autres méthodes de notation peuvent être utilisées. Elles seront présentées séparément dans chacune des expériences concernées.

Verticale visuelle subjective : Il est demandé aux sujets de remettre la baguette lumineuse sur la direction de la gravité. La position initiale du stimulus visuel est de 20 degrés aléatoirement d'un côté ou de l'autre de la verticale physique. 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. La variable dépendante est définie par le degré d'erreurs par rapport à la verticale physique (représentant la valeur zéro). 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, et (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.

5.4.1.2. Localisation visuelle égocentrée

Le matériel utilisé est constitué d'une diode lumineuse fixée sur une table traçante électronique, placée à 70 centimètres devant le sujet (Figure 19B). Le milieu de la table traçante se projette sur le plan médian objectif du sujet. Le positionnement en hauteur de la diode peut être modifié en fonction des objectifs poursuivis. Mobile dans le plan frontal, le stimulus visuel est manipulé par le sujet au moyen d'une manette. Le sujet peut ainsi réaliser des translations latérales de la diode de gauche à droite et inversement. La précision du déplacement de la diode est de ± 0.05 mm.

Il est demandé au sujet d'ajuster la diode lumineuse exactement sur la projection de son plan médian. La position initiale du stimulus visuel, aléatoirement choisie, est de 6 ou 12 cm d'un côté ou de l'autre de la localisation objective du plan médian du sujet. Pour être certain que les sujets aient bien compris la signification de la localisation du plan médian, on la définit préalablement comme le 'juste devant soi'. La variable dépendante est définie par la différence entre l'estimation du sujet (en degré) et la localisation objective du plan médian (représentant la valeur zéro). Initialement obtenue en millimètre, l'erreur d'estimation est transformée en angle visuel (v.a.). Elle est notée de la même manière que les erreurs d'orientation : i.e., une valeur positive indique que la localisation perçue du plan médian est déviée à droite de sa localisation objective, une valeur négative indique que la localisation perçue est déviée à gauche. D'autres méthodes de notation peuvent être utilisées. Elles seront présentées séparément dans chacune des expériences concernées.

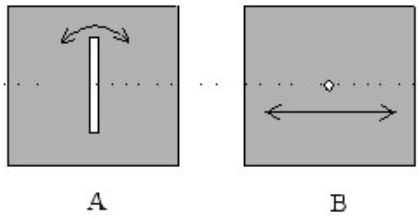


Figure 19 : A) Dispositif d'orientation visuelle égocentrée et de verticale visuelle subjective B) dispositif de localisation visuelle égocentrée

5.4.2. Modification des informations sensorielles

Plusieurs procédés ont été utilisés pour rendre compte de la contribution sensorielle dans la perception égocentrée des objets visuels. Pour déterminer la contribution d'une modalité sensorielle dans une tâche perceptive, il faut créer les conditions expérimentales permettant de perturber la modalité sensorielle souhaitée sans que les autres modalités ne constituent un facteur de variation. Il est alors nécessaire d'utiliser un système expérimental

spécifique, propre à la modalité sensorielle manipulée. Les expériences de ce travail doctoral s'inscrivent dans cette logique. Certains dispositifs rapportés ci-dessous permettent de manipuler directement une modalité sensorielle, cependant d'autres n'y parviennent que par leur combinaison avec d'autres dispositifs. Nous présentons ici ces divers dispositifs et leur fonctionnement.

5.4.2.1. La table posturale

La décorrélation des directions gravitaire et corporelle a été réalisée grâce à l'utilisation d'une plate-forme inclinable servo-assistée, composée d'un pan postérieur de 2 m de long sur 1.5 m de large. La table posturale possède deux axes motorisés, centrés par rapport au pan postérieur, permettant de réaliser des rotations en roulis et en tangage, à des vitesses et accélérations extrêmement faibles (vitesse constante : 5.10^{-1} deg.s^{-1} ; accélération initiale et décélération finale : 5.10^{-3} deg.s^{-2}). Les rotations de la plate-forme sont contrôlées par l'expérimentateur à partir d'un système de commandes centralisées. Un système d'asservissement en position et en vitesse permet d'atteindre une précision au 1/200ème de degrés. Les signaux de position de la plate-forme sont échantillonnés à 20 hertz (convertisseur A-D 12 bits).

Sur cette dernière est fixé un siège dont les côtés en structure rigide permettent de s'adapter à la largeur des sujets (Figure 20). Ce 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. Les sujets sont inclinés dans l'espace, soit en roulis (principalement) soit en tangage, à différents angles. En dépit de l'utilisation d'accélérations angulaires non perceptibles par le système canalaire lors des inclinaisons corporelles, un délai de 20 secondes est respecté avant la réalisation de la tâche expérimentale, afin de permettre la remise à zéro complète d'un

éventuel signal canalaire résiduel (Howard, 1986). De surcroît, les phénomènes d'adaptation somesthésique sont contrôlés dans l'ensemble des expériences par l'alternance des inclinaisons corporelles (Higashiyama & Koga, 1998).

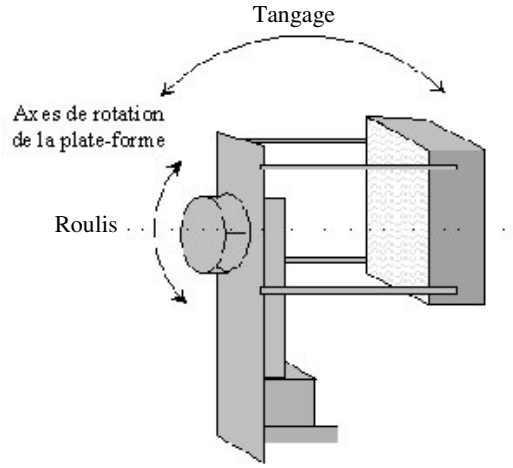


Figure 20 : Schéma de la table posturale.

5.4.2.2. Le matelas-coquille (la somesthésie tactile)

Les systèmes otolithiques et somesthésiques sont constamment stimulés par l'action de la gravité terrestre. La manipulation expérimentale des informations somesthésiques est relativement complexe à mettre en œuvre du fait notamment de la complexité et du caractère diffus de ce système. L'anesthésie des surfaces cutanées de contact par refroidissement a été la première méthode utilisée pour étudier le rôle de ces informations dans l'orientation spatiale (Arndts, 1924 ; Garten, 1920). Son utilisation a 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 de pressions uniformes sur l'ensemble de la surface corporelle. L'immersion aquatique constitue la méthode la plus fréquemment utilisée pour manipuler les informations somesthésiques. 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'homogénéisation des pressions sur l'ensemble du corps. Les stimulations sont quasi-diffuses et ce quelle que soit l'inclinaison du corps par rapport à la direction de la gravité. Cependant, selon nous, outre la modification des récepteurs proprio-somesthésiques cutanés, l'immersion entraîne une modification de toute la proprioception interne. En effet, lorsque les sujets se trouvent au point de flottaison neutre, la pression exercée sur les organes internes diffère de celle qu'il existe habituellement sur terre. Or, au regard de certaines données (Mittelstaedt, 1996 ; Trousselard & coll., 2004 ; Vailt & coll., 2002), il semble que les modifications des stimulations intéroceptives influencent certains comportements d'orientation spatiale.

- Le matelas-coquille -

Un autre système est utilisé par certains auteurs (Bringoux & coll., 2001 ; Trousselard & coll., 2003). Ce système expérimental, appelé matelas-coquille, permet de générer artificiellement des stimulations tactiles diffuses sur l'ensemble de la surface corporelle. Ce dernier est analogue à celui qu'utilisent les services de secours pour transporter les blessés. L'immobilisation est obtenue en faisant le vide dans le matelas (dépressurisation) ce qui entraîne un resserrement du dispositif autour de l'enveloppe corporelle du sujet exerçant par ce biais une pression homogène sur l'ensemble du corps. La dépressurisation entraînant une stimulation diffuse - une homogénéisation des pressions - rend inopérant les différents récepteurs sensoriels de surface lorsque le corps est incliné. L'asymétrie tactile est alors considérablement réduite. En absence de matelas-coquille, les sujets sont attachés au siège de la table posturale par quatre sangles fixées au niveau du torse, de l'abdomen, des cuisses et des jambes - condition 'sanglé' -. Les sujets sont soumis à une stimulation tactile locale.

L'inclinaison corporelle entraîne une asymétrie de pressions tactiles entre les deux côtés du corps fonction de l'amplitude de cette inclinaison (voir § 3.2.2. ; Figure 21). Par ailleurs, l'existence des réflexes cervico- et vestibulo-colique rend nécessaire l'immobilisation de la tête du sujet lors d'une inclinaison corporelle. Dans cette condition, elle est maintenue par un casque fixé sur le pan postérieur de la table posturale permettant ainsi un alignement constant de l'axe céphalique avec le tronc. De plus, quel que soit le système d'attache (sanglé ou matelas-coquille), les activités musculaires d'équilibration posturale du sujet seraient limitées (Dietz & coll., 1992). Cependant, cette hypothèse n'a pas été vérifiée expérimentalement.

Pour ce travail doctoral, nous avons utilisé un matelas coquille amélioré, de par son caractère modulaire. Il nous était possible d'envelopper la tête, le tronc, le bassin, et les jambes du sujet de manière totalement indépendante. Une fois les enveloppes solidarisées les unes avec les autres et dépressurisées, le sujet est enfermé dans une sorte de sarcophage où seuls le visage et une infime partie de la face abdominale 'voient le jour'. Ce matelas-coquille assure, outre un équilibre des pressions sur l'ensemble du corps, une fonction d'immobilisation. Cependant, un dispositif de sécurité, comprenant plusieurs sangles, est prévu afin de solidariser le sarcophage avec la plate-forme. Les pressions exercées par les sangles ne peuvent pas être perçues par le sujet compte tenu de leur contact externe avec le sarcophage.

L'intérêt d'un tel dispositif est de permettre une comparaison entre les performances perceptives des sujets en fonction de la pertinence des appuis tactiles disponibles en relation directe avec la valeur de l'inclinaison corporelle (condition matelas-coquille vs condition 'sanglé').

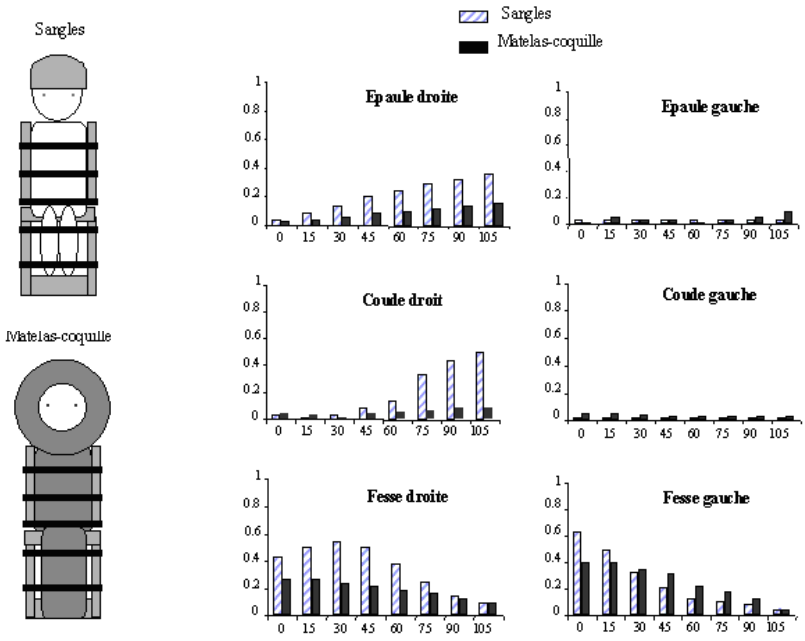


Figure 21 : A gauche : Représentation des deux conditions de stimulation somesthésique et des systèmes d'attaches ; en haut, condition 'sanglé' ; en bas, condition matelas-coquille. A droite : Evolution des pressions cutanées - 1/résistance (kΩ) – pour six capteurs positionnés au niveau de six zones différentes du corps en fonction de l'inclinaison en roulis du sujet (degrés). (D'après Trousselard & coll., 2003).

5.4.2.3. La vibration mécanique (la proprioception du cou)

Les informations proprioceptives du cou sont également manipulées lors de ce travail doctoral. Deux méthodes ont été utilisées pour rendre compte de leur contribution dans la perception égocentrée des objets visuels.

- La vibration mécanique des muscles du cou -

Une de ces méthodes est l'utilisation de vibrateurs mécaniques à une fréquence de 100 Hz et une amplitude de 200 µm. Leur principe est simple. Chaque vibrateur comprend en leur sein un petit moteur désaxé qui une fois activé frappe la paroi interne du vibrateur, stimulant ainsi la partie du corps souhaitée. Afin d'étudier la proprioception cervicale, les deux

vibrateurs sont placés au niveau du chef médio-supérieur de chacun des muscles du trapèze dans une zone délimitée par le bord postérieur de la mastoïde et le rebord de l'os occipital. Leur position est ajustée spécifiquement pour chaque individu au regard de leur morphologie. Le site de vibration est choisi par palpation au cours de mouvements de tête en roulis et en lacet. Les vibrateurs, une fois positionnés, sont stabilisés par deux bandes élastiques spécifiques à cette fonction, une sur la face antérieure du cou et l'autre sur la face postérieure. Ils sont stabilisés en veillant à éviter toute gêne pour le sujet (sensation de striction). Au cours de ce travail, seule la vibration unilatérale gauche a été utilisée. Le positionnement des deux bobines avait pour but d'éviter l'effet éventuel d'une asymétrie de charge due à l'utilisation d'une seule bobine.

5.4.2.4. La microgravité (en absence de stimulation d'origine gravitaire)

La contribution des informations cervicales a également été étudiée lors d'une expérience réalisée en microgravité. En effet, en situation d'apesanteur, de par l'absence de la force gravitaire, les stimulations tactile, intéroceptive mais également otolithique sont supprimées. La stimulation proprioceptive cervicale reste quant à elle présente (Money & Cheung, 1991).

Lors de la campagne de vols paraboliques à Bordeaux dans l'Airbus A300 0G au mois de mars 2006, nous avons pu étudier le rôle de cette modalité sensorielle en situation d'apesanteur. Le profil des trajectoires de l'avion lors de ce type de vol modifie l'accélération gravitaire dans l'avion (Figure 22). D'un point de vue descriptif, l'accélération gravitaire en début de parabole est de 1 g (gravité terrestre) suivie de 20 sec à 1.8 g (phase d'hypergravité) au cours desquelles l'avion suit une trajectoire ascendante de 6000 à 8500 m. L'accélération au sommet de la trajectoire est nulle pendant environ 20 sec (phase de microgravité), elle

atteint ensuite la valeur de 1.8 g pendant environ 20 sec au cours desquelles l'altitude initiale et l'horizontalité de l'avion sont retrouvées. Un délai d'approximativement 2 min est instauré entre deux paraboles. C'est au cours de la phase de microgravité que la tâche expérimentale est effectuée par les sujets.

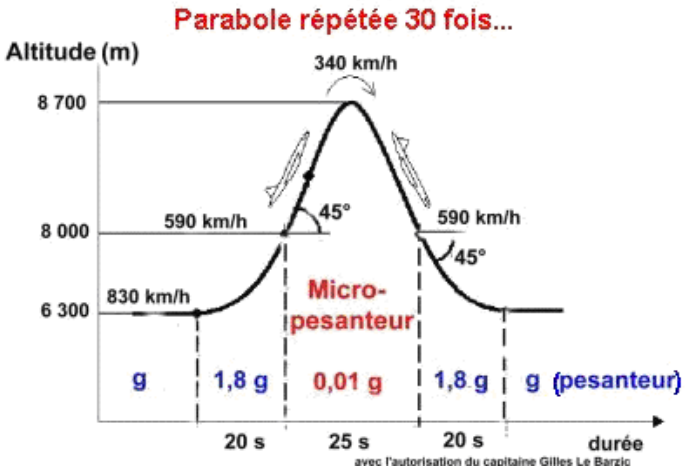


Figure 22 : Déroulement d'une parabole permettant de créer une situation de microgravité.

Le dispositif embarqué dans l'avion correspondait à un long tube horizontal (70 cm) au bout duquel le dispositif expérimental de la baguette - cité précédemment - était fixé. Aucun indice visuel structurel n'était visible à l'intérieur de ce tube. Il pouvait être incliné de 25 degrés sur la gauche. Une fois le sujet assis face à ce dispositif, la hauteur du tube était ajustée au niveau de la tête. Celle-ci était fixée dans l'encolure du tube par pression du sujet lui-même. Afin de maintenir les sujets stables par rapport au dispositif et d'assurer leur intégrité physique en cas de phase de microgravité non parfaite, ils sont attachés par un harnais, constitué de bandes élastiques rigides, relié au siège. Pendant les phases de microgravité, les bandes élastiques exercent une tension distribuée sur le corps de sorte que le sujet soit stable, l'axe-Z de leur tronc perpendiculaire au plancher de l'avion, sans toucher de surface spécifique.

Problématiques	Hypothèses	Paradigmes expérimentaux	Facteur(s) manipulé(s)
Rôle des informations graviceptives dans la perception égocentrée d'un objet visuel	**Expérience 1: Rôle des gravicepteurs** *Erreurs perceptives uniquement en Roulis*	Orientation visuelle Localisation visuelle	- Plan d'inclinaison corporelle : Roulis vs Tangage
	Expérience 2: Rôle de la somesthésie tactile *Réduction des erreurs lors de la neutralisation de l'asymétrie tactile*	Orientation visuelle Localisation visuelle	- Somesthésie tactile: Sanglé vs. Matelas-coquille - Inclinaison du corps en Roulis: 0° et 90°
Rôle de la position de la tête dans la perception égocentrée d'un objet visuel	**Expérience 3: Rôle de la position de la tête par rapport à la direction de la gravité** *Attraction de la tête pour la perception du tronc*	Orientation visuelle	- Inclinaison de la tête en roulis sur le tronc: 0° et 25° - Inclinaison du tronc en roulis par la direction de la gravité: 0° et 25°
	Expérience 4 : Effet de la vibration des muscles du cou sur la perception du plan de la tête et du tronc *Informations insuffisantes pour percevoir la position de la tête par rapport à celle du tronc*	Orientation visuelle Localisation visuelle	- Proprioception du cou: Vibration vs. Non-vibration - Inclinaison du corps en Roulis: 0° et 90°
	Expérience 5 : Perception des segments corporels en microgravité *Informations insuffisantes pour percevoir la position de la tête par rapport à celle du tronc*	Orientation visuelle	- Inclinaison de la tête en roulis sur le tronc: 0° et 25° - Intensité gravitaire : 1G vs µG
Rôle de l'axe-Z dans la perception de la direction gravitaire	**Expérience 6: Rôle de l'axe-Z** *Effet Aubert conséquence d'une mauvaise perception de l'espace égocentré*	Verticale visuelle subjective Orientation visuelle	- Inclinaison du corps en Roulis: de 0° à 90°

Tableau 3 : Récapitulatif des hypothèses expérimentales développées dans les trois chapitres expérimentaux ainsi que des paradigmes expérimentaux utilisés et des facteurs manipulés.

RESULTATS EXPERIMENTAUX

CHAPITRE 6 : ROLE DES INFORMATIONS GRAVICEPTIVES DANS LA PERCEPTION EGOCENTREE D'UN OBJET VISUEL

ANNEXE 1: H Ceyte, C Cian, V Nougier, I Olivier & M Trousselard (2007, sous press) Role of gravity-based information on the orientation and localization of the perceived body midline. *Experimental Brain Research*

Ce premier chapitre expérimental propose une ré-évaluation de l'influence des stimulations gravitaires sur la localisation et l'orientation égocentrées d'un objet visuel. Il s'agit dans un premier temps, d'étudier le rôle de l'orientation corporelle par rapport à la gravité (Expérience 1). Nous évaluerons ensuite la contribution des informations somesthésiques tactiles dans l'estimation de la perception égocentrée des objets visuels (Expérience 2).

6.1. Perception égocentrée dans un système de coordonnées géocentrées

Cette première étude cherche à comparer les conséquences sur la perception visuelle égocentrée en fonction des plans de décorrélation entre l'axe-Z et la direction gravitaire. Plus précisément, il s'agit de déterminer si une même amplitude de décorrélation induit une même altération de la perception visuelle égocentrée quel que soit le plan d'inclinaison corporel. Pour répondre à cette question, deux types de décorrélation ont été étudiés. La première est une inclinaison corporelle en roulis de 90 degrés par rapport à la direction gravitaire

(inclinaison horizontale latérale). La seconde est une inclinaison corporelle en tangage arrière de 90 degrés (décubitus dorsal). Ces deux inclinaisons corporelles induisent une même amplitude de décorrélation entre les axes corporel et gravitaire (90 degrés). Cependant, les stimulations sensorielles graviceptives engendrées par ces deux orientations corporelles sont différentes (voir chapitre 3). Dans l'hypothèse d'une influence de la stimulation gravitaire sur la perception égocentrée, les différences de stimulations graviceptives en fonction des plans de décorrélation pourraient engendrer une perception égocentrée différenciée des objets visuels.

Méthode

Sept sujets ont participé à cette expérience (deux femmes et cinq hommes, d'une moyenne d'âge de 25 ans). Tous les sujets avaient une bonne acuité visuelle et ne présentaient aucun trouble vestibulaire. Ils étaient tous droitiers. Il nous a semblé également important de sélectionner les sujets en fonction de la latéralité oculaire, puisque d'après Schneider (1966) le jugement binoculaire correspond à celui de l'œil dominant. L'œil dominant choisi était le droit. Cette latéralité a été déterminée avant l'expérimentation par un simple test qui consistait à pointer une cible droit devant, les deux yeux ouverts, puis avec l'œil droit et enfin avec l'œil gauche. L'œil dominant est défini comme celui produisant un pointage similaire en vision binoculaire et monoculaire.

Les dispositifs expérimentaux utilisés étaient la table posturale et les paradigmes d'orientation et de localisation visuelles égocentrées (voir § 5.4.). On rappelle que l'orientation visuelle égocentrée est estimée par l'ajustement en roulis d'une baguette lumineuse sur l'axe-Z du sujet et que la localisation visuelle égocentrée est estimée par l'ajustement en translation latérale d'une diode lumineuse sur le 'juste devant soi'. Le centre

de rotation de la baguette et le milieu de la table traçante correspondaient à la projection en avant du point d'intersection entre le plan horizontal du niveau des yeux et le plan médian de la tête. Les sujets étaient attachés sur le siège en condition 'sanglé', la tête maintenue alignée sur le tronc.

Les tâches d'orientation et de localisation visuelles égocentrées ont été réalisées dans deux sessions distinctes de 45 minutes chacune. L'ordre des sessions était contrebalancé entre les sujets. Chaque session était constituée de 24 essais : 4 inclinaisons (0 degré - posture verticale - et 90 degrés à droite, à gauche et en arrière - inclinaisons horizontales -) répétées 6 fois chacune. On rappelle qu'une erreur d'estimation visuelle du plan médian à droite était notée positive et une erreur d'estimation à gauche était notée négative. Afin de vérifier si un effet de l'inclinaison corporelle était présent, une analyse de variance à un seul facteur intra-individuel (4 inclinaisons) a été appliquée aux erreurs moyennes de chacune des tâches psychophysiques (orientation vs. localisation). Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$.

Résultats

L'orientation visuelle égocentrée

Les résultats montrent que les erreurs dépendent de l'inclinaison corporelle [$F(3,18)=24.23$, $p<.05$]. Comme l'illustre la Figure 23A, une inclinaison en roulis à gauche induit une déviation à gauche du plan médian objectif, une inclinaison en roulis à droite entraîne une déviation à droite (comparaison à 0 degré, correspondant à l'orientation objective de l'axe-Z : $t>-3.87$, $p<.05$). Il est important de signaler que les déviations observées pour les inclinaisons en roulis gauche et droite sont de même amplitude ($p>.05$). Enfin, les postures

verticale et de décubitus dorsal n'entraînent aucune déviation systématique de l'orientation visuelle égocentrée (p>.05).

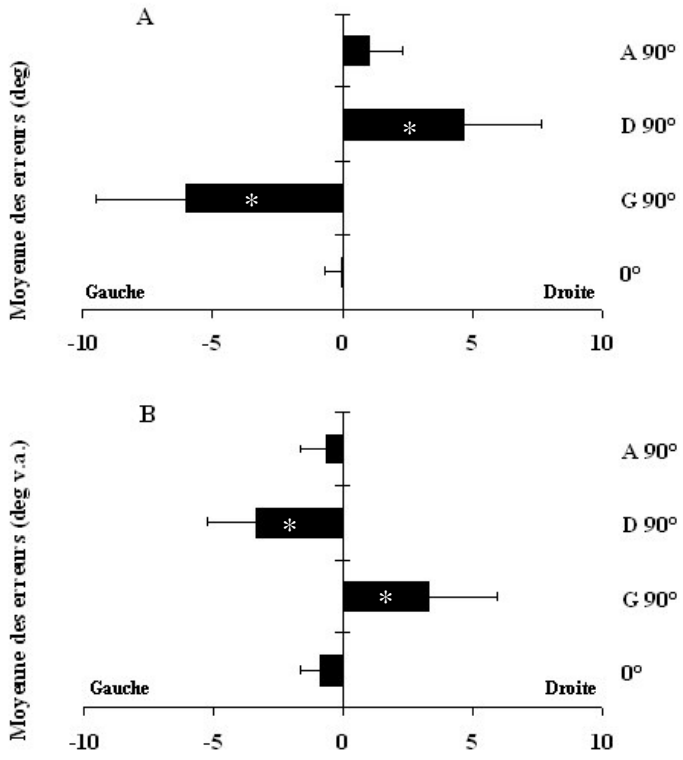


Figure 23 : Erreur d'estimation moyenne pour les paradigmes d'orientation (A) et de localisation visuelles égocentrées (B) en fonction de l'inclinaison corporelle (G : gauche, D : droite, A : tangage arrière ; *=p<.05). Les barres horizontales indiquent les écarts types.

La localisation visuelle égocentrée

Les résultats montrent un effet principal de l'inclinaison corporelle [F(3,18)=10.60, p<.05]. Comme l'illustre la Figure 23B, une inclinaison en roulis à gauche induit une déviation de la diode à droite du plan médian objectif, une inclinaison en roulis à droite induit une déviation à gauche (t>2.65, p<.05). Par ailleurs, on n'observe aucune asymétrie d'ajustement entre les inclinaisons en roulis (p>.05). Les postures verticale et de décubitus dorsal n'induisent aucune déviation systématique de la localisation visuelle égocentrée (p>.05).

Relation entre les deux paradigmes expérimentaux

Afin d'étudier la relation entre les deux paradigmes expérimentaux, des analyses de corrélations ont été réalisées sur les erreurs d'estimation de chaque inclinaison corporelle. Aucune corrélation significative n'est observée (p>.05 ; voir Tableau 4).

Tableau 4: Corrélation (Bravais Pearson) entre les paradigmes expérimentaux (orientation et localisation visuelles égocentrées) en fonction de l'inclinaison corporelle

Inclinaison corporelle	Cœfficient de corrélation
0°	-.17
G 90°	-.03
D 90°	.05
A 90°	-.54

Discussion

Conformément à la littérature, l'estimation de la position égocentrée des objets visuels en posture verticale est correcte (Anastosopoulos & coll., 1998 ; Bauermeister, 1964 ; Maurer & coll., 1997 ; Templeton, 1973). En revanche, lorsque l'axe-Z et la direction de la gravité ne sont plus alignés, seule l'inclinaison en roulis induit une perturbation de la perception de la position égocentrée des objets visuels. Comme nous l'avions suggéré, la différence de stimulations sensorielles graviceptives engendrée par ces deux inclinaisons pourrait rendre compte de cette perception visuelle égocentrée différenciée. En effet, au niveau de la stimulation otolithique, l'inclinaison en décubitus dorsal entraîne une déviation translationnelle verticale de l'œil, alors que l'inclinaison latérale induit une déviation oculaire composée d'une torsion (contre-cyclotorsion) et d'une translation horizontale dans le sens opposé à l'inclinaison du corps, ainsi qu'une composante translationnelle verticale

caractérisée par une élévation d'un œil en synergie avec un abaissement de l'autre (voir § 3.2.). De plus, au niveau de la somesthésie tactile, l'inclinaison en décubitus dorsal entraîne une homogénéisation des pressions sur toute la surface dorsale du corps, alors que l'inclinaison en roulis induit une asymétrie des pressions latérales (gauche/droite) du corps.

En décubitus dorsal, ces modifications sensorielles engendrées par la décorrélation entre les axes corporel et gravitaire ne semblent pas perturbatrices pour la réalisation, dans le plan frontal du sujet, des tâches visuelles de localisation et d'orientation égocentrées. En revanche l'inclinaison latérale induit des déviations systématiques de sens opposé pour l'orientation et la localisation visuelles égocentrées suggérant que ces deux caractéristiques égocentrées n'émanent pas des mêmes processus d'intégration sensorielle. La déviation opposée à l'inclinaison corporelle lors de localisation visuelle égocentrée pourrait refléter l'implication de la composante translationnelle horizontale du VOR. Aucune composante du VOR ne pourrait expliquer la déviation systématique de l'orientation égocentrée en roulis. La déviation dans le sens de l'inclinaison de l'orientation visuelle égocentrée pourrait refléter la contribution des informations somesthésiques tactiles. L'asymétrie de pression entre les deux flans du sujets contribuerait au déplacement de la 'position d'équilibre' entre les informations en provenance des deux côtés de l'espace corporel dans la direction du côté stimulé (Jeannerod & Biguer, 1987). L'expérience suivante tente de répondre à cette question.

6.2. Rôle de la somesthésie tactile dans la perception égocentrée

Le but de la seconde étude de ce chapitre est de déterminer le poids des informations graviceptives d'origine otolithique vs. somesthésique dans l'élaboration de la perception égocentrée d'orientation et de localisation des objets visuels. Pour aborder ce problème, nous

avons choisi de manipuler les informations gravitaires tactiles via un dispositif spécifique d'homogénéisation des pressions tactiles, un matelas-coquille. Ce dispositif expérimental permet de réduire considérablement les variations de pression et l'asymétrie de pression gauche/droite qui se produisent normalement lors d'inclinaisons corporelles en roulis (Trousselard & coll., 2003). Dans l'Expérience 1, nous avions suggéré que l'asymétrie des pressions tactiles pouvait être à l'origine de la déviation de l'orientation égocentrée des objets visuels, alors que la localisation dépendrait d'avantage des composantes translationnelles du réflexe vestibulo-oculaire. Ainsi, on peut émettre l'hypothèse que la réduction de l'asymétrie des pressions tactiles limite la déviation de l'orientation visuelle égocentrée sans modifier la localisation.

Méthode

Sept sujets, n'ayant pas participé à l'Expérience 1, ont pris part à cette expérience (deux femmes et cinq hommes, d'une moyenne d'âge de 27 ans). Leur sélection remplissait les mêmes critères que l'expérience précédente : les sujets étaient tous droitiers et leur œil dominant était le droit.

Les dispositifs expérimentaux et la procédure étaient identiques à ceux utilisés dans l'Expérience 1. Cependant, deux systèmes d'attache ont été utilisés : les conditions 'sanglé' et 'matelas-coquille'. Les sujets ont réalisé quatre sessions de 30 min chacune, correspondant aux quatre combinaisons possibles des tâches perceptives (orientation vs. localisation) et conditions de stimulation tactile du corps (sanglé vs. matelas-coquille). Les différentes sessions ont été contrebalancées entre les sujets par l'utilisation d'une table de nombres aléatoires. Seules la posture verticale (0 degré) et les inclinaisons latérales horizontales (90 degrés à droite, à gauche) ont été testées. Chaque session comportait 12 essais : 3 inclinaisons

(0 degré et 90 degrés à droite, à gauche) répétées 4 fois chacune. La méthode de notation des erreurs était identique à celle utilisée dans l'Expérience 1 (i.e., positives lorsqu'elles sont à droite du plan médian objectif et négatives lorsqu'elles sont à gauche). Afin de vérifier si l'effet du matelas-coquille sur les patrons de pression cutanée affectait la perception égocentrée, une analyse de variance 2 conditions de stimulation tactile du corps (sanglé vs. matelas-coquille) x 3 inclinaisons corporelles (0 degré et 90 degrés à droite et à gauche) avec mesures répétées sur les deux facteurs a été appliquée aux erreurs moyennes pour chacune des tâches psychophysiques (orientation vs. localisation). Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$.

Résultats et discussion

L'orientation visuelle égocentrée

Les résultats montrent un effet principal de l'inclinaison corporelle [$F(2,12)=42.80$, $p<.05$]. Bien que la posture verticale n'induise pas de déviation, une inclinaison latérale gauche induit une déviation à gauche du plan médian objectif et une inclinaison latérale droite induit une déviation à droite. L'effet principal de la condition de stimulation tactile du corps n'est pas significatif ($p>.05$). Cependant, on observe une interaction des deux facteurs [$F(2,12)=15.56$, $p<.05$]. Comme l'illustre la Figure 24A, les erreurs en posture verticale sont identiques dans les deux conditions de stimulation tactile. Cependant, en inclinaison latérale, la condition 'matelas-coquille' induit une augmentation de la déviation obtenue en condition 'sanglé'.

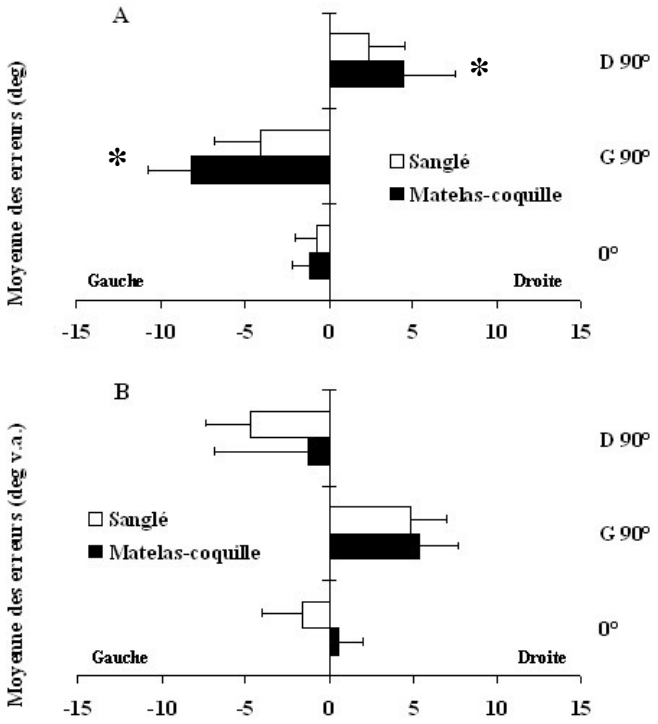


Figure 24 : Erreur d'estimation moyenne pour les paradigmes d'orientation (A) et de localisation visuelles égocentrées (B) dans les conditions 'sanglé' et 'matelas-coquille' en fonction de l'inclinaison corporelle latérale (*=p<.05). Les barres horizontales indiquent les écarts types.

La localisation visuelle égocentrée

L'analyse statistique met en évidence (1) un effet principal de l'inclinaison corporelle [$F(2,12)=18.95$, $p<.05$], (2) aucun effet significatif de la restriction tactile du corps ($p>.05$) et (3) aucune interaction significative des deux facteurs ($p>.05$). Comme l'illustre la Figure 24B, quelle que soit la condition de stimulation tactile, seules les inclinaisons latérales induisent des erreurs dans la direction opposée à inclinaison corporelle.

En condition 'sanglé' les résultats observés répètent ceux de l'Expérience 1 ; à savoir (1) l'estimation de la localisation visuelle égocentrée est déviée dans le sens opposé à l'inclinaison latérale, et (2) l'estimation de l'orientation visuelle égocentrée est déviée dans le sens de l'inclinaison latérale. Lorsque le sujet est incliné, l'effet de la réduction de l'asymétrie tactile induite par le matelas-coquille est fonction de la tâche psychophysique. On observe une modification de la déviation uniquement pour l'orientation visuelle égocentrée. Quelque soit la condition de stimulation tactile, l'inclinaison latérale du sujet induit la même réponse

otolithique à la stimulation gravitaire. En conséquence, on peut suggérer que les stimulations somesthésiques tactiles sont impliquées dans la perception de l'orientation égocentrée d'un objet visuel.

6.3. Synthèse et discussion

Ces deux premières expériences suggèrent que la représentation de notre espace égocentré n'est pas absolue. La principale hypothèse concernant la dissociation entre orientation et localisation visuelles égocentrées serait liée à une différence d'intégration des informations sensorielles. Le sens de la déviation de la localisation - du côté opposé à l'inclinaison corporelle latérale - suggère l'implication de la composante horizontale du VOR (Pansell & coll., 2003). Cette hypothèse est renforcée par l'absence de modification de la localisation visuelle égocentrée lors de la manipulation des pressions somesthésiques tactiles.

Pour aller plus loin dans l'argumentation de l'interprétation de ces résultats, une expérience complémentaire a été réalisée. On a demandé à sept sujets d'ajuster la diode sur le 'juste devant soi' lors d'une dissociation tête/tronc de 25 degrés en roulis dans différentes postures : tête verticale/tronc incliné, tête inclinée/tronc vertical ou en décubitus dorsal. Une déviation dans le sens opposé à l'inclinaison de la tête est observée lorsque le tronc est vertical [$F(2,12)=6.90$, $p<.05$]. En revanche, aucun biais systématique n'est induit lorsque la tête est verticale ou en décubitus dorsal ($p>.05$). La différence de résultats observés entre ces trois postures peut être rapportée à la variation des réflexes otolithico-oculaires. En effet, seule la posture tête inclinée/tronc vertical induit une déviation oculaire compensatoire ayant une composante translationnelle horizontale. Ce résultat corrobore notre hypothèse. Cependant, une analyse des mouvements oculaires semble nécessaire.

Si aucune composante du VOR, notamment la contre-cyclotorsion, ne peut rendre compte du sens de la déviation de l'orientation égocentrée, les résultats de l'Expérience 2 suggèrent une implication de la somesthésie tactile. Cependant, contrairement à notre hypothèse initiale, on observe une augmentation de la déviation de l'orientation égocentrée lors de la réduction de l'asymétrie des pressions tactiles. Une hypothèse explicative peut être avancée au regard de la discordance sensorielle générée par l'utilisation du matelas-coquille sur l'ensemble du corps. On peut considérer que le patron des pressions cutanées généré par le matelas est responsable d'une perception d'orientation de l'axe du tronc 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'orientation 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 tronc. L'absence de concordance des informations d'orientation des différents segments corporels pourrait être à l'origine d'une désorientation spatiale (Ito & Gresty, 1997). Cependant, contrairement à ce qui est communément admis, l'augmentation des erreurs perceptives ne s'accompagnent pas d'une augmentation de la variabilité intra-individuelle. Il reste à vérifier l'influence de la dissociation des segments corporels dans la perception visuelle égocentrée. Le chapitre suivant s'intéresse à l'implication du segment céphalique dans cette perception.

CHAPITRE 7 : ROLE DE LA POSITION DE LA TETE DANS LA PERCEPTION EGOCENTREE D'UN OBJET VISUEL

La deuxième partie expérimentale de ce travail doctoral cherche à déterminer quelle est l'importance de la position de la tête dans la perception égocentrée. Trois expériences poursuivent cet objectif. L'Expérience 3 analysera l'implication de la tête lors d'une dissociation réelle de la tête et du tronc. Les Expériences 4 et 5 s'intéresseront au rôle des informations cervicales dans la perception d'orientation des différents segments corporels.

7.1. Rôle de la position de la tête par rapport à la direction de la gravité

Selon Templeton (1973), la direction gravitaire jouerait un rôle déterminant dans la perception d'orientation égocentrée. La variation de la relation entre la direction gravitaire et l'orientation des différents segments corporels permettrait une bonne lecture spatiale de l'orientation des segments les uns par rapport aux autres. En d'autres termes, l'absence de variation de cette relation, comme c'est le cas en décubitus dorsal, ne permettrait pas une estimation correcte de l'orientation égocentrée de nos différents segments. Cependant les résultats de Templeton (1973) ne permettent pas de conclure sur la perception des segments les uns par rapport aux autres. En effet, seule l'orientation visuelle égocentrée du tronc a été étudiée. En effet, si en posture verticale, la perception correcte de l'axe du tronc s'accompagne d'une déviation de l'axe perçu de la tête - perception incorrecte de l'angle tête/tronc -, on ne peut plus conclure sur le rôle déterminant de la direction gravitaire dans la perception égocentrée d'orientation. De la même manière, en décubitus dorsal, si la déviation de l'orientation perçue du tronc s'accompagne d'une même déviation de l'orientation de la tête - dans le sens de l'inclinaison céphalique -, cela signifierait une perception correcte de

l'angle tête/tronc. Nous proposons donc de réévaluer le rôle de la direction gravitaire dans la perception égocentrée d'orientation des différents segments corporels (tête et tronc) lors de décorrélation tête/tronc dans le plan vertical et en décubitus dorsal.

Méthode

Onze sujets ont participé à cette expérience (quatre femmes et sept hommes d'une moyenne d'âge de 28 ans). Tous les sujets avaient une bonne acuité visuelle et ne présentaient aucun trouble vestibulaire. Ils étaient tous droitiers et leur œil dominant était le droit.

La table posturale et le paradigme d'orientation visuelle égocentrée ont été utilisés (voir § 5.4.). Les sujets étaient attachés sur le siège en condition 'sanglé'. La tête était maintenue dans un casque disposant d'une mentonnière. Ce casque, fixé à la table posturale, pouvait être incliné en roulis de ±25 degrés par rapport à l'axe vertical de la table permettant une inclinaison tête/tronc de ±25 degrés (alignement tête/tronc correspondant à 0 degré).

Deux types d'ajustement ont été réalisés. Il a été demandé au sujet d'ajuster le stimulus visuel soit sur le plan médian de la tête, soit sur le plan médian du tronc (conditions de référence tête et tronc respectivement). Le centre de rotation de la baguette correspondait à la projection du point d'intersection entre le plan médian de la tête et le plan horizontal au niveau des yeux (référence tête) ou au niveau du sternum (référence tronc).

Sept des sujets ont été testés dans différentes configurations corporelles (alignement tête/tronc correspondant à 0 degré d'inclinaison) : (1) tête et tronc alignés en posture verticale et décubitus dorsal, (2) tête inclinée de ±25 degrés / tronc vertical, (3) tête vertical / tronc incliné de ±25 degrés, (4) en décubitus dorsal tête et tronc dissociés de ±25 degrés. Les quatre sujets restant ont été testés en inclinaison latérale horizontale (±90 degrés) ; (5) la tête était

soit alignée sur le tronc soit (6/7) inclinée de ±25 degrés (voir Figure 25). Quelque soit la population testée, les conditions de référence (tête vs. tronc) ont été réalisées séparément et contrebalancées entre les sujets. Pour chaque configuration corporelle et condition de référence, cinq essais ont été réalisés. Les erreurs ont été notées positives lorsqu'elles sont à droite du plan médian objectif et négatives lorsqu'elles sont à gauche. Les estimations de l'orientation de la tête et du tronc ont permis de calculer les angles tête/tronc perçus pour chacune des configurations corporelles.

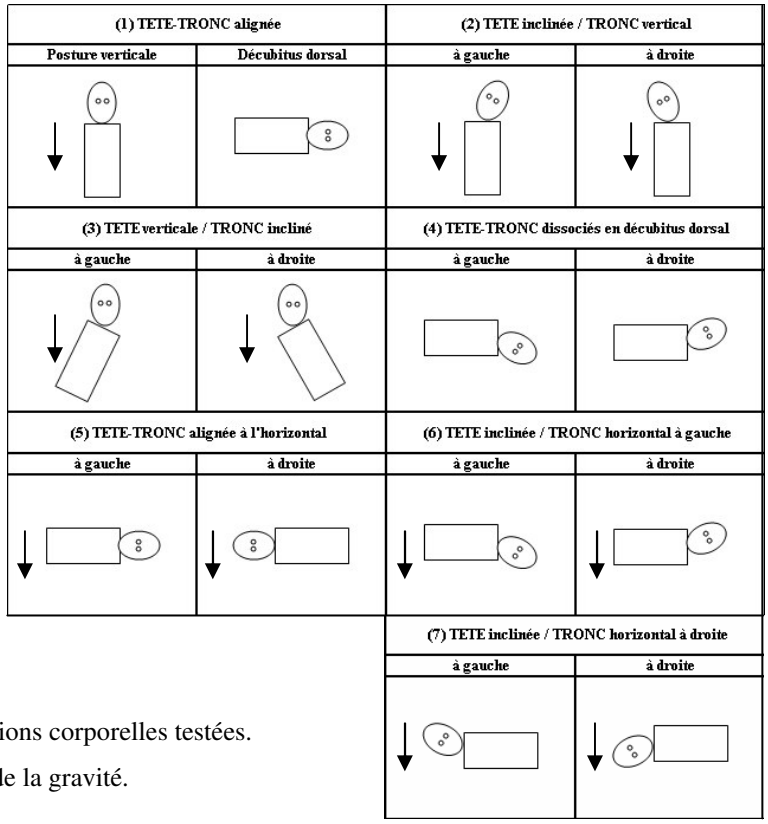


Figure 25 : Les différentes configurations corporelles testées.
Les flèches représentent la direction de la gravité.

Résultats

Posture verticale vs. Décubitus dorsal

Deux analyses préliminaires montrent que quelle que soit la condition de référence (1) aucune déviation du plan médian n'est obtenue dans les conditions tête/tronc alignés ($p>.05$), et (2) aucune asymétrie d'ajustement n'est observée entre les inclinaisons céphaliques à droite et à gauche par rapport au tronc ($p>.05$). En absence d'asymétrie, les erreurs d'ajustements droites et gauches ont été moyennées pour chaque configuration corporelle. Pour cela, un changement de notation des erreurs a été nécessaire. Ainsi, les erreurs d'ajustements faites dans le sens du segment incliné sont notées positives et celles dans le sens opposé sont notées négatives.

Afin d'étudier l'effet d'une dissociation tête/tronc sur l'orientation visuelle égocentrée, une analyse de variance à un seul facteur intra-individuel (3 configurations corporelles : tête inclinée / tronc vertical, tête verticale / tronc incliné, en décubitus dorsal tête et tronc dissociés) a été appliquée aux erreurs moyennes pour chacune des références séparément. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$. Les résultats montrent que, quelle que soit la configuration corporelle, aucune déviation systématique de l'orientation perçue de la tête n'est observée ($p>.05$; Figure 26A). En revanche, l'orientation du tronc est déviée dans le sens de l'inclinaison de la tête uniquement en décubitus dorsal ($F(2,12)=35.14$, $p<.05$; Figure 26B). Afin d'observer la différence perceptive de dissociation tête/tronc entre les différentes configurations corporelles, une analyse de variance à un seul facteur intra-individuel (3 configurations corporelles) a été appliquée aux angles tête/tronc. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$. Les résultats montrent un effet significatif de la configuration corporelle [$F(2,12)=35.94$, $p<.05$]. Si aucune erreur systématique des angles perçus n'est observée lorsque le tronc ou la tête est verticales

(M=22.9 degrés, ET=2 ; M=19.8 degrés, ET=3.3, respectivement), l'angle tête/tronc en décubitus dorsal est sous-estimé (M=11.5 degrés, ET=2.8).

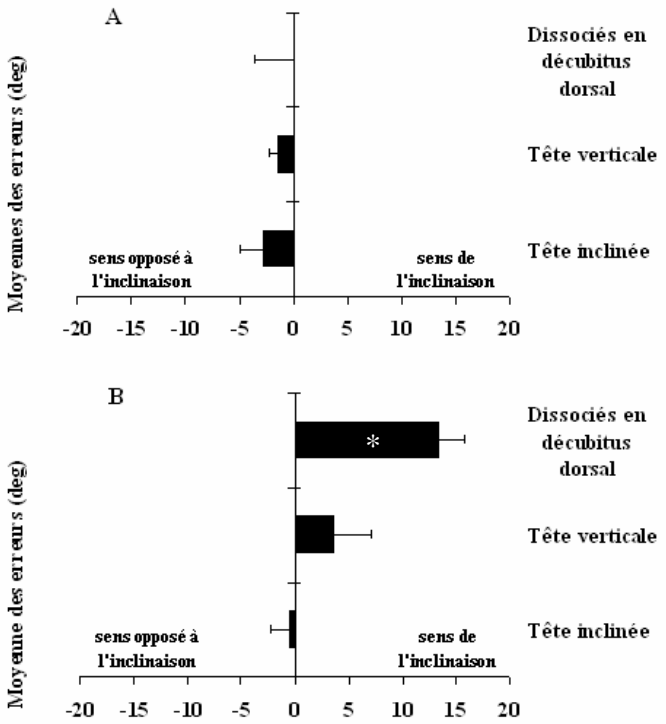


Figure 26 : Erreur d'estimation moyenne pour les références tête (A) et tronc (B) dans les configurations corporelles tête inclinée / tronc vertical, tête verticale / tronc incliné et tête/tronc dissociés en décubitus dorsal (*=p<.05). Les barres horizontales indiquent les écarts types.

Inclinaison latérale horizontale

Une première analyse des résultats met en évidence une symétrie gauche/droite que les segments corporels soient alignés, le segment céphalique incliné de 25 degrés dans le sens de l'inclinaison ou en sens opposé. Par conséquent, comme dans la partie précédente, les erreurs d'ajustement lors des inclinaisons latérales droite et gauche ont été moyennées pour chaque configuration corporelle. Ainsi, les erreurs d'ajustements faites dans le sens de l'inclinaison du segment tronc sont notées positives et celles dans le sens opposé sont notées négatives.

Afin d'étudier l'effet d'une dissociation tête/tronc sur l'orientation visuelle égocentrée, une analyse de variance à un seul facteur intra-individuel (tête/tronc alignés vs. tête plus inclinée que le tronc vs. tête moins inclinée que le tronc) a été appliquée aux erreurs moyennes pour chacune des références séparément. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a

été réalisée pour les seuils p<.05. Les principaux résultats montrent une perception correcte de l'orientation du segment céphalique quelle que soit la configuration corporelle (p>.05 ; Figure 27A). En revanche, l'orientation perçue du tronc dépend de la configuration corporelle [F(2,6)=32.60, p<.05 ; Figure 27B]. On observe une déviation de l'orientation du tronc dans le sens de l'inclinaison corporelle lorsque les deux segments sont alignés. Cette déviation est augmentée lorsque la tête est plus inclinée que le tronc. Lorsque la tête est moins inclinée que le tronc, cette déviation des erreurs se fait dans le sens opposé à l'inclinaison corporelle. Cependant, si l'angle tête/tronc semble correctement perçu - pas de déviation systématique - lorsque la tête est moins inclinée que le tronc (M=28.9 degrés, ET=13.4), il est sous-estimé lorsque la tête est plus inclinée que le tronc (M=6.2 degrés, ET=4.3).

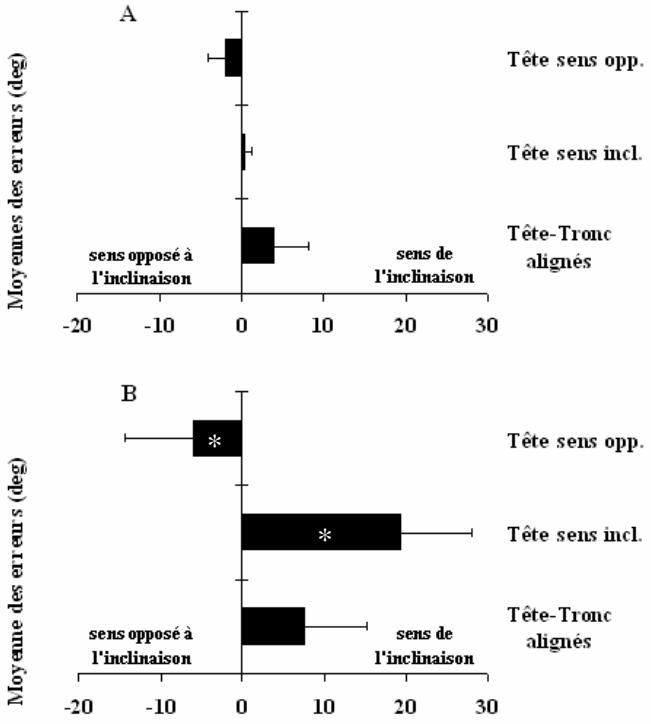


Figure 27 : Erreur d'estimation moyenne pour les références tête (A) et tronc (B) en inclinaisons latérales horizontales : tête/tronc alignés, tête plus inclinée que le tronc (tête sens incl.), tête moins inclinées que le tronc (tête sens opp.). Les barres horizontales indiquent les écarts types. (*=p<.05).

Discussion

Ces résultats confirment les données de Templeton (1973) indiquant une déviation de l'orientation perçue du tronc - dans le sens de la tête - uniquement en décubitus dorsal. Cette expérimentation a permis également de mettre en évidence une absence d'erreur systématique dans la perception visuelle céphalo-centrée, quelle que soit la configuration corporelle. L'association de ces deux perceptions égocentrées permet d'avancer que (1) lorsque la dissociation tête/tronc a lieu dans le plan frontal, la perception de l'orientation des segments les uns par rapport aux autres est correcte - aucune sous ou sur-estimation de cet angle n'est observée -, (2) en décubitus dorsal, cette perception est altérée dans le sens d'une accentuation de l'inclinaison perçue du tronc par rapport à la tête - sur-estimation de l'angle tête/tronc -. Ainsi, comme le propose Templeton (1973), lors d'une décorrélation tête/tronc, les perceptions du degré d'inclinaison de la tête et du tronc par rapport à la direction gravitaire permettrait une lecture spatiale correcte de l'orientation des segments les uns par rapport aux autres.

Cependant, la seconde partie de cette expérimentation - inclinaisons latérales horizontales - nous amène à moduler le rôle de la direction gravitaire dans la perception d'inclinaison tête/tronc. En effet, bien que les sujets aient été inclinés dans le plan vertical, cette perception égocentrée est altérée. Les résultats montrent que si l'orientation du segment céphalique est bien perçue - absence de déviation systématique -, celle du tronc est systématiquement déviée dans le sens de l'inclinaison de la tête. Le segment céphalique jouerait donc un rôle important dans la perception visuelle égocentrée.

Enfin, les erreurs observées, en fonction des configurations corporelles, suggèrent que les informations cervicales ne sont pas suffisantes pour une perception correcte de l'orientation des segments corporels les uns par rapport aux autres. L'objet des

expérimentations suivantes sera de déterminer la contribution des informations proprioceptives nucales dans la perception visuelle égocentrée.

7.2. Effet de la vibration des muscles du cou sur la perception du plan médian de la tête et du tronc

ANNEXE 2: H Ceyte, C Cian, V Nougier, I Olivier & A Roux
Effects of neck muscles vibration on the perception of the head and trunk midline position. *Experimental Brain Research* 2006; 170(1): 136-140.

La perception de la tête par rapport au tronc serait grandement influencée par les signaux proprioceptifs de la région cervicale (Biguer & coll., 1988). La contribution de la proprioception du cou a souvent été étudiée par la méthode vibratoire (Biguer & coll., 1988 ; Karnath & coll., 1994 ; Lekhel & coll., 1997 ; Taylor & McCloskey, 1991). D'après la littérature, la vibration induirait une décharge proprioceptive anormale des fuseaux neuromusculaires interprétée par le système nerveux central comme résultant d'un étirement du ou des muscles vibrés (voir § 2.4.). Cet étirement entraînerait un déplacement de la tête par rapport à la position du tronc dans le sens opposé au côté vibré (Roll & coll., 1993). La réponse à ce phénomène serait d'origine proprioceptive. On parle de 'Réflexe vibratoire tonique'. Ce réflexe se caractérise par une contraction inconsciente du muscle vibré déclenchée afin de compenser les sensations kinesthésiques induites par la vibration (Goodwin & coll., 1972 ; Hagbarth & Erklund, 1966). Cette contraction réflexe génèrerait la perception d'un mouvement de la tête dans la direction du côté vibré. Cette rotation illusoire a donc pour effet d'altérer la localisation perçue du plan médian de la tête - dans la direction du côté vibré - (Biguer & coll., 1988). On peut alors émettre l'hypothèse que la localisation du

plan médian du tronc serait perçue dans la direction opposée à celle de la tête lors de la vibration des muscles du cou.

En outre, certains sujets rapportent également des déplacements verticaux de la cible visuelle stationnaire. Cette illusion pourrait être le résultat d'une inclinaison latérale illusoire de la tête (Biguer & coll., 1988). La complexité de l'agencement musculaire du cou ne permet pas de penser que la vibration limite son effet à un seul muscle. De plus, les propriétés du muscle trapèze - muscle majoritairement impliqué dans les mouvements de la tête - permettent des rotations de la tête dans le plan horizontal mais également dans le plan vertical. Cependant, aucune étude ne montre d'inclinaison de la tête en roulis consécutive à la stimulation vibratoire de ce muscle - tête libre ou fixe - (Biguer & coll., 1988 ; Karnath & coll., 1994). Cela pourrait être dû à l'utilisation de dispositif non approprié pour relever ce type d'illusion. En effet, le type de stimulus utilisé est une diode (stimulus uni-dimensionnel) qui s'avère inefficace pour détecter une orientation.

Cette étude a pour objectif d'étudier l'effet de la stimulation vibratoire des muscles du cou sur la perception des illusions de mouvements de la tête et du tronc en lacet et en roulis. La rotation illusoire en roulis de ces segments est évaluée par l'utilisation du paradigme expérimental d'orientation visuelle égocentrée (i.e., ajustement en roulis d'un baguette lumineuse sur le plan médian). La rotation illusoire en lacet de ces segments est évaluée par l'utilisation du paradigme de localisation visuelle égocentrée (i.e., ajustement latéral d'une diode juste devant soi). Cette expérience a été réalisée en posture verticale et en inclinaison latérale horizontale.

Méthode

Treize sujets ont participé à la première expérience (quatre femmes et neuf hommes, d'une moyenne âge de 27 ans). Sept d'entre eux ont pris part à la seconde expérience (trois femmes et quatre hommes, d'une moyenne d'âge de 30 ans). Tous les sujets avaient une bonne acuité visuelle et ne présentaient aucun trouble vestibulaire. Ils étaient tous droitiers avec un œil dominant droit.

La table posturale, la vibration mécanique et les dispositifs d'orientation, de localisation visuelle égocentrée ont été utilisés (voir § 5.4.). Les sujets étaient attachés sur le siège en condition 'sanglé'. On rappelle toutefois que la tête était positionnée dans un casque fixé à la table posturale. Ce casque disposait d'une mentonnière afin d'éviter toute tension cervicale. L'alignement tête/tronc était maintenu constant. On rappelle également que l'étude de la proprioception cervicale a nécessité l'utilisation de deux bobines vibratoires, positionnées sur chacun des deux trapèzes du sujet.

Deux types d'ajustement ont été utilisés pour chacun des paradigmes expérimentaux. Il a été demandé au sujet d'ajuster le stimulus visuel sur le plan médian soit de sa tête, soit de son tronc (conditions de référence tête et tronc respectivement). Le centre de rotation de la baguette et le milieu de la table traçante correspondaient à la projection du point d'intersection entre le plan médian de la tête et le plan horizontal au niveau des yeux (référence tête) ou au niveau du sternum (référence tronc).

Huit sessions de 15 min chacune ont été réalisées, correspondant aux huit combinaisons possibles des tâches psychophysiques (orientation vs. localisation), conditions de vibration (vibration vs. non-vibration) et conditions de référence (tête vs. tronc). En condition vibration, on rappelle que (1) seule la bobine gauche était activée, sans interruption pendant toute la durée de la session et (2) une minute de vibration était instaurée avant la

réalisation de la tâche. L'ordre de présentation des différentes sessions était contrebalancé entre les sujets.

Pour l'étude de l'effet de la vibration en posture verticale, chaque session est constituée de cinq essais, un essai réalisé toutes les minutes. Pour l'étude de l'effet de la vibration en inclinaison latérale horizontale, trois inclinaisons corporelles ont été comparées : la posture verticale (0 degré) et les deux inclinaisons latérales (±90 degrés). Chaque inclinaison a été testée trois fois par session. Les erreurs ont été notées positives lorsqu'elles sont à droite du plan médian objectif et négatives lorsqu'elles sont à gauche.

Résultats

Posture verticale

Dans un premier temps nous avons contrôlé l'effet de la durée de vibration sur la perception du plan médian. Les analyses de variance effectuées sur les cinq essais (mesures répétées) montrent que, quelle que soit la tâche et la référence (tête vs. tronc), les déviations perceptives ne sont pas modifiées au cours du temps ($p>.05$). Par conséquent, dans les analyses statistiques suivantes, les erreurs d'ajustements de chaque session correspondent à la moyenne des cinq essais.

Afin d'étudier l'effet de la vibration des muscles du cou, une analyse de variance à 2 conditions de vibration (vibration vs. non-vibration) x 2 conditions de référence (tête vs. tronc) avec mesures répétées sur les deux facteurs a été appliquée aux erreurs moyennes pour chacune des tâches psychophysiques (orientation vs. localisation) séparément. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$. Comme l'illustre la Figure 28, quelle que soit la tâche psychophysique, une déviation significative à gauche du plan médian

objectif a été observée lors de la condition vibration ($F(1,12)=16.03$, $p<.05$ et $F(1,12)=8.62$, $p<.05$, pour l'orientation et la localisation visuelles égocentrées, respectivement). Ainsi, l'orientation et la localisation subjectives du plan médian sont déviées vers le côté vibré. Cette déviation est identique pour le segment tête et le segment tronc. Contrairement à nos hypothèses, aucune dissociation tête/tronc n'est induite par la vibration mécanique des muscles du cou.

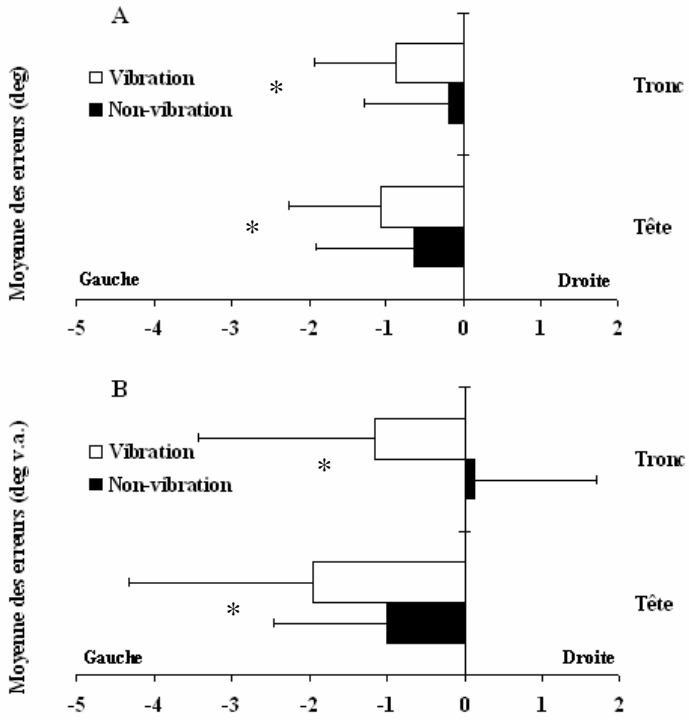


Figure 28 : Erreur d'estimation moyenne pour les paradigmes d'orientation (A) et de localisation visuelles égocentrées (B) en fonction de la condition de vibration. Les barres horizontales indiquent les écarts types. (*=p<.05).

Inclinaison latérale horizontale

La variable dépendante correspond ici à la différence algébrique entre les erreurs obtenues en condition vibration et celles en condition non-vibration.

Une analyse préliminaire montre que la vibration en posture verticale induit des déviations identiques à celles de l'expérience précédente (i.e., déviation à gauche pour l'orientation et localisation égocentrée visuelle ; $p>.05$). Afin d'étudier l'effet de la vibration

du cou quand les sujets sont inclinés en roulis, une analyse de variance 2 références (tête vs. tronc) x 3 inclinaisons corporelles (0 degré, 90 degrés gauche, 90 degrés droite) avec mesures répétées sur les deux facteurs a été appliquée aux différences algébriques pour chacune des tâches psychophysiques séparément. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$.

L'orientation visuelle égocentrée (Figure 29A).

Seul un effet principal de l'inclinaison corporelle est observé [$F(2,12)=5.75$, $p<.05$]. La vibration induit une déviation à gauche plus importante en inclinaison latérale gauche qu'en posture verticale ou en inclinaison latérale droite.

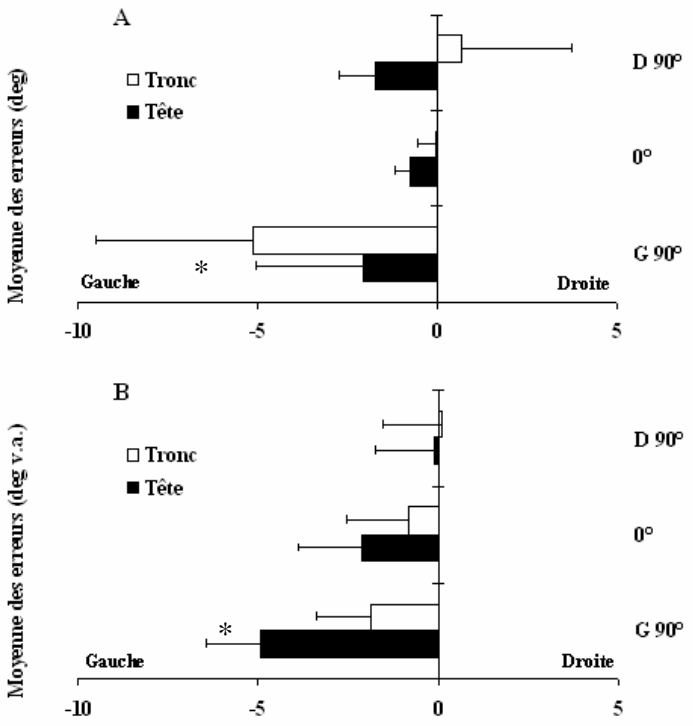


Figure 29 : Effet de la vibration pour les paradigmes d'orientation (A) et de localisation visuelles égocentrées (B) en fonction de la référence et l'inclinaison corporelle. Les barres horizontales indiquent les écarts types. (*=p<.05).

La localisation visuelle égocentrée (Figure 29B).

La vibration entraîne une déviation des erreurs d'ajustement à gauche plus importante en inclinaison latérale gauche qu'en posture verticale ou en inclinaison latérale droite,

[F(1,16)=9.56, p<.05]. Cette déviation est plus importante dans la condition tête que tronc, [F(2,12)=9.55, p<.05].

Quelle que soit la tâche psychophysique, une augmentation de la déviation de la position (orientation vs. localisation) du plan médian vers le côté vibré est observée quand les sujets sont inclinés latéralement vers le côté stimulé. De plus, lorsque les sujets sont inclinés latéralement du côté opposé à celui vibré, aucune déviation de la position du plan médian n'est observée.

Discussion

D'après la littérature, lorsqu'en posture verticale la tête est maintenue alignée sur le tronc, la vibration unilatérale des muscles du cou induit une illusion kinesthésique de rotation du segment céphalique vers le côté vibré (Biguer & coll., 1988 ; Taylor & McCloskey, 1991). Cependant, nos résultats ne confirment pas cette perception illusoire d'une dissociation tête/tronc en posture verticale. La perception de la position du plan médian du tronc comme celle de la tête sont déviées vers le côté vibré, et ce d'une même amplitude. Par ailleurs, si la vibration induit bien une rotation en lacet de l'ensemble du corps, elle semble également entraîner une inclinaison en roulis des coordonnées égocentrées.

Si l'association entre la proprioception du cou et les signaux vestibulaires permet d'estimer la position de la tête sur le tronc, seuls les signaux proprioceptifs indiqueraient une dissociation tête/tronc. Ces signaux proprioceptifs seraient donc en conflit avec ceux d'autres modalités sensorielles indiquant un alignement tête/tronc. Le système central résoudrait cette situation de discordance sensorielle en percevant une rotation - en lacet et en roulis - de l'ensemble du corps - maintien de l'alignement du segment céphalique avec le tronc - vers le côté vibré. Des données de la littérature corroborent ce résultat. L'existence d'une chaîne

proprioceptive allant des yeux aux pieds, utilisée dans l'organisation de la posture de l'ensemble du corps, suggèrerait un lien étroit de l'ensemble des messages proprioceptifs. En effet, l'application d'une stimulation en n'importe quel point de cette chaîne induirait une modification de la représentation interne de la posture du corps, et donc de la position spatiale du milieu du corps (Roll & Roll, 1988). Cette chaîne contribuerait grandement à l'élaboration du schéma corporel.

La disparition de l'effet de la vibration lors d'une inclinaison latérale opposée au côté de la vibration et son augmentation lors d'une inclinaison latérale du côté de la vibration par rapport à celui observé en posture verticale pose la question de l'interaction des informations sensorielles et de leur pondération dans l'établissement d'une perception égocentrée. A ce stade de nos recherches, nous pouvons suggérer l'existence d'un traitement commun de tous les feedbacks sensoriels pour l'estimation posturale. Ces feedbacks participeraient ensemble à l'élaboration de la référence égocentrée (Roll & Roll, 1988).

Cette expérimentation ne nous a pas permis d'étudier le rôle isolé de la proprioception cervicale de par l'absence de dissociation tête/tronc que l'on pouvait attendre de la stimulation vibratoire. L'expérience suivante s'intéressera à une dissociation tête/tronc réelle en l'absence de toute stimulation graviceptive (otolithique et somesthésique).

7.3. Perception de l'orientation des segments corporels en microgravité

Le but de cette expérimentation est d'évaluer l'influence de la proprioception nucale dans la perception de l'orientation de la tête par rapport au tronc en l'absence d'indices sensoriels otolithiques et somesthésiques. Pour cela, l'étude des perceptions égocentrées de ces différents segments a été réalisée dans un environnement microgravitaire. En effet, si l'on

incline le segment céphalique sur le tronc dans un tel environnement, les stimulations otolithiques et somesthésiques d'origine gravitaire qui pourraient être impliquées dans la perception égocentrée sur terre, ne sont plus présentes. La proprioception nucale reste cependant fonctionnelle (Money & Cheung, 1991).

Méthode

Sept sujets ont participé à cette expérience (une femme et six hommes, d'une moyenne d'âge de 35 ans). Tous les sujets avaient une bonne acuité visuelle et ne présentaient aucun trouble vestibulaire. Ils étaient tous droitiers avec un œil dominant droit.

Le dispositif expérimental utilisé correspondait à celui embarqué dans l'Airbus A300 0G. On rappelle que ce dispositif se présente sous la forme d'un tube horizontal au bout duquel le paradigme d'orientation visuelle égocentrée était visible (voir § 5.4.). Le centre de rotation de la baguette correspondait à la projection du point d'intersection entre le plan médian de la tête et le plan horizontal au niveau des yeux. Les sujets étaient attachés sur le siège par un harnais. La tête était maintenue fixe à l'embouchure du tube. Ce tube inclinable permettait une inclinaison de 25 degrés à gauche de la tête par rapport à l'axe du tronc (alignement tête/tronc correspondant à 0 degré).

Deux sessions distinctes ont été réalisées : l'une en situation de gravité terrestre avant le décollage de l'avion (1G), l'autre en situation de microgravité (µG). Pour chacune de ces sessions, deux configurations corporelles ont été testées six fois : (1) tête et tronc alignés en posture verticale, (2) tête inclinée de 25 degrés à gauche / tronc vertical. Deux types d'ajustement ont été réalisés : le sujet devait orienter le stimulus visuel soit sur le plan médian de la tête, soit sur le plan médian du tronc (conditions de référence tête et tronc respectivement). La session 1G précédait systématiquement la session µG. Les erreurs ont été

notées positives lorsqu'elles sont à droite du plan médian objectif et négatives lorsqu'elles sont à gauche. Les estimations de l'orientation de la tête et du tronc ont permis de calculer les angles tête/tronc perçus pour chacune des configurations corporelles.

Résultats et discussion

Une analyse préliminaire montre que quelle que soit la situation de gravité et la référence, aucune déviation du plan médian n'est obtenue dans la configuration corporelle tête/tronc alignés (t-test apparié ; $p>.05$).

Afin d'étudier l'effet de l'intensité gravitaire sur la perception égocentrée de l'orientation des segments corporels lorsqu'ils sont dissociés, une analyse de variance 2 situations d'intensité gravitaire (1G vs. µG) x 2 références (tête vs. tronc) a été appliquée aux erreurs d'ajustement. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$. Les résultats montrent une déviation de l'ensemble des coordonnées égocentrées (tête et tronc) dans le sens de l'inclinaison céphalique ($F(1,6)=82.37$, $p<.05$; Figure 30). D'autre part, quelle que soit la situation gravitaire, aucune erreur systématique des angles tête/tronc n'est observée (t-test apparié ; $p>.05$; M=24.7 degrés, ET=3.7 ; M=27.1 degrés, ET=6.3 en 1G et en µG, respectivement).

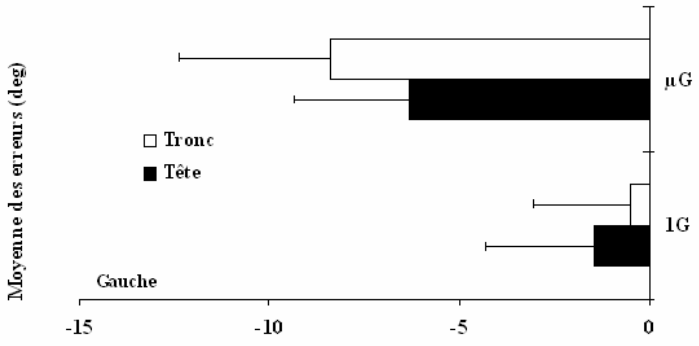


Figure 30 : Moyenne des erreurs tête inclinée à 25 degrés sur la gauche / tronc vertical en fonction de l'environnement gravitaire. Les barres horizontales indiquent les écarts types.

Bien qu'une déviation des coordonnées égocentrées ait été observée en environnement microgravitaire, l'absence de déviation systématique par rapport à l'angle tête/tronc réel suggère que les informations cervicales sont efficientes pour la perception de l'orientation des segments corporels les uns par rapport aux autres.

7.4. Synthèse et discussion

Au regard des résultats de ce chapitre, il semblerait que la dissociation des segments tête/tronc entraîne une altération de la perception visuelle de l'espace égocentré. Cette altération est fonction de la direction et de l'intensité de la gravité. Si les faibles inclinaisons du corps dans l'espace n'entraînent aucune modification de l'espace égocentré, les fortes inclinaisons, en tangage ou en roulis, induisent une déviation de la perception du tronc dans le sens de l'inclinaison de la tête. Le segment céphalique jouerait donc un rôle important dans la perception égocentrée de l'orientation du tronc en exerçant une attraction dans sa direction. De la même façon, la diminution de l'intensité gravitaire - microgravité - entraîne une déviation de l'espace égocentré.

Par ailleurs, les résultats en microgravité mettent en évidence une 'primauté de la tête'. En effet, les coordonnées égocentrées du tronc comme celles de la tête sont déviées dans la direction de l'inclinaison céphalique et ce d'une même amplitude. Enfin, la déviation de la perception visuelle égocentrée du tronc, dans certaines configurations corporelles, semble indépendante de l'efficience de l'information cervicale dans la détermination de la position de la tête par rapport au tronc. Ce dernier constat limite le rôle que pourrait jouer cette information dans la perception égocentrée des objets visuels.

CHAPITRE 8 : ROLE DE L'AXE-Z DANS LA PERCEPTION DE LA DIRECTION GRAVITAIRE

Une des alternatives pour expliquer l'effet Aubert suppose 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). Cependant comme nous l'avons vu dans le chapitre 7, lorsque le sujet est incliné en roulis, une baguette lumineuse objectivement alignée avec le corps n'est pas perçue parallèle à l'axe-Z, ce qui pose la question de l'origine des ajustements angulaires de la baguette. L'augmentation de l'effet Aubert observée en fonction du degré d'inclinaison du sujet pourrait résulter d'une majoration de la déviation de l'axe-Z subjectif dans le sens de l'inclinaison corporelle.

Les interrogations sur la relation entre les jugements d'orientation corporelle et de verticalité concernent également la perception visuelle de l'espace Euclidien égocentré lors d'une inclinaison corporelle en roulis. En d'autres termes, une personne se percevant inclinée de 60 degrés par rapport à la verticale, est-elle capable de produire un angle de 60 degrés entre l'axe de son corps et celui de la baguette ? 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 et leurs multiples dans le plan frontal, avec deux baguettes lumineuses (Higashiyama & Koga, 1998). Enfin, Van Gisbergen & coll. (2001) étudient comment des sujets assis dans l'obscurité estiment verbalement l'orientation d'une ligne lumineuse par rapport à la direction gravitaire. Il apparaît que les sujets estiment correctement l'orientation de l'objet lorsqu'il est faiblement incliné (<45 degrés) 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.

La dernière partie expérimentale de ce travail doctoral s'interroge donc sur le rôle de la perception visuelle égocentrée dans la perception de la verticale gravitaire. Il est proposé une explication de l'effet Aubert en termes de déviation de la perception visuelle de l'orientation de l'axe-Z et/ou d'une sous-estimation des angles perçus dans l'espace égocentré.

Méthode

Onze sujets ont participé à cette expérience (cinq femmes et six hommes d'une moyenne d'âge de 32 ans). Tous avaient une bonne acuité visuelle et ne présentaient aucun trouble vestibulaire. Ils étaient droitiers et leur œil dominant était le droit.

Les dispositifs expérimentaux d'orientation visuelle et la table posturale ont été utilisés. Le centre de rotation de la baguette correspondait au point d'intersection entre le plan horizontal du niveau des yeux et le plan médian de la tête. Deux tâches psychophysiques ont été réalisées : une tâche de verticale visuelle subjective et une tâche visuelle égocentrée. On

rappelle que la verticale visuelle subjective est estimée par l'ajustement en roulis d'une baguette lumineuse sur la direction de la gravité. Pour la tâche visuelle égocentrée (production d'angle), il était demandé aux sujets de produire un angle entre l'orientation de leur corps et la baguette, en déplaçant cette dernière. Les angles demandés pouvaient être de 0, 30, 60 et 90 degrés à droite ou à gauche du plan médian corporel. Dans le cas particulier où l'angle à former est de 0 degré, le sujet doit aligner la baguette sur son corps (perception de l'orientation égocentrée de l'axe-Z).

Les deux tâches ont été contrebalancées entre les sujets. Les sujets pouvaient être inclinés de 0, ±30, ±60 ou ±90 degrés. L'ordre des essais était aléatoire. La tâche de production d'angle incluait 7 inclinaisons corporelles et 7 angles à former, soit 49 essais. La tâche de verticale visuelle subjective incluait 7 inclinaisons corporelles répétées deux fois chacune, soit 14 essais. Pour la tâche de production d'angle, les erreurs correspondent à la différence angulaire entre l'angle demandé et l'angle produit. Une erreur positive correspond à un angle sur-estimé et une erreur négative correspond à un angle sous-estimé. Pour l'angle de 0 degré (ajustement sur le corps), les erreurs dans le sens de l'inclinaison sont notées positives et celles dans le sens opposé négatives. Pour la tâche de verticale visuelle subjective, les erreurs d'ajustement dans le sens de l'inclinaison du corps (effet Aubert) sont notées positives, alors que les erreurs dans le sens opposé sont notées négatives. Pour l'orientation posturale verticale, les déviations à droite de la direction gravitaire sont notées positives et les déviations à gauche négatives.

Résultats

Une analyse préliminaire montre une symétrie des effets d'inclinaisons corporelles droite et gauche, quelle que soit la tâche psychophysique effectuée. Par conséquent, les

erreurs d'ajustements des inclinaisons gauche et droite ont été moyennées pour les analyses statistiques.

Perception égocentrique

Il convient tout d'abord de signaler que lorsque le corps est à la verticale, aucune déviation de la perception visuelle de l'orientation de l'axe-Z n'est observée ($p>.05$). De la même manière, les angles égocentrés réalisés ne sont pas différents de leurs valeurs objectives ($p>.05$).

Perception de l'orientation de l'axe-Z

Une analyse de variance à un seul facteur intra-individuel (inclinaisons corporelles de 30, 60 et 90 degrés) a été appliquée aux erreurs moyennes. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$. Comme illustrée dans la Figure 30, l'inclinaison corporelle induit une déviation de la perception visuelle de l'orientation de l'axe-Z dans le sens de l'inclinaison [$F(2,20)=3.53$, $p<.05$]. L'intensité de cette déviation augmente avec l'angle d'inclinaison.

Perception des angles

La déviation de l'axe-Z perçu suggère que l'espace Euclidien égocentré n'aurait pas pour origine l'axe-Z objectif mais l'axe-Z perçu. On peut alors penser que les angles effectués dans le sens de l'inclinaison (vers le bas) et dans le sens inverse (vers le haut) seraient différents. Il paraît donc nécessaire de tenir compte de la direction des ajustements.

Une analyse de variance 3 inclinaisons corporelles x 3 angles (30, 60, 90 degrés) x 2 directions des ajustements (vers le haut ou vers le bas) avec mesures répétées sur l'ensemble des facteurs a été appliquée sur les erreurs moyennes d'ajustement. Une analyse post-hoc (Newman-Keuls) a été réalisée pour les seuils $p<.05$. Les résultats montrent un effet principal significatif de l'angle [$F(2,20)=6.95$, $p<.05$] et de la direction du déplacement de la baguette

[F(1,10)=18.22, p<.05] (Tableau 5). Aucun effet principal de l'inclinaison corporelle, ni aucune interaction des facteurs n'est observé (p>.05). Ainsi, quelle que soit l'orientation posturale, les angles de 30 et 60 degrés sont sous-estimés, alors qu'aucune déviation systématique n'est observée pour les angles de 90 degrés. Par ailleurs, les angles dont la réalisation nécessite une rotation de la baguette vers le bas sont sur-estimés (p>.05 ; Tableau 5). Inversement, les angles dont la réalisation nécessite une rotation de la baguette vers le haut sont sous-estimés (p>.05).

Tableau 5 : Erreurs d'ajustement en degrés en fonction de l'inclinaison corporelle.

Inclinaisons corporelles	Angles égocentrés	vers le haut		vers le bas	
		M	*ET*	*M*	*ET*
30°	30°	-7.16	6.99	0.24	5.95
	60°	-7.52	8.99	0.71	7.34
	90°	-0.72	3.5	-3.91	5.19
60°	30°	-6.75	9.3	-0.45	5.45
	60°	-4.86	6.35	4.08	8.09
	90°	-1.7	3.87	3.92	4.14
90°	30°	-7.91	7.67	-4.36	5.3
	60°	-5.35	10.58	-1.12	7.55
	90°	-0.15	5.28	5.1	6.26

Perception de la verticale

Conformément à la littérature, une analyse de variance à un seul facteur intra-individuel (inclinaisons corporelles de 30, 60 et 90 degrés) met en évidence une augmentation de l'effet Aubert (erreurs dans le sens de l'inclinaison) avec l'angle d'inclinaison postural [F(1,20)=18.03, p<.05].

Relation entre l'espace égocentré et la direction gravitaire

Afin d'appréhender le rôle de la perception de l'espace égocentré dans la perception de la direction gravitaire, une analyse de corrélation a été réalisée (Bravais-Pearson). Cependant, pour la perception de l'espace égocentré euclidien, nous nous sommes intéressés aux ajustements angulaires les plus pertinents 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). Enfin, pour l'inclinaison corporelle de 90 degrés, les angles égocentrés verticaux correspondent 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). Etant donné les différences observées entre ces deux types d'ajustements, seuls les ajustements vers le haut (verticale, 0 degré) ont été retenus.

Les cœfficients de corrélation sont présentés dans le tableau 6. Excepté pour l'inclinaison posturale de 30 degrés, les corrélations entre la perception visuelle de la verticale, les angles égocentrés verticaux et l'orientation perçue de l'axe-Z sont significatives. Ainsi, plus l'orientation perçue de l'axe-Z dévie dans le sens de l'inclinaison du corps, plus l'angle égocentré vertical est sous estimé. Par ailleurs, un fort effet Aubert (déviation de la verticale visuelle dans le sens de l'inclinaison du corps) est associé à une sous-estimation de l'angle égocentré vertical et à une forte déviation de l'axe-Z perçu dans le sens de l'inclinaison du corps. Cependant, une analyse de corrélation partielle met en évidence que l'inclinaison de l'orientation subjective de l'axe-Z est responsable de la corrélation observée entre les angles égocentrés verticaux et le jugement de verticalité. 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.

Inclinaisons corporelles	SVV / Angles égocentrés	SVV / Axe-Z	Angles égocentrés / Axe-Z
30°	-0.19	0.39	0.06
60°	-0.71 *	0.64 *	-0.57 *
90°	-0.65 *	0.76 *	-0.68 *

Tableau 6 : Corrélations entre la verticale visuelle subjective (SVV), l'angle égocentrique et l'axe-Z en fonction de l'inclinaison corporelle (*=p<.05).

Enfin, une analyse de variance 2 tâches (verticale, orientation de l'axe-Z) x 3 inclinaisons corporelles avec mesures répétées sur l'ensemble des facteurs a été réalisée. Comme illustré dans la Figure 31, les erreurs de la perception visuelle de la verticale sont toujours plus élevées que celle de l'axe-Z [$F(1,10)=48.6$, $p<.05$], d'autant plus que l'angle d'inclinaison corporelle augmente [interaction tâche x inclinaison corporelle, $F(2,20)=5.95$, $p<.05$].

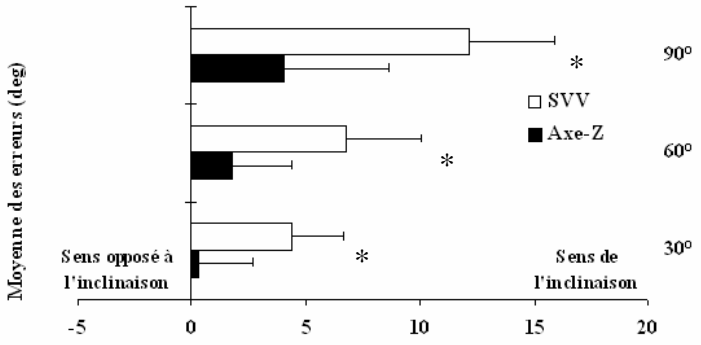


Figure 31 : Moyenne des erreurs de la verticale visuelle subjective (SVV) et de l'estimation de l'axe-Z en fonction de l'inclinaison corporelle (*=p<.05). Les barres horizontales indiquent les écarts types.

Discussion

L'hypothèse générale de ce chapitre supposait deux explications, non exclusives, pour rendre compte de la déviation de la verticale visuelle subjective dans le sens de l'inclinaison corporelle (effet Aubert). 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 le jugement de l'orientation d'un objet dans l'espace exocentré.

Les principaux résultats montrent que la déviation de la perception de l'orientation de l'axe-Z rendrait compte 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. 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. Cependant, l'étendue de l'effet Aubert ne reflète pas entièrement l'orientation perçue de l'axe-Z puisque les erreurs d'estimation de la verticale restent supérieures aux erreurs d'ajustement sur l'axe-Z. 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. Ces résultats donnent à l'axe-Z subjectif une valeur heuristique dans l'orientation spatiale.

CONCLUSION GENERALE

Ce travail doctoral s'est intéressé à fournir de nouvelles données expérimentales dans le domaine peu documenté qu'est la perception égocentrée chez le sujet sain. Nous nous sommes particulièrement intéressés à la manière dont l'observateur perçoit la localisation et l'orientation des objets visuels dans un environnement gravitaire, et ce à partir de trois questions principales. La première concernait le rôle des stimulations graviceptives d'origine otolithique vs. somesthésique dans la perception égocentrée (chapitre 6). La seconde était centrée sur le rôle de la tête dans la détermination de l'orientation égocentrée (chapitre 7). Le rôle directeur du segment céphalique lors d'une dissociation tête/tronc a soulevé le problème de l'implication des informations cervicales d'origine proprioceptive dans la perception des segments les uns par rapport aux autres. Enfin, la détermination des relations existantes entre la perception visuelle égocentrée et la perception exocentrée a fait l'objet d'un troisième chapitre expérimental (chapitre 8). Dans cette dernière partie, le rôle de la perception visuelle de l'espace Euclidien dans le jugement visuel de verticalité a été étudié.

Les différentes expériences présentées ayant déjà fait l'objet de discussions spécifiques, nous tenterons dans cette section non seulement (1) de faire une synthèse des résultats des différents chapitres expérimentaux, mais également (2) de revenir sur certains concepts théoriques, avant d'envisager les perspectives de recherche que soulève ce travail.

Avant d'aborder ces éléments de conclusion générale, nous nous proposons de résumer par un tableau récapitulatif les différents résultats obtenus en fonction de leur problématique respective (Tableau 7).

Problématiques	Hypothèses	Résultats
Rôle des informations graviceptives dans la perception égocentrée d'un objet visuel	**Expérience 1: Rôle des gravicepteurs** *Erreurs perceptives uniquement en Roulis*	1/ Seule l'inclinaison en Roulis perturbe la perception visuelle égocentrée 2/ Déviation opposée entre les perceptions visuelles d'orientation et de localisation égocentrées
	Expérience 2: Rôle de la somesthésie tactile *Réduction des erreurs lors de la neutralisation de l'asymétrie tactile*	1/ La somesthésie tactile influence la perception visuelle de l'orientation égocentrée 2/ La déviation visuelle de la localisation égocentrée serait liée au réflexe vestibulo-oculaire
Rôle de la position de la tête dans la perception égocentrée d'un objet visuel	**Expérience 3: Rôle de la position de la tête par rapport à la direction de la gravité** *Attraction de la tête pour la perception du tronc*	1/ Pas de déviation systématique de l'orientation visuelle égocentrée du segment céphalique 2/ Déviation de la perception égocentrée de l'orientation visuelle du tronc en décubitus dorsal et en inclinaison latérale horizontale dans le sens de l'inclinaison céphalique
	Expérience 4 : Effet de la vibration des muscles du cou sur la perception du plan de la tête et du tronc *Informations insuffisantes pour percevoir la position de la tête par rapport à celle du tronc*	1/ Absence de dissociation tête-tronc lors de la vibration des muscles du cou 2/ Déviation en lacet et en roulis de l'espace égocentré vers le côté vibré
	Expérience 5 : Perception des segments corporels en microgravité *Informations insuffisantes pour percevoir la position de la tête par rapport à celle du tronc*	1/ Déviation de l'espace égocentré du côté de l'inclinaison céphalique 2/ Les informations cervicales seraient efficientes pour la perception de l'orientation des segments corporels les uns par rapport aux autres
Rôle de l'axe-Z dans la perception de la direction gravitaire	**Expérience 6: Rôle de l'axe-Z** *Effet Aubert conséquence d'une mauvaise perception de l'espace égocentré*	1/ La perception visuelle de l'espace Euclidien est biaisée par la perception de l'orientation de l'axe-Z 2/ Le jugement de verticalité est biaisée par la perception de l'orientation de l'axe-Z

Tableau 7 : Récapitulatif des résultats développés dans les trois chapitres expérimentaux.

C.1. Stimulation gravitaire : une influence omniprésente dans la perception visuelle égocentrée

Le plan médian du corps serait la référence égocentrée naturelle du fait de son implication directe dans l'estimation de la position d'un objet visuel. D'un point de vue général, les processus à l'origine de la perception du plan médian reflèteraient la prise en compte de l'ensemble des indices sensoriels disponibles qu'ils soient endogènes ou exogènes au sujet (Critchley, 1953 ; Head & Holmes, 1911 ; Shilder, 1950). Le plan médian correspond à la représentation interne d'un plan virtuel superposé au plan sagittal corporel. Il contient l'axe-Z qui définit la direction particulière du juste au-dessus de la tête au juste en-dessous des pieds, et chacun des points situés sur la projection de cet axe-Z vers l'avant définit le 'juste devant soi'. Le plan médian permet d'une part de percevoir l'orientation égocentrée des objets visuels (i.e., inclinaison par rapport à l'axe-Z), et d'autre part de déterminer leur localisation (gauche/droite).

Bien que les perceptions égocentrées de l'orientation et de la localisation soient, par définition, uniquement liées au corps, indépendamment de son orientation dans l'espace, elles sont altérées par la décorrélation entre les directions des axes corporel et gravitaire. L'ensemble des résultats de ce travail doctoral suggère que les déviations dépendent davantage du type de stimulation des récepteurs sensoriels, en particulier graviceptifs, engendrée par l'orientation du corps dans l'espace que de l'amplitude de décorrélation entre les deux axes. Les déviations observées uniquement lors d'une inclinaison en roulis de la tête ou de l'ensemble du corps renforcent cette hypothèse.

En effet, lors d'une inclinaison en roulis, la stimulation de l'organe otolithique entraîne une déviation oculaire composée d'une torsion (contre-cyclotorsion) et d'une translation horizontale dans le sens opposé à l'inclinaison du corps. Ces déviations varient sur

les mêmes axes que ceux impliqués dans la réalisation des tâches égocentrées d'orientation (rotation autour de l'axe-X du sujet) et de localisation (déplacement le long de l'axe-Y). En décubitus dorsal, les déviations oculaires d'origine otolithique, qui sont uniquement verticales, varient de manière colinéaire au plan sagittal du corps (déplacement le long de l'axe-Z). Au niveau des stimulations tactiles somesthésiques, l'inclinaison en roulis induit une asymétrie des pressions tactiles gauche/droite, induisant un déplacement du centre de pression du côté de l'inclinaison (déplacement le long de l'axe-Y). En décubitus dorsal, l'asymétrie n'est plus basée sur un différentiel gauche/droite mais avant/arrière et donc colinéaire au plan sagittal corporel (déplacement le long de l'axe-Z). Si le plan médian apparent est considéré comme 'la position d'équilibre' entre les informations internes et externes en provenance des deux côtés de l'espace corporel (Jeannerod & Biguer, 1987), l'intégration des informations graviceptives contribuerait au déplacement de cette 'position d'équilibre' uniquement lors d'une inclinaison en roulis.

C.2. Localisation et orientation égocentrées : hypothèse de référentiels différenciés

Bien que le 'juste devant soi' ne soit qu'un point particulier de la projection de l'axe-Z, les décorrélations en roulis des axes corporel et gravitaire induisent des déviations de sens opposés entre ces deux perceptions égocentrées. Il s'agit d'une déviation dans le sens opposé à l'inclinaison du corps pour l'estimation égocentrée de la localisation visuelle et d'une déviation dans le sens de l'inclinaison du corps pour l'estimation égocentrée de l'orientation.

La composante horizontale du réflexe otolithico-oculaire (Pansell & coll., 2003) pourrait expliquer la déviation de la localisation visuelle. Bien qu'aucune analyse des mouvements oculaires n'a pu être réalisée, plusieurs résultats viennent étayer cette

hypothèse : (1) le sens de cette déviation, (2) l'absence de modification de cette déviation en situation d'altération tactile, et (3) l'observation de cette déviation uniquement lors de l'inclinaison en roulis du segment céphalique quelle que soit l'orientation du tronc.

Au premier abord, il apparaît que les gravicepteurs du tronc soient à l'origine des déviations de l'orientation visuelle. Cependant, la réduction de l'asymétrie des pressions tactiles lors d'une inclinaison en roulis, induit par le matelas-coquille, s'accompagne d'une augmentation de cette déviation. Par ailleurs, pour une même inclinaison du tronc dans l'espace, l'amplitude et la direction de la déviation de l'orientation visuelle semblent déterminées par l'orientation de la tête (tête/tronc dissociés en décubitus dorsal et en inclinaison latérale horizontale).

L'ensemble de ces résultats suggère que les estimations égocentrées d'orientation et de localisation visuelles dans un environnement gravitaire ne mettent pas en jeu les mêmes processus d'intégration sensorielle. Au-delà, nous pouvons émettre l'hypothèse d'une utilisation différenciée des référentiels égocentrés.

Nous rappelons que la perception visuelle d'un objet par rapport au plan médian résulterait d'une intégration successive des informations afférentes dans trois référentiels égocentrés hiérarchisés (Howard, 1982 ; Wade, 1992). Le premier référentiel est dit rétino-centré. Le codage de l'objet visuel est issu de sa projection par rapport au méridien rétinien (Howard, 1986). Les signaux rétiniens et extra-rétiniens de chaque œil seraient combinés pour définir le second référentiel dit céphalo-centré, avec pour origine l'égocentre ou œil cyclopéen (Ono & Angus, 1974) et pour plan de référence le plan médian de la tête. Enfin, le troisième référentiel Tête/Tronc intégrerait la composante céphalo-centrée et les indices liés à la position de la tête sur le tronc. L'origine de ce référentiel serait le 'juste devant soi' et son plan de référence le plan médian du corps.

La localisation visuelle égocentrée serait référée à la tête. Le sens de déviation du 'juste devant soi' d'une part, et la présence de cette déviation uniquement lors de la modification de l'orientation de la tête (quelle que soit l'orientation du tronc) d'autre part, suggèrent que le sujet se réfère principalement au segment céphalique pour l'estimation égocentrée de la localisation visuelle. Cependant, les erreurs dans le sens de la direction du regard posent la question de l'intégration des informations extra-rétiniennes dans la perception visuelle céphalo-centrée. La prise en compte de ces informations cruciales dans le codage de la position de l'œil dans la tête aurait permis, en association aux indices rétiniens, une perception céphalo-centrée correcte (Haunstein & Mittelstaedt, 1990). Le référentiel utilisé pour le codage égocentré de l'orientation visuelle semble plus complexe à mettre en évidence. Lorsque la tête est alignée sur le tronc, l'orientation visuelle égocentrée serait référée au tronc. En effet, les erreurs observées lorsqu'il est demandé au sujet d'aligner la baguette sur son axe-Z (de l'ensemble du corps) sont de même amplitude que celles observées lorsque l'ajustement est réalisé sur l'axe du tronc uniquement. En revanche, lors d'une dissociation tête/tronc, une coopération multi-segmentaire hiérarchisée serait à envisager, comme nous le verrons dans la section suivante.

Cependant, l'utilisation de référentiels égocentrés différenciés pourrait être expliquée par les propriétés des paradigmes expérimentaux utilisés. En effet, l'ajustement d'une baguette en roulis sur l'axe-Z impliquerait la représentation d'au moins deux points d'ancrage sur le corps, contrairement à l'ajustement d'une diode unidimensionnelle. L'estimation d'orientation égocentrée pourrait être alors influencée par la représentation de l'agencement segmentaire tête/tronc.

C.3. 'Primauté de la tête' dans l'estimation de l'orientation visuelle égocentrée

La dissociation tête/tronc en roulis induit des perturbations de la perception de l'orientation du tronc et/ou de la tête selon les stimulations sensorielles associées à l'interaction entre l'orientation corporelle et les propriétés de l'espace exocentré (gravitaire vs. microgravitaire). L'ensemble de nos résultats permet de distinguer trois situations. La première situation concerne toutes les configurations corporelles de faibles inclinaisons par rapport à la direction gravitaire. La seconde regroupe les configurations corporelles pour lesquelles les décorrélations entre les axes corporel et gravitaire sont de forte amplitude (décubitus dorsal, inclinaisons latérales horizontales). Enfin, la troisième intègre l'ensemble des situations dans lesquelles une certaine discordance des informations sensorielles peut être perçue (matelas-coquille, vibration mécanique et microgravité).

Si les faibles inclinaisons du corps dans l'espace n'entraînent aucune modification de l'espace égocentré, les fortes inclinaisons, en tangage ou en roulis, induisent une déviation de la perception de l'orientation du tronc dans le sens de l'inclinaison de la tête. L'axe de la tête reste toutefois bien perçu quelle que soit l'orientation posturale. Ces données expérimentales nuancent l'hypothèse de Templeton (1973) suggérant que la direction gravitaire jouerait un rôle déterminant dans la perception d'orientation égocentrée. La variation de la relation entre la direction gravitaire et l'orientation des différents segments corporels permettrait une bonne lecture spatiale de l'orientation des segments les uns par rapport aux autres uniquement pour les faibles inclinaisons corporelles. Au-delà, nous pouvons suggérer qu'il est nécessaire qu'un des segments corporels (tête ou tronc) soit aligné sur la direction de la gravité. Cependant, il reste que le segment céphalique jouerait un rôle important dans la perception égocentrée de l'orientation du tronc en exerçant une attraction dans sa direction, dans les situations de forte

inclinaison corporelle. Le rôle directeur de la tête peut être attribué au fait que c'est sur ce segment corporel que sont localisés les capteurs (les yeux) à l'origine de cette perception visuelle. Il serait intéressant de poursuivre ces recherches en proposant un jugement d'orientation égocentrée sans l'utilisation de la modalité visuelle. Seule cette étape pourrait rendre compte de la réelle influence du segment céphalique dans la perception égocentrée.

La troisième catégorie est définie par la discordance sensorielle des informations d'orientation d'origine proprio-somesthésique et otolithique. Cette discordance peut être induite soit par la présence d'informations sensorielles contradictoires (en conditions matelas-coquille ou vibration mécanique des muscles du cou) soit par l'absence de certaines de ces informations (microgravité). Ainsi, si une dissociation tête/tronc est perçue dans le matelas-coquille (de par les informations otolithiques et tactiles), elle n'est pas confirmée par la stimulation proprioceptive nucale. Si la vibration mécanique du cou induit une dissociation illusoire en roulis tête/tronc d'origine cervicale, cette dissociation n'est pas confirmée par une modification de la stimulation otolithique (inclinaison de la tête). En microgravité, la stimulation cervicale induite par la dissociation tête/tronc n'est pas confirmée par des modifications des stimulations graviceptives qui accompagnent toute inclinaison en roulis d'un segment par rapport à l'autre dans un environnement écologique (gravitaire). Nous rappellons qu'en microgravité, les stimulations d'origine graviceptive sont absentes.

Les données obtenues en vibration et microgravité et les premiers résultats obtenus dans une expérience supplémentaire en matelas-coquille (consigne de référence tête vs. tronc) mettent en évidence une déviation des coordonnées égocentrées (tête et tronc) dans le sens de l'inclinaison céphalique. Toutefois, la déviation de l'espace égocentrée au-delà de la position du segment céphalique reste inexpliquée. Ces résultats posent également la question du rôle des indices cervicaux d'origine proprioceptive dans la perception égocentrée.

C.4. Rôle des informations cervicales dans la perception de l'espace égocentré

Les déviations ou distorsions de l'espace égocentré, obtenues dans certaines configurations corporelles, seraient indépendantes de l'efficience de l'information cervicale. Sa contribution dans la perception égocentrée dans un environnement gravitaire terrestre serait restreinte. Cependant, toutes nos données manipulant isolément cette modalité (vibration mécanique et microgravité) laissent entrevoir une influence spécifique de ce type d'information dans la perception d'orientation égocentrée. Dans cette condition de manipulation, l'espace corporel (relation des segments entre eux) est préservé mais les coordonnées visuelles de l'espace égocentré sont déviées dans le sens de la stimulation proprioceptive nucale.

Ces résultats pourraient s'expliquer par l'existence d'une chaîne proprioceptive (Roll & Roll, 1988). Cette chaîne, des yeux aux pieds, suggère un lien étroit entre l'ensemble des messages proprioceptifs du corps. Sa fonction serait d'organiser la posture (1) de l'ensemble du corps par rapport à l'espace exocentré, mais également, et nos données le suggèrent, (2) des segments les uns par rapport aux autres. Toute stimulation en n'importe quel point de cette chaîne induirait une modification de la représentation interne de la posture du corps dans le sens de cette stimulation. Le système nerveux central conserverait la relation des segments les uns par rapport aux autres, tout en modifiant l'orientation spatiale de l'ensemble du corps dans le sens de la stimulation proprioceptive (Roll & Roll, 1988).

Dans la logique de ce modèle, nous pouvons alors comprendre (1) pourquoi l'alignement des segments corporels est conservé lors de la vibration mécanique du cou et (2) pourquoi l'espace égocentré est dévié dans le sens de la stimulation proprioceptive.

C.5. Axe-Z : une influence déterminante dans la perception de la direction gravitaire

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 (Trousselard & coll., 2003). 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 (Trousselard & coll., 2005). Ces observations suggèrent une sous-estimation de l'espace corps/objet à l'origine de l'effet Aubert.

Lorsque nous nous intéressons 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.

On comprend aisément le rôle de la référence égocentrée lorsque nous nous intéressons aux différentes étapes qui permettent la perception de l'orientation d'un objet par rapport à la gravité, à partir d'un codage initial en termes de coordonnées rétiniennes (Wade, 1992). Ainsi, les erreurs de transposition des coordonnées spatiales de l'objet visuel d'un référentiel égocentré (i.e., rétino-, céphalo-centré) à un référentiel exocentré (gravitaire) contribueraient à l'apparition de l'effet Aubert. Comme le suggèrent Lackner & DiZio (2005), les perceptions égocentrée et exocentrée seraient liées.

Si l'intensité de l'effet Aubert varie en fonction du degré d'inclinaison corporelle, elle est également modulée par la manipulation des informations somesthésiques graviceptives (Trousselard & coll., 2003, 2004). L'homogénéisation des informations tactiles (matelas-

coquille) induit une augmentation de l'effet Aubert alors que le lestage gastrique entraîne une diminution de cet effet. L'augmentation de l'effet Aubert pourrait résulter d'une majoration de la déviation de l'axe-Z en situation d'informations tactiles homogénéisées. Dans cette logique, il serait intéressant d'étudier l'influence d'un lestage gastrique sur la perception de la référence égocentrée.

LIMITES ET PERSPECTIVES

Au terme de ce travail doctoral, plusieurs questions restent en suspens et diverses expérimentations pourraient être envisagées. Cependant, il convient de rappeler que toute recherche sur le référentiel égocentré nécessite au préalable une définition claire de la tâche expérimentale utilisée, la terminologie retrouvée dans la littérature n'étant pas toujours explicite. En effet, il paraît 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 : axe-Z) et de sa localisation (objet localisé 'juste devant soi', ni à droite, ni à gauche du plan médian). De plus, à chaque situation correspondrait un référentiel égocentré dont l'origine corporelle est différente (Ghafouri & coll., 2002). En effet, le codage égocentré de la position d'un objet visuel peut être rétino-centré, céphalo-centré (Karn & coll., 1997) ou encore tronc-centré (Darling & Miller, 1995) selon les propriétés de la tâche à effectuer.

Questionnement d'un point de vue fondamental

Le plan médian du corps serait la référence égocentrée naturelle du fait de son implication directe dans l'estimation d'une part de l'orientation égocentrée des objets visuels

(i.e., inclinaison par rapport à l'axe-Z), et d'autre part de leur localisation (gauche/droite). Cependant, ce travail doctoral n'a en aucun cas permis de spécifier la contribution sensorielle pour l'établissement de la référence égocentrée de manière générale. Seule la perception visuelle égocentrée via la projection de cette référence a été étudiée. Les déviations observées quelle que soit la caractéristique du plan médian étudiée (localisation/orientation) refléteraient l'implication de la modalité visuelle. L'étude de la perception de la référence égocentrée sans la modalité visuelle serait alors à envisager. Plusieurs études pourraient être réalisées pour un sujet incliné en roulis, telle que la localisation auditive égocentrée ou encore l'orientation égocentrée via un ajustement haptique. La question sous-jacente à de telles études concerne l'existence d'une représentation interne 'absolue' de notre référence égocentrée. Dans notre premier chapitre expérimental, nous avons conclu en répondant à cette interrogation par la négative, cependant nous pouvons nous demander si l'expression de la représentation de notre espace égocentré n'est pas contaminée par la méthode d'estimation utilisée ?

Questionnement d'un point de vue clinique

De nombreux auteurs attribuent l'héminégligence à une distorsion du référentiel égocentrique, à un déficit de l'exploration et de la construction des représentations, ou encore à un déficit de l'orientation de l'attention (Karnath, 1997, 1998). Nous rappelons que le syndrome de l'héminégligence, également nommé négligence spatiale unilatérale, peut être défini comme un déficit latéralisé de la connaissance de l'espace qui entraîne une difficulté à rendre compte, à réagir et à s'orienter vers des stimuli présentés dans l'espace contralésionnel. Les patients se comportent comme si l'hémi-espace contralésionnel n'existait plus. Cela se traduit par une difficulté dans l'initialisation de mouvements dirigés du côté contralésionnel

et, souvent, par une extinction contralésionnelle, c'est-à-dire une impossibilité de rapporter les stimulations présentées du côté contralésionnel. Ce déficit est d'autant plus handicapant que les patients n'ont pas conscience de leur(s) trouble(s). Contractée la plupart du temps suite à un accident vasculaire cérébral, l'héminégligence gauche, la plus fréquente, résulte habituellement d'une lésion de l'hémisphère droit - qui a un rôle prédominant dans l'appréhension de l'espace -.

Cette pathologie a été interprétée de différentes manières (Bisiach & coll., 1988 ; Heilman & coll., 1985 ; Posner & coll., 1990), mais toutes les interprétations ont une relation plus ou moins directe avec la localisation spatiale des objets ou des évènements par rapport au patient. C'est pourquoi dans l'hypothèse de l'existence d'une représentation interne, nous pouvons supposer que la distorsion de la référence égocentrée concerne aussi bien la localisation que l'orientation visuelle égocentrée. Autrement dit, les troubles perceptifs de localisation égocentrée (déviation ipsilésionnelle de la référence égocentrée) liés à une héminégligence centrée sur l'observateur pourraient être associés à des troubles d'orientation égocentrée.

- L'hypothèse d'un déficit perceptif d'orientation égocentrée -

L'héminégligence peut toucher différentes modalités (la vue, l'ouïe, le toucher, la capacité de bouger ; Heilman & Valenstein, 1979). Différents signes lui sont associés tels qu'une anosognosie, une anosodiaphorie, une négligence motrice, une hémiplégie, des perturbations motrices et oculo-motrices, une hémi-akinésie, etc. (Gainotti & coll., 1989). Elle s'accompagne souvent de troubles posturaux résultant d'une hypotonicité contralésionnelle (Perennou & coll., 1999). L'asymétrie gauche/droite du tonus postural dans le cas d'une héminégligence gauche induirait une inclinaison corporelle vers la gauche.

De nombreux tests cliniques permettent d'évaluer la sévérité du syndrome d'héminégligence. L'un d'entre eux, fréquemment utilisé, consiste à demander au patient de copier un dessin présenté face à lui. Outre le fait que le patient 'oublie' la moitié gauche de la figure, nous pouvons également observer une inclinaison de la reproduction vers la gauche, dans le sens de l'inclinaison corporelle qui pourrait être due à une asymétrie gauche/droite du tonus musculaire (Figure 32). Cette observation pose la question de l'existence d'un déficit perceptif d'orientation égocentrée.

Figure 32 : Exemple de dessin copié (dessin d'en bas) d'après un modèle (dessin d'en haut) chez un patient héminégligent affecté de lésions pariétales droites.

- Les méthodes de rééducation -

Les méthodes de rééducation contre l'héminégligence consistent généralement à un réentraînement de l'exploration latérale (localisation spatiale des objets ou des évènements par rapport au patient) en introduisant des stimulations sensorielles spatiales dans l'hémi-espace négligé, telles que des points d'ancrage visuel à gauche lors de la lecture d'un texte, des indices sonores. Certaines techniques de stimulations sensorielles utilisent la stimulation calorique vestibulaire, la stimulation optocinétique, le port de lunettes prismatiques, la stimulation proprioceptive notamment par la rotation du tronc dans l'hémi-espace négligé ou

encore la vibration mécanique des muscles du cou. Toutes ces techniques réduiraient de manière temporaire les signes de négligence (effet compensatoire) en favorisant la prise de conscience du trouble (Chokron & Bartolomeo, 1999 ; Karnath, 1995 ; Karnath & coll., 1993), par la mise en jeu de la plasticité cérébrale (Rossetti & coll., 1998). L'effet positif de ces stimulations a été interprété comme résultant d'un rétablissement transitoire de la référence égocentrique. Cependant, la technique de rééducation via le port de lunettes prismatiques a montré une diminution de la négligence spatiale unilatérale à plus long terme (Rossetti & coll., 1998). La tâche du patient consistait à pointer 'juste devant soi' pendant cinq minutes avec des lunettes aux prismes déviant le champ visuel de 10 degrés vers la droite. Ces lunettes permettaient ainsi l'exploration visuelle de 10 degrés de l'hémi-espace gauche physique. Au bout de quelques séances, la plupart des patients retrouve, à des degrés divers, leur capacité à percevoir, à être attentifs et à agir dans leur hémi-espace gauche.

Dans l'hypothèse d'un déficit perceptif d'orientation égocentrée associé à une héminégligence et au regard des résultats obtenus, nous proposerions une méthode de rééducation basée sur la stimulation proprioceptive. Cette méthode part du postulat, issu des résultats de l'équipe de Roll, de l'existence d'une chaîne proprioceptive, allant des yeux aux pieds, dont la stimulation aurait comme effet de modifier l'orientation de l'espace égocentré dans le sens de la stimulation proprioceptive (Roll & coll., 1988). La stimulation proprioceptive par vibration mécanique - la tête et le tronc alignés et maintenus fixes dans l'espace - controlatérale ou ipsilatérale au déficit perceptif, selon le site anatomique stimulé (Kavounoudias & coll., 1999), induirait une modification de la représentation interne de l'orientation égocentrée.

REFERENCES

- A -

Amblard B, Carblanc A. Role of foveal and peripheral visual information in maintenance of postural equilibrium in man. Percept Mot Skills. 1980;51:903-12.

Anastosopoulos D, Nasio G, Psilas K, Mergner Th, Maurer C, Lücking C-H. What is straight ahead to a patient with torticollis? Brain. 1998;121:91-101.

Andersen RA, Mountcasle VB. The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the parietal posterior cortex. J Neurosci. 1983;3:532-548.

Andersen RA, Snyder LH, Bradley DC, Xing J. Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. Annu Rev Neurosci. 1997;20:303-330.

Angelaki DE, McHenry MQ, Dickman JD, Newlands SD, Hess BJM. Computation of inertial motion: Neural strategies to resolve ambiguous otolith information. J Neurosci. 1999;19:316-327.

Appelle S. Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The oblique effect in man and animals. Psychol Bull. 1972;78:266-278.

Arndts F. Zur Frage nach der Lagewahrenehmung dienenden sinnes-funktionene. Plüfers Archiven Gesamt Physiologie. 1924;204:539-540.

Assaïante C. Contrôle visuel de l'équilibre locomoteur chez l'homme: développement et stratégies sensoro-motrices. Thèse de Doctorat, Aix-Marseille II, 1990.

Aubert H. Eine scheinbare bedeutende drehung von objecten bei neigung des kopfes nach rechts oder links. Virkows Archivs. 1861;20:381-393.

- B -

Barlow JS. Inertial navigation as a basis for animal navigation. J Theor Physiol. 1964;6:76-117.

Bauermeister M. Effect of body tilt on apparent verticality, apparent body position, and their relation. J Exp Psychol. 1964;67:142-147.

Benson AJ. Spatial disorientation. In J. Ernsting & P. King (Eds), Aviation medicine, 2nd ed. (20/21). London: Butterworths. 1988.

Benson AJ. Sensory functions and limitations of the vestibular system. In Warren R and Wertheim AH (Eds.), Perception Control of Self-Motion (pp. 145-170). Hillsdale, New-Jersey: Erlbaum, 1990.

Benson AJ, Hutt EC, Brown SF. Thresholds for the perception of whole body angular movement about a vertical axis. Aviat Space Environ Med. 1989;60(3):205-213.

Berthoz A. Reference frames for the perception and control of movement. In: Paillard J (Ed), Brain and space (pp.81-111). New York, US: Oxford University Press, 1991.

Berthoz A. Le sens du mouvement. Paris: Odile Jacob, 1997.

Biguer B, Prablanc C, Jeannerod M. The contribution of coordinated eye and head movements in hand pointing accuracy. Exp Brain Res. 1984;55(3):462-469.

Biguer B, Donaldson ML, Hein A, Jeannerod M. La vibration des muscles de la nuque modifie la position apparente d'une cible visuelle. Comptes rendus de l'Académie des Sciences (III, 303, pp. 43-48). Paris, 1986.

Biguer B, Donaldson ML, Hein A, Jeannerod M. Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. Brain. 1988;111:1405-1424

Bischof N. Optic-vestibular orientation to the vertical. In: Kornbuher HB (Ed.), Handbook of Sensory Physiology (pp.155-190). New-York: Springler-Verlag, 1974.

Bisiach E, Berti A. Hemineglect and mental representation. In Denis M, Engelkamp J, Richardson JTE (Eds), Cognitive and neuropsychological approaches to mental imagery (pp.387-391). Dordrecht, Netherlands: Martinus Nijhoff Publishing, 1988.

Blouin J, Gauthier GM, Vercher JL. Visual object localization through vestibular and neck inputs. 2: updating off-mid-sagittal-plane target positions. J Vest Res. 1997;7(2/3):137-143.

Blouin J, Vercher JL, Gauthier GM, Paillard J, Bard C, Lamarre Y. Perception of passive whole-body rotations in the absence of neck and body proprioception. J Neurophysiol. 1995;74:2216-2219.

Bonnier P. L'ashématie. Revue Neurologique (Paris). 1905;12:605-609.

Bottini G, Sterzi R, Paulesu E, Vallar G, Cappa SF, Erminio F, Passingham RE, Frith CD, Frackowiak RS. Identification of the central vestibular projections in man: a positron emission tomography activation study. Exp Brain Res. 1994;99(1):164-169.

Bower D, Heilman K. Pseudoneglect: effect of hemispace on a tactile line bisection task Neuropsychologia. 1980;18:491-498.

Bradshaw JL, Bradshaw JA, Nettleton NC. Direction and location of movement in kinesthetic judgements of extent. Neuropsychologia. 1989;27(9):1139-1151. Erratum in: Neuropsychologia 1990;28(3):325.

Bradshaw JL, Nathan G, Nettleton NC, Wilson L, Pierson J. Why is there a left side underestimation in rod bisection? Neuropsychologia. 1987;25(4):735-738.

Bradshaw JL, Nettleton NC, Nathan G, Wilson L. Bisecting rods and lines: effects of horizontal and vertical posture on left-side underestimation by normal subjects. Neuropsychologia. 1985;23(3):421-425.

Bradshaw JL, Nettleton NC, Nathan G, Wilson L. Head and body space to left and right, front and rear-II. Visuotactual and kinesthetic studies and left-side underestimation. Neuropsychologia. 1983;21(5):475-486.

Bramble DM, Jenkins FAJr. Mammalian locomotor-respiratory integration: Implications for diaphragmatic and pulmonary design. Science. 1993;262:235-240.

Bringoux L, Marin L, Nougier V, Barraud PA, Raphel C. Effects of gymnastics expertise on the perception of body orientation in the pitch dimension. J Vest Res. 2000;10:1-8.

Bringoux L. Implications vestibulaires et somesthésiques dans la perception de l'orientation du corps dans l'espace. Thèse de Doctorat, Université Joseph Fourier, Grenoble I, 2001.

Bringoux L, Schmerber S, Nougier V, Dumas G, Barraud PA, Raphel C. Perception of slow pitch and roll body tilts in bilateral labyrinthine-defective subjects. Neuropsychologia. 2002;40:367-372.

Brink EE, Hirai N, Wilson VJ. Influence of neck afferents on vestibulospinal neurons. Exp Brain Res. 1980;38(3):285-292.

Bronstein AM. The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease. In Cohen B, Hess BJM (Eds.), Otolith function in spatial orientation and movement (vol.871:pp.324-333). Ann N Y Acad Sci, 1999.

Brotchie PR, Andersen RA, Snyder LH, Goodman SJ. Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. Nature. 1995;375:232-235.

Bucher UJ, Mast F, Bischof N. An analysis of ocular counterrolling in response to body positions in three-dimensional space. J Vest Res. 1992;2(3):213-220.

Buser P, Imbert M. Neurophysiologie Fonctionnelle: centres nerveux, motricité et régulations végétatives autonomes. Paris: Hermann, 1975.

Buser P, Imbert M. Psychophysiologie sensorielle: Neurophysiologie Fonctionnelle II. Paris: Hermann, 1982.

Buser P, Imbert M. Psychophysiologie sensorielle: Neurophysiologie Fonctionnelle IV. Paris: Hermann, 1987.

- C -

Campbell EJM, Agostini E, Davis JN. The respiratory muscles: Mechanic and neural control. Philadelphia: W.B. Saunders Company, 1970.

Carpenter RH, Blakemore C. Interactions between orientations in human vision. Exp Brain Res. 1973;18(3):287-303.

Carrozzo, M, McIntyre J, Zago M, Lacquaniti F. Viewer-centered and body-centered frames of reference in direct visuomotor transformations. Exp Brain Res. 1999;129:201-210.

Chokron S, Bartolomeo P. Pointing straight ahead: Reversed patterns of performance in right-brain-damaged patients with or without extensive parietal lesion. Brain Cogn. 1999;40(1):79-84.

Chokron S, Imbert M. Variations of the egocentric reference among normal subjects and a patient with unilateral neglect. Neuropsychologia. 1995;33(6):703-711.

Cian C. Perception de la verticale visuelle: approche différentielle des mouvements oculaires. Thèse pour le doctorat de Psychologie Cognitive, Université Pierre Mendès-France, Grenoble II, 1992.

Citek K, Ebenholtz SM. Vertical and horizontal eye displacement during static pitch and roll postures. J Vest Res. 1995;6(3):213-228.

Clark B, Graybiel A. Factors contributing to the delay in the perception of the oculogravic illusion. Am J Psychol. 1966;79:377-388.

Curthoys IS. The role of ocular torsion in visual measures of vestibular function. Brain Res Bull. 1996;40:399-405.

- D -

Darling WG, Miller GF. Perception of arm orientation in three-dimensional space. Exp Brain Res. 1995;102(3):495-502.

Day RH, Wade NJ. Mechanisms involved in visual orientation constancy. Psychol Bull. 1969;71:33-42.

Darlot C. Traitement central des informations otolithiques. Etude par la méthode de rotation autour d'un axe incliné par rapport à la gravité. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 1987.

De Graaf JB, Bekkering H, Erasmus C, Bles W. Influence of visual, vestibular, cervical, and somatosensory tilt information on ocular rotation and perception of the horizontal. J Vest Res. 1992;2:15-30.

De Graaf JB, Pelisson D, Prablanc C, Goffart L. Modifications in end positions of arm movements following short-term saccadic adaptation. Neuroreport. 1995;6(13):1733-6.

De Vries H. The mechanisms of the labyrinth otoliths. Acta Otolaryngol. 1950;38:262-273.

Dietz V, Gollhofer A, Kleiber M, Trippel M. Regulation of bipedal stance: Dependence on "load" receptors. Exp Brain Res. 1992;89:229-231.

Droulez J. 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 de Doctorat de Médecine, Université Lariboisière-Saint Louis, Paris VII, 1986.

- E -

Ebenholtz SM. Perception of the vertical with body tilt in the median plane. J Exp Psychol. 1970;83:1-6.

Ebenholtz SM, Paap KR. Further evidence for an orientation constancy based upon registration of ocular position. Psychol Res. 1976;38(4):395-409.

Ebenholtz SM. Determinants of rod and frame effect: the role of retinal size. Percept Psychophys. 1977;22:531-538.

Ebenholtz SM, Shebilske W. Instructions and the A and E effects in judgments of the vertical. Am J Psychol. 1973;3:601-612.

Ebenholtz SM, Shebilske W. The doll reflex: ocular counterolling with head-body in the median plane. Vision Res. 1975;15(6):713-717.

- F -

Fernandez C, Goldberg JM. Physiology of peripheral neurons innervating otolith organs of the squirrel monkeys. I. Response to static tilts and to long-duration centrifugal force. J Neurophysiol. 1976;39:970-984.

Fogassi L, Gallese V, Fadiga L. Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). J Neurophysiol. 1996;76(1):141-157.

Fredrickson JM, Schwarz D, Kornhuber HH. Convergence and interaction of vestibular and deep somatic afferents upon neurons in the vestibular nuclei of the cat. Acta Otolaryngol. 1966;61(1-2):168-188.

Friederici AD, Levelt WJM. Resolving perceptual conflicts: The cognitive mechanisms of spatial orientation. VII International Man in Space Symposium: Physiologic adaptation of man in space (1986, Houston, Texas). Aviat Space Environ Med. 1987;58:164-169.

Friederici AD, Levelt WJM. Spatial reference in weightlessness: perceptual factors and mental representations. Percept Psychophys. 1990;47:253-266.

Frisby JP. Seeing illusions, brain and mind. Londres: Roxby and Lindsay Press, 1980.

- G -

Gainotti G, D'Erme P, de Bonis C. Clinical aspects and mechanisms of visual-spatial neglect. Rev Neurol (Paris). 1989;145(8-9):626-634.

Gallagher S. Body image and body shema: A conceptual clarification. J Mot Behav. 1986;7:541-554.

Galletti C, Battaglini PP, Fattori P. Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. Exp Brain Res. 1993;96(2):221-229.

Garten S. Uber die Grunglagen unsere Orientierung im Raum. Abh. Säch Ges. (Akad.) Wiss. 1920;36:431-510.

Ghafouri M, Archambault PS, Adamovich SA, Feldman AG. Pointing movements may be produced in different frames of reference depending on the task demand. Brain Res. 2002;929:117-128.

Glaister DH. Effect of acceleration. In: West JB (Ed.), Regional difference in the lung (pp. 323-377). New-York: Academic Press, 1977.

Gibson JJ. The sense considered as perceptual systems. Wesport, Connecticut: Greenwood Press, 1979.

Goldberg JM, Fernandez C. The vestibular system. In: Smith I (Ed.), Handbook of Physiology - The nervous system (vol.3:pp.977-1021). New-York: Academic Press, 1984.

Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC. The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralyzing joint afferents. Brain. 1972;19:705-748.

Graziano MS, Gross CG. Visual responses with and without fixation: neurons in premotor cortex encode spatial locations independently of eye position. Exp Brain Res. 1998;118(3):373-380.

Gribenski A. The ear: Auditory receptor and organ of balance. Journal de Psychologie Normale et Pathologique. 1979;76(4):439-456.

Guedry FEJr, Stockwell CW, Gilson RD. Comparison of subjective responses to semicircular canal stimulation produced by rotation about different axes. Acta Otolaryngol. 1971;72(1):101-106.

Gurfinkel VS, Levik YS. Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. In: Paillard J (Ed.), Brain and Space (pp. 147-162). Oxford: Oxford University Press, 1991.

Gurfinkel VS, Lebedev MA, Levik IuS. Switching effect in the system of equilibrium regulation in man. Neirofiziologiia. 1992;24(4):462-470.

Gurfinkel VS, Ivanenko YP, Levik YS, Babakova, IA. Kinesthetic reference for human orthograde posture. Neurosci. 1995;68:229-243.

- H -

Hagbarth KE, Erklund G. Motor effects of vibratory muscle stimuli in man. In: Granit R (Eds), Muscular afferents and motor control. Almqvist and Wiksell, Stockholm, 1966.

Halligan PW, Marshall JC, Wade DT. Visuospatial neglect: underlying factors and test sensitivity. Lancet. 1989;2(8668):908-911.

Hatta T, Yamamoyto M. Hemispheric asymmetries in a tactile bisection task: Effects of hemispace of presentation. Neuropsychologia. 1986;24(2):265-269.

Haustein W, Mittelstaedt H. Evaluation of retinal orientation and gaze direction in the perception of the vertical. Vision Res. 1990;30(2):255-262.

Head H, Holmes G. Sensory disturbances from cerebral lesions. Brain. 1911;34:102-254.

Heilman KM, Bowers D, Watson RT. Performance on hemisatial pointing task by patients with neglect syndrome. Neurol. 1983;33:661-664.

Heilman KM, Bowers D, Coslett HB, Whelan H, Watson RT. Directional hypokinesia: prolonged reaction times for leftward movements in patients with right hemisphere lesions and neglect. Neurol. 1985;35(6):855-859.

Heilman KM, Valenstein E. Mechanisms underlying hemispatial neglect. Ann Neurol. 1979;5(2):166-170.

Helmholtz H. Von hanbuch der phsyiologischen optic.Leipzig: Voss, 1866. English translation from 3rd ed., 1925. In: Southall JPC (Ed), A treatise on physiological optics (vol.3). New York: Dover, 1963.

Higashiyama A, Koga K. Apparent body tilt and postural aftereffect. Percept Psychophys. 1998;60(2):331-347.

Hikosaka O, Maeda M. Cervical effects on abducens motoneurons and their interaction with vestibulo-ocular reflex. Exp Brain Res. 1973;18(5):512-530.

Hill AL. Direction constancy. Percept Psychophys. 1972;11:175-178.

Howard IP. Human visual orientation. New-York: Willey, 1982.

Howard IP. The perception of posture, self motion, and the visual vertical. In: Boff K, Kaufman L, Thomas J (Eds.), Handbook of Perception and Human Performance (vol.1:pp.1-62). New-York: Willey, 1986.

Howard IP. Interactions within and between the spatial senses. J Vest Res. 1997;7:311-345.

Howard IP, Anstis T. Muscular and joint-receptor components in postural persistence. J Exp Psychol. 1974;103(1):167-170.

Howard IP, Templeton WB. Human spatial orientation. New-York: Willey, 1966.

- I -

Imbert M. La vision naturelle: le traitement neuronal de l'information visuelle. Intellectica. 1988;5:3-31.

Ito Y, Gresty MA. Subjective postural orientation and visual vertical during slow pitch tilt for the seated human subject. Aviat Space Environl Med. 1997;68:3-12.

- J -

Jaeger R, Hashwanter T. Otolith responses to dynamical stimuli: results of numerical investigation. Biol Cybern. 2004;90:165-175.

Jaggi-Schwarz K, Hess BJM. Influence of dynamic tilts on the perception of earth-vertical. Exp Brain Res. 2003;149:340-350.

James W. The principles of psychology (vol.2) New York: Dover, 1890. 2nd ed., 1950.

Jeannerod M. Vestibular projections on the cerebral cortex. Rev Laryngol Otol Rhinol (Bord). 1974;95:365-367 (suppl).

Jeannerod M. The neural and behavioural organization of goal-directed movements. New York, US: Clarendon Press/Oxford University Press, 1988.

Jeannerod M, Biguer B. The directional coding of reaching movements. A visuomotor conception of spatial neglect. In: Jeannerod M (Ed), Neurophysiological and Neuropsychological Aspect of Space Neglect (pp.87-113). Elsevier Science North-Holland, Amsterdam, 1987.

Jeannerod M, Biguer B. Référence égocentrique et espace représenté. Revue Neurologique. 1989;145:635-639.

Jewell G, McCourt ME. Pseudoneglect: a review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. Neuropsychologia. 2000;38(1):93-110.

- K -

Kaptein RG, Van Gisbergen AM. Interpretation of the sense of verticality at large body tilt. J Neurophysiol. 2003;91:2205-2214.

Karn KS, Moller P, Hayhoe MM. Reference frames in saccadic targeting. Exp Brain Res. 1997;115(2):267-282.

Karnath HO. Subjective body orientation in neglect and the interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation. Brain. 1994;117:1001-1012.

Karnath HO. Transcutaneous electrical stimulation and vibration of neck muscles in neglect. Exp Brain Res. 1995;105(2):321-324.

Karnath HO. Spatial orientation and the representation of space with parietal lobe lesions. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 1997;352(1360):1411-1419.

Karnath HO. Perception of horizontal distances in patients with spatial neglect. Exp Brain Res. 1998;123(1/2):190-191.

Karnath HO, Christ K, Hartje W. Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline. Brain. 1993;116:383-396.

Karnath HO, Schenkel P, Fischer B. Trunk orientation as the determining factor of the 'contralateral' deficit in the neglect syndrome and as the physical anchor of the internal representation of body orientation in space. Brain. 1991;114:1997-2014.

Karnath HO, Sievering D, Fetter M. The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective “straight ahead” orientation in man. Exp Brain Res. 1994;101(1):140-146.

Kasper J, Thoden U. Effects of natural neck afferent stimulation on vestibulo-spinal neurons in the decerebrate cat. Exp Brain Res. 1981;44(4):401-408.

Kavounoudias A, Gilhodes JC, Roll R, Roll JP. From balance regulation to body orientation: two goals for muscle proprioceptive information processing? Exp Brain Res. 1999;124:80-88.

Kavounoudias A, Roll R, Roll, JP. The plantar sole is a “dymamomeric map” for human balance control. Neuroreport. 1998;9:3247-3252.

Keil LC, McKeever KH, Skidmore HG, Hines J, Severs WB. The effect of head-down tilt and water immersion on intracranial pressure in non-human primates. Aviat Space Environ Med. 1992;63:181-185.

Keusch S, Hess BJM, Jaggi-Schwarz K. Direction specific error patterns during continuous tracking of the subjective visual vertical. Exp Brain Res. 2004;155:283-290.

Kothe AC. The effect of posture on intraocular pressure and pulsatile ocular blood flow in normal and glaucomatous eyes. Surv Ophtalmol. 1994;38(suppl.):191-197.

- L -

Lackner JR. Some mechanisms underlying sensory and postural stability in man. In Held R, Leibowitz H, Teuber HL (Eds.), Handbook of sensory physiology (vol.3:pp.805-845). Berlin, 1978.

Lackner JR. Multimodal and motor influences on orientation : implications for adapting to weightless and virtual environments. J Vest Res. 1992;2:307-322.

Lackner JR, DiZio P. Vestibular, proprioceptive, and haptic contributions to spatial orientation. Ann Rev Psychol. 2005;56:115-147.

Lackner JR, Levine MS. Changes in apparent body orientation and sensory localization induced by vibration of postural muscles: vibratory myesthetic illusions. Aviat Space Environ Med. 1979;50:346-354.

Lackner JR, Graybiel A. Some influences of touch and pressure cues on human spatial orientation. Aviat Space Environ Med. 1978;49:798-804.

Lacour M. Contribution à l'étude de la restauration des fonctions posturo-cinétiques après labyrinthectomie chez le singe et le chat. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille I, 1981.

Lekhel H, Popov K, Anastasopoulos D, Bronstein A, Bhatia K, Marsden CD, Gresty M Postural responses to vibration of neck muscles in patients with idiopathic. Brain. 1997;120:583-591.

Leibowitz HW, Post RB, Sheehy JB. Efference, perceived movement, and illusory displacement. Acta Psychol (Amst). 1986;63(1/3):23-34.

Luyat M. Verticale subjective versus verticale posturale: une note sur l'étude de la perception de la verticale. L'Année Psychologique. 1997;97:433-447.

- M -

MacKay DM. Voluntary eye movements as questions. In: Dichgans J, Bizzi E (Eds.), Cerebral control of eye movements and motion perception. Basel, Switzerland: Karger, 1972.

MacKay DM. Visual stability and voluntary eye movements. In: Jung R (Ed.), Handbook of sensory physiology. Berlin: Springer, 1973.

Manning L, Halligan PW, Marshall JC. Individual variation in line bisection: a study of normal subjects with application to the interpretation of visual neglect. Neuropsychologia. 1990;28(7):647-655.

Mars F, Honoré J, Richard C, Coquery JM. Effects of an illusory orientation of the head on strait-ahead pointing movements. Cahiers de Psychologie Cognitive. 1998;17(4/5):749-762.

Massion J. De la posture au mouvement. In : Nougier V, Blanchi JP. (Eds.). Pratique Sportives et Modélisation du Geste (pp.195-213). Grenoble: Grenoble Sciences, 1990.

Massion J. Postural control system. Curr Opin Neurobiol. 1994;4(6):877-887.

Mast F, Jarchow T. Perceived body position and the visual horizontal. Brain Res Bull. 1996;40(5/6):393-397.

Matin L. Eye movements and perceived visual direction. In: Jameson D, Hurvich L (Eds.), Handbook of sensory physiology (vol.7/4). Heidelberg: Springer, 1972.

Matin L. A possible hybrid mechanism for modification of visual direction associated with eye movements: The paralyzed-eye experiment reconsidered. Perception. 1976;5(2):233-239.

Matin L. Suppression of the use of extraretinal eye position information (EEPI) for visual localization is normal in normally illuminated fields. Invest Ophthalmol Vis Sci. 1981;20(suppl.):55.

Matin L. Visual localization and eye movements. In: Boff K, Kaufman L, Thomas J (Eds.), Handbook of Perception and Human Performance (vol.1,pp.20-1/20-45). New York: Willey, 1986.

Matin L, Li W. Multimodal basis for egocentric spatial localization and orientation. J Vest Res. 1995;5:499-518.

Matin L, Pearce DG. Visual perception of direction from stimuli flashed during voluntary saccady eye movement. Science. 1965;148:1485-1488.

Matin L, Matin E, Pearce DG. Visual perception of direction when voluntary saccades occur: I. Relation of visual direction of a fixation target extinguished before a saccade to a flash presented during the saccade. Percept Psychophys. 1969;5(2):65-80.

Matin L, Picoult E, Stevens JK, Edwards MWJr, Young D, MacArthur R. Visual context dependent mislocalization under curare-induced partial paralysis of the extraocular muscles. Invest Ophthalmol Vis Sci. 1980;19(suppl.):81.

Matin L, Pola J, Matin E, Picoult E. Vernier discrimination with sequentially-flashed lines: roles of eye movements, retinal offsets and short-term memory. Vision Res. 1981;21(5):647-656.

Matthews PB. Where does Sherrington's "muscular sense" originate? Muscles, joints, corollary discharges? Annu Rev Neurosci. 1982;5:189-218.

Maunsell JH, Newsome WT. Visual processing in monkey extrastriate cortex. Annu Rev Neurosci. 1987;10:363-401.

Maurer C, Kimming H, Trefzer A, Mergner T. Visual object localization through vestibular and neck inputs. 1: Localization with respect to space and relative to the head and trunk mid-sagittal planes. J. Vest. Res. 1997;7(2/3):119-135.

Maurer C, Mergner T, Bohla B, Hlavacka F. Vestibular, visual and somatosensory contributions to human postural control of upright stance. Neurosci Lett. 2000;281:99-102.

Mayne RA. A systems concept or the vestibular organs. In: Kornhuber HH (Ed), Handbook of Sensory Physiology Vestibular System (pp.493-580). New-York: Springer, 1974.

McCarthy GW, Stott JR. In flight verification of the inversion illusion. Aviat Space Environ Med. 1994;65:341-344.

Manzoni D, Pompeiano O, Andre P. Neck influences on the spatial properties of vestibulospinal reflexes in decerebrate cats: role of the cerebellar anterior vermis. J Vestib Res. 1998;8(4):283-97.

Melvill-Jones G. Predominance of anti-compensatory oculomotor response during rapid head rotation. Aviat Space Envir Med. 1964:35(10):965-968.

Melvill-Jones G, Young LR. Subjective detection of vertical acceleration: a velocity dependent response. Acta Otolaryngol. 1978;85:45-53.

Meiry DM. The vestibular system and human dynamic space orientation. NASA-CR-628, 1966.

Mergner T, Deecke L, Becker W. Patterns of vestibular and neck responses and their interaction: a comparison between cat cortical neurons and human psychophysics. Ann N Y Acad Sci. 1981;374:361-72.

Mergner T, Hlavacka F, Schweigart, G. Interaction of vestibular and proprioceptive inputs. J Vest Res, 1993;3:41-57.

Mergner T, Huber H, Becker W. Vestibular-neck interaction and transformation of sensory coordinates. J Vest Res. 1997;7:347-367.

Mergner T, Nardi GL, Becker W, and Deecke L. The role of canal-neck interaction for the perception of horizontal trunk and head rotation. Exp Brain Res. 1983;49(2):198-208.

Mergner T, Rosermaier T. Interaction of vestibular, somatosensory and visual signals for postural control and motion perception under terrestrial and microgravity conditions - a conceptual model. Brain Res Rev. 1998;28:118-135.

Mergner T, Rottler G, Kimming H, Becker W. Role of vestibular and neck inputs for the perception of object motion in space. Exp Brain Res. 1992;89:655-668.

Mergner T, Siebold C, Schweigart G, Becker W. Human perception of horizontal trunk and head rotation in space during vestibular and neck stimulation. Exp Brain Res. 1991;85:389-404.

Miller EF, Fregly AR, Brink G, Graybiel A. Visual localization of the horizontal as a function of body up to ±90° from gravitational vertical. NSAM-942 NASA Order n°: R-47, Naval School of Aviation Medicine, Pensacola, Florida, 1965.

Mittelstaedt H. A new solution to the problem of the subjective vertical. Natuwissenschaften. 1983;70:272-281.

Mittelstaedt H. The subjective vertical as a function of visual and extraretinal cues. Acta Psychol. 1986;63:63-85.

Mittelstaedt H. Somatic versus vestibular Gravity reception in man. In: Cohen B, Tomko DL, Guedry F. (Eds.). Sensing and Controlling Motion, Vestibular and Sensorimotor Function (vol.656,pp.124-139). Ann N Y Acad Sci, 1992.

Mittelstaedt H. Somatic graviception. Biol Psychol. 1996;42:53-74.

Mittelstaedt H. The role of otoliths in perception of the vertical and in path integration. In: Cohen B, Hess BJM (Eds.), Otolith Function in Spatial Orientation and Movement, vol. 871 (pp. 334-343). Ann N Y Acad Sci, 1999.

Mittelstaedt H, Fricke E. The relative effect of saccular and somatosensory information on spatial orientation and control. Adv. Otolaryngol. 1988;42:24-30.

Mittelstaedt ML, Mittelstaedt H. The influence of otholiths and somatic graviceptors on angular velocity estimation. J Vest Res. 1996;6(5):355-366.

Money KE, Cheung BS. Alteration of proprioceptive function in the weightless environment. J Clin Pharmacol. 1991;31(10):1007-1009.

Morgan CT. Constancy of egocentric visual direction. Percept Psychophys. 1978;23:61-68.

Mountcastle VB. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. J Neurophysiol. 1957;20(4):408-434.

Mountcastle VB, Powell TP. Neural mechanisms subserving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination. Bull Johns Hopkins Hosp. 1959;105:201-232.

Müller GE. Uber das Aubertsche Phänomen. Zeitschrift für Sinnesphysiology. 1916;49:109-204.

- N -

Nakamura T, Bronstein AM. The perception of the head and neck angular displacement in normal and labyrinthine-defective subjects. Brain. 1995;118:1157-1168.

Nemire K, Cohen MM. Visual and somesthetic influences on postural orientation in the median plane. Percept Psychophys. 1993;53(1):106-116.

- O -

Ohlmann T. 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, 1988.

Ohlmann T. Les systèmes perceptifs spatiaux vicariants. In : Reuchlin M, Lautrey J, marendaz C, Ohlmann T (Eds.), Cognition: l'individuel et l'universel. Presses Universitaires de France, 1990.

Ono H, Angus RG. Adaptation to sensori-motor conflict produced by the visual direction of the hand specified from the cyclopean eye. J Exp Psychol. 1974;103:1-9.

- P -

Paillard J. Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace. Les Cahiers de Psychologie. 1971;14(4):261-316.

Paillard J. Le traitement des informations spatiales. In Association de Psychologie de Langue Française (Ed.). De l'Espace Corporel à l'Espace Ecologique (pp.7-54). Paris: Presses Universitaires de France, 1974.

Paillard J. Cognitive versus sensorimotor encoding of spatial information. In: Ellen P, Thinus-Blanc C (Eds.), Cognitive processes and spatial orientation in animal and man. Vol II: Neurophysiology and developmental aspects (pp.43-47). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987.

Paillard J, Amblard B. Static versus kinetic visual cues for the processing of spatial relationships. In: Ingle DJ, Jeannerod M, Lee DN (Eds.), Brain Mechanisms and Spatial Vision (pp.299-330). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1985.

Pansell T, Ygge J, Schworm HD. Conjugacy of torsional eye movements in response to a head tilt paradigm. Invest Ophthalmol Vis Sci. 2003;44:2557-2564.

Parker DE, Poston RL, Gulledge WL. Spatial orientation: Visual-vestibular-somatic interaction. Percept Psychophys. 1983;33:139-146.

Parker DE. The vestibular apparatus. Scientific American. 1980;243(5):118-135.

Pavlou M, Winjnberg N, Faldon ME, Bronstein A. Effect of semicircular canal stimulation on the perception of the visual vertical. J Neurophysiol. 2003;90:622-630.

Perennou DA, Amblard B, Leblond C, Pelissier J. Biased postural vertical in humans with hemispheric cerebral lesions. Neurosci Lett. 1998;252(2):75-78.

Perennou DA, Benaim CE, Rousseaux M, Blard JM, Pelissier J. Postural balance following stroke: towards a disavantage of the right brain-damaged hemisphere. Rev Neurol (Paris). 1999;155(4):281-290.

Prieur JM, Bourdin C, Vercher JL, Sares F, Blouin J, Gauthier GM. Accuracy of spatial localization depending on head posture in a perturbed gravitoinertial force field. Exp Brain Res. 2005;161:432-440.

Posner MI, Petersen SE. The attention system of the human brain. Annu Rev Neurosci. 1990;13:25-42.

Post RB, Leibowitz HW. The effect of convergence on the vestibulo-ocular reflex and implications for perceived movement. Vision Res. 1982;22(4):461-5.

- R -

Revol P. Cadres de référence et mouvements d'orientation spatiale. Approche psychophysique chez des sujets sains et des patients avec lésions pariétales. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon, 2000.

Reuchlin M. Processus vicariants et differences individuelles. Journal de Psychologie. 1978;2:133-145.

Richard C, Honoré J, Rousseaux M. Is there a distortion of body projection in extracorporeal space in neglect patients ? Neuroreport. 2000;11:3047-3051.

Roll JP, Popov K, Gurfinkel V, Lipshits M, Andre-Deshays C, Gilhodes JC, Quoniam C. Sensorimotor and perceptual function of muscle proprioception in microgravity. J Vest Res. 1993;3:259-273.

Roll JP, Roll R. From eye to foot: a proprioceptive chain involved in postural control. In: Amblard B, Berthoz A, Clarac F. (Eds). Posture and gait: development, adaptation and modulation (pp155-164). Elsevier science publisher BV (Biomedical Division), 1988.

Roll R, Velay JL, Roll JP. Eye and neck proprioceptive messages contribute to the spatial coding of retinal input in visually oriented activities. Exp Brain Res. 1991;85(2):423-431.

Rossetti Y, Rode G, Pisella L, Farnè A, Li L,Boisson D, Perenin MT. Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. Nature. 1998;395:166-169.

- S -

Saarinen J. Perception of positional relationships between line segments in eccentric vision. Perception. 1987;16(5):583-591.

Saarinen J, Rovamo J, Virsu V. Analysis of spatial structure in eccentric vision. Invest Ophthalmol Vis Sci. 1989;30(2):293-6.

Sampaio E, Chokron S. Pseudoneglect and reversed pseudoneglect among left-handers and right-handers. Neuropsychologia. 1992;30(9):797-805.

Sandström CI. A note of the Aubert phenomenon. J Exp Psychol. 1954;48:209-210.

Sandström CI. Sex differences in tactile-kinaesthetic and visual perception of verticality. Q J Exp Psychol. 1956;8:1-7.

Sanglade A. Body image and self image with regard to the Rorschach test. Psychologie Française. 1983;28(2):104-111.

Schneider CW. Monocular and binocular perception of verticality and the relationship of ocular dominance, Am. J. Psychol. 1966;79:632-636.

Schneider GE. Two visual systems. Science. 1969;163:895-902.

Schiffman HR. Sensation and perception: An integrated approach (4th ed.). Oxford, England: John Wiley & Sons, 1996.

Schilder P. The image and appearance of the human body. International Universities Press, New York, 1950.

Schöne H. Über den schwerkraft au die augenrollung und die wahrnehmung der lage im raum. Zeitschrift für vergleichende physiologie. 1962;46:57-87.

Schöne H. On the role of gravity in human spatial orientation. Aerospace med. 1964;35:764-772.

Schöne H. The weight of the gravity organ's signal in the control of perceptual and reflex type orientation at different body positions. Forstchritt der Zoologie. 1975;23:274-285.

Schöne H. Spatial orientation: The spatial control of behavior in animals and men. Princeton, New-Jersey: Princeton University Press, 1984.

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

Scott AB. Extraocular muscles and head tilting . Electromyographic measurement of activity of individual muscles. Arch Ophthalmol. 1967;78(3):397-399.

Shebilske WL. Extraretinal information in corrective saccades and inflow vs. outflow theories of visual direction constancy. Vision Res. 1976;16(6):621-628.

Shebilske WL. Directional scanning biases and shifts of apparent visual direction. Vision Res. 1977;17(3):495-497.

Shebilske WL, Karmiohl CM. Illusory visual direction during and after backward head tilts. Percept Psychophys. 1978;24(6):543-545.

Shebilske WL, Fogelgren LL. Eye-position aftereffects of backward head tilt manifested by illusory visual direction. Percept Psychophys. 1977;21(1):77-82.

Sherrington CS. Decerebrate Rigidity, and Reflex Coordination of Movements. J Physiol. 1898;22(4):319-332.

Sherrington C.S. On the proprioceptive system, especially in its reflex aspect. Brain. 1906;29:467-482.

Sherrington CS. Observations on the sensual role of the proprioceptive nerve supply of the extrinsic ocular muscles. Brain. 1918;41:332-343.

Soechting JF, Terzuolo CA. Sensorimotor transformations and the kinematics of arm movements in three-dimensional space. In: Jeannerod M, Hillsdale NJ (Eds), Attention and performance 13: Motor representation and control (pp.479-494). England: Lawrence Erlbaum Associates, Inc, 1990.

Snyder LH, Grieve KL, Brotchie P, Andersen RA. Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. Nature. 1998;394:887-891.

- T -

Taylor JL, McCloskey DI. Proprioception in the neck. Exp Brain Res. 1988;70:351-360.

Taylor JL, McCloskey DI Illusions of head and visual target displacement induced by vibration of neck muscles. Brain. 1991;114:755-759.

Takemori S, Suzuki JI. Eye deviations from neck torsion in humans. Ann Otol Rhinol Laryngol. 1971;80(3):439-444.

Templeton WB. The role of gravitational cues in the judgment of visual orientation. Percept Psychophys. 1973;14(3):451-457.

Thier P, Karnath HO. Parietal lobe contribution to orientation in 3D space. Heidelberg: Springer-Verlag, 1997.

Trevarthen CB. Two mechanisms of vision in primates. Psychologische Forschung. 1968;61:229-337.

Trousselard M, Barraud PA, Nougier V, Raphel C, Cian C. Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. Cogn Brain Res. 2004;20:355-362.

Trousselard M, Cian C, Nougier V, Pla S, Raphel C. Contribution of somesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical. Percept Psychophys. 2003;65:1179-1187.

- U -

Udo de Haes HA. Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt. Percept Psychophys. 1970;8:137-142.

- V -

Vailt D, Mittelstaedt H, Saborowski R, Stark R, Baisch F. Shifts in blood volume alter the perception of posture: further evidence for somatic graviception. Int J Psychophysiol. 2002;44:1-11.

Vallar G, Lobel E, Galati G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D. A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. Exp Brain Res. 1999;124(3):281-286.

Van Beuzekom AD, Van Gisbergen JAM. Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates. J Physiol. 2000;84:11-27.

Van Beuzekom AD, Medendorp WP, Van Gisbergen JAM. The subjective vertical and the sense of self orientation during active body tilt. Vision Res. 2001;41:3229-3242.

Ventre J, Flandrin JM, Jeannerod M. In search for the egocentric reference, A neurophysiological hypothesis. Neuropsychologia. 1984;22:797-806.

Virsu V, Nasanen R, Osmoviita K. Cortical magnification and peripheral vision. J Opt Soc Am A. 1987;4(8):1568-1578.

Von Gierke HE, Parker DE. Differences in otolith and abdominal visceria graviceptor dynamics: implications for motion sickness and perceived body position. Aviat Space Environ Med. 1994;65:747-751.

- W -

Wade NJ. The effect of monocular and binocular observation on visual orientation during head tilt. Am J Psychol. 1969;82:384-388.

Wade NJ. Effects of prolonged tilt on visual orientation. J Exp Psychol. 1970a;22:423-439.

Wade NJ. Visual orientation during lateral head tilt when upright and supine. Quaterly J Exp Psychol. 1970b;22:420-422.

Wade NJ. The representation of orientation in vision. Aust J Psychol. 1992;44:139-145.

Wade NJ, Curthoys IS. The effect of ocular torsion position on perception of the roll-tilt of visual stimuli. Vision Res. 1997;37:1071-1078.

Wallon H, Lurçat L. Postural space and environmental space (the body schema). Enfance. 1962;1:1-33.

Werner H, Wapner S, Bruell JH. Experiments on sensory-tonic field theory of perception. VI. Effect of position of head, eyes, and of object on position of the apparent median plane. J Exp Psychol. 1953;46(4):293-9.

Werth R, Poppel E. Compression and lateral shift of mental coordinate systems in a line bisection task. Neuropsychologia. 1988;26(5):741-745.

Witkin HA, Asch SE. Studies in space orientation: III. Perception of the upright in the absence of a visual field. J Exp Psychol. 1948;38:603-614.

- Y -

Young LR. Role of the vestibular system in posture and movement. In Mountcastle VB. (Ed.). Medical Physiology (vol.1:pp.705-721). Saint-Louis: Mosby, 1974.

Young LR. Perception of the body in space: Mechanisms. In Smith I. (Ed.). Handbook of Physiology - The nervous system (vol.3:pp.1023-1066). New York: Academic Press, 1984.

- Z -

Zee DS, Hain TC. Clinical implications of otolith-ocular reflexes. Am J Otol. 1992;13(2):152-157.

ANNEXES

<u>Annexe 1:</u> H Ceyte, C Cian, V Nougier, I Olivier & M Trousselard (2007, sous press)

Role of gravity-based information on the orientation and localization of the perceived body midline. *Experimental Brain Research*

Role of gravity-based information on the orientation and localization of the perceived body midline

Journal:	*Experimental Brain Research*
Manuscript ID:	EBR-06-0370.R2
Manuscript Type:	Research Note
Date Submitted by the Author:	n/a
Keywords:	Body midline , Orientation, Localization, Tactile cues, Otolithic cues

Complete List of Authors:
Ceyte, Hadrien; centre de recherches du service de santé des armées, human factors; Université Joseph Fourier, UPR-ES 597 ☐Sport et Performance Motrice☐
cian, corinne; centre de recherches du service de santé des armées, human factors
Nougier, Vincent; Université Joseph Fourier, UPR-ES 597 ☐Sport et Performance Motrice☐
Olivier, Isabelle; Université Joseph Fourier, UPR-ES 597 ☐Sport et Performance Motrice☐
Trousselard, Marion; centre de recherches du service de santé des armées, human factors

scholarONE™ Manuscript Central

Role of gravity-based information on the orientation and localization of the perceived body midline

Hadrien Ceyte [1-2]

Corinne Cian [1]

Vincent Nougier [2]

Isabelle Olivier [2]

Marion Trousselard [1]

[1] Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, BP 87, 38702 La Tronche cedex, France.

[2] *UPR-ES 597* 'Sport et Performance Motrice', Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France.

Author contact :

Corinne Cian, Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, 38702 La Tronche, CEDEX, France.

Tel: (+33) 4 76 63 69 81

Fax: (+33) 4 76 63 69 87

e-mail: corinnecian@crssa.net

For Peer Review

Abstract

The present study focused on the influence of gravity-based information on the orientation and localization of the perceived body midline. The orientation was investigated by the rolling adjustment of a rod on the subjects' Z-axis and the localization by the horizontal adjustment of a visual dot as being straight ahead. Experiment 1 investigated the effect of the dissociation between the Z-axis and the direction of gravity by placing subjects in roll tilt and supine postures. In roll tilt, the perception of the body midline orientation was deviated in the direction of body tilt and the perception of its localization was deviated in the opposite direction. In the supine body orientation, estimates of the Z-axis and straight-ahead remained veridical as when the body was upright. Experiment 2 highlighted the relative importance of the otolithic and tactile information using diffuse pressure stimulation. The estimation of body midline orientation was modified contrarily to the estimation of its localization. Thus, subjects had no absolute representation of their egocentric space. The main hypothesis regarding the dissociation between the orientation and localization of the body midline may be related to a difference in the integration of sensory information. It can be suggested that the horizontal component of the VOR contributed to the perceived localization of the body midline, whereas its orientation was mainly influenced by tactile information.

Keywords: Body midline, Orientation, Localization, Tactile cues, Otolithic cues.

For Peer Review

1. Introduction

The egocentric frame of reference, such as the body midline, constitutes one basis of the oriented behavioral organization towards the extra-corporal space (Jeannerod and Biguer 1987). The body midline can be defined as the internal representation of a plane drawn by the orthogonal projection of the head-to-foot axis (Z-axis) on the fronto-parallel plane. It divides the body and space in two equal left and right parts (Bower and Heilman 1980). The processes which give rise to the perceived body midline co-ordinates reflect the sum of visual, somatosensory and vestibular cues which are continuously re-actualized by new postures (Critchley 1953). Thus, the subjective body midline may be considered as an "equilibrium position" between information arising from both sides of the body space (Jeannerod and Biguer 1987).

Whereas the body midline holds its relation to the body regardless of its orientation in space, it has been shown that the subjective position (orientation and localization) of the body midline is disturbed when the orientation of the Z- axis is no more parallel to the direction of gravity. An illusory rotation (Bauermeister 1964) or displacement (Bradshaw et al. 1985) of the perceived body midline has been observed with subjects lying horizontally on their side. It is unclear, however, whether the body midline needs to be encoded in a gravity-based frame of reference or whether it is the action of the gravitational forces on the different sensory systems which induces a distortion of its co-ordinates - i.e. the effect that roll tilted head position has in turn on eye position like the torsional and translational effects (vestibulo-ocular reflex: VOR; Pansell et al. 2003), the decrease in utricle sensitivity when the head tilt increases (Bronstein 1999), and the asymmetrical distribution of the tactile stimulation (Trousselard et al. 2003) -.

In order to reassess the influence of gravity on the subjective orientation and localization of the body midline, two experiments were conducted. The orientation was

For Peer Review

investigated by the rolling adjustment of a rod on the subjects' Z-axis while the localization was investigated by the horizontal adjustment of the position of a visual dot as being straight ahead. The first experiment investigated the effect of the dissociation between the Z-axis and the direction of gravity by placing subjects in roll and supine tilt orientations. The aim of the second experiment was to further determine the relative importance of gravity-based information in the representation of the body midline by reducing the pattern of pressures usually generated during body tilt.

2. Method

14 naïve subjects all volunteers took part in this study; seven subjects (two females and five males; mean age 25) participated in Experiment 1, the other seven subjects (two females and five males; mean age 27) in Experiment 2. All subjects had a normal or corrected-to-normal vision (lenses) 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.

Subjects were placed in a chair on an apparatus capable of rotating to any angle in the frontal and sagittal planes (3 $deg.s^{-1}$ constant velocity and a starting acceleration, final deceleration of 0.001 $deg.s^{-2}$). Subjects faced a luminous rod or dot secured to the platform at a 80 cm distance. The rod was a linear array (32 cm long and 1.5 cm wide) which could rotate around the X-axis on the midpoint of the inter-ocular axis, in a plane parallel to the subjects' frontal plane. The dot was composed of a luminous LED (1 cm diameter) moving sideways on the Y-axis of a plotting-board. The middle of the plotter (zero on the Y-axis) was brought into alignment with the horizontal median plane through the bridge of the nose (between the eyes). The luminance of both visual stimuli was 0.3 $cd.m^{-2}$ (Spectrascan 650). All experiments were computer driven. Subjects could modify the orientation of the rod or the localization of the dot by means of a joystick. The platform position (.005 deg accuracy) and

For Peer Review

the setting of the luminous rod (.01 deg accuracy) or dot (.01 mm accuracy) were controlled and recorded using a digital position encoder. (Figure 1)

(Figure 1 about here)

In Experiment 1, subjects were restrained in the chair by means of four large straps fixed at the level of the chest, abdomen, thighs and shanks. Head position was held constant relative to the body axis by the use of a helmet fixed on the apparatus. The orientation and localization tasks (rod and dot sessions, respectively) were performed in two separate sessions of 45 min each, counterbalanced across subjects. Each session included 24 trials, four angles of body tilt (0 deg, 90 deg left roll, 90 deg right roll and 90 deg backward) repeated six times. The sequence of trials was randomly determined respecting two criteria: (1) the sequence of trials alternated left, right and backward body tilts with respect to the gravitational vertical; (2) subjects were never placed in an upside down position when they were rotated between two consecutive trials.

In Experiment 2, two body restriction conditions were tested. In the strapped condition, subjects were restrained as in Experiment 1. In the body-cast condition, they were immobilized by means of four plastic envelopes filled with micro-marbles. Each envelope could be separately depressurized by a manual pump device. The envelopes were wrapped around the trunk, the hips, the legs and the head except for the face. With increasing tilts in the strapped condition, the pressures generated by the antigravity reaction forces increased in the contact zones and the pattern of pressures became more asymmetrical. Conversely, in the body-cast condition, both gravity-based somaesthetic cues and the asymmetrical distribution of pressures related to body tilt were greatly reduced (Trousselard et al. 2003). Subjects took part in four 30 min sessions corresponding to the four possible combinations of task (orientation vs. localization) and body tactile restriction (strapped vs. body-cast). The order of the four sessions was randomized across subjects using a random numbers table. Each session

For Peer Review

included 12 trials, three angles of roll body tilt (0 deg, 90 deg left roll, 90 deg right roll) repeated four times. The sequence of trials in each session was randomly determined using the two criteria of Experiment 1.

In both experiments, subjects were placed in an otherwise dark room and were instructed to keep their eyes closed at all times except during the rod or dot adjustments. For a given trial, the chair rotated and stopped at the preset position. After a 20 sec delay, subjects were asked to adjust the visual stimulus to their body midline from a randomly starting position at ±20 deg or ±40 deg in the rod adjustment task and at ±60 mm or ±120 mm of the subjects' body midline in the dot adjustment task. The body midline was defined as the virtual head-to-foot plane which divides the body and space in two equal left and right parts. For the rod session, subjects were instructed to rotate the luminous rod until it looked "in line" with their Z-axis. For the dot session, subjects were instructed to displace laterally the visual stimulus until it appeared "straight ahead", that is, neither left nor right from their body midline. When the adjustment was completed, the chair rotated to the next preset position. The sequence of trials alternated body tilts with respect to the gravitational vertical.

Data analyses were carried out on the angular difference between the objective orientation or localization of the body midline and subjects' response. For the orientation task, this difference was expressed in angular errors (deg) between subjects' objective orientation of the Z-axis and the orientation of the rod. For the localization task, the difference was expressed in errors of visual angle (deg v.a.) between subjects' objective straight ahead direction and the position of the dot. Errors were arbitrarily considered from subjects' point of view to be positive if the upper pole of the rod or the dot deviated to the right from the objective body midline and negative if the rod or the dot deviated to the left.

3. Results

For Peer Review

Experiment 1 The individual mean error was calculated for each of the four tilt angles. Results showed rod setting errors depending on body orientation [$F(3,18)=24.23$, $p<.05$]. As illustrated in Figure 2 Panel 1A, a left body tilt induced a left deviation of the rod (t-test against zero which corresponded to the objective direction of the Z-axis $t=-3.87$, $p<.05$), a right body tilt induced a right deviation ($t=3.39$, $p<.05$). The Upright and supine conditions induced no directional bias ($p>.05$). Moreover, when signing the errors with the reversed sign for the left tilt (i.e., a positive sign instead of a negative one for a left deviation of errors and a negative sign instead of a positive one for a right deviation), the displacement for right and left tilts was of similar magnitude ($p>.05$), suggesting no asymmetric errors of adjustment. For the localization of the dot, there was also a significant main effect of the body orientation [$F(3,18)=10.60$, $p<.05$]. As illustrated in Figure 2 Panel 1B, a left body tilt induced a right deviation of the dot (t-test against zero, $t=2.65$, $p<.05$), a right body tilt induced a left deviation ($t=3.52$, $p<.05$). The upright and supine conditions induced no directional bias ($p>.05$). In addition, there was no asymmetric adjustment errors in the roll dimension as a similar magnitude of the directional bias was observed for the right and left body tilts, $p>.05$.

(Figure 2 about here)

When Z-axis and gravity directions were not aligned, a roll tilt posture induced errors in the egocentric orientation and localization of an object whereas a supine body orientation did not alter these judgments. However, the two body tilts did not allow to process the potential sensory information about the direction of gravity in the same way. Unlike roll tilt posture, supine body orientation renders the otolithic and somaesthetic systems irrelevant to the direction of gravity (Templeton 1973). Results suggested that the egocentric perception of the body is encoded in a gravity-based system of reference only when information about the direction of gravity was relevant to the judgments. Moreover, the presence of two types of systematic deviation when subjects were tilted sideways suggested the existence of separate

For Peer Review

mechanisms to estimate the orientation and localization of the body midline. This assumption was supported by the absence of any relationship between the two tasks ($p>.05$).

Experiment 2 The individual mean error was calculated for each body tilt and body restriction. To investigate whether the body restriction affected the egocentric perception, a 2 body restriction conditions (strapped, body-cast) x 3 body tilts (0 deg, 90 deg left roll, 90 deg right roll) analysis of variance with repeated measures on the two factors was applied to the mean errors for each task (rod, dot), separately. A post hoc analysis (Newman-keuls) was performed when $p<.05$. For the orientation task, results showed a significant main effect of the body tilt condition [$F(2,12)=42.80$, $p<.05$]. Whereas the upright condition induced no directional bias, a left body tilt induced a left deviation of the rod and a right body tilt induced a right deviation. The main effect of the body restriction condition was not significant ($p>.05$), but an interaction of the two factors was found [$F(2,12)=15.56$, $p<.05$]. As illustrated in Figure 2 panel 2A, the body-cast did not modify rod settings when subjects were upright whereas an increasing shift toward the side of body tilt was observed when they were tilted sideways. This deviation for the right and left tilts was of similar magnitude. For the localization task, there were a significant main effect of body tilt condition [$F(2,12)=18.95$, $p<.05$], no main effect of body restriction condition ($p>.05$) and no interaction of the two factors ($p>.05$). As shown in Figure 2 panel 2B, errors in the direction opposite to postural inclination were observed at 90 deg left roll and 90 deg right roll whereas no directional bias was observed in the upright condition.

As shown in Experiment 1, roll tilt posture in the strapped condition induced errors in the direction of body tilt for the estimation of body midline orientation and in the direction opposite to postural tilt for its localization. The body-cast had no effect on the perception of body midline localization as a similar roll tilt effect was observed for the two body restriction conditions. However, it modified the perception of its orientation. Since the otolith organs

For Peer Review

produced the same gravity response in both the strapped and body-cast conditions, these results suggested that somatosensory inputs were necessary for the estimation of body midline orientation.

4. Discussion

The present study suggested that subjects have no absolute representation of their egocentric space. The main hypothesis regarding the dissociation between the orientation and localization of the body midline may be related to a difference in the integration of sensory information. In the localization task, the final setting of the visual dot deviated from the objective position of the body midline in the direction opposite to the body tilt suggesting the contribution of the horizontal component of the VOR in the egocentric judgment. Indeed, when the head was roll tilted, conjugate horizontal eye movements in the direction opposite to that of the head tilt were induced (Pansell et al. 2003). This assumption was confirmed by no change in the body midline localization when the gravity-based somaesthetic cues were reduced. None of the components of the VOR, especially ocular counter-rolling reflex (i.e., rotational changes of eye position around the anterior-posterior X-axis with the head roll tilt; Howard 1982), can explain the systematic deviation of the body midline toward the tilted side in the orientation task.

The orientation task may be mainly influenced by the somaesthetic information. The asymmetrical distribution of pressures when participants were roll tilted may induce a displacement of the equilibrium position between information arising from both sides of space in the direction of the body side which was stimulated. However, in the body cast, an increasing bias in the direction of body tilt was observed whereas the asymmetrical distribution of pressures was reduced (Trousselard et al. 2003). A hypothesis can be advanced regarding the sensory discordance created by the body-cast between the tactile cues and the otolithic inputs relative to the representation of the body in space. In the body-cast, the

For Peer Review

gravity-based somaesthetic cues were greatly reduced whereas the gravity-based otolithic cues were not altered. It can be suggested that the head and the trunk are perceived differently tilted for a same inclination with respect to the direction of gravity. A head-trunk dissociation could be perceived. However, this dissociation was not confirmed by the neck proprioceptive cues. As suggested by Ito and Gresty (1997), the missing congruence between sensory cues raises the question that "spatial disorientation" per se may interfere with thinking processes involved in the perceived space.

Overall, it can be suggested that the sensory stimulation induced by a change of postural orientation relative to gravity created a disturbance of the central transformation process that converts the sensory co-ordinates from the peripheral inputs (i.e., the retina, otoliths and proprio-somaesthesia) into a body centered system of co-ordinates. The disturbed co-ordinate transformation leads to a distortion of the represented spatial frame of reference. Lastly, the question must be raised if this misperception of the egocentric co-ordinates could induce errors in the visual judgment of an object relative to the geocentric information. On one hand, Mast and Jarchow (1996) observed that while subjects felt perfectly horizontal, they did not adjust the visual horizontal by simply setting the luminous line parallel to their spinal axes. On the other hand, studies focusing on the effects caused by an alteration of somatosensory information on the skin surface induced by water immersion (Schöne 1964; Wade 1973; Jarchow and Mast 1999; Lechner-Steinleitner and Schöne 1980), a padded structure (Nemire and Cohen 1993; Nyborg 1971) or a body-cast (Trousselard et al. 2003) showed quite different patterns of results. In most of them, an increased A-effect (errors in the subjective visual vertical in the direction of body tilt) was observed. However to look "in line" with the Z-axis, a rod must be more tilted than the actual orientation of the subject, this effect increasing when somatosensory information was disturbed. Thus it could be suggested that the misperception of the orientation of a visual indicator relative to the body midline,

For Peer Review

accounts for the subjective visual vertical errors. Further experiments are required to test this hypothesis.

Acknowledgments. The authors are grateful to the Instrumentation and Technological Research Laboratory of the Center of Research of the Military Health Service for the construction of the experimental device and the technical expertise and assistance.

For Peer Review

References

Bauermeister M (1964) Effect of body tilt on apparent verticality, apparent body position, and their relation. J Exp Psychol 67 (2):142-147

Bradshaw JL, Nettleton NC, Nathan G, Wilson L (1985) Bisecting rods and lines: effects of horizontal and vertical posture on left-side underestimation by normal subjects. Neuropsychologia 23 (3):421-425

Bronstein AM (1999) The interaction of otolith and proprioceptive information in the perception of verticality. The effects of labyrinthine and CNS disease. Ann N Y Acad Sci 871:324-333

Critchley M (1953) The parietal lobes. Hafner, New York

Howard IP (1982) Human visual orientation. Willey, New York

Ito Y, Gresty MA (1997) Subjective postural orientation and visual vertical during slow pitch tilt for the seated human subject. Aviat. Space & Environ. Med. 6:3-12

Jarchow T, Mast FW (1999) The effect of water immersion on postural and visual orientation. Aviat. Space & Environ. Med. 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, Elsevier Science North-Holland Amsterdam pp 87-113

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. Psychol. Res. 41: 305-317

Mast FW, Jarchow, T (1996) Perceived body position and the visual horizontal. Brain Res. Bul. 40 (5-6): 393-397

For Peer Review

Nemire K, Cohen MM (1993) Visual and somesthetic influences on postural orientation in the median plane. Percept. Psychophys. 53 (1): 106-116.

Nyborg, H (1971) Tactile stimulation and perception of the vertical. I. Effect of diffuse vs. Specific tactile stimulation. Scand. J. Psychol. 12: 1-13

Pansell T, Ygge J, Schworm HD (2003) Conjugacy of torsional eye movements in response to a head tilt paradigm. Invest Ophthalmol Vis Sci 44 (6):2557-2564

Schöne, H (1964) On the role of gravity in human spatial orientation. Aeros. Med. 35: 764-772

Templeton WB (1973) The role of gravitational cues in the judgment of visual orientation. Percept. Psychophys. 14 (3): 451-457

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. Percept. Psychophys. 65 (8):1179-1187

Wade, NJ (1973) The effect of water immersion on the perception of the visual vertical. Br. J. Psychol. 64: 351-361

For Peer Review

Figure caption

Figure 1. Rotating platform (A), rod adjustment device (B), dot adjustment device (C), and roll (D) and supine (E) postures. The platform could produce any desired body tilt. The position and velocity interlocking system provided a .005 deg and .005 deg.s^{-1} accuracy. The velocity of the rod and dot devices allowed fast and accurate adjustments. The dashed line indicates the level of the eyes, the axis of rotation of the platform and the rod and the displacement of the dot. The arrow indicates the direction of gravity (G).

Figure 2. Mean setting errors for the rod (deg) and dot (deg v.a.) tasks (panels A and B, respectively). In Panel 1 (Experiment 1), mean setting errors are represented as a function of the body tilt. In Panel 2 (Experiment 2), mean setting errors are function of the roll body tilt and the body restriction (strapped: empty bras; body-cast: full bars). Error bars indicate the standard deviation.

For Peer Review

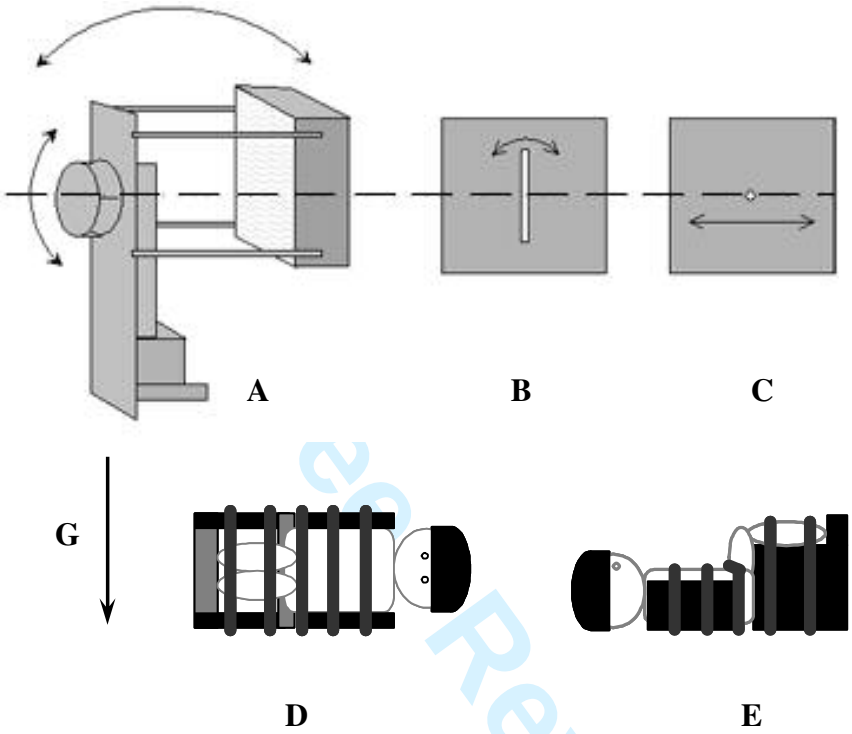


Figure 1

For Review

Physiologisches Institut, Universität Wuerzburg, Roentgenring 9, 97970 Wuerzburg, Germany. Phone: +49 931 312639

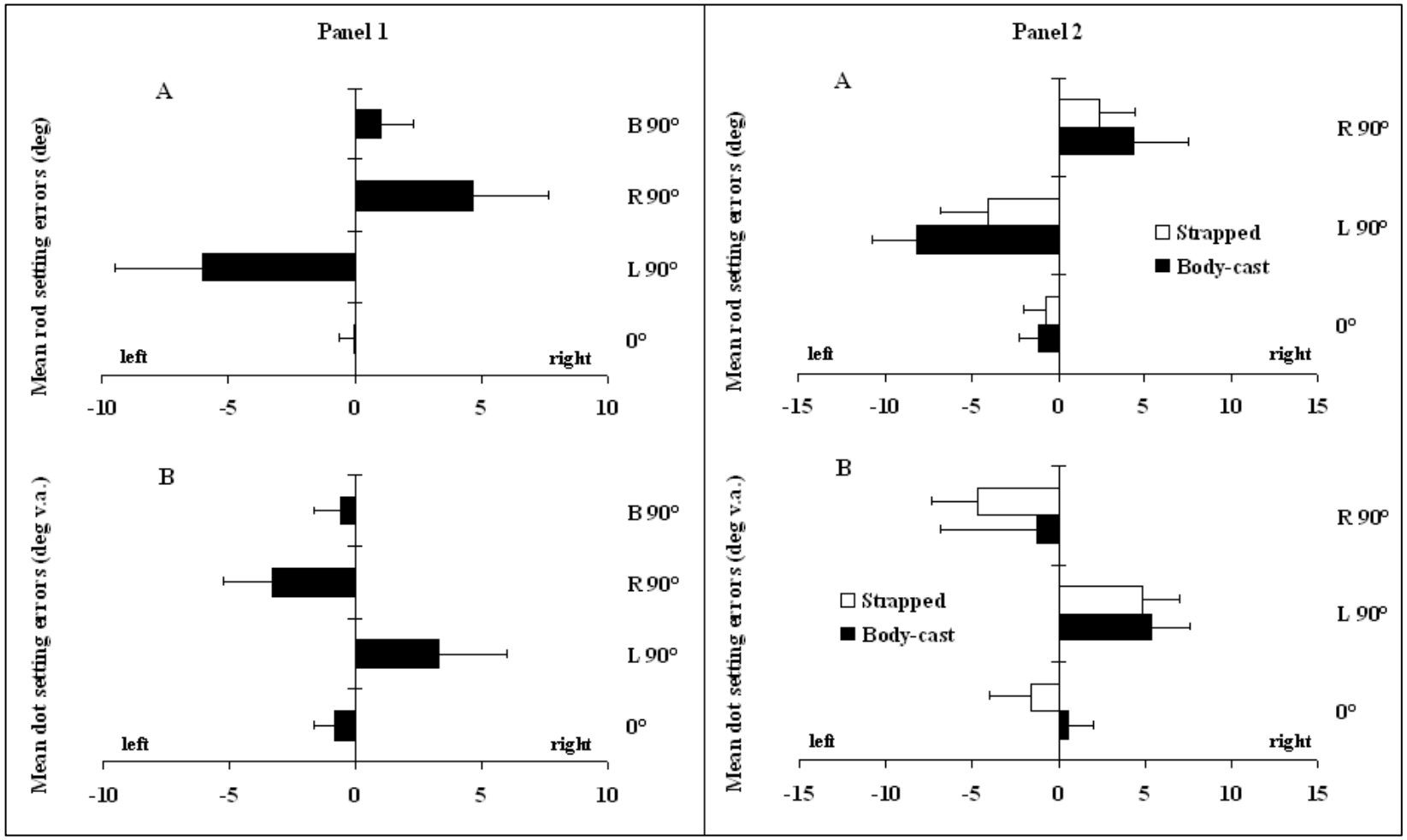

Panel 1
A
Mean rod setting errors (deg)
B 90°
R 90°
L 90°
0°
left
right
-10
-5
0
5
10
B
Mean dot setting errors (deg v.a.)
B 90°
R 90°
L 90°
0°
left
right
-10
-5
0
5
10
Panel 2
A
Mean rod setting errors (deg)
R 90°
L 90°
0°
Strapped
Body-cast
left
right
-15
-10
-5
0
5
10
15
B
Mean dot setting errors (deg v.a.)
R 90°
L 90°
0°
Strapped
Body-cast
left
right
-15
-10
-5
0
5
10
15

Figure 2

<u>Annexe 2:</u> H Ceyte, C Cian, V Nougier, I Olivier & A Roux.

Effects of neck muscles vibration on the perception of the head and trunk midline position. *Experimental Brain Research* 2006; 170(1): 136-140.

Exp Brain Res (2006) 170: 136-140
DOI 10.1007/s00221-006-0389-7

RESEARCH NOTE

Hadrien Ceyte · Corinne Cian · Vincent Nougier · Isabelle Olivier · Alain Roux

Effects of neck muscles vibration on the perception of the head and trunk midline position

Received: 12 October 2005 / Accepted: 1 February 2006 / Published online: 25 February 2006
© Springer-Verlag 2006

Abstract The present study focused on the influence of neck vibration on the perception of the head and trunk midline position (orientation and localization). The orientation of the head and trunk was investigated by the rolling adjustment of a rod on their midline while their localization was investigated by the adjustment of the position of a visual dot as being straight-ahead the eyes or the sternum. The first experiment investigated whether a head–trunk dissociation was induced by the unilateral vibration of neck muscles in upright and restrained subjects. Results showed that the subjective orientation and localization of whole-body midline were shifted toward the vibrated side. The second experiment determined the effect of the neck muscles vibration when the subjects were lying on their side. The effect of vibration disappeared when the side of vibration was opposed to the side of postural inclination and it was stronger than in the upright position when the side of vibration and the side of postural inclination were congruent. Whereas, results suggested that the input from neck muscle proprioceptors participates directly to the elaboration of the egocentric space, the question may be raised as to how the sensory cues interacted in their contribution to the neural generation of an egocentric, body centred coordinate system.

Keywords Head midline · Trunk midline · Visual object localization · Visual object orientation · Neck muscle vibration

H. Ceyte · C. Cian (✉) · A. Roux
Centre de Recherches du Service de Santé des Armées,
BP 87, 38702 La Tronche cedex, France
E-mail: corinnecian@crssa.net
Tel.: +33-4-76636981
Fax: +33-4-76636987

H. Ceyte · V. Nougier · I. Olivier
UPR-ES 597 'Sport et Performance Motrice',
Université Joseph Fourier, UFRAPS,
BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France

Introduction

Determining the visual orientation and localization of a target relative to the observer (egocentric space) involves combining the retinal coordinates of the object with postural signals such as the position of the eyes in the orbit and the position of the head with respect to the trunk. The perception of the position of head on the trunk is greatly influenced by the proprioceptive signals derived from the neck region (Biguer et al. 1988). The contribution of the neck proprioceptive system was often investigated by the vibratory method (Biguer et al. 1988; Karnath et al. 1994; Lekhel et al. 1997; Taylor and McCloskey 1991). Vibration activates receptors in different combinations of neck muscles and produces signals which mimic head movements. On one hand, unilateral vibration of the posterior neck muscles led to an apparent horizontal displacement of a stationary visual target to the side opposite to the stimulation (Biguer et al. 1988; Karnath et al. 1994; Taylor and McCloskey 1991). This suggests a kinaesthetic illusion of an apparent horizontal head rotation about the yaw axis toward the side of stimulation, altering the perceived localization of the head midline. This head rotation illusion supposes that the localization of the trunk midline should be perceived in the opposite direction. On the other hand, some subjects reported vertical displacements of the stationary visual target suggesting a tilt of the head about the roll axis (Biguer et al. 1988). Considering the complexity in the arrangement of the neck muscles, it is unlikely that the effects of vibration were confined to a single neck muscle. Moreover, the properties of the trapezius involve rotation of the head about the yaw and roll axes. None of the studies showed a significant perceived tilt of the head about the roll axis (Biguer et al. 1988; Karnath et al. 1994) probably because of the experimental paradigm (i.e., a dot) that did not allow to detect precisely this rotation.

The present study aims at reassessing the influence of neck vibration on the perception of head and trunk rotation about the yaw and roll axes. Rotation about the

roll axis was evaluated by the rolling adjustment of a rod on the subjects' Z-axis (orientation paradigm) while rotation about the yaw axis was evaluated by the adjustment of the position of a visual dot as being straight-ahead (localization paradigm). Two experiments investigated whether a head–trunk dissociation was induced by the unilateral vibration of the neck muscles when (1) subjects were restrained in an upright-seated position and (2) they were lying on their side.

Methods

Thirteen-volunteer subjects (four females and nine males; mean age 27) took part in Experiment 1. Seven of them (three females and four males; mean age 30) realized Experiment 2. They were right handed and had a right director eye. On the basis of self-report, subjects had no apparent vestibular or somaesthetic abnormalities. In conformity with the Helsinki Convention, individual informed consent was obtained.

Subjects were restrained in a tilting chair. The pivot on which the body rotated was approximately at the midpoint between the ears. Head position was held constant relative to the trunk axis by the use of a helmet and a chin rest fixed on the chair. To activate the neck proprioceptive system, muscles were stimulated by an electromechanical physiotherapy vibrator (frequency of 100 Hz and amplitude of 200 μm). It was composed of two vibratory bobbins. One was positioned over the medial-superior aspect of the left trapezius muscle and the other one over the medial-superior aspect of the right trapezius muscle. The positioning of the bobbins on both sides of the neck avoided any asymmetric load effect in the perception of body position. Their position was individually adjusted according to the anatomic position of the trapezius muscles by digital pressures when subjects' head was yawed and rolled rightward and leftward. The two bobbins were then stabilized together with two elastic rubber bands, one connecting the anterior extremities of the bobbins and another connecting the posterior extremities of the bobbins, so that they did not cause any embarrassment to the subjects.

Subjects faced a monitored luminous rod or dot secured to the platform at a 80 cm distance. The rod (15 cm long and 1 cm wide) was positioned straight-ahead and rotated around the X-axis (0.01° accuracy). The dot (1 cm diameter) moved horizontally in front of the subjects (0.01 mm accuracy). The luminance of visual stimuli was 0.3 cd.m^{-2} (Spectrascan 650). Subjects could modify the orientation of the rod or the localization of the dot by means of a joystick.

Subjects placed in an otherwise dark room kept their eyes closed at all times except during the rod or dot adjustments. They were asked to adjust the visual stimulus to their head or trunk midline. The head midline was defined as the virtual 'forehead-to-chin' plane which divides the head into two equal left and right parts. The trunk midline was defined as the virtual 'sternal manubrium-to-pubis' plane which divides the trunk into two equal left and right parts. In the head condition, the centre of the visual stimulus was placed at the level of subjects' eyes whereas, in the trunk condition, it was placed at the level of subjects' sternum. For the rod session, subjects were instructed to rotate the luminous rod (starting position at ±40°) until it looked parallel to their head or trunk midline. For the dot session, they were instructed to displace laterally the visual stimulus (starting position at ±120 mm) until it appeared "straight-ahead".

Subjects took part in eight sessions of 15 min corresponding to the eight possible combinations of tasks (rod, dot), vibration conditions (vibration, no-vibration) and reference conditions (head, trunk). In the vibration condition, only the left neck muscles were vibrated without interruption during all sessions. However, a 1 min of vibration in the upright position was applied before the successive trials. The order of presentation of the different sessions was counterbalanced across subjects. In Experiment 1, all adjustments were performed in the upright position. Each session was composed of five trials, one trial realized every minute. In Experiment 2, the adjustments were performed in the upright position (0°) and with subjects lying on their side (left and right, L90° and R90°, respectively). For a given body tilt, after a 20 s delay, the adjustment of the dot or rod was performed. Once validated, the chair rotated to the next preset position. Each session included nine trials, three angles of roll tilt repeated three times. The sequence of trials was randomly determined.

During the rod session, the adjustments were expressed as the angular difference (deg) between subjects' true orientation of the body midline and the inclination of the rod. For the dot session, the adjustments were expressed as the visual angle difference (deg v.a.) between the objective straight-ahead direction and the position of the dot. The adjustments were arbitrarily considered to be positive if the upper pole of the rod or dot deviated to the right from the objective body midline and negative if the rod or dot deviated to the left.

Results

In Experiment 1, in order to control the absence of any effect of time on the body midline perception, eight separate analyses of variance (ANOVAs) with trials as repeated measures were applied to the adjustment errors for the combinations of the two tasks (rod, dot), two vibration conditions (vibration, no-vibration) and two reference conditions (head, trunk). Whatever the task, the vibration condition or the reference condition, results showed no effect of time ($P > 0.05$). Thus, for further analyses, the adjustments were pooled over the five trials of each session. To investigate the effect of neck muscles vibration, two vibration condition (vibration vs. no-vibration) × two reference condition (head vs. trunk)

ANOVAs with repeated measures on both factors were applied to the adjustment errors for the rod and dot tasks, separately. A post hoc analysis (Newman–keuls) was performed when $P<0.05$. For the rod task (Fig. 1a), results showed that the errors depended on the vibration condition [$F(1,12)=16.03$; $P<0.05$]. There was no main effect of the reference condition and no interaction of the two factors ($P>0.05$). A significant left tilt of the rod was observed during the vibration condition. For the dot task (Fig. 1b), whereas, errors depended on the vibration condition [$F(1,12)=8.62$; $P<0.05$], no effect of the reference condition and no interaction of the two factors were found ($P>0.05$). Vibration induced a significant left displacement of the dot. The subjective orientation and localization of body midline were shifted toward the vibrated side. No head–trunk dissociation was induced by the vibration.

In Experiment 2, data analyses were performed on the algebraic difference between the mean setting errors with and without vibration (baseline). A preliminary analysis showed that the vibration in the upright position induced the same left deviation as in Experiment 1 for the rod and dot tasks, respectively ($P>0.05$). To investigate the effect of neck vibration when subjects were tilted in roll, 2 reference condition (head vs. trunk) × 3 body tilt (L90° vs. 0° vs. R90°) ANOVAs with repeated measures on both factors were applied to the algebraic difference for the rod and dot tasks, separately. A post hoc analysis (Newman–keuls) was performed when $P<0.05$. For the rod task (Fig. 2a), results showed a main effect of body tilt [$F(2,12)=5.75$; $P<0.05$], neither an effect of the reference condition nor an interaction of the two factors were found ($P>0.05$). Vibration induced a larger left tilt of the rod for the L90° than for the upright and the R90° positions. For the dot task (Fig. 2b), results showed significant main effects of reference [$F(1,6)=9.56$; $P<0.05$] and body tilt conditions [$F(2,12)=9{,}55$; $P<0.05$] and there was no interaction of the two factors. Vibration induced a larger left displacement of the dot for the L90° than for the upright and the R90° positions. This effect was stronger for the head than for the trunk condition. Whatever the task, an increased left deviation of the subjective position of the whole-body midline toward the vibrated side was observed when subjects were lying on their left side. Moreover, when subjects were lying on their right side, no significant left deviation was observed (*t*-test against zero, $P>0.05$).

Discussion

Vibration of the neck muscles was expected to induce an abnormal spindle afferent discharge, which could be interpreted as a change in the head position relative to the trunk in the direction of the lengthening of the vibrated muscle (Roll et al. 1993). However, no head–trunk dissociation was observed in the upright position. The vibration induced a virtual horizontal and roll displacement of the whole-body. A response of proprioceptive origin may occur to compensate for this virtual displacement known as the "tonic vibration reflex"

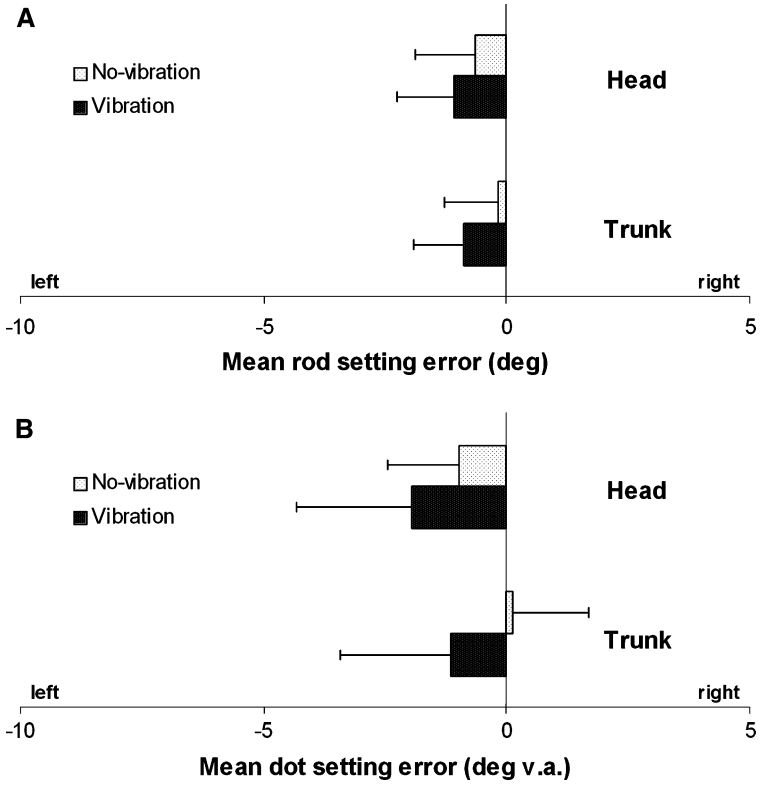


Fig. 1 Mean setting errors for the *rod* (deg) (**a**) and *dot* (deg v.a.) (**b**) tasks with and without vibration. *Error bars* indicate the standard deviation

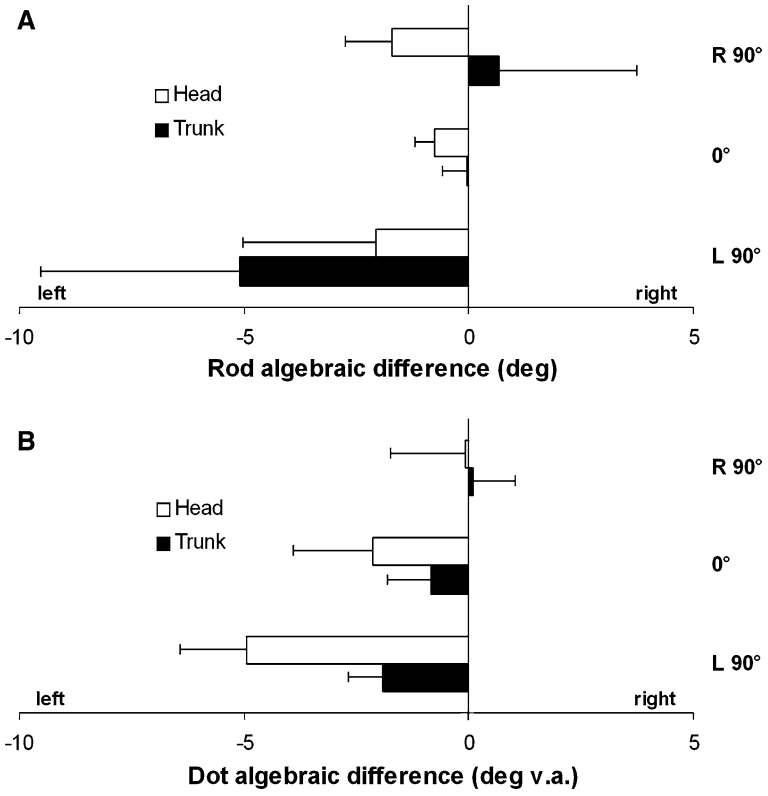


Fig. 2 Vibration effect (algebraic difference between with and without vibration conditions) for the *rod* (deg) (**a**) and *dot* (deg v.a.) (**b**) tasks as a function of roll tilt (deg). *Error bars* indicate the standard deviation

(Goodwin et al. 1972; Hagbarth and Erklund 1966). This phenomenon is attributed to the excitation primacy of the spindle primary endings by the vibration leading to a stretch reflex type of response. Even if no visible movements are induced, subjects may have the illusion that a gradual change of position occurs, corresponding to the movement, which should have occurred if the contraction had not been isometric (Hagbarth and Erklund 1966). This regulatory response was unnecessary since the whole-body was mechanically restrained, but it induced subjects to perceive their whole-body as moving toward the vibrated side.

Neck proprioception is known to be processed together with the vestibular afferences to estimate the head and trunk positions. However, the proprioceptive inputs induced by neck muscles vibration conflicted with the labyrinthine ones. The brain had to estimate the likely body configuration based on the conflicting signals (Lekhel et al. 1997) and interpreted that the whole-body was moving leftward within a fixed head–trunk space. Furthermore, the experimental data corroborated the existence of a proprioceptive chain from eyes to feet in the organization of the whole-body posture. In other words, there would be a close linkage between eye and foot, via congruent proprioceptive messages (Roll and Roll 1988). This chain could contribute decisively to the postural body schema. Applying a vibration at any level in the proprioceptive chain could modify the internal representation of the body posture and thus the spatial position of the whole-body midline.

However, the effect of vibration disappeared when the side of vibration was opposed to the side of postural inclination and it was stronger than in the upright position when the side of vibration and of postural inclination were congruent. Considering that the proprio-somaesthetic information changed when subjects were lying on their side, the question may be raised as to how the sensory cues interacted in their contribution to the neural generation of an egocentric, body centred coordinate system. It has been shown that the roll body tilt induced a displacement of the perception of the apparent body position in the direction of the body tilt (Bauermeister 1964). Results suggested that the proprio-somaesthetic stimulation was prevalent over the musculo-tendinous stimulation of the neck. When the direction of the effects was congruent, the effect of the proprio-somaesthetic stimulation was amplified by the vibration of neck muscles. This suggests that a common processing of all these proprioceptive feedbacks subserves postural estimation and that these feedbacks participate together in the elaboration of a body reference (Roll and Roll 1988).

It remains, however, that according to the complexity of the arrangement of neck muscles, the vibration could not be confined to the trapezius muscle alone. The positioning of the vibrators a bit more to the left/right or a bit more up/down could have modified the magnitude and/or direction of the vibration effects. Future studies should further investigate as to which extent the vibrators position on the neck muscles influences the rod and dot judgments of the body midline.

References

Bauermeister M (1964) Effect of body tilt on apparent verticality, apparent body position, and their relation. J Exp Psychol 67(2):142–147

Biguer B, Donaldson ML, Hein A, Jeannerod M (1988) Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. Brain 111:1405–1424

Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC (1972) The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralyzing joint afferents. Brain 19:705–748

Hagbarth KE, Erklund G (1966) Motor effects of vibratory muscle stimuli in man. In: Granit R (eds) Muscular afferents and motor control. Almqvist & Wiksell, Stockholm

Karnath HO, Sievering D, Fetter M (1994) The interactive contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation to subjective "straight-ahead" orientation in man. Exp Brain Res 101:140–146

Lekhel H, Popov K, Anastasopoulos D, Bronstein A, Bhatia K, Marsden CD, Gresty M (1997) Postural responses to vibration of neck muscles in patients with idiopathic. Brain 120:583–591

Roll JP, Roll R (1988) From eye to foot: a proprioceptive chain involved in postural control. In: Amblard B, Berthoz A, Clarac F (eds) Posture and gait: development, adaptation and modulation. Elsevier BV (Biomedical Division), Amsterdam, pp 155–164

Roll JP, Popov K, Gurfinkel V, Lipshits M, Andre-Deshays C, Gilhodes JC, Quoniam C (1993) Sensorimotor and perceptual function of muscle proprioception in microgravity. J Vest Res 3:259–273

Taylor JL, McCloskey DI (1991) Illusions of head and visual target displacement induced by vibration of neck muscles. Brain 114:755–759