



HAL
open science

Contrôle et guidage de la locomotion humaine

Halim Hicheur

► **To cite this version:**

Halim Hicheur. Contrôle et guidage de la locomotion humaine. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2006. Français. NNT: . tel-00161881

HAL Id: tel-00161881

<https://theses.hal.science/tel-00161881>

Submitted on 11 Jul 2007

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.

Ecole Doctorale Cerveau – Cognition – Comportement

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ PARIS 6

Spécialité : Physiologie et Biomécanique du mouvement

Présentée par

Halim Hicheur

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS 6

CONTROLE ET GUIDAGE DE LA LOCOMOTION HUMAINE

Soutenue le 22 juin 2006

Devant le jury composé de :

Pr Didier Orsal (président du jury)

Pr Alain Berthoz (directeur de thèse)

Pr Guy Chéron (rapporteur)

Pr François Clarac (rapporteur)

Pr Daniel Bennequin (examineur)

Pr Jean-Louis Vercher (examineur)

RESUME :

L'objectif de ce travail est de fournir quelques éléments de compréhension sur les règles d'organisation de l'activité locomotrice chez l'homme. Son originalité réside dans le fait d'analyser la locomotion humaine dans ses composantes (sensori)motrice et cognitive : ainsi la locomotion est considérée et analysée comme l'activité coordonnée des membres inférieurs combinée à des stratégies de planification communes à l'ensemble des mouvements orientés vers un but spatial. Deux niveaux de description de la locomotion sont pris en compte, l'analyse des processus aboutissant à la formation du pas et ceux liés à la génération de la trajectoire locomotrice. Les effets propres et conjoints du mode et de la vitesse de locomotion, ainsi que de la géométrie des trajets, sur la régulation de l'activité locomotrice, sont étudiés au moyen (principalement) de l'analyse cinématique mais également électromyographique et vidéooculographique. Les origines de certains invariants cinématiques de la locomotion humaine sont étudiées pour ces deux niveaux d'analyse et la caractérisation des mouvements du regard et du corps lors des changements de direction de marche est réalisée. Enfin, quelques approches et principes particulièrement intéressants, comme le principe de segmentation et celui d'optimalité, sont discutés dans le cadre général de l'étude expérimentale et de la modélisation des processus de génération et de contrôle des trajectoires locomotrices.

SUMMARY :

The aim of this experimental work is to provide elements of understanding relatively to some organizing principles of human locomotion. Its originality comes from the analysis of human locomotion through its sensorimotor and cognitive components: here, locomotion is thought and analyzed as a motor activity that combines a continuous, fine coordination of the limbs and trunk across each step with the planning strategies of goal-directed movements. Thus, two levels of description of locomotion are considered, the analysis of the processes underlying the generation and control of both the locomotor pattern (across each step cycle) and the locomotor trajectory. The own and combined effects of the speed, the mode of locomotion as well as the geometrical properties of the path, on the regulation of locomotor activity are tested. This is realized mainly through kinematic recordings but also using electromyographic and videooculographic measurements. The origins of some kinematic invariants that were reported both for step and path formation are studied and the organization of head, eye and body movements for the steering of locomotion is characterized. Finally, the interests of some general approaches and principles, like the notions of segmentation and optimality, are discussed within the general framework of locomotor path planning.

J'ai d'abord pensé que de simples remerciements à toutes les personnes (sans les nommer) qui avaient contribué à faciliter la conduite de ce travail étaient suffisants. Cette pensée était dirigée par mon impression que dans ce genre d'occasions, les paroles dites étaient préférables aux choses écrites. Je me rends compte, indépendamment des us et coutumes « académiques », que mentionner ces personnes dans ce manuscrit ne pouvait, dans tous les cas, ne faire de mal à personne... enfin ... si... juste à celui qui allait devoir se souvenir de tout le monde !

À mes parents,

Qui se sont sacrifiés pour la réussite de leurs six enfants, qui nous ont donné tout ce qu'ils avaient à offrir, et au-delà de tout, qui nous ont élevé selon des valeurs morales qui nous ont indéniablement aidé à trouver notre chemin,

Puisse Dieu leur faire miséricorde,

À mes frères, à mes sœurs et à leurs maris, à mes neveu et nièce, et la famille ne s'arrêtant pas à eux, à tous mes proches au quartier de l'Isle, ceux que j'ai connu un peu plus tard à Lyon et plus récemment à Paris, à ma nombreuse famille du bled, à mes oncles, tantes, et aux nombreux cousin(e)s, les plus grand(e)s comme les tout petit(e)s, je me souviendrai toujours de ces longs étés durant lesquels j'ai fait avec eux mes premiers pas dans les ruelles de la mythique « tanja » à Sétif,

Toutes ces personnes, tous ces lieux...ont constitué le parcours (qui est loin d'être isolé comme certains, ici et là, voudraient nous le faire croire !...) d'un jeune garçon de « quartier » qui a tenté le « pari de l'école » et qui s'est pris au jeu de la « quête du savoir »,...

...et si le chemin a souvent été truffé d'embûches, il a aussi été facilité par la présence de rares personnes comme Alain Berthoz, qui a bien voulu ouvrir les portes de son laboratoire à ce jeune homme qui ne savait pas encore s'il voulait continuer sa formation universitaire après sa maîtrise, un peu dépité qu'il était de « l'air du temps »et à qui le Professeur a immédiatement suscité le goût pour la recherche...

je dois donc beaucoup à mon directeur de thèse, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire, pour m'avoir aidé à apporter de la rigueur à mon raisonnement, de la

clarté à mon propos, en même temps qu'il me faisait bénéficier de son savoir, de sa riche expérience...et bien sûr pour son soutien continu tout au long de ces années,

Je remercie également Stéphane Vieilledent qui, m'a initié au travail de recherche durant mon DEA, au terme de très longues journées passées à l'Insep, je remercie également Thomas Ducourant pour sa gentillesse, je lui souhaite plein de réussite, j'associe également Jean-François Stein pour l'intérêt continu qu'il a accordé à ce travail et pour nos nombreuses discussions aussi intéressantes qu'inachevées !...

Merci à Stéphane Dalbéra pour nous avoir donné tant de facilités pour l'utilisation de son système de capture (enfin surtout durant les premières manips !), Mes remerciements vont également à Benoit Girard, qui avec Stéphane a bien voulu relire une partie de ce manuscrit, à Sidney Wiener pour ses corrections sur mes textes en anglais,

Merci à Manuel, alias « le baroudeur », à Damien alias « le vrai-faux » blagueur, et **BIEN SUR** à Matteo pour les nombreuses conversations dans lesquelles nous avons refait le monde, du fin fond de notre petit bureau !

Merci aux autres collègues du bureau de l'ex salle « robot », Alexandre, Matthieu, Panagiota, Kinga, Laura, Taeko, à notre visiteur occasionnel Julien...pour avoir supporté ma présence !...merci à tous les autres collègues étudiants parmi lesquels nos deux « représentants » Eric et Nizar !

Merci à Romaric, Cuong, et Julie, ils ne savent pas pourquoi (enfin ils s'en doutent peut être) mais je leur dis merci ! Merci à Pierre pour son aide technique et son agréable compagnie, à France et à Sandrine pour leur patience après les maintes et maintes fois où j'ai sollicité leur aide...

Merci à Michel Francheteau ainsi qu'à mesdames Delizy et Piton, pour leur disponibilité à trouver les meilleures (c-a-d les plus rapides !) solutions aux « quelques » problèmes de gestion que nous avons rencontré, merci à tous les autres,

Merci aux enseignants de l'ex-DEA de Physiologie et Biomécanique du mouvement, parmi lesquels, notamment, Didier Orsal et Agnès Roby-Brami, pour la qualité des cours que j'ai reçu durant cette année,

Et bien sur merci aux membres du jury de thèse, et plus particulièrement à François Clarac et Guy Chéron pour avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail,

TABLE DES MATIERES

1. Introduction	5
2. Contexte théorique	7
Section 2.01 Un aperçu historique de la physiologie de la motricité	7
2.01. a. De l'énergie vitale au potentiel d'action : la description de la nature et du rôle de l'influx nerveux	8
2.01. b. L'action musculaire	10
2.01. c. Des organes sensoriels, de la sensation et de la régulation du mouvement ...	15
2.01. c. 1. Le système visuel, au-delà des yeux...	15
2.01. c. 2. Le système vestibulaire	18
2.01. c. 3. La proprioception musculaire, articulaire et cutanée	20
2.01. d. Intégration sensorimotrice dans le SNC, mouvements automatiques et mouvements volontaires : vers une physiologie intégrative de la motricité	23
2.01. d. 1. Avant le XVIII ^{ème} siècle...	23
2.01. d. 2. Après le XVIII ^{ème} siècle...	24
Section 2.02 Neurosciences du mouvement : de la neurophysiologie à la « neurocomputation »...	27
2.02. a. Bases neurales du contrôle (loco) moteur chez l'animal	28
2.02. b. Bases neurales du contrôle moteur chez le primate...	31
2.02. c. Les théories du contrôle moteur	33
2.02. c. 1. Le problème du contrôle	34
2.02. c. 2. Bernstein et le problème du contrôle moteur en biologie	35
2.02. d. Modéliser les stratégies de contrôle moteur...	36
2.02. d. 1. De l'équilibre dynamique du mouvement au modèle de Feldman	37
2.02. d. 2. Le contrôle du mouvement biologique, un contrôle optimal	40
2.02. d. 3. Modèles internes	41
2.02. d. 4. Aucun contrôle, l'émergence d'un comportement auto organisé : une approche synergétique de la coordination motrice	44
2.02. d. 5. Les approches mixtes...	46
Section 2.03 Contrôle et guidage de la locomotion humaine	48
2.03. a. Génération et contrôle de l'acte locomoteur	48
2.03. a. 1. Les phases du cycle locomoteur, le cas de la marche	49
2.03. a. 2. Aspects (bio) mécaniques	51
2.03. a. 3. Aspects mécaniques (passifs) de la locomotion humaine	54
2.03. a. 4. Aspects physiologiques	56
2.03. a. 5. Invariants cinématiques et cinétiques, origines physiologique et mécanique ...	64

2.03. b.	Le guidage de la locomotion humaine: génération et contrôle des trajectoires du corps	70
2.03. b. 1.	Contrôle visuel de la locomotion humaine	70
2.03. b. 2.	Système vestibulaire et orientation spatiale	73
2.03. b. 3.	Proprioception et rotations...	75
2.03. b. 4.	Perturbation « multisensorielle » et contrôle des trajectoires : l'importance du contrôle du mouvement de la tête	76
2.03. b. 5.	Navigation et mémoire spatiale	77
2.03. c.	Objectifs du travail expérimental	82
3.	Méthodologie générale	85
Section 3.01	Protocoles expérimentaux	85
3.01. a.	Tâche	85
3.01. b.	Sujets	85
3.01. c.	Vitesse de locomotion	86
3.01. d.	Géométrie des trajets locomoteurs	86
Section 3.02	Matériels de mesure	87
3.02. a.	Capture de mouvement	87
3.02. a. 1.	Calibration du système	87
3.02. a. 2.	Enregistrement automatique du mouvement	89
3.02. b.	Enregistrement du mouvement des yeux	89
3.02. b. 1.	Phase de calibration	90
3.02. b. 2.	Nature des données brutes : quelques problèmes...	91
3.02. c.	Enregistrement électromyographique	91
Section 3.03	Pré traitement et analyse des données	92
3.03. a.	Prétraitement et outils de programmation	92
3.03. a. 1.	Vicon Workstation – Vicon I.Q.	92
3.03. a. 2.	Visual Basic Editor - Excel	93
3.03. a. 3.	3DVL – Matlab	93
3.03. b.	Modélisation du corps - définition des segments corporels	94
3.03. c.	Définition de repères	94
3.03. d.	Calcul de vitesses, d'accélération, filtrage et analyse fréquentielle	95
3.03. e.	Décomposition du mouvement et algèbre linéaire	95
3.03. f.	Analyse de la coordination	96
3.03. g.	Géométrie des trajectoires	96
4.	Partie expérimentale	99
Section 4.01	Coordination inter segmentaire et modes de locomotion : à propos de la « loi de covariation planaire » des angles d'élévation	101
4.01. a.	Annexe I : Activité EMG et adaptation du pattern locomoteur	142

Section 4.02	Effets des variations d'accélération centrifuge sur le contrôle des mouvements respectifs de la tête et du tronc : influence propre de la géométrie du trajet	149
Section 4.03	Transition entre ligne droite et virage, et contrôle de l'orientation de la tête : combinaison de critères de stabilité et d'anticipation de la future direction	157
4.03. a.	Annexe II : Mouvement des yeux et suivi de trajectoires locomotrices	167
Section 4.04	Génération et contrôle de trajectoires locomotrices complexes : relation entre géométrie et cinématique, la « loi de puissance 1/3 », une loi de simplification ?	173
5.	Discussion générale	189
Section 5.01	Pattern locomoteur et contrôle optimal	189
5.01. a.	Formation du pattern locomoteur et émergence de synergies motrices	189
5.01. b.	Contrôle de l'activité locomotrice : critères d'optimalité et dynamique passive	191
Section 5.02	Guidage de la locomotion et effets de la géométrie des trajectoires	194
5.02. a.	Coordination Tete-Tronc lors de tâches de suivi de trajectoires	194
5.02. b.	Mouvements de la tête, des yeux et du tronc lors de la génération de trajectoires curvilignes	195
Section 5.03	Des trajectoires locomotrices optimales ?	196
5.03. a.	Lois du mouvement biologique et interactions perceptivo-motrices durant la locomotion humaine	196
5.03. a. 1.	Loi de puissance 1/3 et locomotion humaine	197
5.03. a. 2.	Interactions perceptivo-locomotrices	198
5.03. b.	Planification des trajets : segmentation et contrôle optimal	199
Section 5.04	En résumé...	202
5.04. a.	Contrôle et guidage des déplacements en ligne droite	202
5.04. b.	Contrôle et guidage des déplacements en ligne courbe	203
6.	Bibliographie générale	205

1. Introduction

L'étude des *règles* propres à l'initiation et au contrôle du mouvement des corps vivants est une discipline relativement récente si nous la comparons historiquement à l'étude mécanique du mouvement des solides pour lesquels la formalisation de principes fondamentaux fût proposée au XVII^{ème} siècle par Newton. S'il a fallu attendre une période relativement récente pour voir apparaître des « équations du mouvement » en biologie, l'étude du mouvement biologique est elle, inscrite dans une longue histoire qui remonte probablement à la période de l'Egypte ancienne. En revanche, et si l'on doit à Fernel (XVI^{ème} siècle) la paternité du terme « physiologie » (la « science qui étudie les causes de l'action du corps »), ce n'est qu'à partir du début du XIX^{ème} siècle qu'émerge, dans sa forme actuelle, une physiologie du mouvement. En effet, c'est durant cette période que les bases de l'étude des déterminants structurels et fonctionnels du mouvement biologique ont été formulées dans le sens que nous connaissons aujourd'hui.

Ici, il est peut être utile de rappeler quelques éléments de base permettant de mieux saisir la complexité de l'étude du contrôle moteur en biologie. En comparaison avec bon nombre de systèmes mécaniques mobiles, les êtres vivants sont constitués d'une variété beaucoup plus grande de matériaux. Ces masses solides (les différents organes digestifs, les os, les différents tissus musculaires, nerveux...) évoluent dans un milieu liquide qui constitue près des 2/3 de la masse corporelle chez l'homme adulte. Chaque élément liquide ou solide peut se décomposer en des milliards de cellules, elles même constituées d'une grande variété de protéines, ... En dépit de la complexité structurelle liée à la gestion du système corporel dans son ensemble, le système moteur animal et humain est déplacé comme un « tout cohérent » et montre, en outre, une adaptabilité beaucoup plus grande que les systèmes robotisés dans le contrôle du mouvement d'un segment ou de l'ensemble du corps.

Le mouvement du corps est rendu possible par l'action d'organes effecteurs et d'organes sensoriels nous renseignant sur divers aspects de notre propre mouvement : ces organes sont mobiles à la fois par rapport au monde externe mais aussi dans le référentiel lié au corps. Néanmoins, leurs activités respectives contribuent au contrôle du déplacement de tout ou partie du corps dans l'espace. La

question des référentiels dans lesquels le mouvement biologique est exprimé ou décrit, n'est donc pas uniquement une question d'ordre méthodologique, mais elle est directement liée à la multitude des espaces impliqués dans l'exécution du mouvement.

L'objectif de ce travail est de fournir quelques éléments de compréhension sur les règles d'organisation de l'activité locomotrice chez l'homme. Son originalité réside dans le fait d'analyser la locomotion humaine dans ses composantes (sensori)motrice et cognitive : ainsi la locomotion est considérée et analysée comme l'activité coordonnée des membres inférieurs combinée à des stratégies de planification communes à l'ensemble des mouvements orientés vers un but spatial. Le champ théorique dans lequel se situe ce travail expérimental sera rappelé dans un premier chapitre de cette thèse. La méthodologie de travail utilisée durant ce travail expérimental sera précisée avant la présentation des résultats de ces études (principalement sous la forme d'articles publiés dans des revues à comité de lecture, ou en cours de publication).

2. Contexte théorique

La spécificité de la génération et du contrôle du mouvement *biologique* réside à la fois dans des considérations structurelles et fonctionnelles. En effet, une multitude d'organes moteurs et sensoriels est impliquée directement dans le contrôle du mouvement du corps dans son ensemble.

La première partie de ce chapitre sera dédiée à une synthèse de l'évolution des concepts relatifs à la physiologie de la motricité au cours de l'histoire¹. Les principales étapes de l'étude de la fonction locomotrice seront ensuite revues. Enfin, les connaissances actuelles, portant sur la contribution multi sensorielle au contrôle de la commande motrice et des trajectoires locomotrices dans leur globalité, seront présentées.

Section 2.01 Un aperçu historique de la physiologie de la motricité

La compréhension de l'organisation fonctionnelle du système moteur repose sur l'identification de ses « agents ». Nous présenterons brièvement l'évolution des conceptions relatives aux rôles respectifs des nerfs, des muscles, des organes sensoriels pour aboutir à un schéma d'ensemble décrivant l'action intégrative du système nerveux central (SNC) dans lequel la contribution propre des centres spinaux, des régions corticales et cérébelleuses sera progressivement comprise et étudiée durant le XIX^{ème} siècle.

Ainsi, nous décrirons l'évolution des concepts rendant compte de la nature et des propriétés de l'influx nerveux qui provoque la contraction musculaire. L'étude de la contribution de différents organes sensoriels à la perception du mouvement propre et du mouvement dans le monde environnant sera ensuite revue. Enfin, nous tenterons de compléter ce chapitre par une dernière partie dans laquelle nous reviendrons sur les développements conceptuels, associés aux découvertes expérimentales, relatifs à l'interaction dynamique entre l'ensemble des constituants

¹ Une partie des éléments historiques cités furent trouvés dans l'excellente revue de Bennett et Hacker (2002, *Progress in Neurobiology*, pp 1-52).

Des ouvrages d'époque ont été obtenus via la Bibliothèque Inter Universitaire de Médecine : <http://www.bium.univ-paris5.fr/histmed/medica.htm>

du système moteur (structures nerveuses, spinales et supra-spinales, motoneurones, muscles...).

2.01. a. De l'énergie vitale au potentiel d'action : la description de la nature et du rôle de l'influx nerveux

La production et la transmission de « l'énergie » nécessaire au déplacement des segments corporels fut longtemps décrite comme la circulation de l'âme, ou plutôt des âmes (Aristote, IV^{ème} siècle avant J.C, Galien, II^{ème} siècle), ou encore celle des « esprits » (Descartes XVII^{ème} siècle, voir Bennett and Hacker 2002). Si plusieurs termes ont été proposés pour rendre compte de la nature de l'influx nerveux, l'importance des nerfs comme vecteurs de cette transmission d'énergie, résultant en une contraction musculaire, fut très tôt mise en avant par Galien suite aux dissections qu'il réalisa sur une grande variété d'espèces animales. En outre, suivant ses observations sur les conducteurs de chars blessés, Galien fut probablement le premier (certains historiens attribuent cette distinction à Herasistrate, médecin égyptien de l'école d'Alexandrie IV^{ème} siècle avant J.C) à suggérer l'existence de nerfs moteurs (« l'âme motrice ») et de nerfs sensitifs (« l'âme sensitive ») qu'il décrivait comme nerfs durs et nerfs doux, respectivement.

L'étude de la fonction motrice a donc été particulièrement marquée par l'observation des propriétés de ce liant structurel assurant la communication entre différents types d'organes, le tissu nerveux. Si le fonctionnement du système nerveux a été abondamment décrit par les premiers physiologistes du XIX^{ème} siècle, quelques décennies avant eux (en 1791 précisément), Galvani mettait déjà en avant la nature électrique de l'activité nerveuse en provoquant la contraction des muscles de la cuisse d'une grenouille par une stimulation électrique. Cette première observation marquera clairement la rupture entre les conceptions issues de l'antiquité ou encore celles plus récentes de Descartes qui décrivaient l'influx nerveux comme l'écoulement d'esprits animaux (Bennett and Hacker 2002).

La démonstration expérimentale de la différenciation des fibres nerveuses selon qu'elles soient sensibles ou motrices est attribuée à deux physiologistes anglais

(Bell) et français (Magendie), comme rappelé par Claude Bernard dans l'un de ses cours au Collège de France (1855)².

Si une multitude d'expérimentations a permis de décrire des mécanismes physiologiques « de base », tels que le réflexe myotatique par exemple, l'interprétation des résultats expérimentaux a donné lieu à d'intenses débats tout au long de ce siècle. Ceux-ci sont bien illustrés dans la mise en garde de Claude Bernard à propos du travail de «*ceux, extrêmement nombreux, qui demandent à l'expérience la confirmation d'une idée fixe...ils expérimentent, non pour chercher, mais pour prouver : leurs conclusions sont posées avant que leur travail soit commencé* ». Si ces critiques de l'étude expérimentale sont légitimes, elles témoignent également de la grande richesse des débats que connaît la physiologie moderne au XIX^{ème} siècle. L'étude des propriétés structurelles du système nerveux et la découverte par Schwann en 1840 de la cellule nerveuse, a ainsi progressivement évolué grâce à différentes techniques de coloration (telles que celles de Golgi au niveau des arborescences des cellules nerveuses), jusqu'à ce que Ramon y Cajal, perfectionnant les méthodes de Golgi, propose le neurone comme unité de base du système nerveux³.

La nature de la communication inter cellulaire fut ensuite étudiée au niveau de la jonction neuromusculaire et Bernard décrivait l'effet bloquant du curare sur les rapports entre activités nerveuse et musculaire. Les progrès effectués en électrophysiologie depuis Galvani allaient permettre à l'allemand Emile du Bois-Reymond, au milieu du XIX^{ème} siècle, de mesurer pour la première fois un « courant » d'action communs aux muscles et aux nerfs stimulés, et caractérisés notamment par une première fluctuation négative. Les élèves du physiologiste allemand allaient ensuite préciser ces connaissances, et Julius Bernstein suggérait

² « Les anciens avaient déjà eu l'idée de l'existence distincte possible de nerfs moteurs et de nerfs sensitifs. Galien avait observé des paralysies distinctes de ces deux ordres de fonctions...lorsque Ch. Bell, disséquant les nerfs de la face, vit que les filets du facial allaient presque tous vers les muscles, et que le filets de la cinquième paire allaient à la peau, il fit une simple observation ; mais ensuite il fit une hypothèse et se demanda s'il n'était pas possible que le nerf facial fut moteur et le trijumeau sensitif. Ch. Bell qui était plus anatomiste qu'expérimentateur, fit vérifier la supposition par Schaw, qui opéra sur des ânes : l'expérience donna raison à sa supposition...il arrive souvent qu'à une même époque, une même question est à l'étude dans différent pays, et plusieurs homme suivent alors la même idée...l'expérience fut faite par Magendie, et donna raison à l'induction de Ch. Bell...les expériences de Magendie rectifièrent différents points de l'idée préconçue du physiologiste anglais...Magendie a montré que l'existence de la sensibilité des racines antérieures que Bell avait été amené à nier par la théorie...Aussi, dans cette grande découverte, la justice exige qu'on ne sépare pas le nom de Magendie de celui de Ch. Bell ».

³ Différemment de Golgi qui pensait que les dendrites n'avaient qu'un rôle nutritif, Cajal soutenait que celles-ci étaient également impliquées dans la transmission du message nerveux.

que la différence de concentration ionique qu'il avait mesuré entre l'intérieur et l'extérieur de la fibre musculaire était à l'origine du courant électrique mesuré. Entre temps, von Helmholtz (1850) estimait la vitesse de conduction nerveuse à 40 m/s. Il serait trop long ici de citer l'ensemble des auteurs ayant, par la description de plus en plus précise qu'ils firent des caractéristiques de l'influx nerveux, contribué à la compréhension de l'influx nerveux comme étant une série de potentiels d'action ; retenons que ceux-ci sont propagés le long des axones des cellules nerveuses et transmises de cellule nerveuse en cellule nerveuse, par le biais d'un mécanisme particulier, la transmission synaptique.

C'est au physiologiste anglais Sherrington que l'on doit le terme de synapse, au début du XX^{ème} siècle. La nature électrique et chimique de la transmission du message nerveux fut ensuite largement étudiée. Nous reviendrons plus amplement sur la portée des travaux de Sherrington dans le prochain chapitre.

Néanmoins, si des avancées considérables ont eu lieu au tournant du XIX^{ème} siècle en ce qui concerne la compréhension de la structuration du système nerveux, la compréhension de l'organisation fonctionnelle des différentes populations neuronales au sein de différents centres nerveux demeure une question qui est aujourd'hui encore intensément étudiée ; il s'agit de comprendre l'ensemble des processus qui aboutissent à l'observation d'un influx nerveux (au niveau de ce que Sherrington appelait la voie finale commune) provoquant la contraction musculaire, et par là la génération du comportement moteur.

2.01. b. L'action musculaire

Si l'étude du système nerveux s'est rarement dissociée de l'étude des propriétés du système musculaire (comme nous l'avons vu précédemment avec notamment Galvani puis Claude Bernard), des concepts particulièrement importants relatifs à la compréhension de la nature de la contraction musculaire *per se*, méritent d'être mentionnés indépendamment des études portant sur la relation entre activité nerveuse et activité musculaire.

C'est une nouvelle fois à l'école d'Alexandrie (III^{ème} siècle avant JC) qu'il faudrait remonter pour trouver les premiers écrits expliquant le mécanisme de la contraction musculaire (Fardeau M. 2005): Hérodote aurait décrit distinctement

muscles, nerfs et tendons tandis qu'Erasistrate formulait l'hypothèse que la contraction des muscles se faisait par dilatation des muscles (Rufus, II^{ème} siècle avant JC, aurait également décrit la fonction des muscles dans le mouvement). Galien (comme rappelé précédemment) effectua des dissections sur différentes espèces (peut être même sur l'homme) et apporta également une description fonctionnelle de la relation entre nerfs et muscles. Si l'on en croit Fardeau (lui-même se référant au travail de Needham, 1971), il faudrait faire un saut historique de plus de mille trois cent ans pour trouver des indices d'une réflexion sur l'organisation anatomique et le rôle des muscles dans la production du mouvement⁴.

Ce saut nous amène au XV^{ème} siècle et à Léonard de Vinci (1452-1516), qui, plus connu pour ses travaux de peinture, n'en fut pas moins un anatomiste chevronné, ayant confessé la dissection d'une trentaine de cadavres humains, en plus des nombreux animaux qu'il avait disséqué. Ses connaissances ont permis une description précise des insertions musculaires, et de leurs fonctions respectives (extenseurs, fléchisseurs...).

Mais c'est au XVI^{ème} siècle et plus particulièrement à Vésale (1514-1564) que nous devons, avec son traité d'anatomie *De humani corporis fabrica* (1543), la véritable rupture avec l'anatomie galéniste. Vésale disséquait directement sur des cadavres humains, en particulier (étant bon ami du juge Marc Antonio) sur des criminels « fraîchement » exécutés, et fournit une première description complète de l'anatomie humaine. Ses observations sur les systèmes ostéo-articulaire, musculaire et nerveux facilitent l'émergence de l'anatomie « moderne » et avec elle, de la compréhension de la contraction musculaire (voir Fardeau, pp 21-22).

⁴ Nous évoquerons brièvement le traité d'anatomie d'Abou Mohammed AbdelLatif (XII^{ème} siècle) dans lequel l'auteur écrit « *Galien nous avait enseigné que la mâchoire était composée de deux os reliés par une suture...nous avons examiné plus de deux cent mâchoires de squelettes (humains) et n'avons observé qu'elle n'était en fait composée que d'un seul os...ainsi les preuves que nous fournissent nos sens sont beaucoup plus convaincantes que l'autorité d'un homme (Galien)* ».

Ainsi, il fût possible, malgré le rejet de la dissection par les médecins durant la période de l'essor de la civilisation musulmane (VIII – XV^{ème} siècle), de décrire la constitution du squelette humain, et même de corriger celui qu'il considérait comme leur maître, Galien. L'état des recherches en histoire des sciences ne permet d'ailleurs pas de préciser les connaissances de cette époque acquises par le biais de dissections sur les animaux, qui elles, ne souffraient pas de la même méfiance...(voir aussi Mazliak pour une description des travaux d'Avicenne et d'Averroès dans ce domaine).

Mazliak Paul, Avicenne et Averroès, médecine et biologie dans la civilisation de l'islam, éditions Vuibert, 248 pages, 2004

Pour une vue plus complète, voir :

Histoire des sciences arabes, sous la direction de Rashed Roshdi, volume III - Technologie, alchimie et sciences de la vie, 321 p., éditions du Seuil, Paris, 1997

Le danois Stensen (XVII^{ème} siècle) approfondira ces connaissances « macroscopiques » sur le fonctionnement des muscles en disséquant des morceaux de muscles (Fardeau, pp 39-41) : selon lui, le muscle est composé de minuscules fibrilles disposées longitudinalement dans le corps du muscle, la somme des tensions de ces fibres étant la force de la contraction totale du muscle. La compréhension de la contraction musculaire telle que Galien l'avait énoncée (la dilatation du muscle et son raccourcissement suite à l'arrivée d'un esprit dans le muscle) fût éprouvée par un contemporain de Stensen, un autre danois, Swammerdam. Mettant au point un procédé qui permis d'évaluer le changement de volume du muscle suite à sa contraction, il put établir, avec l'anglais Goddart en 1669, que la contraction musculaire n'impliquait pas nécessairement un changement de volume du muscle (Fardeau, p 42).

Plusieurs modèles furent proposés pour rendre compte de ce phénomène, se basant entre autres sur la géométrie des fibrilles musculaires. Leeuwenhoek (1674), grâce aux premières observations microscopiques sur une préparation de tissu musculaire, put dénombrer pas moins de 3000 filaments fins contenus dans une fibre musculaire (Fardeau, pp 42-43). Il observa également des stries dans chacun de ces filaments mais ne pouvait guère plus détailler ces observations, étant donné les capacités de son microscope. Cette description microscopique des fibres musculaires ne fut pas améliorée avant le XIX^{ème} siècle. Entre temps, Galvani met en avant le rôle de l'électricité dans la contraction musculaire à la fin du XVIII^{ème} siècle, contraction qui disparaissait si le nerf stimulé électriquement était sectionné.

L'utilisation de « l'électrisation localisée », la stimulation des muscles par une stimulation électrique via des électrodes de surface, permit à son inventeur Duchenne de Boulogne (XIX^{ème} siècle), véritable pionnier de « l'anatomie du vivant », d'affiner les connaissances sur le rôle de différents groupes musculaires dans les fonctions motrices. En outre, Duchenne étant médecin, ses travaux furent surtout utilisés pour traiter diverses formes de pathologies musculaire, l'une portant d'ailleurs son nom (la dystrophie musculaires pseudo-hypertrophique ; pour une revue récente de la portée des travaux de Duchenne, voir Parent 2005).

D'un point de vue structurel, la connaissance des fibres musculaires progressait, surtout dans la première moitié du XIX^{ème} siècle. D'une part les observations microscopiques effectuées durant la contraction musculaire par

Queckett, Krause, Hensen et surtout Engelman permirent la description de l'action des différentes composantes « claires ou sombres » de la fibre musculaire (bandes I, Q ou H). D'autre part, par d'habiles manipulations inspirées des travaux de chimistes, Bernard découvrait le glycogène, et Kuhne la myosine (1859). Durant la seconde moitié du XIX^{ème} siècle, un nombre considérable de travaux, utilisant des techniques empruntées aux progrès de l'optique (la microscopie) ou encore à la chimie (les techniques de coloration par exemple,...) furent utilisées en vue de mieux comprendre les mécanismes de la contraction musculaire (voir Fardeau, p 43).

Noll et Weber reçurent le prix nobel de physiologie et de médecine en 1935 pour leur description de la localisation et la description de l'action de la myosine dans la bande A de la fibre musculaire. Le rôle de l'ATP (Adenosine Tri Phosphate) dans le déclenchement de la contraction musculaire fût découvert et décrit conjointement par des équipes russes (Lyubimova) et hongroises (Straub et Szent-Gyorgyi, voir Fardeau, pp 47-51).

De manière parallèle à ces travaux, A. Hill et O. Meyerhof reçurent le prix nobel de physiologie et de médecine en 1922 pour leur description de la production de chaleur durant la contraction musculaire, ces auteurs ayant déjà travaillé sur les différents métabolismes physiologiques (aérobie et anaérobie) impliqués dans la production de force. Hill formalisa également le système musculo-tendineux d'un point de vue mécanique (voir Bassett, Jr. 2002 pour une revue récente).

C'est en 1953 que H. Huxley, utilisant les dernières avancées de la microscopie, effectua un travail considérable aboutissant à la description des sarcomères, et à l'action respective des différentes protéines provoquant la contraction des fibres musculaires (les filaments fins d'actine, découverts par Bailey en 1946, les filaments épais de myosine, la tropomyosine ...). L'approfondissement de ces techniques, couplées à l'enregistrement de la force de la contraction d'une fibre musculaire, à celui de l'activité électrique des muscles, à l'influence de l'injection de différentes substances telles que le calcium ou le potassium, a permis de décrire les mécanismes de la contraction musculaire qui, dans une large mesure, ont lancé les bases d'une physiologie de la contraction musculaire (Fardeau, pp 51-64).

L'objectif de cette partie était de montrer que l'action des muscles, si elle peut être comprise comme la contraction de structures élastiques mettant en mouvement les différents segments corporels, correspond surtout à l'activité coordonnée de

milliers d'unités motrices, chacune étant constituée d'un nerf et des fibres musculaires qu'il innerve (voir Figure 1).

Outre la complexité des mécanismes de la contraction musculaire évoqués brièvement dans cette partie, l'existence d'une « sensibilité musculaire », comme nous le verrons dans la prochaine partie, viendra compléter et appuyer cette conception du muscle comme un agent à part entière du système « sensorimoteur », et ainsi atténuer la portée de nombre de conceptions faisant du muscle un simple agent mécanique, un exécutant moteur.

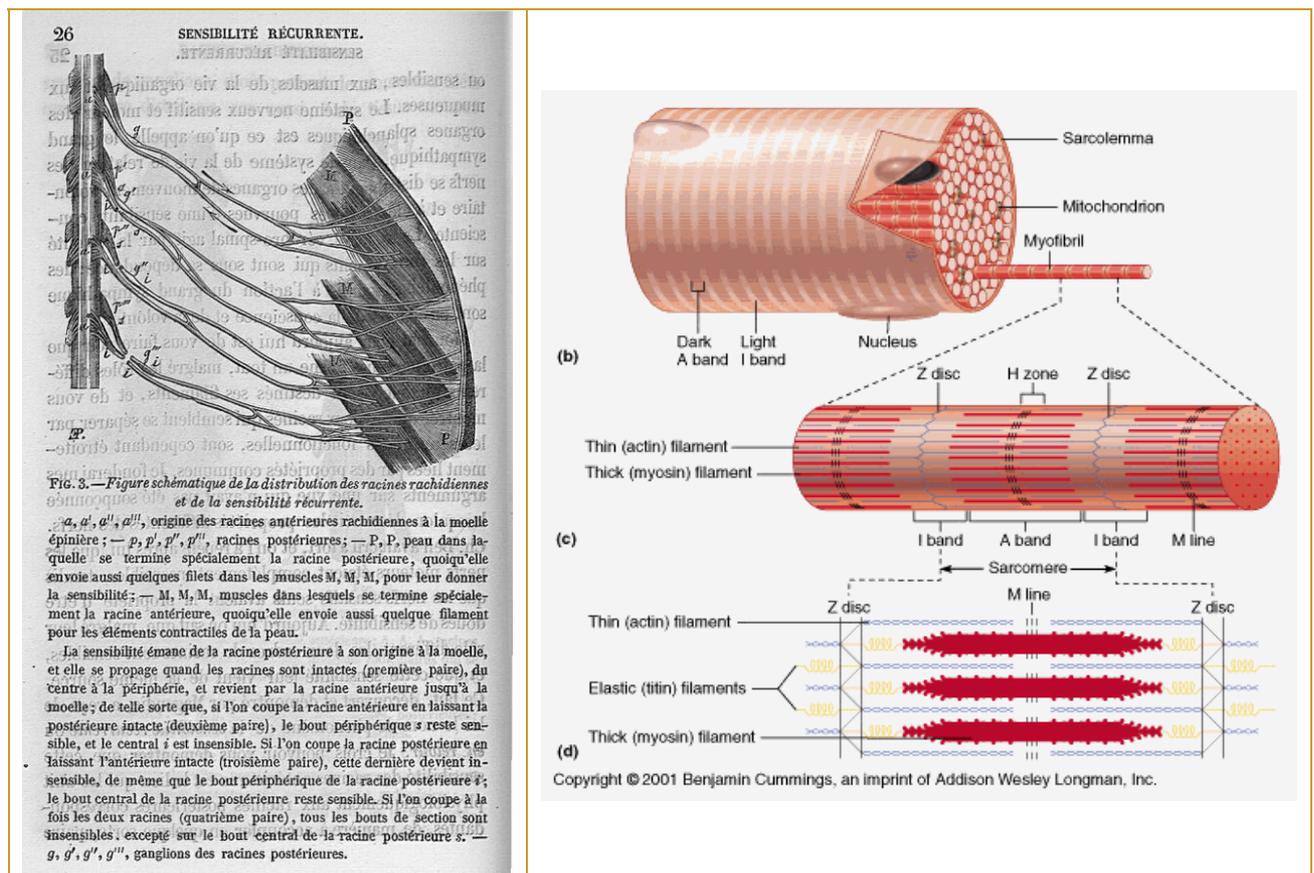


Figure 1 : Gauche : Illustrations et commentaires de Claude Bernard décrivant une méthode d'analyse de la « sensibilité récurrente » (Claude Bernard, 1868) – Droite : Représentation schématique d'une section transversale de muscles et description simplifiée du sarcomère (Benjamin Cummings, 2001)

2.01. c. Des organes sensoriels, de la sensation et de la régulation du mouvement ...

Si la catégorisation des cinq sens traditionnels était déjà rapportée par Aristote, la faculté des hommes et des animaux à percevoir le mouvement de leurs propres corps constitue à elle seule, un sixième sens, le sens du mouvement (Berthoz 1997). La particularité de ce sens est qu'il fait appel à une multitude d'organes sensoriels qui ont été décrits bien des siècles après Aristote. L'objectif de cette partie, comme ce fut le cas dans les parties précédentes, est de retracer brièvement l'historique de l'étude anatomique ainsi que du rôle de ces organes sensoriels. La contribution des différentes modalités sensorielles au contrôle moteur, qui fait toujours l'objet de nombreuses études, sera discutée dans le prochain chapitre.

2.01. c. 1. Le système visuel, au-delà des yeux...

Le rôle des yeux dans la vision fût très logiquement compris dès les temps les plus anciens. La compréhension des mécanismes de la perception visuelle d'indices statiques (telles la position d'un objet dans l'espace⁵ ou la distance d'un objet au corps) ou dynamiques (la perception du mouvement de ces objets) fût marquée par quelques découvertes et concepts clés que nous présentons brièvement dans cette partie.

Il faut attendre Ibn al Haytham (X-XI^{ème} siècle) pour rompre avec la tradition ancienne, y compris grecque, qui attribuait à l'œil la faculté d'émettre des rayons visuels qui illuminaient les objets. Comme résumé par un contemporain d'Ibn al Haytham, Ibn Sina (Avicenne) c'est « *l'image qui vient vers l'œil et non pas l'œil vers l'image* » (*Wazliak, p69*, voir Rashed 2002 et Masoud & Masoud 2006 pour des revues récentes des travaux d'Ibn al Haytham dans le domaine de l'optique physiologique⁶).

⁵ Nous ne tenterons pas ici de décrire les nombreuses études, plus « cognitives », portant sur la représentation de l'espace...considérons cette faculté comme un acquis, et continuons de discuter la question des agents du système sensorimoteur que sont les organes sensoriels.

⁶ Si la « paternité » de l'optique physiologique fut bien vite attribuée à un moine polonais du XVI^{ème} siècle, Vitello, l'honnêteté intellectuelle exigerait que l'on retienne le nom d'Ibn al Haytham.

Par ailleurs des éléments concordants ont permis aux historiens de démontrer que Vitello avait eu accès aux traductions (en latin) d'Ibn al Haytham via les éditions Risner.

Voir Leclerc, L., Une histoire de la médecine arabe, vol 1., éditions Ledoux (1876), pp 521-525 (disponible aussi en ligne sur le site de la BIUM).

La décomposition anatomique et fonctionnelle du rôle du système visuel dans la perception du mouvement fut, après Ibn al Haytham, principalement marquée par deux aspects qui allaient contribuer chacun à lancer l'étude des bases neurales de la vision : d'une part, le rôle de la rétine et sa constitution anatomique furent progressivement clarifiés avec Hooke, puis Descartes et Porterfield (1738) et d'autre part, la multiplication des méthodes d'évaluation des facultés visuelles permettant par exemple, des mesures de l'acuité visuelle, furent effectuées (Wade 2004). Encore une fois, c'est au XIX^{ème} siècle qu'intervient un changement dans la compréhension des mécanismes de la perception visuelle, avec notamment Helmholtz (1821-1894) qui décrit la rétine comme étant formée de récepteurs sensibles à la lumière (les cônes et les bâtonnets) reliés à des composants microscopiques du système nerveux. La compréhension du fonctionnement du système visuel liera dès lors étroitement les « instruments » optiques du globe oculaire que sont par exemple le cristallin et la rétine, leur innervation et les projections du nerf optique vers différentes aires visuelles du cortex, en particulier dans le lobe occipital.

La compréhension des bases neurales de la perception visuelle doivent également beaucoup à des pionniers comme Helmholtz, ou encore Exner (1881) et Wertheimer (1912) qui ont montré, par le biais de premières études « psychophysiques », que l'analyse visuelle du mouvement ne consistait pas en l'analyse d'une succession d'images mais bien en l'extraction de paramètres élémentaires comme la vitesse ou la direction (cours de Lorenceau, 1997).

Le défilement des images de l'environnement sur la rétine est provoqué soit par le mouvement du sujet, soit par le mouvement des objets dans l'environnement ou bien par une combinaison de ces deux premiers mouvements. Gibson (1958) définit ce flux visuel comme étant le flux optique à partir duquel il est possible d'extraire des informations sur notre mouvement propre. Le mouvement des objets de l'environnement est représenté par des vecteurs se déplaçant avec une amplitude dont les variations sont fonction des variations de vitesse, une direction et un sens permettant de savoir par exemple si nous nous déplaçons vers ces objets ou bien si ce sont les objets qui se rapprochent de nous : on obtient alors un pattern de variation de ces vecteurs dont l'expansion (les objets lointains se rapprochant de notre œil) se

⁷ Lorenceau, J., Mécanismes de la perception visuelle du mouvement, 6^{ème} École d'été de l'Association pour la recherche cognitive, juillet 1997 - disponible en ligne: <http://www.utc.fr/arco/activites/ecoles/Bonas77/Lorencea.html>

fait à partir d'un point spécifique de la scène visuelle, le « focus of expansion » (FoE). Lors d'un déplacement en ligne droite, la direction donnée par ce point correspond à la direction du déplacement. Nous reviendrons plus tard sur le rôle supposé du flux optique dans le guidage de la locomotion humaine.

Il ne faudrait pas « perdre de vue » ici, que le système visuel ne saurait se réduire à un instrument optique, passif, mais que la perception visuelle repose aussi sur le traitement des signaux lumineux détectés par les millions de cônes et de bâtonnets qui constituent la rétine, ségréant ainsi la scène visuelle en autant de signaux qui doivent ensuite être intégrés pour former une perception unifiée et stabilisée du monde visuel. Une deuxième phase de ségrégation permet à l'observateur de distinguer différentes composantes du monde visuel (le mouvement, la couleur des objets...). Des études électro-physiologiques effectuées depuis les années 1950 ont permis de mettre en relation l'activité des neurones situés dans différentes aires du cortex, avec une composante donnée du monde visuel. On parla également de champs récepteurs des neurones des différentes couches de notre rétine, en observant que chaque

neurone présentait un pic de fréquence de décharges pour une région spécifique du monde visuel, illuminée par l'expérimentateur. Le même type d'étude fut réalisé sur une population de neurones du corps genouillé latéral. Hubel & Wiesel ont distingué trois grandes voies impliquées dans différents aspects du traitement de l'information visuelle (voir Hubel and Wiesel 1977) pour une revue de l'architecture fonctionnelle du cortex visuel chez le macaque) et reçurent pour l'ensemble de leurs travaux, le prix Nobel de médecine et de physiologie en 1981⁸ (voir figure 2).

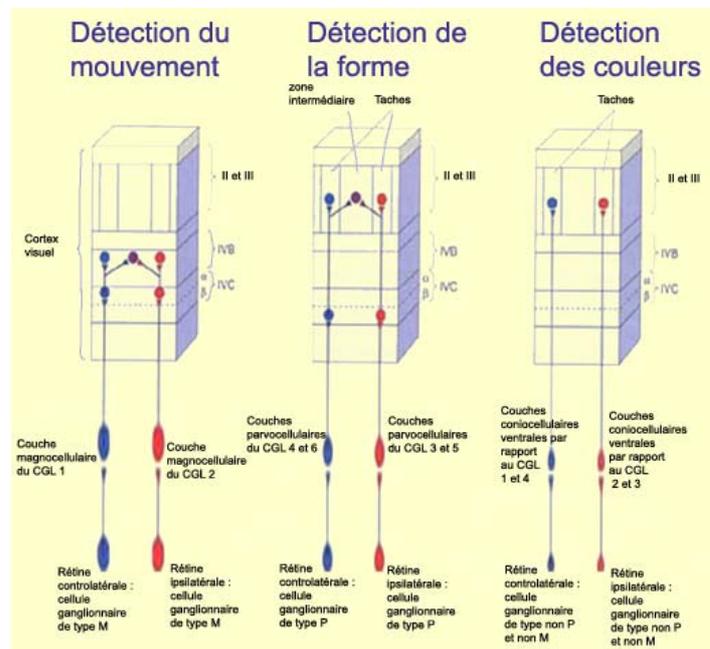


Figure 2: Mouvement, forme et couleur dans le cortex visuel (d'après les travaux de Hubel et Wiesel).

⁸ http://www.lecerveau.mcgill.ca/flash/a/a_02/a_02_cl/a_02_cl_vis/a_02_cl_vis.html

Une autre forme de perception visuelle concerne le contrôle coordonné du mouvement de la tête et des yeux, du regard, en vue d'orienter l'attention visuelle vers des lieux particuliers de l'espace. Ces mouvements de poursuite visuelle ou de saccades oculaires mettent en jeu une circuiterie neuronale impliquant elle aussi différents réseaux de neurones dont les activités respectives contribuent à l'activation de la musculature extra-oculaire (le contrôle des muscles rotateurs du globe oculaire dans les trois plans de l'espace).

Ainsi, il est remarquable que l'étude de la perception visuelle des indices statiques et dynamiques de l'espace environnant connût une évolution historique parallèle à celle de la compréhension de l'activité du système nerveux, faite d'une stratification, de provenances diverses, de connaissances acquises depuis de nombreux siècles.

Cependant, les informations visuelles, si elles sont importantes, ne sont pas indispensables à la régulation de la commande motrice. Le simple exemple de pouvoir marcher dans le noir suffit à évoquer le rôle de la mémoire spatiale ainsi que l'existence d'autres modalités sensorielles pouvant intervenir dans le contrôle et le guidage du mouvement.

2.01. c. 2. Le système vestibulaire

Scarpa fût le premier à décrire l'anatomie des canaux semi circulaires à la fin du XVIII^{ème} siècle (Berthoz 1997, p 39). Flourens, quelques dizaines d'années plus tard (1824), observa qu'une lésion de l'oreille interne effectuée sur un pigeon provoquait des troubles de l'équilibre et l'animal tournait en rond. Durant la même période, Purkinje examina des patients souffrant de vertige. Il décrivait chez ces patients des mouvements involontaires de l'œil, le nystagmus oculaire.

Une quarantaine d'années plus tard (1861), Ménière associa les troubles du vertige avec la maladie des canaux semi circulaires qu'il pût décrire chez ses patients (pour tous ces éléments historiques, cf Barany, 1916, ⁹). Goltz (1870), fut le premier à proposer une théorie rendant compte du rôle des canaux semi circulaires, qui se résumait ainsi : si un fonctionnement anormal de ces organes est associé aux troubles

⁹ Barany, R., Some New Methods for Functional Testing of the Vestibular Apparatus and the Cerebellum, Nobel Lecture (1916), disponible en ligne:

<http://nobelprize.org/medicine/laureates/1914/barany-lecture.html>

du vertige, alors ces organes doivent être impliqués dans le maintien de l'équilibre chez une population « normale ».

En 1874, trois scientifiques, aux approches différentes, proposaient une description plus détaillée du rôle des canaux semi circulaires : l'autrichien Breuer, l'allemand Mach et l'américain Crum Brown. En répétant les expériences de Flourens, ou bien en mettant en place de nouveaux paradigmes, ils conclurent que les canaux semi circulaires étaient des organes sensoriels détectant le mouvement rotatoire de la tête. Le hongrois Högyes répéta les expériences de Flourens et Breuer, mais étudia le nystagmus oculaire associé à l'excitation des canaux semi circulaires et montra que le mouvement de l'endolymphe, le liquide contenu à l'intérieur des membranes des canaux, provoquait le nystagmus. Ses expériences sur des lapins, lui permirent en outre d'approfondir les connaissances cliniques suivant une lésion uni ou bilatérale des canaux. L'allemand Ewald approfondit les connaissances liant l'écoulement de l'endolymphe avec les mouvements spécifiques de la tête et des yeux. En outre, il montra que la stimulation des canaux résultait également en une modulation du tonus musculaire observable pour différentes parties du corps.

La compréhension du rôle des canaux semi circulaires d'un point de vue à la fois fondamental et clinique franchit un nouveau pas avec Barany (prix nobel de médecine en 1916). Suite aux indications d'un patient souffrant de vertige, relatives à l'effet de l'eau chaude sur l'atténuation de cette sensation, Barany mit au point une méthode qu'il appela « réaction calorique » dans laquelle il manipula la température de l'eau injectée dans l'oreille et examina la conséquence de ces changements sur le nystagmus oculaire. Avec une eau très chaude, il observa que le mouvement des yeux était en direction opposée de ce qu'il était avec de l'eau froide, l'eau chauffée à température du corps ne provoquant pas de changement. Cette stimulation calorique des canaux l'amena à faire l'analogie avec l'ajout d'une eau froide dans un récipient d'eau chaude : il observa que si le récipient est tourné rapidement de 180 degrés, alors le mouvement du fluide ira dans le sens opposé du mouvement de rotation induit par l'expérimentateur, indépendamment de la température de l'eau. Il appliqua ce principe à l'étude du nystagmus lors de mouvements rapides de la tête (de la droite vers la gauche ou de sens inverse) : indépendamment de la température de l'eau injectée, ces mouvements de la tête étaient accompagnés d'un nystagmus en sens inverse du déplacement de la tête. Cette observation, qu'il mit ensuite en relation

avec les travaux d'anatomie cellulaire de Cajal, et en particulier avec l'existence de connections entre neurones vestibulaires et neurones des ganglions de la base impliqués dans la génération de mouvement des yeux, lui permit de confirmer la relation entre système vestibulaire et musculature extra oculaire. Il mit ensuite en place une série de tests neurologiques permettant, à l'aide de manipulations du médecin, utilisant à la fois des changements de posture et une stimulation calorifique des canaux, de diagnostiquer plus facilement les pathologies impliquées par le système vestibulaire.

Au début du XX^{ème} siècle, Mach et Helmholtz (1910) décrivent le rôle de détecteurs d'accélération angulaires mais aussi linéaires, respectivement pour les canaux semi circulaires et les otolithes. L'étude fonctionnelle et anatomique de ces organes sensoriels, sensibles au mouvement de la tête dans l'espace, se poursuit tout au long du XX^{ème} siècle avec Magnus et Rademaker au début du siècle. Lorente décrit en 1930 des connections directes entre neurones vestibulaires et motoneurones de l'abducens, activant les muscles des yeux. L'étude du système vestibulaire s'est ensuite étendue à l'étude du rôle des signaux vestibulaires dans différents types de tâches, chez l'Homme comme chez l'animal. Nous reviendrons plus tard sur le rôle des informations vestibulaires dans le guidage de la locomotion humaine. Les multiples projections afférentes ou efférentes impliquant les neurones vestibulaires montrent aujourd'hui que cette modalité sensorielle contribue à la perception du mouvement propre dans l'espace mais également dans les stratégies d'orientation spatiale. Là aussi, la possibilité de réguler par exemple le gain du réflexe vestibulo-oculaire de manière proactive montre que nos organes sensoriels, comme cela a été évoqué pour nos yeux, font partie d'un système perceptif complexe impliquant des circuiteries neuronales distribuées aussi bien dans le cortex ou le cervelet, les ganglions de la base et la moelle épinière.

2.01. c. 3. La proprioception musculaire, articulaire et cutanée

La sensation du mouvement de notre propre corps se fait aussi autour des mêmes structures qui par leur contraction, nous permettent de bouger notre bras ou notre cuisse, les muscles. Les fuseaux neuromusculaires, mais également les organes de Golgi situés à la jonction entre muscles et tendon, de même que les capteurs cutanés sensibles aux variations de pression exercée sur notre peau contribuent à nous informer sur le mouvement de notre corps. En sachant qu'aujourd'hui, nombre

de récepteurs ont été identifiés au niveau d'une même modalité proprioceptive (différents types de fuseaux neuromusculaires par exemple), nous revenons brièvement sur l'étude des principales modalités proprioceptives dans cette section.

L'observation de l'existence de « fuseaux » musculaires disposés en série par rapport aux fibres musculaires, mais non impliqués dans la contraction musculaire, remonterait au milieu du XIX^{ème} siècle et à Wiersmann (1860), suivi par Khun en 1863 (Clarac 2005a;Clarac 2005b)¹⁰. Cependant, c'est en 1889 que l'italien Ruffini décrit ces structures sensorielles au sein même des muscles.

Dès lors, les fuseaux neuromusculaires furent abondamment étudiés à la fois aux niveaux anatomique et fonctionnel. La compréhension de leur rôle, en particulier dans différents types de réflexes, fût décrite par Sherrington en 1906. Ce même Sherrington (1906), proposa le terme de « proprioception » pour désigner la modalité sensorielle basée sur ces récepteurs (musculaires, myotendineux, articulaires et cutanés), en faisant ainsi un « sixième sens secret » (Smetacek and Mechsner 2004). La compréhension de la nature et de la spécificité fonctionnelle des différents fuseaux neuromusculaires est donc relativement récente et les avancées les plus significatives se produiront tout au long du XX^{ème} siècle. On peut subdiviser l'activité de ces récepteurs selon qu'ils soient plutôt sensibles aux variations de longueur du muscle (les fuseaux neuromusculaires), à la tension exercée au niveau de la jonction myotendineuse (les récepteurs de Golgi), aux stimulations vibratoires (les corpuscules de Pacini) ou encore à la douleur (terminaisons libres des groupes III, A γ et C).

De manière particulièrement intéressante, non seulement différents types de fibres sensorielles (Ia,...) sont sensibles aux variations d'état de ces récepteurs, mais des fibres motrices (γ) régulent, par exemple, la contractilité des fibres intrafusales dont l'activité va en retour être modulée, régulant ainsi l'activité des fibres sensorielles. En d'autres termes, il nous est possible de réguler notre sensibilité à la sensibilité musculaire !

Les premières observations et descriptions de récepteurs articulaires remontent également à la fin du XIX^{ème} siècle avec d'une part, Golgi qui décrit ces

¹⁰ Articles disponibles en ligne :

http://www.ibro.info/Pub_Main_Display.asp?Main_ID=421 (Partie I)

http://www.ibro.info/Pub_Main_Display.asp?Main_ID=439 (Partie II)

détecteurs de la position articulaire dans les ligaments, les « organes de Golgi ». Les corpuscules de Ruffini, situés au niveau de la capsule articulaire, sont sensibles à la fois au mouvement et à la position articulaire tandis que les corpuscules de Pacini sont sensibles seulement à la position. Enfin, des terminaisons nerveuses dites « libres », présentes dans les capsules et les ligaments, sont activées lors de mouvements entraînant une grande production de force.

Les récepteurs cutanés, traditionnellement rattachés au sens du toucher, n'en sont pas moins des indicateurs des pressions exercées sur la peau, pouvant par exemple servir d'indicateurs de force (de poids d'objets par exemple). Certains de ces capteurs sont également sensibles aux vibrations exercées sur notre peau (la sensation ressentie lorsque l'on tient le volant d'une voiture qui roule à grande vitesse).

Cette sensibilité à différents types d'excitations repose sur des structures sensorielles localisées dans les différentes couches de notre peau (épiderme, derme et hypoderme). La description de ces récepteurs fût réalisée à la fin du XIX^{ème} siècle par Ruffini et Pacini mais d'autres structures furent décrites quelques décennies plus tôt par Merkel (1875) et Meissner (1852). On distingue traditionnellement des mécanorécepteurs à adaptation lente, sensibles aux variations de pression exercée sur

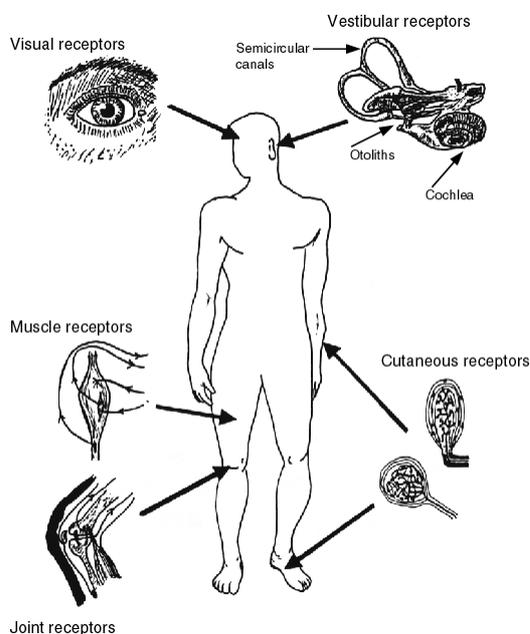


Figure 3 : Capteurs sensoriels et détection du mouvement chez l'homme (Berthoz, le sens du mouvement, 1997)

la peau (corpuscules de Ruffini et disques de Merkel) et des mécanorécepteurs à adaptation rapide (corpuscules de Meissner et de Pacini) sensibles respectivement aux variations de vitesse (du stimulus tactile) et aux vibrations. Si l'étude de la contribution de cette modalité proprioceptive au contrôle moteur fût moins étudiée que la contribution des modalités précédemment évoquées, on observe un nombre grandissant d'études relatives au rôle de ces récepteurs dans le contrôle moteur.

2.01. d. Intégration sensorimotrice dans le SNC, mouvements automatiques et mouvements volontaires : vers une physiologie intégrative de la motricité

La compréhension de l'organisation fonctionnelle du système moteur humain, telle que nous la connaissons aujourd'hui, trouve vraisemblablement ses sources au début du XIX^{ème} siècle. En effet, selon Bennett & Hacker (2002), c'est durant cette période que la rupture avec les théories d'Aristote, de Galien, de Vésale (XII^{ème} siècle), et de Descartes (XVII^{ème} siècle), fut opérée : le cœur, puis successivement les ventricules, la glande pinéale ont ainsi été proposés comme les centres de régulation ou de contrôle de l'activité nerveuse alors que l'action intégrative de l'ensemble du système nerveux allait être abondamment décrite durant le XIX^{ème} siècle.

2.01. d. 1. Avant le XVIII^{ème} siècle...

Cependant, certaines théories, particulièrement originales, méritent d'être mentionnées ; ainsi, Galien considérait l'organisation du système nerveux de la manière suivante : près des muscles, la « dureté » des nerfs est maximale, elle devient moins grande en remontant la moelle épinière ou des nerfs moteurs et sensitifs cohabitent. Les nerfs les moins durs, selon lui, se trouvent au niveau du cerveau, et des ventricules en particulier, et rendent compte des facultés mentales. La théorie ventriculaire ne fut ensuite que légèrement modifiée jusqu'au XVI^{ème} siècle : Descartes¹¹ introduisit le dualisme cerveau/esprit dans sa réflexion sur l'organisation de l'activité nerveuse : la glande pinéale est le siège de l'interaction entre cerveau et esprit, et le lieu où sont localisées l'ensemble des fonctions psychologiques. Descartes décrit également de façon mécanicienne l'écoulement des esprits vers les muscles précédant l'acte moteur.

Un contemporain de Descartes, l'anglais Willis, propose une théorie corticale du contrôle de la musculature et des réflexes (1683). Cette théorie est comme suit : « *les esprits animaux* (au sens cartésien du terme, c-a-d l'écoulement de fluides) *sont fabriqués dans les cortex cérébraux et cérébelleux, à partir desquels ils descendent et s'écoulent dans la moelle...puis dans les nerfs...finalement, lorsqu'une quantité suffisante d'esprits animaux est distillée depuis les terminaisons nerveuses*

¹¹ Néanmoins, voir Wazliak (2005) pour une présentation des conceptions originales (peu connues) d'Ibn Sina (Avicenne) et d'Ibn Rushd (Averroès).

implantées dans le muscle, ... » (Bennett & Hacker, 2002, p 16). Cette théorie, bien qu'elle se base sur plusieurs concepts qui se sont avérés faux par la suite (tels les esprits animaux) propose une organisation hiérarchisée du système moteur. Une grande partie des agents du système moteur sont identifiés, parmi lesquels, les régions corticales et cérébelleuses, la moelle épinière, les nerfs et les muscles.

2.01. d. 2. Après le XVIII^{ème} siècle...

Si Broca fut le premier à décrire l'effet d'une lésion du cortex associée à des troubles du langage (1861), ce furent les allemands Fritsch et Hitzig (1870) qui démontrèrent expérimentalement qu'en stimulant électriquement la partie frontale du cerveau d'un chien, des contractions musculaires étaient observées aux niveaux de la face, du cou et des pattes antérieures (résultant en des mouvements de flexion et d'extension de ce membre)¹². Ils sectionnèrent ensuite l'aire corticale responsable de ces mouvements de la patte et observèrent que la sensibilité de la patte n'était pas altérée, mais des troubles moteurs et posturaux étaient subséquents à cette lésion. En répétant leurs expériences, ils conclurent qu'une partie du cortex, la plus frontale, était motrice alors que l'autre partie du cortex ne l'était pas. Ferrier (1873, 1874, 1876) décrivit par la suite de manière détaillée l'organisation somatotopique du cortex moteur chez le primate : il montra que la région du gyrus pré central était motrice alors que celle immédiatement postérieure était sensorielle.

Si nombre de physiologistes du XIX^{ème} siècle ont travaillé sur différentes propriétés de la moelle épinière, il faut d'abord citer Marshall Hall (1790-1857) qui le premier démontrait le rôle distinct de la moelle comme le « lien central et –cimentant (*cementing*)- entre les sentiments et les nerfs moteurs » (1831). Poursuivant ses études sur des animaux (salamandres et grenouilles) décapités, il décrivait quelques années plus tard (1837), le fait que les nerfs sensitifs dans la moelle ne provoquaient pas tous de sensations et que certains nerfs moteurs ne pouvaient appartenir à la motricité volontaire qui impliquait elle, un relais avec le cerveau. Il considérait la moelle comme le centre des activités réflexes. Sechenov (1829-1905) décrivit ensuite la boucle réflexe en étudiant la grenouille décapitée et localisa le « centre réflexe ». Il fût le premier à proposer le cerveau comme site de la seule activité réflexe. Le corrélat

¹² Voir Bennett & Hacker (2002), voir aussi Clarac (2005a ; 2005b).

comportemental des idées de Sechenov, concernant l'action du système nerveux, fût proposé par Pavlov au début du XX^{ème} siècle.

C'est à Sherrington (1857-1952) que revient le mérite d'avoir proposé les concepts rendant compte le plus fidèlement, au vu des connaissances actuelles, de l'action intégrative du système nerveux, le titre de son livre publié la première fois en 1906 (voir aussi sa réédition de 1947). L'auteur y décrit la succession d'observations qui lui ont suggéré l'idée d'une dissociation fonctionnelle entre le système spinal et le cerveau, l'un étant considéré comme un centre de l'activité réflexe, l'autre servant à générer (initier) l'activité des centres nerveux spinaux. Ainsi en 1905, il montre que la simple stimulation des fibres afférentes d'un muscle pouvait provoquer la contraction de ce même muscle et en 1910, il décrit différents types de réflexes. Travaillant chez des animaux ayant subi des lésions à des niveaux variés de la moelle épinière (voir Figure 4), il acquiert progressivement une vue synthétique sur les différents mécanismes neuronaux se produisant dans la moelle, et leurs implications dans l'organisation de l'acte moteur (notamment au niveau de la marche). Il faut également mentionner le fait que le nom de Sherrington ne doit pas uniquement être associé à l'étude du système nerveux spinal ; en effet, il fût très tôt, l'auteur de plusieurs études aux côtés de Grunbaum décrivant l'organisation somatotopique du cortex moteur (voir Bennett & Hacker, 2002).

Ainsi, dès le début des années 1950, une énorme quantité de connaissances portant sur les bases neurales de la motricité volontaire et réflexe existent, depuis la compréhension des propriétés d'excitabilité du neurone, jusqu'à la dissociation fonctionnelle de différents centres nerveux impliqués dans la génération et le contrôle du mouvement des segments corporels. Un autre type de question s'introduit alors dans l'étude du mouvement biologique. Nous reproduisons ici un passage du physiologiste américain Michael Foster (1836-1907), qui dans son *Textbook of Physiology (1879)*, aborde ce nouveau type de problématique : « le *phénomène de l'acte réflexe nous a montré que la moelle contient un nombre de mécanismes (plus ou moins) compliqués capables de produire, ...des mouvements coordonnés similaires à ceux qui sont générés de manière volontaire. Maintenant, il doit être économique pour le corps (« body », mais l'auteur voulait probablement ici parler du « cerveau »), d'utiliser ces mécanismes déjà existants, en agissant directement sur ces centres, plutôt que d'avoir recours à un apparatus qui lui serait propre, mais*

d'un type similaire à celui de la moelle...d'un point de vue anatomique, il est (en outre) clair que la connexion avec le cerveau que représente la partie cervicale du système spinal, ne contient pas suffisamment de fibres, même de petite dimension, capables de connecter le cerveau...avec toutes les terminaisons nerveuses sensorielles et motrices, du tronc et des autres segments corporels ».

Ici est clairement formulée, au moins dans ses grandes lignes, l'existence d'un système moteur hiérarchisé, avec une décentralisation de l'action des structures corticales au profit des structures spinales capables par elles même de générer des mouvements coordonnés. Cet exemple de réflexion de la part de physiologistes du système nerveux, est annonciateur d'une nouvelle « ère », celle de la formalisation des connaissances sur le système moteur, dans des modèles intégrant l'ensemble des structures impliquées dans la génération et le contrôle de l'acte moteur, en vue de rendre compte des règles d'organisation fonctionnelle du système moteur, depuis les niveau cellulaire, jusqu'à l'exécution du comportement moteur.

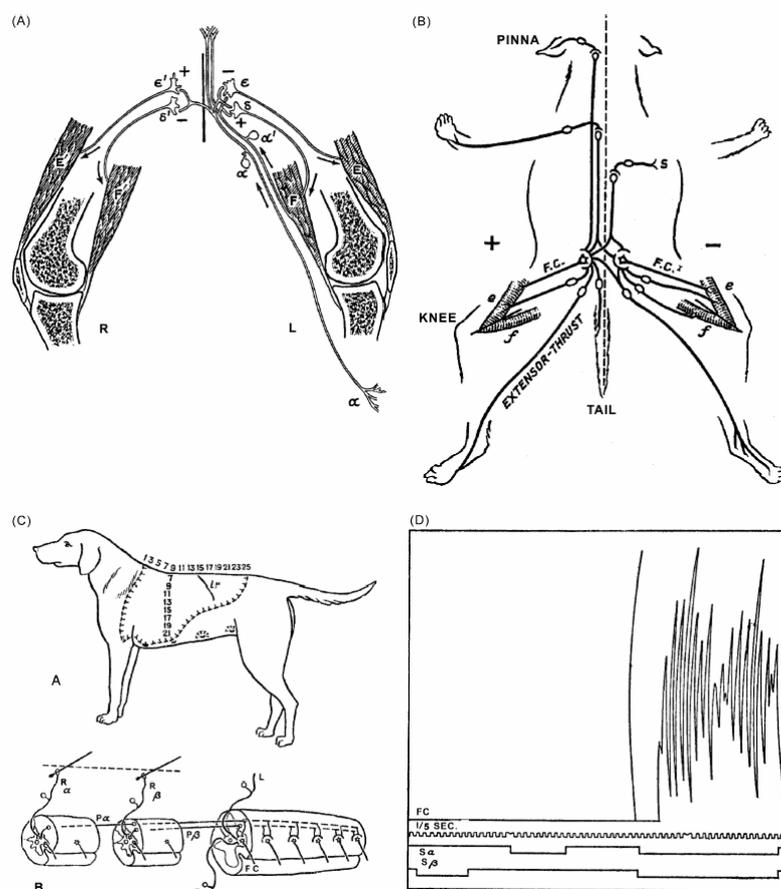


Fig. 11.

Figure 4 : Elucidation par Sherrington des principes d'opération de la moelle épinière. (A) Afférences sensorielles cutanées α et musculaires α' et excitation (+) ou inhibition (-) des nerfs efférents vers les muscles extenseurs ϵ et fléchisseurs δ . (B) Illustration simplifiée de la voie finale commune (le motoneurone FC activant les muscles). (C) A- Zones de stimulation chez un chien après section spinale au niveau du bas des cervicales B- Diagramme des arcs réflexes impliqués dans la réponse réflexe après stimulation (L : nerf afférent de la patte gauche, R α et R β , afférences cutanées (depuis les poils), P α et P β , neurones propriospinaux) (D) enregistrement de l'activité du motoneurone suite à différentes stimulations (S : signal de stimulation. (Bennett & Hacker, 2002, fig. 11, d'après des figures originales)

Section 2.02 Neurosciences du mouvement : de la neurophysiologie à la « neurocomputation »...

Le grand enjeu de la physiologie du mouvement aujourd'hui est de rendre compte du fonctionnement des différents agents du système moteur et de leur interaction dans un esprit synthétique, qui pourrait permettre de faire le lien entre processus cellulaires et comportement moteur. Les progrès réalisés au cours du XX^{ème} siècle notamment en termes de qualité et de précision d'enregistrements électrophysiologiques ont permis de mieux comprendre la relation entre l'activité des différents centres nerveux et l'organisation fonctionnelle du comportement moteur généré. De manière parallèle aux études portant sur l'enregistrement de l'activité des motoneurones et des muscles après des lésions effectuées à différents étages du système nerveux de l'animal, la compréhension des propriétés d'activation du neurone (son anatomie cellulaire, ses propriétés d'excitabilité, ...) ont été précisées durant le siècle dernier. L'ensemble de ces observations va conduire à la mise en évidence de réseaux neuronaux impliqués dans différentes composantes de l'initiation, de la génération et du contrôle du comportement moteur.

En outre, ces observations se sont accompagnées d'une véritable conceptualisation du problème du contrôle du mouvement biologique. Nombre de théories sont alors proposées pour rendre compte des particularités du contrôle biologique du mouvement, de tous récents modèles ayant même l'ambition d'expliquer les règles propres à ce contrôle, depuis le niveau cellulaire jusqu'au niveau comportemental. (voir la revue de (Grillner et al. 2005)). L'approche multidisciplinaire s'est vite avérée nécessaire, étant donnée la variété des niveaux de description du phénomène biologique. Revenant à la pluridisciplinarité de compétences et de savoirs qui caractérisait les hommes de science avant le XIX^{ème} siècle, le physiologiste n'a cessé de s'enrichir des notions apportées par les mathématiciens, les mécaniciens, et plus récemment les roboticiens.

L'objet de ce chapitre est précisément de présenter les développements récents relatifs à la compréhension des mécanismes sous tendant la génération et le contrôle du mouvement, ainsi que les grandes catégories d'observations expérimentales à partir desquelles il a été possible d'inférer un certain nombre de principes caractérisant le système moteur biologique. La génération de l'activité locomotrice

nous servira de base d'études mais nous présenterons également les résultats, plus nombreux, relatifs à la compréhension du lien entre activité neuronale et activité motrice lors de mouvements de pointage de la main vers des cibles.

2.02. a. Bases neurales du contrôle (loco) moteur chez l'animal

La compréhension des contributions respectives des centres nerveux spinaux et supra spinaux à la formation du pattern¹³ moteur connût, avec Sherrington, une nouvelle phase marquée sur le plan expérimental par la description détaillée de différents réflexes, de l'effet de lésions effectuées à hauteur du mésencéphale (isolant ainsi la moelle épinière de l'action des centres corticaux) sur différents animaux (chat et chien principalement) sur la coordination inter segmentaire, de l'effet de stimulations de natures électrique, chimique et mécanique après lésion ; Sur le plan conceptuel, les travaux de Sherrington et de son équipe, sont venus (Clarac 2005b) établir le corrélat neural de différents phénomènes moteurs parmi lesquels, le réflexe qu'il considérait comme l'unité fonctionnelle de base de l'action intégrative du système nerveux central. En outre, c'est à Sherrington que l'on doit les termes de proprioception, de synapse ou encore de motoneurones.

Le réflexe myotatique, la contraction d'un muscle suite à son propre étirement, fût décrit par Sherrington et Liddell (1924) : ils observèrent, chez le chat décérébré, une augmentation de la force de contraction du quadriceps quelques dizaines de millisecondes après l'allongement du quadriceps. Ils effectuèrent la même expérience après section des nerfs sensoriels et observèrent que la force produite par le muscle en réponse à son propre étirement était beaucoup plus faible et correspondait à la restitution de l'énergie élastique faisant suite à l'allongement du muscle. La même expérience fut répétée en allongeant également un muscle fléchisseur de la cuisse, résultant en une abolition du réflexe. En 1943, Lloyd montre à partir de l'analyse des latences des réponses mesurées électriquement, que ce mécanisme réflexe était monosynaptique. Sherrington définit également l'unité motrice comme le complexe formé par un motoneurone et l'ensemble des fibres musculaires qu'il innerve.

Roaf et Sherrington (1910 ; voir chapitre de Grillner, p 353, dans *Neural Control of Locomotion* (Herman et al. 1976)) observèrent, chez le chat, qu'une stimulation électrique au niveau cervical de la moelle épinière résultait en une activité

¹³ Nous utiliserons ce terme qui n'a pas vraiment d'équivalent en français, et qui renvoie à l'ensemble des descriptions possibles du comportement moteur

locomotrice caractérisée par des mouvements alternés des pattes postérieures. D'autres études ont confirmé ces observations, chez le chat « thalamique »¹⁴(Hindsey, 1930, Bard and Macht, 1958). L'ensemble de ces observations tendait à renforcer l'hypothèse du « reflex stepping » de Sherrington qui considérait que l'activité locomotrice était organisée à partir de boucles réflexes qui régulaient de manière alternée les périodes d'activation des muscles fléchisseurs et extenseurs tout au long du cycle locomoteur.

Cependant, Graham-Brown (1911, 1914) démontra que l'activité locomotrice était due à des demi centres spinaux : en sectionnant les racines dorsales (sensorielles), cet auteur montra que les racines ventrales (motrices) étaient toujours en mesure de générer un pattern locomoteur. L'hypothèse du « reflex stepping » de Sherrington était ainsi remise en question très tôt (Clarac 2005b). Si durant les décennies ayant suivi les travaux de Graham Brown, l'attention était plus portée sur la description des différents types de fibres nerveuses impliquées dans différents types de réflexes (sous l'impulsion notamment des élèves de Sherrington, J.C. Eccles en particulier, voir (Bennett and Hacker 2002)) - avec par exemple Leksell qui en 1945 montre que les motoneurones (γ) de petit diamètre innervent les fibres intrafusales. Ce n'est qu'en 1971 que Viala et Buser décrivent le paradigme de locomotion fictive. La locomotion fictive consiste en une activité rythmique et alternée enregistrée au niveau des motoneurones innervant les muscles extenseurs et fléchisseurs, sans un mouvement effectif des pattes (à cause de l'action bloquante du curare au niveau de la jonction neuromusculaire par exemple) : elle pouvait être induite après stimulation pharmacologique chez un lapin (paralysé suite à une lésion au niveau spinal), démontrant ainsi l'existence d'un rythme généré au niveau central (en dehors de toute afférence sensorielle).

Deux années plus tôt, Endberg et Lundberg (1969), montrent, chez le chat spinalisé, que l'activité des extenseurs des muscles de la patte postérieure sont activés avant le contact au sol (qui selon Sherrington entraînait l'activation des muscles extenseurs en dehors de toute influence centrale), démontrant, en utilisant une méthode différente de celle de Viala et Buser, que le pattern rythmique typique de la

¹⁴ Chez lequel une section des nerfs afférents et efférents en amont du noyau subthalamique est effectuée

locomotion chez le chat ne pouvait se résumer à l'activité des seuls arcs réflexes (Clarac 2005b).

Les années 1960 marquent la multiplication des investigations chez de nombreuses espèces, à la fois en Occident et dans le bloc soviétique¹⁵. Les russes Shik, Severin et Orlovsky montrent ainsi en 1966 que différents types de stimulations électriques de la région mésencéphalique chez le chat, peuvent déclencher différentes formes de locomotion (marche, trot et course), mettant en évidence la région mésencéphalique locomotrice (MLR), un centre nerveux supraspinal impliqué dans le déclenchement de l'activité locomotrice (Shik et al. 1966).

Durant les années 1970, un grand nombre d'observations vient définitivement démontrer l'existence de centres nerveux, localisés dans la moelle épinière des vertébrés, responsables de la formation du pattern locomoteur, les générateurs centraux de l'activité locomotrice (Central Pattern Generators, voir Grillner and Wallen 1985 pour une première revue). Outre les techniques mentionnées précédemment, des études faites sur des moelles épinières isolées ont confirmé la présence de réseaux de neurones qui, lorsqu'ils sont excités, produisent une activité rythmique caractéristique de la locomotion. La localisation précise de ces centres a même été réalisée sur une moelle épinière isolée de rat nouveau-né (Cazalets et al. 1995) au niveau des segments lombaires 1 et 2.

Si le corpus de connaissances fournies par l'ensemble de ces études fût d'une importance considérable dans la compréhension des bases neurales de la génération du comportement locomoteur, la question de la généralisation de toutes ces observations à la compréhension de la locomotion en condition naturelle (hors laboratoire...), ainsi qu'à la locomotion bipède, est toujours âprement discutée aujourd'hui (Dietz et al. 1994; Duysens and Van de Crommert 1998; Duysens 2002; Capaday 2002).

Avant de revenir à la spécificité du contrôle locomoteur chez l'Homme, nous présenterons brièvement les travaux ayant visé à comprendre les bases neurales du contrôle moteur chez le primate.

¹⁵ Si un premier livre édité par Herman, Grillner, Stein et Stuart (1975) - Neural control of locomotion - dresse une revue de ces travaux, les travaux des chercheurs russes ne sont pas mentionnés du fait du contexte politique. Un second livre récemment édité par Stein, Grillner, Selverston et Stuart (1997) -Neurons, networks and motor behavior - réserve plusieurs chapitres aux travaux de ces chercheurs.

2.02. b. Bases neurales du contrôle moteur chez le primate...

Deux types d'études ont permis de préciser le rôle des afférences sensorielles dans la génération et le contrôle du mouvement chez le primate. Les premières, revues par Taub (voir revue de Taub dans *Neural Control of Locomotion*, Herman et al. 1976, pp 675-705) ont mis en évidence, suite à différentes techniques de section des racines dorsales (y compris chez des fœtus de singe¹⁶), que différents types de mouvement tels que la prise d'objet, le pointage de la main vers différentes cibles de l'espace, et même certaines formes de locomotion étaient observables chez des singes ayant subi ces opérations de déafférentation. Ces nombreuses observations ont confirmé que les seules afférences sensorielles ne suffisaient pas à expliquer la génération d'une commande motrice, même si les mouvements générés étaient de moins bonne « qualité » (durée d'exécution légèrement plus longue, par exemple) immédiatement après opération. L'existence de centres nerveux, localisés ou relayés au niveau des racines ventrales de la moelle épinière, capables de générer ces mouvements a donc pu être mise en évidence. Cependant, Taub (1976) insiste sur la différence entre primates et invertébrés en suggérant, suite à des sections qu'il effectuait à différents étages du système nerveux central, que nombre de « programmes moteurs » étaient vraisemblablement contenus au niveau de centres nerveux supra spinaux.

Une deuxième catégorie d'études a précisément visé à identifier la contribution des structures supra spinales à la génération et au contrôle moteur, revues dans (Grillner et al. 1997). Une analogie est proposée entre les expériences effectuées chez le chat et celles conduites chez le singe : des chats ayant subi une section des voies pyramidales (Liddell & Phillips, 1949) peuvent toujours marcher sur une surface plane mais sont incapables de se déplacer précisément sur une série de tubes verticaux placés sur leur trajet (exigeant une coordination visuomotrice accrue, avec une localisation précise des pattes) Les mouvements de préhension et de pointage, qui permettent notamment aux singes de se déplacer de branche en branche, exigent également une fine coordination visuomotrice. Grillner, Georgopoulos et Jordan (1997) discutent de la grande probabilité que des circuits neuronaux communs soient impliqués dans ces deux types d'activité (voir Figure 5).

¹⁶ ce qui, entre autres, a valu à Taub de voir son laboratoire fermé en 1981...

Une méthodologie générale visant à comprendre le lien entre activité du cortex moteur notamment, mais également les ganglions de la base et le cervelet, et contrôle du mouvement a été initiée chez le singe (revue par Georgopoulos dans Grillner et al. 1997, pp10-14). Dès la fin des années 1970, l'enregistrement intracérébral de l'activité électrique de populations neuronales des cortex moteur et pré-moteur est effectué dans des mouvements de pointage du singe vers différentes cibles de l'environnement. Des paramètres liés à cette activité tels que la fréquence de décharge des neurones enregistrés, sont corrélés avec des paramètres du mouvement de la main (direction, vitesse...). Cette méthodologie est appliquée aussi bien chez des singes normaux que chez des singes déafférentés.

Elle permettra par exemple à Polit & Bizzi (1979) de montrer que le contrôle de la position finale de la main (le pointage) est comparable chez les deux populations étudiées. En revanche, si la position initiale de la main était déplacée de manière passive par un dispositif mécanique (sans que les singes ne s'en aperçoivent, n'étant, en plus de la déafférentation, pas autorisés à voir la position et l'orientation initiales de leur bras), le contrôle des trajectoires produites était altéré chez la population déafférentée. Ainsi, le rôle du feedback sensoriel serait d'adapter les programmes moteurs pré existants au niveau central.

Dans une série d'articles publiés depuis 1986, Georgopoulos et ses collaborateurs (Georgopoulos et al. 1986; Georgopoulos et al. 1989; Pellizzer et al. 1995) proposent, en combinant enregistrements électrophysiologiques et mesures comportementales chez des singes, la notion d'encodage neural du mouvement. A partir des patterns d'activation de centaines de neurones enregistrés aux niveaux des cortex moteur et pré moteurs, les auteurs montrent qu'en effectuant une sommation vectorielle du pattern de décharge d'un neurone pour les différentes directions de mouvement testées, chaque neurone décharge de manière préférentielle pour une certaine direction de la cible. En outre, il existerait une « distribution » des différentes

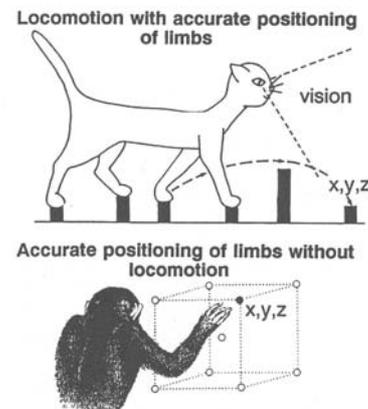


Figure 5 :
Analogie entre le pointage
de la main vers une cible et le
placement précis des pattes.
(d'après Grillner et al. 1997)

directions de mouvement au niveau des différents neurones enregistrés. Nous reviendrons plus tard sur des travaux plus récents de ces auteurs.

Il est à noter que cette méthodologie fût également appliquée sur des rats et a permis, de mettre en évidence l'existence de cellules de lieux qui ne déchargent que lorsque l'animal est situé à une position précise de l'environnement (O'Keefe and Dostrovsky 1971) et l'existence de cellules de direction de la tête, qui déchargent préférentiellement pour une direction de l'environnement (Taube et al. 1990). De manière intéressante, les courbes de réponse de ces cellules montrent une faible influence du mouvement en cours. Ces cellules ont été observées alors que des rats se déplaçaient librement dans l'environnement, et leur activité a été enregistrée au niveau de plusieurs régions corticales et sub-corticales dont l'hippocampe, le (post) subiculum, le cortex rétrosplénial, les noyaux mamillaires et thalamiques, ...

Cette méthodologie, combinant données comportementales et mesures électrophysiologiques, va donner lieu à un nombre considérable de publications dans les années 1980 et 1990. Les différentes observations rapportées vont, de pair avec les études précisant les caractéristiques fonctionnelles des centres nerveux spinaux et supraspinaux impliqués dans les différents types de contrôle sensorimoteur (impliquant toutes les modalités sensorielles), favoriser l'émergence d'une véritable multidisciplinarité de la recherche en neurosciences. Vont alors se côtoyer des modèles inspirés de l'informatique, de la mécanique, de la robotique,...autant d'approches différentes tentant de rendre compte, entre autres, de l'élaboration de la commande motrice et de son corrélat neuronal, la « neurocomputation ».

2.02. c. Les théories du contrôle moteur

Nombre de physiologistes ont tenté de formaliser les connaissances qu'ils avaient acquises par l'expérience au moyen d'équations représentant les différents agents du système moteur, et leurs rôles respectifs dans l'émergence du mouvement étudié. Par exemple, la modalité vestibulaire fût décrite par une équation différentielle de second ordre, rendant compte (lors de mouvements de la tête) de la sensibilité de l'organe vestibulaire à l'écoulement de l'endolymphe, en fonction de la viscosité de ce liquide (Mach et Meyerhof, 1910). Cependant, de manière générale, la restitution des connaissances acquises sous formes de modèles mathématiques

décrivant le fonctionnement d'un processus donné est relativement récente et est rarement le fruit de la réflexion du seul physiologiste.

Nous reviendrons dans cette partie sur les grands modèles du contrôle moteur qui, même si beaucoup d'entre eux ont été remis en question récemment, ont néanmoins permis l'émergence de nouvelles problématiques favorisant ainsi la vitalité de l'approche expérimentale.

2.02. c. 1. Le problème du contrôle

Contrôler le mouvement d'un système articulé est une problématique commune aux mécaniciens, roboticiens et aux physiologistes, même si les objectifs respectifs de chacune de ces disciplines ne sont pas les mêmes. Les physiologistes, nous l'avons vu, ont cherché à établir le lien qui existait entre la structure et la fonction, entre l'activation de différents agents du système moteur et le mouvement qui en résultait. Les mécaniciens et roboticiens ont dû trouver des méthodes pour gérer de manière efficace le contrôle du mouvement de systèmes pluri articulés de grande dimensionnalité¹⁷. Nous ne reviendrons pas ici sur les différentes tentatives historiques qui ont été proposées pour rendre compte de la génération du comportement moteur, comme la théorie très mécanicienne de Descartes¹⁸.

Même si, comme nous l'avons rappelé avec Foster (fin du XIX^{ème} siècle), la conceptualisation du contrôle du mouvement biologique a évolué de manière parallèle avec la compréhension de différents mécanismes tels que les boucles réflexes, c'est dans le deuxième tiers du siècle dernier, et notamment à l'école de Bernstein qu'il faut revenir pour trouver les premières grandes réflexions synthétiques autour des questions du contrôle moteur en biologie¹⁹. Bernstein (1967) a identifié toute une série de questions qui ont eu la particularité d'allier connaissances de principes issus de la mécanique et connaissances acquises en biologie, ouvrant ainsi la voie à l'étude « biomécanique » du mouvement (le terme entre guillemets ayant été proposé en 1947 par Bernstein).

¹⁷ Nous reviendrons sur cette notion qui correspond au nombre de degrés de liberté que le système comporte...

¹⁸ Une excellente revue des différents types de réflexion autour de ce problème peut être trouvée dans l'article de Bennett (2001)

¹⁹ Nous verrons plus loin que les prémisses de ces réflexions avaient été fournies en ce qui concerne la locomotion par Marey, dont l'un des ouvrages concernait « des lois de la mécanique en biologie »...

2.02. c. 2. Bernstein et le problème du contrôle moteur en biologie

La génération et le contrôle de la commande motrice, selon Bernstein (1967), suppose deux systèmes de contrôle : le contrôle en boucle ouverte qui rend compte de la possibilité d'exécuter un mouvement en dehors de toute afférence sensorielle, et le contrôle en boucle fermée qui permet, par l'action des boucles sensorimotrices, de corriger le mouvement en cours. Il propose même une équation du mouvement qui rend compte de ces deux types de contrôle (cf thèse de doctorat de Sylvain Hannequin 1999, pp 18-19). L'auteur va plus loin dans sa réflexion et, à partir du premier type de contrôle, conclut que le système nerveux central doit posséder une représentation interne des propriétés dynamiques du système moteur, qui lui permettent de générer une commande motrice.

En plus de ces hypothèses relatives aux types de contrôles caractérisant notamment les mouvements volontaires (les mouvements involontaires étant dans une large mesure, principalement générés par des réflexes sensorimoteurs), nous présentons ici quelques problématiques-clés adressées par Bernstein, illustrant la complexité du système moteur :

▀ **la dimensionnalité** : le système moteur peut être décrit par un système possédant un certain nombre de degrés de liberté pour chaque articulation correspondant aux différents mouvements anatomiques de flexion, d'extension, d'abduction, d'adduction ; or ces articulations sont toutes mobiles lors de la marche par exemple,...le nombre de degrés de liberté à contrôler est donc immense,...

▀ **l'équivalence ou la redondance motrice** : en liaison avec la dimensionnalité du système moteur, il y a une infinité de commandes motrices permettant de réaliser une tâche donnée ; se pose donc la question du choix de la solution par le système nerveux central. On parle (voir Kuo, A.D. (1994) d'équivalence ou de redondance motrice pour décrire les différentes configurations dynamiques possibles pour réaliser la tâche (le déroulement temporel des patterns d'activation musculaire, ou encore celui des configurations posturales...durant toute la durée de la tâche).

▀ **la nature non linéaire et « non unidirectionnelle » des relations sensorimotrices** : depuis au moins Graham-Brown (1911,1914), il est connu que les afférences sensorielles seules ne peuvent

expliquer l'activité des motoneurones. Il également été démontré que les boucles sensorimotrices monosynaptiques (réflexe myotatique par exemple), sont sous influence d'interneurones inhibiteurs (Renshaw) ou encore sous influence des voies descendantes. En outre, l'existence de boucles polysynaptiques, la contribution non homogène de différentes unités motrices lors de l'exécution motrice de gestes lents ou rapides ainsi que la question de la contribution multi-sensorielle au contrôle moteur ont été étudiées. Toutes ces observations démontrent qu'il est difficile d'établir une relation directe entre une afférence sensorielle donnée et l'activité d'un motoneurone...

Bernstein ayant identifié ces grandes catégories de problèmes, il propose de grandes voies par lesquelles ces problèmes peuvent être résolues : le « gel » (« freezing ») de certains degrés de liberté non indispensables pour la tâche, le choix d'une solution motrice la moins coûteuse énergétiquement, ou encore la nécessaire connaissance « unifiée » de l'état du système au temps t , facilitée par l'existence de modèles internes dans lesquelles les propriétés dynamiques du corps et de son interaction avec l'environnement sont intégrées au niveau central. En dehors du travail de ses élèves, la démarche de Bernstein va donner lieu à une véritable effervescence des approches ayant pour objectif à la fois la compréhension mais également la résolution des problèmes posés par le contrôle du mouvement biologique.

2.02. d. Modéliser les stratégies de contrôle moteur...

De nombreuses approches ont été proposées pour resituer les connaissances physiologiques relatives aux propriétés d'activation des muscles et à la contribution des boucles réflexes dans un cadre formel rendant compte, via une relation mathématique faisant intervenir plusieurs termes et variables sensés représenter une caractéristique (plus ou moins « réaliste ») du fonctionnement du système neuromusculaire. Bernstein lui-même proposa des équations du mouvement biologique tenant compte des contrôles en boucle ouverte et fermée. Au-delà des différents types d'approches qu'il serait vain de tenter de résumer dans leur totalité, l'analogie faite entre le système moteur biologique et d'autres types de système (mécaniques notamment) plus ou moins sophistiqués, a souvent eu pour effet de

simplifier, sur un plan formel, les processus de génération et de contrôle du mouvement, dont nous avons vu qu'ils impliquaient une grande variété d'agents du système moteur.

Néanmoins, il est possible d'identifier quelques approches qui ont « survécu » aux « aléas expérimentaux » et ont alimenté, par le nombre de publications et d'ouvrages qui leur ont été consacrés, le débat sur les règles d'organisation du mouvement biologique.

2.02. d. 1. De l'équilibre dynamique du mouvement au modèle de Feldman

Le rôle des afférences sensorielles dans la contraction musculaire avait conduit Sherrington à penser le réflexe comme l'unité fonctionnelle de base par laquelle le mouvement est généré. Sherrington (1910) avait en outre déjà identifié le problème de la « compétition » entre l'activité tonique impliquée dans le contrôle postural et l'activité phasique de ces mêmes motoneurones commune à une grande catégorie de mouvements rythmiques.

En particulier, l'activation des muscles agonistes d'un mouvement devrait entraîner, par l'étirement produit au niveau du muscle antagoniste, une contraction de ce même muscle : le principe d'inhibition réciproque formulé par Sherrington (puis démontré par Lundberg en 1969 par la mise en évidence des interneurons inhibiteurs) permettait une première réponse au « conflit » entre posture et mouvement (Feldman and Latash 2005). Von Holst et Mittelstaedt (1950, 1973 cités dans Feldman & Latash, 2005) précisèrent le problème et prédisaient ainsi qu'à cause de l'activité neuromusculaire liée au contrôle postural, une force de résistance au mouvement devait ainsi être compensée par le système nerveux central. Une autre voie pour régler ce problème résiderait dans la faible activité des motoneurones pour le maintien du contrôle postural en comparaison avec l'activité propre à la production du mouvement. Aucune de ces deux solutions n'a, cependant, pu être démontrée expérimentalement (Ostry and Feldman 2003).

Merton (1953, voir Feldman & Latash, 2005), approfondissant la connaissance des structures nerveuses impliquées dans les arcs réflexes, fait l'hypothèse que les motoneurones γ qui régulent la contractilité des fuseaux neuromusculaires déterminent dans une grande mesure la contraction musculaire en ajustant la sensibilité des fibres intrafusales, ce qui en retour permettra la décharge des

motoneurones innervant le muscle. Le contrôle de l'activité des fibres γ par le système nerveux central serait donc un paramètre important du contrôle moteur.

Se basant sur l'observation qu'il existait un seuil d'étirement musculaire à partir duquel les motoneurones (alpha) sont recrutés de manière exponentielle (Asatryan DG & Feldman AG, 1965 - voir Feldman & Latash, 2005), Feldman propose que cette variable précise, le seuil d'activation musculaire à partir duquel les fibres Ia déclenchent l'activation musculaire, est un paramètre du système neuromusculaire sous contrôle central et périphérique. La régulation de ce seuil permettrait de générer ou non une contraction musculaire. Le contrôle central de ces seuils à la fois pour les muscles agonistes et antagonistes, déterminerait ainsi les patterns d'activation musculaires et un point d'équilibre de l'articulation, le point pour lequel la somme des activations musculaires correspondent à un couple articulaire nul, définissant ainsi la position de l'effecteur (la main par exemple) dans l'espace.

La formalisation mathématique du modèle de Feldman a évolué depuis sa formulation en 1966, par l'inclusion de divers facteurs liés aux propriétés intrinsèques du muscle, à des termes rendant compte de la viscosité... Cette formulation (Feldman & Latash, 2005), basée sur l'état d'équilibre des systèmes dynamiques, se veut avant tout précise sur la distinction entre variables d'état (angles articulaires, vitesse de contraction musculaire,...et toute autre variable dépendantes de ces variables d'état) et paramètres propres du système dynamique (paramètres de contrôle). D'après Feldman (2005) :

Le muscle est actif si :

$$x - \lambda^* \geq 0$$

avec x correspondant à la longueur instantanée (actuelle) du muscle, et λ^ correspondant au seuil d'étirement du muscle (à partir duquel le muscle est activé de façon exponentielle – avec l'augmentation du nombre N de motoneurones excités),*

$$\lambda^* = \lambda - \mu.v + \rho + f(t)$$

- λ et μ étant des variables de contrôle
- v est la vitesse d'allongement (ou de raccourcissement) du muscle
- ρ étant l'effet local (non dépendant des voies descendantes) de l'interaction inter musculaire (innervation réciproque entre agonistes et antagonistes notamment)
- $f(t)$ étant la fonction représentant les variations de λ dans le temps

Le modèle de Feldman est souvent associé à la commande r spécifiant le point d'équilibre (à partir de l'ajustement des seuils d'activation des muscles moteurs d'une articulation) ainsi que la commande c spécifiant le pattern de co activation agoniste/antagoniste. Il est important de noter que la trajectoire de l'effecteur est, dans ce modèle, entièrement spécifiée par les positions successives du point d'équilibre.

Des variantes de ce modèle ont été proposées, notamment par Bizzi (voir Bizzi et al. 1992) et Latash (Latash and Gottlieb 1991a; Latash and Gottlieb 1991b) mais n'ont pas donné, contrairement à la version « lambda » du modèle de Feldman, lieu à des alternatives viables au modèle initial de Feldman, notamment au problème de l'interférence, dans la commande motrice, de signaux de contrôle propres au contrôle postural, et ceux destinés à la production du mouvement (Ostry and Feldman 2003). Cependant, l'approche de Bizzi notamment, qui insiste sur la contribution à la fois de la commande nerveuse (le pattern d'activation des motoneurons alpha) et sur le rôle des propriétés viscoélastiques dans l'atteinte d'une position d'équilibre, a indirectement jeté les prémises de la notion de contrôle de la force de contraction.

Si le modèle de Feldman présente l'avantage d'être inspiré par la connaissance des propriétés d'excitabilité du système neuromusculaire, les modifications formelles apportées au modèle le rendent moins « lisible » que l'idée originale qui l'a initié. Ainsi, Feldman (Ostry and Feldman 2003) insiste désormais plus sur la contribution des voies descendantes à l'ajustement des signaux de contrôle, tout en réfutant l'existence de modèles internes permettant au SNC de résoudre le problème inverse

par exemple (comment générer une commande neuromusculaire permettant l'atteinte d'un but spatial désiré).

2.02. d. 2. Le contrôle du mouvement biologique, un contrôle optimal

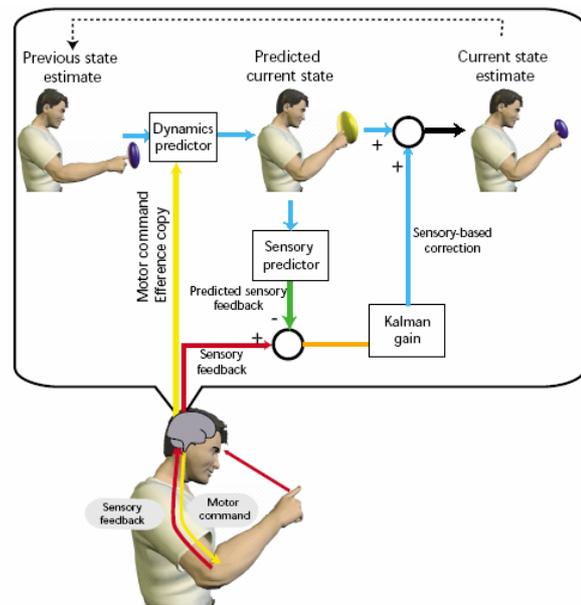
La question des différents niveaux de description du système moteur s'est longtemps heurtée à la nécessaire prise en compte des problèmes soulevés par Bernstein, notamment la dimensionnalité du système moteur et l'infinité des solutions motrices pouvant a priori permettre la réalisation d'une tâche aussi simple qu'amener son index vers son nez. En contraste avec cette infinité (théorique) de solutions motrices, l'étude expérimentale de la production motrice a permis d'observer des patterns moteurs stéréotypés, à la fois en termes de position et de vitesse (Abend et al. 1982, voir aussi Wolpert 1997). La question des règles développées par le SNC pour générer de tels mouvements stéréotypés s'est donc posée.

Deux catégories d'études (Wolpert 1997) ont permis de rendre compte de l'observation « d'invariants moteurs » dans la production du mouvement biologique : les premières portent sur la nature cinématique du contrôle moteur (la relation entre positions dans l'espace de la cible, position et orientation des segments corporels dans l'espace et dérivées respectives de ces quantités...) alors que les secondes impliquent la nécessaire prise en compte de la dynamique du mouvement (incluant couples articulaires, moments...) dans l'élaboration de la commande motrice²⁰. Le dénominateur commun à ces deux types d'approches repose sur l'idée que le contrôle du mouvement biologique est un contrôle de nature optimal. Ainsi, différentes catégories de variables à optimiser ont été proposées, comme le jerk (Hogan 1984; Flash and Hogan 1985), le taux de variation des couples exercés au niveau de chaque articulation (Kawato et al. 1990).

²⁰ Souvent, pour caractériser le système moteur (un système dynamique), les notions de variables d'état réfèrent souvent à la première catégorie de variables alors que les paramètres de contrôle sont souvent associés aux quantités dynamiques. En fait, et comme le rappelle Feldman (2005), cette conception est erronée puisqu'à la fois les quantités cinématiques et certaines quantités dynamiques sont des quantités décrivant l'état du système, alors que les paramètres de contrôle sont inhérents à la structure même du système. Au sein des quantités dynamiques « d'état » se trouvent les couples articulaires...et non les propriétés intrinsèques –viscoélastiques par exemple- du système.

Le principe d'optimisation est, à première vue, assez simple : il consiste dans la plupart des études publiées, à prendre en compte le coût des différents mouvements possibles pour réaliser la tâche (Wolpert, 1997). La fonction décrivant le coût de ces mouvements est une intégrale du coût instantané durant une certaine durée, le coût instantané devant être minimisé. La solution optimale serait alors de choisir, parmi l'ensemble des commandes motrices possibles, celle qui présente le coût le plus faible. La difficulté de cette méthode réside dans le choix de la variable (le jerk, le couple articulaire...) à optimiser, qui doit être la plus « naturelle » possible. Harris et Wolpert (1998) proposent ainsi que la variance de l'erreur motrice (l'écart entre la position désirée dans l'espace et la position actuelle de la main) est une variable particulièrement pertinente dans le cadre du contrôle moteur.

Figure 6 : Représentation simplifiée de l'approche computationnelle pour modéliser le contrôle moteur (d'après Wolpert & Gharhamani, 2000)



Todorov (2002) introduit la notion d'optimalité dans un modèle intégrant les boucles de feedback sensoriels, les premiers modèles étant surtout dédiés à la description des stratégies de planification motrice, sans prendre en compte le retour sensoriel. Ce modèle, utilisant des outils sophistiqués issus de la théorie du contrôle, permettrait de prédire l'ensemble des données expérimentales vérifiées par les modèles précédents. A l'image de cette dernière étude, les modèles actuels du contrôle moteur décomposent les étapes de planification et de contrôle moteurs, d'estimation ou de prédiction sensorielle, dont certaines propriétés se révèlent particulièrement avantageuses pour l'apprentissage moteur (Wolpert and Ghahramani 2000). La notion de modèle interne des propriétés dynamiques du système moteur prend alors toute son importance dans l'approche computationnelle.

2.02. d. 3. Modèles internes

L'ensemble des modèles évoqués dans la partie précédente se base sur les aspects dynamiques ou cinématiques du mouvement en cours, souvent exprimés

dans l'espace cartésien. Le lien entre les stratégies de planification motrice dans cet espace, et l'action des différents agents du système moteur (cf section précédente) dans l'espace corporel, se confronte au problème de la relation entre les signaux sensoriels renseignant sur le mouvement propre (détectant les variations de longueur du muscle par exemple) et les signaux moteurs permettant la réalisation du mouvement dans l'espace de la tâche.

La direction de cette relation entre signaux sensoriels et moteurs est double. Il s'agit d'une part, pour résoudre le problème de l'élaboration de la commande neuromusculaire à partir des propriétés spatiales de la cible (position, orientation dans l'espace...), de pouvoir effectuer la transformation inverse qui permet d'activer les muscles de façon à générer l'action voulue dans l'espace de la tâche. Il s'agit également de pouvoir estimer, ou de prédire, les conséquences sensorielles d'une commande motrice de sorte à pouvoir corriger (sans se soucier des délais dus au feedback sensoriel) le mouvement en cours d'une façon proactive (feedforward).

La génération de la commande motrice dans ces modèles, suppose que les propriétés viscoélastiques du système musculo-squelettique telles que la raideur articulaire et la contractilité musculaire, mais également les propriétés physiques régulant l'interaction entre le corps et le monde extérieur, soient connues par le contrôleur. Cette connaissance intrinsèque des propriétés dynamiques du système moteur serait internalisée au niveau du SNC, dans des modèles internes. L'existence de ces « modèles » est intensément débattue (Gribble et Feldman, 2003) même si trois séries études ont démontré cette capacité du SNC à apprendre de nouveaux environnements dynamiques dans lesquels le mouvement est réalisé.

La première, utilisant une corrélation entre les patterns d'activité de populations de cellules de Purkinje du cervelet et les patterns dynamiques (vitesse et accélération) caractérisant le mouvement des yeux (Shidara et al. 1993), a dans un premier temps suggéré que ces signaux des cellules cérébelleuses véhiculaient des informations de commandes propres aux propriétés dynamiques des yeux. Une telle méthodologie fût également utilisée par Bizzi et collègues (Li et al. 2001; Gandolfo et al. 2000) pour l'enregistrement de neurones dans le cortex moteur du singe lors de l'apprentissage de nouveaux environnements dynamiques. Ils montrèrent une variation dans la sélectivité de ces neurones qui était fonction de la déviation angulaire induite par le nouveau contexte. Cependant, ces études possèdent des

limites non négligeables, liées notamment au fait qu'il est possible de corrélérer l'activité de décharge de « populations » de neurones avec des paramètres autres que des signaux informant sur le nouveau contexte dynamique (Todorov 2000).

La seconde, utilisant de nouveaux environnements dynamiques dans des tâches de pointage de la main²¹, a montré que l'apprentissage d'un nouveau champ de force était possible (les sujets apprenant le nouveau contexte dynamique, adaptaient leur commande motrice pour effectuer le pointage), et que cet apprentissage possédait une propriété de généralisation (le nouveau contexte dynamique appris pour des pointages vers la gauche par exemple, était également valable pour les pointages vers la droite). Shadmehr et collègues se sont ensuite attachés à fournir les corrélats neuronaux à cet apprentissage d'un nouveau modèle dynamique régissant le mouvement du bras (Shadmehr and Holcomb 1997; Smith and Shadmehr 2005). Dans cette dernière étude, les auteurs montrent que des patients atteints de la maladie de Huntington parviennent à s'adapter à un nouvel environnement dynamique, contrairement aux patients cérébro-lésés, confirmant ainsi le rôle du cervelet dans l'acquisition d'un nouveau modèle interne.

Enfin, une dernière catégorie d'études utilise une approche computationnelle comparant la performance de modèles du contrôle basés ou non sur l'existence d'un modèle interne, démontrant que cette dernière catégorie de modèles reproduisait plus fidèlement les données expérimentales (Bhushan and Shadmehr 1999).

S'il serait trop long ici de présenter les différents types de formalisation représentant ces modèles internes, notons qu'il existe des approches alternatives à l'existence de modèles internes. Celles-ci sont basées notamment sur des expériences démontrant que le modèle du point d'équilibre, permettrait de prédire des comportements d'adaptation à de nouveaux environnements dynamiques, sans qu'un modèle interne ne soit explicité dans la commande (Ostry and Feldman 2003).

A un niveau général, ces approches computationnelles connaissent un essor important ces dernières années, en raison notamment des solutions, en terme de théorie du contrôle, qu'elles offrent par exemple à l'implémentation de stratégies de contrôle sur des robots humanoïdes (voir les travaux récents de Kawato par exemple).

²¹ Pointages effectués sans vision dans lequel les sujets devaient pousser un « joystick » vers une cible en présence de champs de force qui modifiait le gain du joystick (Shadmehr et al. 1993) ou bien pointages effectués dans une chambre animée d'un léger mouvement circulaire (Lackner and Dizio 1994)

Cependant, nombre d'outils utilisés dans les algorithmes de contrôle tels le filtre de Kalman, qui permet d'ajuster le gain des corrections sensorimotrices étant donné les flux sensoriels et les signaux moteurs (voir Wolpert 1997 pour détails) sont particulièrement destinés à l'analyse des systèmes linéaires. Or, la linéarité est un principe qui n'est que rarement observable à la fois à un niveau global (au niveau de la relation entre des variables dites comportementales) et au niveau local (au niveau par exemple des propriétés d'excitabilité des motoneurones ou encore au niveau de l'intégration des flux sensoriels et moteurs par des centres nerveux impliqués dans la génération de la commande neuromusculaire, voir Feldman et Latash 2005 pour une discussion de ce point).

2.02. d. 4. Aucun contrôle, l'émergence d'un comportement auto organisé : une approche synergétique de la coordination motrice

Une approche relativement récente dans l'analyse biologique du mouvement humain et animal a été initiée voilà plus de vingt ans par la théorie synergétique de Herman Haken, physicien allemand spécialisé dans l'étude des systèmes complexes, non linéaires. Ce dernier a étudié l'évolution spatio-temporelle de systèmes complexes, eux mêmes formés de sous systèmes interagissant les uns avec les autres. La formalisation de la relation entre ces systèmes à différents niveaux de description, faisant appel aux notions de stabilité de différents modes de coopération entre les sous systèmes, a abouti à la notion d'auto organisation du pattern dynamique. Cette théorie, « importée » et développée dans le cadre de la compréhension du mouvement biologique par Kelso (1997), connaît un essor remarquable, en particulier dans l'analyse des coordinations inter segmentaires.

Les postulats théoriques et paradigmes expérimentaux de base de cette approche, ont été fournis par Kelso, Schöner et collègues (Haken et al. 1985; Schöner and Kelso 1988) et n'ont cessé d'être développés depuis. Le simple mouvement des index droit et gauche dans le plan horizontal est particulièrement représentatif de cette approche. En variant la fréquence de ces oscillations (un paramètre d'ordre) du système, les auteurs démontrent que le pattern d'anti phase devient plus stable à partir d'une fréquence donnée, indépendamment de la volonté des sujets. Les auteurs démontrent ainsi l'existence d'attracteurs qui correspondent à des états pour lesquels un pattern est observé, parce que plus stable qu'un autre pattern. Le phénomène de

bifurcation ou de transition de phase correspond à un changement de pattern lorsque l'état du système se rapproche d'un attracteur.

L'émergence du comportement moteur serait donc la résultante de l'interaction entre les différents éléments du sous système, et la tâche (par ses contraintes par exemple en terme de vitesse de déplacement) déterminerait naturellement la génération des patterns les plus stables. Dans cette approche, nul besoin d'un contrôleur, encore moins de modèles internes, cette théorie s'appliquant également aux processus perceptifs (Kelso, 1997) qui mettent également en jeu des structures qui sont partie intégrante du système moteur. La formalisation de la relation entre les différents éléments du système moteur inclus l'introduction de variables de phase, qui reflètent l'évolution spatiotemporelle des patterns de coordination (en phase ou en anti phase), et qui sont obtenues à partir des portraits de phase de variables comportementales comme les angles articulaires par exemple.

Le modèle de Haken, Kelso et Bunz (Haken et al. 1985) permet ainsi de prédire les transitions de phase entre deux variables, et donc il permet de prédire les changements de mode de coordination en fonction de ces différents types de variables (voir Kelso, 1997 pour une présentation détaillée).

Si les outils mathématiques présentés dans cette approche peuvent être d'une aide certaine dans la description de l'évolution du mode de coordination entre deux variables durant l'exécution motrice, c'est plutôt la « philosophie » générale de cette approche, son « essence conceptuelle » qui pose problème. La notion de comportement émergent et les arguments présentés pour traiter de l'intentionnalité du mouvement (Kelso 1997), par exemple, paraissent aller bien plus loin que ce que l'analyse de la coordination inter segmentaire permet de décrire. A titre illustratif, la notion de comportement stable n'est pas propre à cette approche (voir sections précédentes).

De plus, la stéréotypie des paradigmes expérimentaux utilisés pour valider ces modèles (bouger des doigts, les mains, les bras ... en (anti)phase et maintenir ce mode de coordination pour différentes fréquences ou vitesses de mouvement) vient restreindre de facto la portée de cette approche.

Si les principales approches (équilibration (istes), computationnelles, synergétiques...) présentées rendent (différemment) compte du contrôle du (seul) mouvement biologique, quelques problématiques de base posées par l'élaboration de

l'acte moteur (volontaire ou automatique) demeurent plus que jamais d'actualité. Ces problématiques valent particulièrement, comme nous le verrons plus tard, pour la compréhension de l'organisation de l'activité locomotrice.

2.02. d. 5. Les approches mixtes...

La question de la génération et du contrôle de l'acte moteur pose une série de problèmes pour le SNC. Le simple exemple de la saisie d'un objet posé sur une table fait intervenir une question fondamentale, celle du « mapping » inverse ou comment, à partir d'une action désirée dans l'espace externe, calculer une commande dans l'espace du corps et plus particulièrement du système neuromusculaire. L'analyse de variables comportementales, comme nous l'avons vu plus haut, est souvent utilisée à des fins de modélisation du système sensorimoteur. Cependant, la nature même des variables de contrôle pour la génération et le contrôle de la commande motrice ne peut être déterminée de manière sûre. Une approche (que beaucoup tiennent pour robuste) concerne la corrélation entre des variables décrivant l'activité neuronale au cours du mouvement et des variables propres mouvement (comme la direction du mouvement, sa vitesse)...l'interdépendance entre différents types de variables (dynamique ou cinématique,...) rend la détermination des variables « encodées » par le SNC beaucoup moins robuste que ce qui est souvent suggéré (voir Todorov, 2000).

La question de la (non) - linéarité des processus sensori-moteurs est également une question centrale dans le champ de la modélisation du contrôle moteur. En effet, si une action désirée a pour conséquence une action effectuée dans l'espace de la tâche, cette relation (directe) implique, à différents niveaux de description du comportement, et à différentes phases du mouvement, une multitude de processus non-linéaires compliquant la « computation ». Ces processus concernent aussi bien l'intégration multimodale des informations sensorielles, que les règles de recrutement des unités motrices (la loi de Hennman, pour des mouvements non balistiques tout du moins). Si une action désirée résulte directement (et aussi rapidement) en une action effectuée, la prise en compte de ces processus non-linéaires à l'échelle de la planification motrice est nécessaire. De plus, la distinction entre composantes volontaire et automatique de la planification et du contrôle moteur n'est pas toujours bien comprise (même si d'un point de vue physiologique, la

compréhension de l'intervention de différents types de structures nerveuses, spinales et supraspinales, est plutôt claire).

Récemment, Schaal et collègues (Nakanishi and Schaal 2004; Schaal and Schweighofer 2005), ont proposé un modèle adaptatif dans lequel les composantes automatiques et décisionnelles sont intégrées dans des modules distincts, dans lesquels les problèmes de commande motrice (comprenant les propriétés non linéaires du système musculosquelettique) et de planification motrice (comprenant les stratégies de « contrôle optimal ») sont séparées. Une expérience appuyant ces propositions théoriques a également été particulièrement bien décrite par les auteurs : une étude en imagerie a montré une activation du cortex moteur primaire commune à la fois aux mouvements rythmiques et aux mouvements discrets (qui n'impliquent pas la production d'un rythme, comme les mouvements de pointage par exemple) des doigts et une activation propre des aires pré motrices et pariétales lors de l'exécution des mouvements discrets (Schaal et al. 2004).

Cette distinction théorique dans la modélisation du système sensorimoteur présente une voie particulièrement intéressante dans le champ du contrôle adaptatif du mouvement (Schaal and Schweighofer 2005). Elle permet de penser le contrôle non comme un processus sériel mais comme une multitude de modules activés de manière parallèle, ces modules relevant (plutôt) de mécanismes automatiques ou de processus planifiés.

Si la compréhension du contrôle moteur a surtout utilisé comme support les mouvements du bras, elle a permis de prendre conscience de quelques grands problèmes inhérents au contrôle de l'activité motrice. L'étude de la locomotion n'en est pas moins un champ d'investigations particulièrement riche qui englobe aussi bien des travaux provenant de domaines aussi différents que la neurophysiologie, la biomécanique ou encore la robotique. La prochaine et dernière partie de la présentation du cadre théorique de ce travail expérimental vise précisément à tenter de synthétiser les connaissances acquises notamment par l'étude neurophysiologique et biomécanique de la locomotion.

Section 2.03 Contrôle et guidage de la locomotion humaine

Des modes de locomotion aussi différents que la marche, la course ou encore la nage possèdent une caractéristique commune qui les distingue d'autres types de mouvements : l'ensemble des segments corporels est mobilisé. Si la question du contrôle locomoteur est resituée dans le contexte théorique évoqué dans les sections précédentes, il est facile de percevoir la complexification du problème du contrôle d'un tel système pluri articulé. Là encore, la variété des niveaux de description du pattern moteur et les différents approches associées ont permis d'apporter des éléments de compréhension relatifs au contrôle de la locomotion humaine, à la fois au niveau de i) l'organisation (en particulier au niveau postural) de l'activité locomotrice « de base » (comme la marche en ligne droite ou sur tapis roulant), ii) de la contribution multisensorielle à la stabilisation et au guidage de la locomotion, et enfin au niveau iii) de l'interaction entre ces deux premières composantes et les stratégies cognitives d'orientation spatiale (la locomotion étant surtout la faculté de naviguer vers l'endroit désiré, dans l'espace environnant).

Nous développerons donc ces trois aspects moteur, sensorimoteur et cognitif caractérisant le comportement locomoteur tout en rappelant que ces trois composantes sont évidemment en interaction, et que cette distinction ne vaut que d'un point de vue formel. La question de la génération et de la planification de la commande locomotrice sera surtout discutée au niveau de l'analyse du pas dans un premier temps, avant de considérer la trajectoire locomotrice dans son ensemble dans un deuxième temps qui conduira à la présentation de notre travail expérimental.

2.03. a. Génération et contrôle de l'acte locomoteur

La compréhension de l'organisation de l'acte locomoteur, de son initiation, et surtout des règles régissant son contrôle, repose sur des approches différentes ayant pour objet d'étude commun la description des différentes phases du cycle locomoteur, en relation avec l'évolution temporelle de quantités mécaniques (le pattern de forces de réaction au sol, p. ex.), de variables cinématiques (les angles articulaires, p.ex.) ou encore des patterns d'activation musculaire et dans certains cas, l'enregistrement direct des décharges des motoneurones.

Si la nature des outils utilisés pour décrire le cycle locomoteur est différente d'une approche à une autre, une vue intégrant l'ensemble des connaissances relatives i) à l'influence du contexte environnemental sur la locomotion d'une variété d'espèces animales et celle de l'homme, ii) au coût énergétique et mécanique de divers modes de locomotion, iii) aux circuits nerveux impliqués dans la régulation de l'activité neuromusculaire et iv) aux propriétés respectives de chacun des agents du système locomoteur, a récemment été discutée (Dickinson et al. 2000).

Dans les sections suivantes, les concepts et observations les plus marquants dans l'étude de l'organisation du cycle locomoteur seront présentés après avoir brièvement rappelé l'organisation temporelle des différentes phases de ce cycle.

2.03. a. 1. Les phases du cycle locomoteur, le cas de la marche

Les débuts de l'analyse cinématique de la locomotion basée sur des mesures précises de la marche humaine, remontent aux méthodes de chronophotographie inventées par Marey dans la seconde moitié du XIX^{ème} siècle (Marey E.J. 1894)²². Reprenant les planches de Marey et répétant ce type de mesures chez des chiens ayant subi une section de la moelle épinière, Philippson (1905) décrit de manière précise, le décours temporel de trois angles articulaires (hanche, genou et cheville) durant les différentes phases de la locomotion quadrupède. Il observe, en outre, que la coordination motrice des segments antérieurs et postérieurs chez les chiens spinalisés est proche de la normale (lorsque l'expérimentateur aide l'animal à supporter sa propre masse corporelle), concluant ainsi que l'activité locomotrice est le résultat de réflexes « directs et croisés » couplés à un générateur spinal du rythme locomoteur (cf section précédente pour un développement récent des aspects physiologiques de la locomotion quadrupède).

Chez l'homme, la description du cycle locomoteur a été réalisée pour divers mouvements tels que la marche, la course ou encore le saut. Ainsi, l'initiation du pas est effectuée par une propulsion d'un segment vers l'avant, période durant laquelle un pied est en phase d'envol. La phase « d'attaque » correspond au contact de ce même pied avec le sol. Vient ensuite la période d'appui durant laquelle le pied reste en

²² Un contemporain de Marey, l'américain Muybrige, avait déjà développé cette méthode pour illustrer le gallop des chevaux, pour des applications plus artistiques.
Les plus grands ouvrages de Marey sont accessibles, en ligne, sur le site de la BIUM

contact avec le sol et joue le rôle de pivot autour duquel s'effectue la bascule du corps vers l'avant, préparatrice du prochain pas. Dans la dernière phase d'appui, une force est exercée principalement au niveau de la partie antérieure du pied résultant en une force de réaction du sol en direction opposée, qui propulse le corps vers l'avant. La phase d'envol peut ensuite avoir lieu.

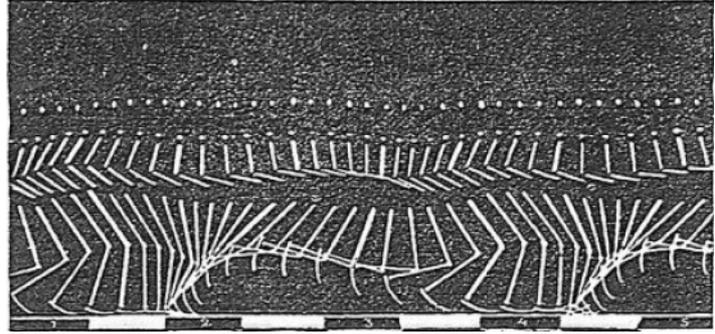


Figure 7 : Première représentation par « stick diagram » de cycles locomoteurs (ici la course), Marey (1894)

Ces « évènements » cinématiques sont à associer avec des patterns d'activation musculaire qui assurent l'équilibre dynamique du corps tout au long du cycle moteur. Nous reviendrons plus tard sur le lien entre patterns dynamiques, cinématiques et musculaires caractérisant le cycle locomoteur humain.

Certaines différences fondamentales distinguent la marche humaine de la locomotion animale bipède. L'attaque du sol par le talon, le maintien d'une orientation du tronc oscillant autour de la verticale, l'extension quasi complète du genou au milieu de la phase d'appui, le double pic de force lors de la marche à vitesse rapide, l'ensemble de ces caractéristiques sont propres à l'homme (Alexander 2004). Comme nous le verrons, ces différences induisent une différence notable entre le contrôle locomoteur chez l'homme et chez l'animal, notamment en termes de contrôle postural mais également en termes de patterns d'activation des muscles moteurs (Capaday 2002). Marey ne s'est pas contenté de décrire ces différentes phases. En effet (Marey E.J. 1868), il contribua à jeter les bases d'une vraie réflexion, initiée très tôt par Borelli au XVII^{ème} siècle et les frères Weber au milieu du XIX^{ème} siècle, autour des problèmes posés par l'interaction dynamique entre les différents segments corporels et l'environnement.

Des avancées considérables dans la formalisation et l'étude expérimentale de ces problèmes seront réalisées dans la seconde partie du XX^{ème} siècle.

2.03. a. 2. Aspects (bio) mécaniques

Mécaniquement, la marche humaine est plus économique que l'allure d'autres animaux bipèdes, alors que la course l'est moins, à vitesse comparable, que d'autres formes de locomotion animale (Alexander, 2004). L'efficacité mécanique d'un mode de locomotion correspond par exemple au ratio entre travail mécanique réalisé par les muscles et énergie mécanique (cinétique et potentielle) produite par ce travail.

L'italien Borelli, considéré comme le véritable père de la biomécanique (Pope 2005), fût le premier à appliquer des principes de la mécanique à la compréhension du contrôle moteur en biologie. Dans son œuvre *De Motu Animalium* publiée en deux volumes en 1680 et 1681, il décrit les mouvements externes (rotations des différents segments corporels) du système musculosquelettique durant différents types de tâches dont la marche, la course et le saut, d'un point de vue mécanique. Il comprît que les bras de levier articulaires amplifient le mouvement plutôt que la force de sorte que les muscles

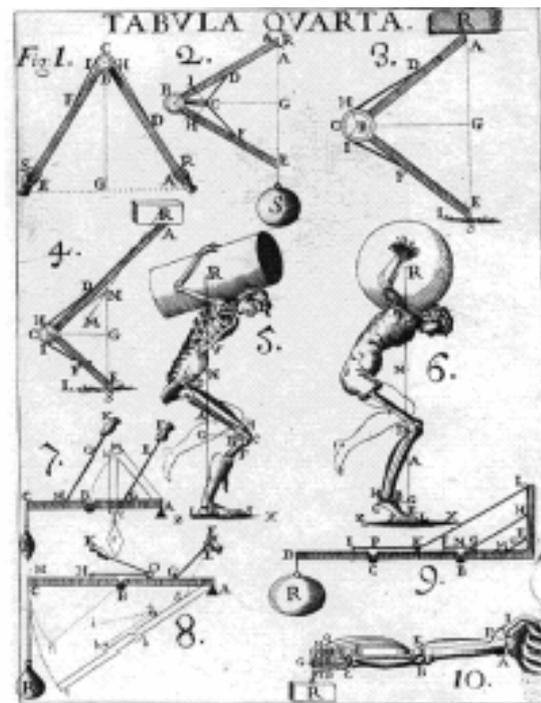


Figure 8 : Description par Borelli des contraintes s'appliquant au niveau du système musculosquelettique lors du port d'une charge au niveau de la nuque (extrait de Pope, 2005, fig. 4)

doivent produire une force supérieure à celles qui résistent au mouvement. Il détermina également la position du centre de gravité chez l'homme et chez différentes espèces animales et calcula, de façon très précise, les contraintes s'appliquant à différents étages de la colonne vertébrale lors du port d'une charge au niveau de la nuque (cf figure 8).

La compréhension de la relation entre énergie cinétique, nécessaire à la translation du corps dans le plan sagittal, et énergie potentielle, associée aux variations de hauteur du centre de gravité, a été réalisée et quantifiée dès le milieu des années 1960 par Cavagna et Margaria (1966). Ce travail, et ses prolongements plus récents par Cavagna et collègues (Willems et al. 1995; Cavagna et al. 2000;

Cavagna et al. 2002) ont permis de caractériser le caractère pendulaire de la marche humaine. Ainsi (Figure 9) la bascule alternative de chaque segment autour d'un point fixe au sol a été assimilée au mécanisme de double pendule inversé : pour la marche

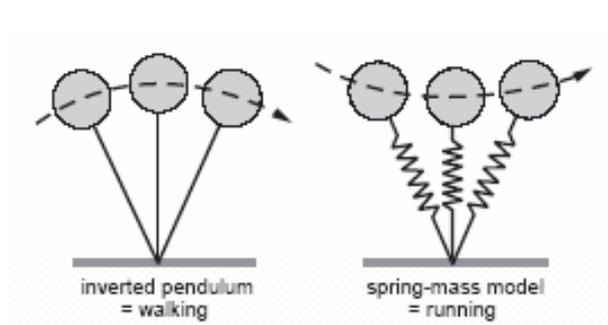


Figure 9 : Schéma simplifié du mécanisme du pendule inversé (marche) et modélisation de la restitution d'énergie élastique (course) via un modèle masse-ressort (d'après Dickinson et al., 2000, fig 1b)

humaine, l'énergie potentielle atteint son maximum au cours de la moitié de la phase d'appui, et est transférée (pas totalement, voir Alexander 1989) de manière passive en énergie cinétique lors de la bascule du corps vers l'avant. Un

mécanisme correspondant pour la course humaine consisterait en un système élastique oscillant, dans lequel le membre inférieur, assimilé à

un ressort, se déformerait lors de l'attaque du talon au sol, l'énergie produite par les forces de rappel lors de la bascule du corps vers l'avant étant restituée sous forme d'énergie cinétique. Des observations expérimentales effectuées par Cavagna et collègues ont permis de confirmer dans une grande part la validité de ces modèles (Cavagna et al. 2000).

Outre les assimilations faites entre le corps humain et des systèmes mécaniques oscillants tels que le double pendule, la question de l'efficacité mécanique de la locomotion humaine et animale a été largement étudiée, notamment par Alexander et collègues (pour une revue, Alexander 2005).

Alexander (1989, 2005) postule que la locomotion biologique répond à des critères d'optimalité développés au cours de l'évolution et au cours de l'apprentissage moteur. Il émet ainsi l'hypothèse de la similarité dynamique de la locomotion de différentes espèces qu'il résumé ainsi : comme il existe un principe de **similarité géométrique** qui permet de retrouver la dimension d'un carré (par exemple) en multipliant toutes les longueurs d'un autre carré (plus grand ou plus petit) par un coefficient λ , il est possible de considérer que deux **mouvements sont similaires d'un point de vue dynamique** en multipliant toutes les dimensions (métrique, angulaire...) par un facteur λ , toutes les durées par un facteur τ et toutes les forces par un facteur ϕ .

Il précise que la similarité dynamique peut s'appliquer uniquement dans certaines circonstances. Pour la locomotion terrestre, ce principe est relié à la gravité : l'auteur propose donc d'utiliser le nombre de Froude (voir Vaughan and O'Malley 2005 pour une revue de l'origine et de l'utilisation de ce nombre dans l'étude mécanique de la locomotion), une quantité adimensionnelle qui correspond au ratio $v^2/g.L$ (ou v est la vitesse de locomotion, g est la gravité, et L est la longueur d'un segment inférieur, mais peut également correspondre à la hauteur de la hanche par rapport au sol). Pour des environnements aquatiques, ce principe est relié à la viscosité du liquide (nombre de Reynolds). L'utilisation par Alexander de quantités adimensionnelles pour appuyer sa théorie a été à l'origine de nombreuses études, depuis l'analyse de la locomotion d'insectes à celle d'éléphants. Ces études notamment manipulé les vitesses de déplacement ou encore la gravité (en suspendant une partie du corps via un système mécanique spécialement conçu pour, ou encore lors de vols paraboliques). Elles ont permis d'expliquer notamment la transition entre plusieurs allures de locomotion (la marche, la course...et même des transitions dans l'allure de mouvements de battements d'ailes de pigeons, voir Alexander, 2005) par des critères d'optimalité : la bifurcation entre deux allures étant expliquée par le choix de la solution la plus économique en terme de coût, mécanique ou métabolique. La difficulté d'évaluer précisément le pourcentage d'énergie métabolique (produite par la dégradation des substrats énergétiques) convertie en énergie mécanique (fixé plus ou moins correctement à 25 %, par le travail musculaire vient compliquer la compréhension de la nature de la quantité minimisée pour parvenir à une locomotion « optimisée » (voir Taylor and Heglund 1982).

L'utilisation de différents environnements gravitaires (vols paraboliques mais aussi locomotion sur tapis roulant avec un pourcentage de la masse corporelle suspendu à un harnais, l'ensemble étant soutenu par un dispositif mécanique permettant d'ajuster le pourcentage de poids soutenu, voir Figure 10), a présenté l'intérêt de pouvoir manipuler artificiellement la gravité, simulant une situation de microgravité. Cette situation a permis à Fairley et McMahon (1992) de démontrer que la

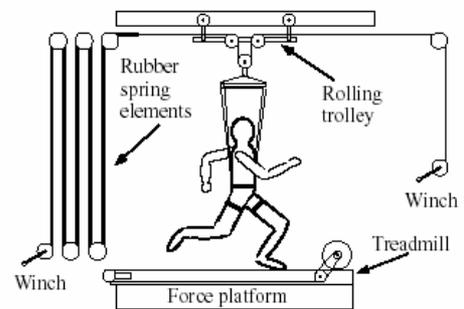


Figure 10 : Exemple de dispositif d'allègement de la masse corporelle pour simuler une gravité réduite (d'après Chang et al., 2003)

course était un mode de locomotion moins coûteux que la marche en gravité réduite (voir aussi Minetti 2001, pour une revue de l'application de l'ensemble des connaissances à la préparation d'exploration planétaire). Cette situation a également permis à Donelan et collègues (1997;2000) de démontrer que l'hypothèse de la similarité dynamique, émise par Alexander pour la locomotion terrestre (utilisant le nombre de Froude), était discutable. En simulant différents environnements gravitaires (et en jouant sur la vitesse de marche), ces auteurs ont montré qu'à nombre de Froude égal, la similarité dynamique de la locomotion humaine (mesurée à la fois au niveau cinématique et au niveau des forces de réaction au sol) n'était pas respectée, suggérant ainsi que les seules contraintes gravitaires ne pouvaient permettre d'expliquer l'efficacité mécanique de la locomotion humaine.

Mesurant à la fois les fluctuations d'énergie mécanique et métabolique au cours de la locomotion humaine à différentes vitesses de déplacement, Donelan et collègues (2001;2004) suggèrent que le contrôle optimal traditionnellement associé à l'étude mécanique de la locomotion reposerait en fait sur le contrôle de paramètres plus « simples » tels l'écartement du pas, visant à stabiliser le déplacement latéral du corps. Cette forme de contrôle des mouvements corporels dans la direction médio latérale est associée aux afférences sensorielles provenant de l'articulation de la cheville et de la surface inférieure des pieds (afférences musculotendineuses et cutanées, Dickinson et al. 2000, voir aussi l'introduction de Rossignol et al., (2006)).

Ainsi, le lien entre quantités cinématiques, mécaniques, et métaboliques dans l'étude de la locomotion humaine et animale se retrouve situé dans la problématique plus « neurophysiologique » des propriétés dynamiques du contrôle locomoteur.

2.03. a. 3. Aspects mécaniques (passifs) de la locomotion humaine

Le développement de « marcheurs passifs » par McGeer (1990) et les développements théoriques qui ont suivi ces travaux ont apporté une nouvelle dimension à l'étude mécanique de la locomotion humaine (Collins et al. 2005). Si pour l'instant cette approche a été implémentée et validée sur des systèmes mécaniques, des éléments de compréhension importants peuvent être utilisés pour rendre compte de la « composante passive » du contrôle du cycle locomoteur, ou plus précisément, de la contribution de facteurs mécaniques dits « passifs » (ne

requérant pas la mise en place d'une stratégie de contrôle) à la formation du pattern locomoteur.

En particulier, McGeer (1990, et plus récemment Collins et al., 2005) développe une approche simplifiant la réalisation de systèmes bipèdes, entièrement mécaniques. Le développement de cette approche est due à l'observation que de simples jouets composés de deux segments rigides (verticaux au repos) liés l'un à l'autre par un segment rigide perpendiculaire à ces deux segments peuvent générer un pattern de marche lorsqu'ils sont placés sur une pente dont l'inclinaison n'est pas trop importante, pour éviter une chute du corps vers l'avant. Ceci est mécaniquement rendu possible par l'effet conjoint de deux facteurs : l'inertie du jouet et l'action de la gravité. Le mécanisme du double pendule inversé décrit plus haut est primordial dans la compréhension de l'entretien de l'énergie mécanique nécessaire à la propulsion du corps vers l'avant. Le mouvement de ces systèmes bipèdes dits « passifs » fût dans un premier temps réalisé pour une marche bidimensionnelle dans le plan sagittal.

La généralisation de cette approche a été rendue possible grâce aux travaux des laboratoires de Kuo et Ruina (Kuo 2001; Collins et al. 2005; Srinivasan and Ruina 2006). Une génération de robots marcheurs utilisant ce concept de « dynamique passive » a été développée pour la marche sur terrain plat (voir figure 10), l'action de la gravité (en pente) étant remplacée par l'action continue de petits moteurs de faible puissance. De plus, ces robots marcheurs, lorsqu'ils sont équipés de simples senseurs de l'angle de la cheville, peuvent apprendre à marcher en diminuant les oscillations latérales du système grâce à un algorithme d'optimisation du mouvement de la

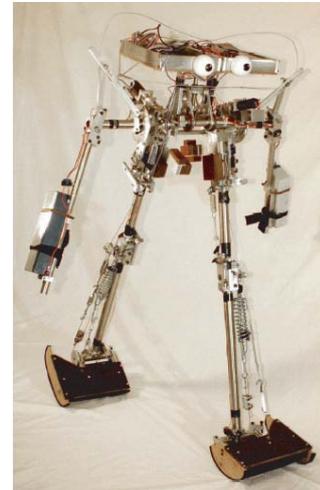


Figure 11 : Exemple de robot marcheur dont le mouvement est entretenu de façon passive (voir Collins et al, 2005)

cheville (« optimal feedback control »), ce qui rejoint les travaux de Todorov, 2002). Enfin, en testant différentes vitesses angulaires de

l'articulation du genou lors de la phase d'envol, ces robots semblent développer une stabilisation à la fois dans les plans frontal et sagittal à des vitesses angulaires élevées du genou, un phénomène comparable à la locomotion humaine.

Ainsi, encore une fois, la compréhension mécanique de la locomotion bipède est resituée dans un schéma plus large incluant des boucles sensorimotrices (en l'occurrence ici par le biais de senseurs du déplacement articulaire de la cheville).

2.03. a. 4. Aspects physiologiques

Dans cette section, nous présentons les grandes problématiques et observations expérimentales caractérisant la génération et le contrôle du pattern locomoteur, principalement à travers les études ayant porté sur la coordination inter segmentaire au niveau des segments inférieurs (cuisse, jambe et pied). Si nous mentionnerons nombre d'études ayant porté sur la locomotion animale, nous insisterons plus sur les spécificités du contrôle locomoteur chez l'homme.

Différents niveaux de description de l'activité locomotrice ont été considérés : l'interaction du corps avec le sol (les forces de réaction), l'analyse cinématique du pattern locomoteur (décours temporel des angles articulaires, mesures de la vitesse de marche, de la longueur des pas...), l'enregistrement de l'activité de différents groupes musculaires (par électromyographie EMG ou bien par microélectrodes implantées directement dans le muscle), ou encore l'enregistrement de l'activité des motoneurones activant ces muscles, celui de différents nerfs sensitifs ou inter neurones contribuant à la régulation de l'activité de ces motoneurones,...enfin l'évaluation de la contribution des structures supra spinales au moyen de la stimulation électrique ou encore par l'étude des effets de lésions (in)complètes sur la coordination motrice a été étudiée. Il faut noter que la grande majorité de ces études ont été réalisés sur tapis roulant (Warabi et al. 2005) pour les différences avec le pattern locomoteur développé en environnement naturel, induites par le tapis roulant).

Tenter de faire une revue des résultats apportés par toutes ces études serait vain ; nous présenterons plutôt les différents types de motivation ayant présidé à la réalisation de ces expériences ainsi que les observations majeures ayant permis de comprendre la contribution respective des différents agents du système moteur à la génération et à la stabilisation de l'activité locomotrice.

2.03. a.4. 1) *Un générateur central du pattern chez l'homme...*

Comme présenté dans le chapitre précédent, l'existence d'un générateur spinal capable de produire, de manière autonome (c'est-à-dire sans l'intervention des centres supra spinaux, et même en dehors de réafférences sensorielles) une activité rythmique et alternée caractéristique de l'activité locomotrice a été démontrée chez de multiples espèces animales. Cependant, même chez l'animal, le rôle des afférences sensorielles et des régions sub-corticales ainsi que du cortex, moteur notamment (Armstrong and Drew 1984) est primordial pour permettre à l'animal, de réguler différents paramètres de sa marche comme la longueur et la largeur de ses pas, la vitesse de déplacement...et peut être, de manière plus importante encore, pour lui permettre de choisir sa direction (voir Rossignol 1996, et Rossignol et al. 2006 pour une revue de la dynamique des interactions sensorimotrices lors de la locomotion).

Il existe actuellement un grand débat sur l'existence de tels générateurs centraux de rythme (traduction littérale du terme « central pattern generator » CPG) locomoteur pour la locomotion bipède en général, et humaine en particulier (Dietz et al. 1994; Duysens and Van de Crommert 1998; Duysens 2002; Capaday 2002). Si de tels générateurs de rythme sont présents pour d'autres fonctions telles que les « pacemakers » au niveau cardiaque, très peu d'études ont permis de démontrer l'existence de tels centres spinaux générateurs de l'activité locomotrice chez l'homme. Ce débat ne remet pas en cause le caractère automatique de l'activité locomotrice, dont la régulation volontaire peut néanmoins intervenir dans différents contextes (s'arrêter à un passage piéton, accélérer sa marche pour monter dans le bus...). L'objet du débat réside plutôt dans l'identification des bases neurales de la génération et du contrôle du rythme locomoteur.

Dans une récente revue, Capaday (2002), met en avant la spécificité du contrôle nerveux de la locomotion humaine. Selon lui, la spécificité mécanique (voir section précédente) de la locomotion bipède induit un contrôle locomoteur différencié par rapport à celui décrit chez l'animal, qui se manifeste par exemple par une organisation temporelle des patterns d'activation musculaire au cours du cycle locomoteur. Il diffère du « modèle » de l'alternance d'activation des muscles fléchisseurs et extenseurs, caractérisant la locomotion animale, quadrupède en particulier. Ainsi, le contrôle de la locomotion humaine répond aux mêmes contraintes d'équilibre postural que d'autres types de locomotion, contraintes

amplifiées par la posture debout, et reposerait sur une distribution plus large des structures nerveuses du SNC impliquées dans le contrôle locomoteur. Si l'action neuropharmacologique de la clonidine produit presque instantanément une activité locomotrice chez le chat « spinalisé » sur tapis roulant (voir Capaday, 2002 pour une discussion de ces points), aucune stimulation pharmacologique n'a permis à ce jour, chez l'homme paraplégique, de déclencher une activité locomotrice.

Cependant, quelques études cliniques et expérimentales ont suggéré l'existence de tels générateurs centraux chez l'homme. Ainsi, Bussel et collègues (Bussel et al. 1996, pour une revue) ont montré que la stimulation par voie cutanée des nerfs tibiaux provoquait, à la fois chez des sujets normaux et chez des paraplégiques, un réflexe de longue durée (~ 150 ms, faisant donc intervenir une boucle spinale) activant les muscles fléchisseurs de la cheville. Ils ont également observé une activité rythmique dans la moelle épinière d'un patient souffrant d'une lésion complète de la moelle épinière. Enfin, ils ont pu montrer, que suite à la stimulation du nerf tibial durant la marche humaine, celle-ci ne modifiait pas significativement les patterns EMG chez des sujets sains contrairement aux sujets paraplégiques. Les auteurs proposent que chez ces sujets, la commande nerveuse soit générée via les boucles poly-synaptiques impliquées dans la génération du réflexe alors que celle-ci serait générée de manière indépendante (centrale) chez les sujets sains.

Dans une étude publiée en 1998, mais dont les résultats n'ont jamais été confirmé par les auteurs depuis, Dimitrijevic et collègues (1998) ont pu générer une activité électromyographique comparable à celle enregistrée lors de la marche, chez des patients souffrant d'une lésion complète de la moelle épinière. En manipulant à la fois l'intensité de la stimulation - épidurale - (de 5 à 9 V), la fréquence de la stimulation (de 25 à 120 Hz) ainsi que le lieu de la stimulation (T12, L2, L4 et S1), ils n'ont pu générer des activités EMG (enregistrées en surface au niveau des muscles fléchisseurs et extenseurs du genou et de la cheville) proches de celles enregistrées en locomotion normale uniquement lorsque la stimulation était localisée au dessus du segment L2. Cependant, la présentation des enregistrements dans cette étude est assez troublante : seuls quelques enregistrements sont présentés et aucune comparaison avec des patterns EMG « normaux » n'est effectuée. En effet, si la rythmicité des bouffées EMG correspond bien au caractère cyclique de la locomotion humaine, la « simple » alternance entre activation des fléchisseurs et extenseurs du

genou notamment, ne correspond pas aux patterns EMG caractéristiques de la locomotion humaine (voir plus haut). Plus récemment, Ivanenko et collègues (2000) ont montré, à un niveau comportemental, que la stimulation continue de la nuque chez des sujets privés d'informations visuelles, résultait i) en une inclinaison du buste vers l'avant lorsque ceux-ci devaient simplement rester debout ii) en une génération de quelques pas vers l'avant alors que ceux-ci devaient marcher sur place (ces pas étaient faits dans la direction du regard, lorsque la tête était orientée à 45 ou 90 degrés vers la droite ou la gauche) et iii) en une augmentation de la vitesse de marche lors de la marche sur tapis roulant. Cette étude peut être rapprochée de celle réalisée par Shik et collègues en 1966 (Shik et al. 1966) qui, en effectuant des stimulations (de nature continue et d'intensités croissantes) du tronc cérébral de chats, ont pu déclencher des activités de marche, de trot et de course chez ces chats. Elle tendrait ainsi à renforcer l'hypothèse de l'existence de CPGs localisés au niveau de la moelle épinière et dont l'activité serait déclenchée par des structures supraspinales. Cependant, ces mêmes auteurs (Ivanenko et al. 2006) plaident maintenant pour une spécificité de contrôle nerveux de la locomotion humaine dont la génération est plus largement distribuée au niveau du SNC.

Ainsi, l'inclusion des générateurs de rythme locomoteur dans un schéma d'ensemble représentant la dynamique des interactions sensorimotrices et le rôle des voies supérieures dans la régulation de l'activité locomotrice, ainsi que dans le passage d'un mode de locomotion à un autre, comme récemment proposé par Rossignol et al. (2006), paraît plus que jamais nécessaire à la compréhension des mécanismes physiologiques impliqués dans l'organisation spécifique du pattern locomoteur chez l'homme (voir Figure 12).

2.03. a.4. 2) Interactions sensorimotrices et régulation du pattern locomoteur...

Dans une récente revue, Rossignol et collègues (2006) présentent les différents types d'interactions sensorimotrices participant à la régulation dynamique du pattern locomoteur. Si la plupart des études mentionnées concernent la locomotion animale, les auteurs reviennent fréquemment sur les analogies et les différences entre la locomotion humaine et la locomotion animale²³. Les auteurs distinguent trois

²³ ~ 80 études directement liées à la locomotion humaine sont citées, sur un total de 614 articles cités

catégories d'interactions sensorimotrices contribuant à la régulation de l'activité des motoneurones activant les fléchisseurs et extenseurs des membres inférieurs : des processus locaux liés aux propriétés d'excitabilité de la membrane des motoneurones, les boucles sensorimotrices faisant intervenir la circuiterie spinale et enfin les interactions sensorimotrices à un niveau supra spinal. Ils proposent ainsi un schéma décrivant la dynamique des interactions sensorimotrices au sein de chacun de ces niveaux, et entre ces niveaux (Figure 12). Il serait malvenu de vouloir résumer tous les aspects développés dans cette revue en quelques lignes, mais nous insistons ici plus particulièrement sur la spécificité du contrôle nerveux de la locomotion humaine (voir aussi Capaday 2002).

En effet, le rôle des afférences sensorielles de nature cutanées ou proprioceptives, musculaires et tendineuses, sont principalement développées dans cette revue (Rossignol et al. 2006): différents types de perturbation mécanique, tactile ou électrique sont appliqués lors de la locomotion du chat, conduisant à une modulation de la décharge des motoneurones innervant les muscles fléchisseurs et extenseurs et donc à une régulation de l'activité de ces muscles. Les auteurs décrivent une différenciation du type de régulation de la commande locomotrice en réponse à ces perturbations, en fonction de la tâche (course ou marche,...) ou en fonction des phases du cycle locomoteur durant lesquelles la perturbation est appliquée (phase d'appui et d'envol, et sous phases comprenant le début, la fin de chacune de ces phases). Ces études ont été faites à la fois chez des animaux intacts, et chez des animaux, principalement des chats, ayant subi différents types d'opérations chirurgicales (décortication, lésion au niveau spinal, section des nerfs afférents ou moteurs, dépeçage...) ou pharmacologiques.

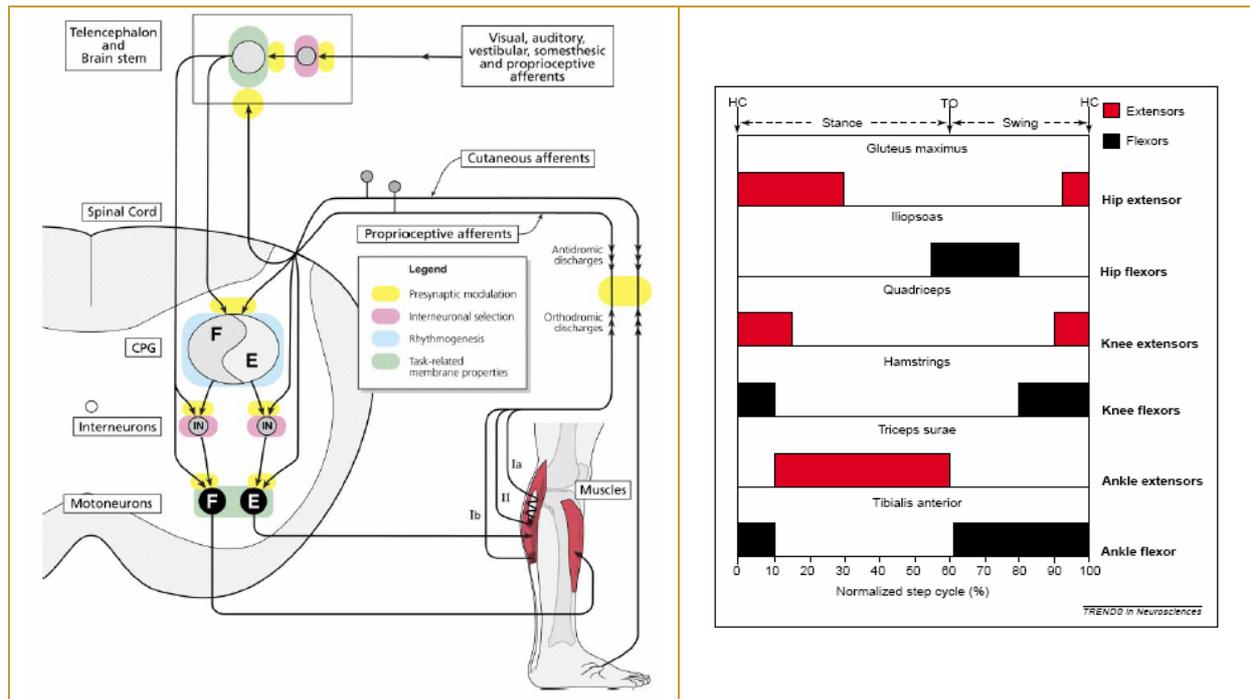


Figure 12 : Gauche) Représentation simplifiée des interactions sensorimotrices contribuant à la régulation du pattern locomoteur (d'après Rossignol et al., 2006-voir texte pour détails). Droite) Schéma décrivant les périodes d'activation musculaire durant un cycle de marche chez l'homme (d'après Capaday, 2002). Il faut noter ici que durant certaines parties du cycle, les articulations sont déplacées de manière passive sans activation « continue » des muscles moteurs de cette articulation.

Ainsi, la compréhension de la dynamique des interactions sensorimotrices (la réponse motrice à une stimulation sensorielle dans ces différentes conditions) a pu être relativement précisé pour chacun des niveaux évoqués précédemment. L'ajustement des seuils d'excitabilité sensorielle par les voies supra spinales ou le renforcement des mécanismes d'inhibition présynaptique (voir Figure 12), la modulation du gain des réflexes faisant intervenir les circuits spinaux (*réflexes myotatiques notamment*) ou encore la régulation de l'activité inter neuronale (*par le biais de l'activité d'interneurones inhibiteurs et le mécanisme d'inhibition récurrente, notamment*)...représentent autant de mécanismes contribuant à la régulation du cycle locomoteur. Ceci est réalisé soit en déclenchant de manière prématurée l'activation des fléchisseurs en réponse à un contact de la patte avec un objet au sol, soit en retardant (ou en déclenchant) l'activité des extenseurs de la cheville, allongeant ainsi la période d'appui (ou la réduisant). Si les différents « systèmes dynamiques » sensorimoteurs ont été particulièrement bien décrits aux niveaux locaux (*modification des propriétés d'excitabilité des membranes des cellules nerveuses, et mécanismes de sommation temporelle ou spatiale des*

potentiels d'action) ou globaux (*régulation de l'activité synergétique de différentes articulations*), l'analogie avec la régulation du pattern locomoteur chez l'homme n'est pas toujours justifiée²⁴ (voir aussi Capaday, 2002).

Enfin, comme rappelé par Rossignol (2006), la contribution respective des afférences sensorielles, et celle des voies descendantes à la régulation de l'activité des CPGs n'est pas facilement analysable. Par ailleurs, la contribution des voies supraspinales de régulation de l'activité du CPG est elle-même sous influence de voies ascendantes (au niveau du cortex moteur du chat, une décharge phasique des neurones est évoquée après stimulation des nerfs cutanés (voir (Marple-Horvat and Armstrong 1999)). Ainsi, les organes sensoriels, s'ils sont impliqués dans la régulation automatique du mouvement locomoteur, n'en sont pas moins des structures dont la sensibilité peut être ajustée : la possibilité d'anticiper les conséquences d'un mouvement illustre particulièrement bien le fait que le contrôle moteur n'est pas exclusivement dépendant des seules réafférences sensorielles.

Une autre complexification du problème de la régulation dynamique de l'activité locomotrice réside dans l'action particulière des muscles biarticulaires : en effet, la problématique de la dynamique des interactions sensorimotrices est particulièrement déterminée par des conceptions de relations entre « **un** muscle » et **son** antagoniste ; elle doit être reformulée en tenant compte de l'action de certains muscles au niveau de plusieurs articulations. La régulation de l'activité de ces muscles ne peut être que difficilement comprise si l'on s'en tient à la conception du contrôle moteur faisant intervenir des « opérateurs sensorimoteurs » régulant une activité alternée « d'opérateurs musculaires » fléchisseur et extenseur d'une seule articulation.

Chez l'homme, probablement en raison des contraintes mécaniques propres à la locomotion bipède, la régulation dynamique des périodes d'activation des fléchisseurs et des extenseurs revue par Rossignol (2006) chez l'animal, ne trouve pas de parallèle systématique. En effet, durant la locomotion humaine, les activités tonique (posturale) et phasique (le rythme locomoteur) font intervenir, par exemple des périodes de coactivation de muscles antagonistes, et des périodes durant lesquelles les muscles moteurs d'une articulation ne sont pas activés, en dépit du

²⁴ Si l'on tient compte du fait que la réponse motrice (correcte) à différents types de perturbation consiste en une séquence d'activation réciproque des fléchisseurs et extenseurs chez l'animal, il ne peut en être ainsi pour les raisons précédemment évoquées, notamment dans le chapitre précédent.

mouvement de l'articulation, qui est passivement déplacée en raison du mécanisme du double pendule mentionné dans la section précédente.

Néanmoins, il est possible de resituer l'ensemble des observations relatives à la régulation différenciée (en fonction de la tâche et de la phase du cycle de marche) du pattern locomoteur dans une problématique plus générale liant la décomposition des différentes phases du mouvement (*par exemple le début de la phase d'appui...*) à une décomposition structurelle (*...faisant principalement intervenir les organes tendineux de Golgi au niveau de l'articulation de la cheville...*) et fonctionnelle (*...la régulation des afférences provenant de ces capteurs*). La régulation dynamique de ces interactions sensorimotrices est alors comprise dans une perspective comportementale dans laquelle des « objectifs » de contrôle peuvent être identifiés (par exemple, minimisation du coût de la locomotion, stabilité de la marche et réorientation de l'ensemble du corps vers le but locomoteur).

Rossignol et collègues (2006) suggèrent ainsi cette association entre l'activité de différents types d'organes sensoriels et une composante particulière du mouvement : le rôle des afférences cutanées est primordial pour le placement des pieds et le contrôle de la largeur de la base de support (pp 92-103), celui des afférences proprioceptives musculaires est en partie de contribuer à la régulation de l'amplitude des déplacements angulaires des articulations à travers la régulation de l'intensité de l'activité musculaire ainsi que de réguler l'organisation temporelle du cycle locomoteur. Cette régulation concerne l'alternance des phases d'appui et d'envol mais également celle des phases de flexion et d'extension, notamment par les biais des afférences Ib de la cheville signalant les forces de réaction au sol de la phase d'appui -p 107- et au niveau des afférences Ia depuis les muscles moteurs de la hanche signalant l'extension complète de la hanche à environ 50% de la phase d'appui -p 105, voir aussi (Capaday, 2002) et (Knikou et al. 2006), ces signaux précédant la phase de déchargement (« unloading », littéralement, marquant le début de l'activité des extenseurs de la cheville élevant le pied) et la phase d'envol. Les afférences vestibulaires (Rossignol et al., 2006, p126), en plus de contribuer à la stabilisation de l'orientation du segment céphalique dans l'espace, signalent les oscillations rythmiques de la tête dues à l'alternance des pas, et sont transmises aux neurones réticulospinaux, eux même étant connectés à la MLR. Les afférences visuelles (Rossignol et al., 2006, p127) sont cruciales pour la détection d'obstacles et

le guidage de la locomotion (voir aussi Patla 1997), et les interactions visuovestibulaires sont importantes pour la stabilisation perceptive du monde visuel (p 128). Enfin, chez certains animaux, les afférences auditives contribuent également à la régulation du mouvement du corps (Rossignol et al., 2006, p125).

Ainsi, l'initiation et le contrôle locomoteur se retrouvent largement distribués dans le SNC, le cortex moteur contribuant directement et de façon spécifique à la tâche, à la régulation du pattern locomoteur (pour gérer le placement précis des pieds par exemple). La locomotion, en ce sens, peut être considérée comme une succession de pointages du pied vers le sol, nombre de circuits neuronaux étant communs à la locomotion et aux mouvements de pointage de la main (voir Georgopoulos and Grillner 1989 et Grillner et al. 1997).

La relation qui existe entre le déplacement des segments corporels et l'activation des muscles moteurs, eux même sous contrôle d'une circuiterie nerveuse impliquant la quasi-totalité des agents du système moteur, ainsi que la description mécanique de l'interaction du corps (en mouvement) avec l'environnement, suggère, comme le proposait Marey (1868), l'existence de lois propres au contrôle du mouvement biologique. Récemment, des approches expérimentales ont abouti à la mise en évidence d'un certain nombre d'invariants locomoteurs qui sembleraient refléter des solutions biologiques au problème du contrôle du système locomoteur.

2.03. a. 5. Invariants cinématiques et cinétiques, origines physiologique et mécanique ...

Comme rappelé précédemment, le problème du contrôle moteur d'un système pluri articulé est caractérisé par celui de la dimensionnalité, de la redondance motrice...L'existence de mécanismes qui permettraient au cerveau de simplifier le contrôle moteur, au plan « computationnel » (voir Berthoz 1997, pp 149-166), a abouti à la recherche de signes « moteurs » permettant d'appuyer cette hypothèse. La réduction du nombre de degrés de libertés du système moteur est un exemple de solution motrice au problème de la dimensionnalité. En revanche, la redondance motrice ne semble pas représenter un problème et possède même l'avantage d'élargir l'espace d'action (Kuo 1994)²⁵.

²⁵ Néanmoins, la redondance motrice représente un problème plutôt au niveau du choix de la commande motrice parmi une infinité de commandes possibles, même si effectivement ce large choix

L'observation d'invariants moteurs, étroitement liée à la question de la nature des variables de contrôle, fait partie d'un corpus d'études ayant mis en évidence l'existence de lois expérimentales caractérisant à la fois la production du mouvement mais également la perception, notamment visuelle, du mouvement. Ces études représentent une approche parallèle à celle consistant à caractériser le contrôle moteur comme un processus optimal (voir section II.02 d.2). Ainsi, la loi de Fitts stipule que le temps mis pour atteindre une cible est proportionnel à sa distance et inversement proportionnel à sa taille : une situation expérimentale illustrant cette loi est le pointage manuel vers deux cibles situées en face du sujet, et éloignées l'une de l'autre d'une distance variable ; la durée nécessaire à aller d'une cible vers l'autre est fonction de la distance entre les cibles. La particularité du mouvement biologique réside dans le principe dit d'isochronie : il s'agit de la tendance à garder la durée totale du mouvement constante, en dépit des variations de distance (donc par une modulation adéquate de la vitesse d'exécution). Ce principe d'isochronie se reflète également au niveau de la loi dite de puissance $1/3$ à propos de laquelle nous reviendrons plus tard dans notre travail expérimental.

La loi de Listing stipule que toutes les positions de l'œil peuvent être obtenues par une combinaison de rotations du globe oculaire autour des axes verticaux et horizontaux. Mathématiquement, cela signifie qu'elle restreint l'espace des rotations de l'œil à une sphère de dimension deux .

Le contrôle locomoteur fait également l'objet de cette recherche d'invariants moteurs à partir desquels il serait possible d'extraire (ou plutôt d'inférer) des stratégies développées par le SNC, notamment au cours de l'apprentissage, pour simplifier le contrôle du mouvement des différents segments corporels mis en jeu. Une approche répandue consiste à effectuer des mesures de l'activité musculaire, des forces de réaction au sol ou encore du déplacement de plusieurs marqueurs corporels lors de la locomotion libre ou sur tapis roulant dans différentes conditions expérimentales : en variant les niveaux de description du mouvement dans ces différentes conditions, il est parfois possible de privilégier une catégorie de variables (cinétique, cinématique, musculaire...) qui semble reproduire de façon particulièrement robuste un pattern stéréotypé durant l'exécution de différents mouvements.

est plus qu'utile pour mettre en place des stratégies alternatives de contrôle, notamment chez des patients souffrant de troubles moteurs.

Winter (Winter and Eng 1995) décrit ainsi la nature du contrôle locomoteur par le SNC en distinguant les objectifs de contrôle, qui sont selon lui facilement compris à travers la seule analyse cinématique, et les stratégies de contrôle qui sont elles accessibles à partir de mesures à la fois cinématiques et cinétiques (la modélisation mécanique de l'action musculaire dans ses composantes actives et passives). Winter illustre le problème de la redondance motrice à travers l'infinité de combinaisons de moments développés au niveau d'une articulation pouvant aboutir à un seul angle du genou. Comme Kuo (1994), il considère cependant cette redondance comme une chance qui permet notamment le développement de stratégies de contrôle alternatives chez différents types de populations souffrant de troubles neuromusculaires. De manière intéressante, et confirmant ce qui a été évoqué précédemment, Winter a évalué à 80 % le pourcentage de transfert d'énergie mécanique expliqué par le moment gravitationnel, correspondant à la chute vers le bas de la jambe, dans la première partie de la phase d'envol.

Dans cette estimation, Winter utilise des données cinétiques et cinématiques enregistrées lors de la marche et calcule un moment articulaire total au niveau de l'articulation du genou en additionnant les moments dus à l'action musculaire, ceux dus à la gravité et ceux dus à l'inertie des segments adjacents résultant en l'accélération du genou (p 116). La contribution du moment gravitationnel au moment total a ainsi pu être calculée. L'auteur en déduit que le SNC utilise de manière efficiente la gravité et le transfert d'énergie mécanique effectué de manière passive (et la restitution d'énergie élastique par le système musculotendineux) pour réaliser le contrôle locomoteur. Cette interprétation suggère donc la connaissance plus ou moins explicite des propriétés dynamiques de l'interaction mécanique du corps avec l'environnement par le SNC, aboutissant à un contrôle optimal du déplacement des segments.

Figure 13 : Transfert d'énergie mécanique au niveau de différentes articulations avant et pendant l'attaque du talon au sol (d'après Winters et al., 1995) – voir texte pour détails.

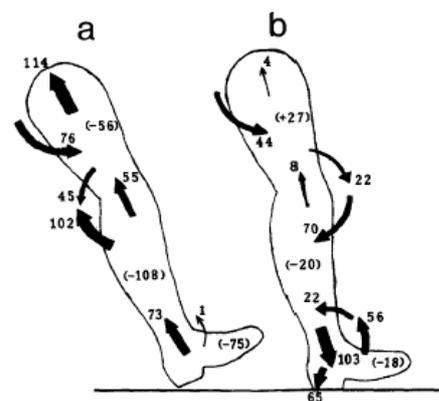


Fig. 10. Mechanical power flows (W) during late swing (a) and early weight bearing (b). Arrows through the joint centres are passive transfers of energy between segments. Arrows around the joints indicate power generation and absorption by the muscles. See text for detailed discussion of mechanisms that CNS is taking advantage of in order to increase efficiency.

Récemment, Lacquaniti et collègues (Borghese et al. 1996; Bianchi et al. 1998; Grasso et al. 1998b; Grasso et al. 1999; Cheron et al. 2001) (pour une revue, Lacquaniti et al. 2002) ont réutilisé leur méthodologie appliquée initialement chez le chat (Lacquaniti and Maioli 1994a; Lacquaniti and Maioli 1994b) pour montrer que le contrôle du mouvement coordonné des segments inférieurs chez l'homme était de nature cinématique. En effet, en mesurant les patterns de force de réaction au sol (cinétique) ou encore les patterns d'activation musculaire de même que les oscillations angulaires du pied, de la jambe et de la cuisse dans différentes conditions expérimentales (marche, course, marche vers l'arrière, ...), ils ont montré qu'en dépit d'une plus grande variabilité des patterns cinétique et musculaire observés dans les différentes conditions expérimentales, un pattern cinématique particulièrement stéréotypé était reproduit en réponse à ces différents types de locomotion. Ainsi les angles d'élévation (l'orientation d'un segment par rapport à la verticale) du pied, de la jambe et de la cuisse co varient tout au long du cycle locomoteur (à la fois durant les phase d'appui et d'envol) le long d'un plan (nous reviendrons plus largement sur cette observation dans la partie expérimentale de ce projet). Les auteurs suggèrent (Lacquaniti et al. 1999; Lacquaniti et al. 2002) donc que le contrôle de la locomotion humaine, comme celui de la locomotion chez le chat, est gouverné par cette loi de covariation planaire, qui en plus d'être particulièrement robuste vis-à-vis du profil des variables cinétiques ou EMGs, présente l'intérêt de réduire la dimensionnalité du contrôle du mouvement des segments inférieurs.

De manière plus intéressante, ces résultats suggèreraient que l'activité des motoneurones serait régulée non en fonction du contrôle individualisé de l'activité de chacun des muscles moteurs, mais en fonction de critères cinématiques permettant également de prédire le coût mécanique de la marche (Bianchi, 1998). Récemment (Ivanenko et al. 2006), l'activité des motoneurones a pu être estimée à partir d'enregistrements électriques intracellulaires chez un sujet sain durant la locomotion sur tapis roulant : les auteurs ont observé que le pattern d'activité (estimée) des motoneurones était, comme le pattern cinématique, sujet à peu de variabilité à travers différentes vitesses de marche.

Cette conception du contrôle des synergies musculaires par l'action des motoneurones, en relation avec un déplacement segmentaire stabilisé rejoint d'autres hypothèses sur la décomposition des patterns locomoteurs en modules ou primitives

de base communes à la fois à la planification motrice et à la perception visuelle (d'Avella et al. 2003; Poggio and Bizzi 2004; d'Avella and Bizzi 2005).

A part l'étude récente d'Ivanenko (2006), qui elle-même ne présente des enregistrements intracellulaires que pour un seul sujet (et qui repose sur une analyse statistique « sophistiquée » des patterns EMG en vue d'estimer les patterns de décharge des motoneurones), aucune évidence directe vient nous permettre de distinguer l'origine centrale ou périphérique des invariants moteurs observés durant la locomotion humaine. La locomotion chez des sujets pathologiques vient en revanche nous apporter des éclaircissements sur l'origine des invariants caractérisant la coordination inter segmentaire durant la locomotion humaine.

Une autre catégorie d'études de l'initiation et du pattern locomoteur correspond à l'approche synergétique présentée en section II.02 d.4. Un article traitant directement des bases conceptuelles ainsi que des méthodes d'application de cette méthode à l'étude du pattern locomoteur a été proposé par Schoner et collègues (1990). Les variables de coordination inter segmentaire calculées, les phases, permettent de déduire l'existence de patterns plus stables que les autres, et de prédire les bifurcations (les transitions de phase) au passage entre deux types de locomotion comme la marche et la course. L'interprétation de ces prédictions est sujette à caution : le lien entre cette approche synergétique (étroitement liée à la notion de mouvement auto organisée) et les mécanismes neuromusculaires et mécaniques présentés plus haut n'est pas évident. De plus, ces prédictions de transitions entre marche et course ont par exemple également été obtenues par Alexander (1989), sur la base d'une approche totalement différente basée sur la minimisation du coût mécanique, reflétant implicitement un objectif du SNC, avec la notion de choix de la solution la moins coûteuse et donc, d'un contrôle optimal de la locomotion.

La modélisation de la locomotion humaine et animale basée sur le couplage d'oscillateurs non linéaires sensés reproduire l'activité des CPGs, permet également de prédire un pattern locomoteur stable (Taga 1995).

Nous avons jusqu'à présent vu que le contrôle du pattern locomoteur, en ce qui concerne l'activité alternée des membres inférieurs lors de la succession des pas, peut être étudié à travers différents niveaux de description de l'acte moteur, depuis les forces de réaction au sol, jusqu'à l'activité des motoneurones en passant par différentes stratégies de contrôle mêlant contributions passives liées à la restitution et

au transfert d'énergie mécanique à travers les segments corporels, et actives (liée à la régulation dynamique des interactions sensorimotrices) lors de la formation du pattern locomoteur.

La succession des pas nécessaire à l'atteinte d'un but locomoteur (comme celui d'atteindre la porte de chez soi pour sortir, ou encore celui d'atteindre l'arrêt de bus le plus proche...) vient encore ajouter au moins un niveau de description de la locomotion. Clairement, la locomotion est ici considérée comme la faculté de pouvoir naviguer dans l'espace environnant au moyen de stratégies de mémorisation de lieux et de trajets, dans lesquelles les différentes modalités sensorielles contribuent à la génération et au contrôle des trajectoires locomotrices.

2.03. b. Le guidage de la locomotion humaine: génération et contrôle des trajectoires du corps

Un autre niveau de description de l'activité locomotrice concerne la génération et le contrôle des trajectoires locomotrices, que l'on peut décrire comme les processus mis en jeu dans le guidage de la locomotion. Le contrôle des trajectoires, s'il suppose évidemment l'ajustement du pattern locomoteur décrit précédemment, est spécifique en ce sens qu'il implique une mise en relation des mécanismes du contrôle du pattern locomoteur, assurant l'équilibre dynamique du système locomoteur, mais informant également sur le mouvement propre du corps, avec les stratégies de mémorisation et/ou d'orientation spatiale.

Au-delà des aspects sensorimoteurs, la locomotion est donc également « navigation dans l'espace », une activité motrice impliquant un certain nombre de facultés cognitives permettant de gérer les changements d'orientation du corps pour atteindre le but locomoteur, ou plus généralement permettant de s'orienter dans un large environnement (lors de randonnées en montagne par exemple).

Nous reviendrons principalement sur la contribution multi sensorielle au guidage de la locomotion tout en mentionnant quelques grandes observations caractérisant les processus de mémorisation de trajets²⁶. Cette dernière partie nous permettra de situer notre problématique expérimentale dans le champ théorique développé tout au long de ce premier chapitre.

2.03. b. 1. Contrôle visuel de la locomotion humaine

Différents types d'informations visuelles peuvent être utilisés pour réguler le pattern locomoteur en vue de gérer les changements de direction lors de la locomotion ou encore les ajustements posturaux nécessaires à l'évitement d'obstacle.

Une première catégorie concerne les informations véhiculées par le défilement des images sur la rétine, constituant le flux optique à partir duquel, dans certaines conditions comme la marche en ligne droite, il est possible de percevoir la direction

²⁶ En effet, cette partie précède la présentation de notre travail expérimental qui n'a pas eu vocation à approfondir en soi les aspects cognitifs de l'orientation dans des espaces « naturels » de locomotion, démarche qui est le plus souvent associée à l'utilisation de dispositif de réalité virtuelle simulant la navigation dans des villes, des forêts...

instantanée (heading) de la marche (voir section II.01 c.1. pour une description du mécanisme par lequel ceci est rendu possible). Cette approche dont la paternité reviendrait à la fois à Grindley et à Gibson (voir chapitre de Rushton dans *Optic Flow and Beyond* 2004, p 339) a généré depuis les années 1950 un nombre considérable d'études dans lesquelles, par exemple, des modèles ont été proposés pour rendre compte de l'extraction d'informations pertinentes pour la tâche à partir du flux optique.

Il a ainsi été possible d'expliquer la coordination visuo-locomotrice nécessaire à la pose précise du pied sur la planche d'appel en saut à longueur par les variations du paramètre Tau, déduit à partir de la vitesse d'expansion de l'image visuelle sur la rétine, (Lee 1976), ou encore de prédire les trajectoires locomotrices produites par des modèles dans lesquels la loi de contrôle consisterait à réduire l'écart entre la perception de la direction instantanée de la locomotion (à partir du focus d'expansion FOE du flux optique) et la direction du but locomoteur (par exemple un objet distant) - voir chapitre de Warren et Fajen dans *Optic Flow and Beyond* (2004), pour une revue.

Cependant, cette hypothèse de l'utilisation du flux optique dans le guidage de la locomotion a largement été débattue. Récemment, Rushton et al. (1998) ont utilisé des lunettes prismatiques qui introduisaient un déplacement latéral de la cible à atteindre de 16 degrés sans introduire de biais (significatif, voir aussi Rushton, (2004) au niveau du flux optique. Alors que l'utilisation du FOE pour la perception de la direction de la locomotion aurait abouti à une trajectoire locomotrice rectiligne en direction du focus d'expansion (résultant donc en une erreur de 16 degrés par rapport à la position réelle de la cible dans le monde réel (voir figure 13), les sujets produisaient une trajectoire curviligne dans laquelle ils corrigeaient en permanence leur trajectoire en minimisant l'angle existant entre la perception de l'orientation de leur corps et la position de la cible (« egocentric direction strategy »), ce qui leur permettait d'atteindre la « vraie » cible. Cette expérience, répétée en réalité virtuelle par d'autres équipes, a conduit Warren et collègues (2001) à admettre que les deux types de stratégies (flux optique et stratégie(s) égocentrique(s)) peuvent coexister, et qu'en présence d'un environnement plus riche en texture, la contribution du flux optique à la correction de l'erreur est plus importante, mais que cette stratégie n'est pas optimale dans d'autres conditions, notamment lors de la conduite de nuit.

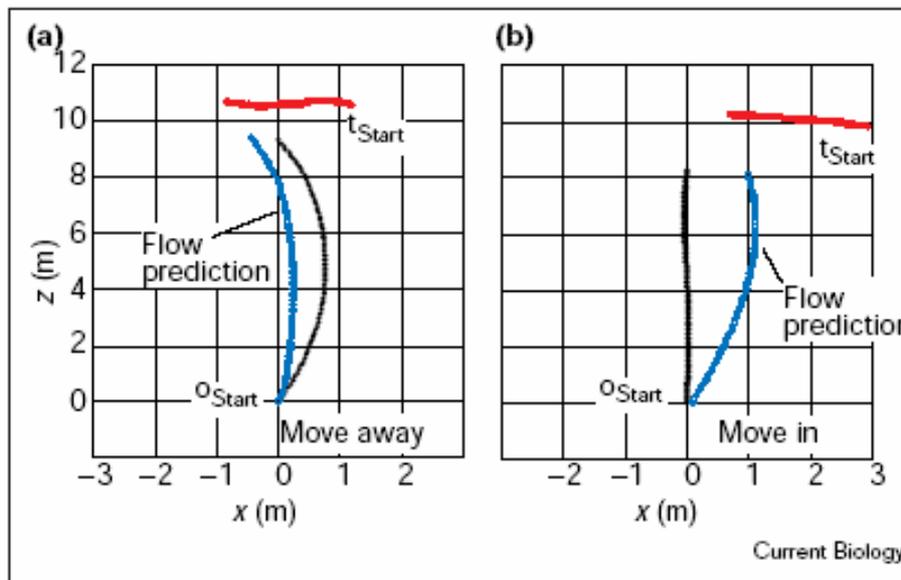


Figure 14 : Résultats principaux de l'expérience de Rushton et al. – a) Simulation de la trajectoire locomotrice après déplacement du flux optique suite à la déformation du champ visuel par les lunettes prismatiques b) Trajectoires prédites par le « flux optique » et celles produites par les sujets après port de lunettes prismatiques (voir texte pour détails – d'après Rushton et al., 1998).

Wilkie et Wann (2003) ont démontré, en utilisant des simulateurs de conduite, que les informations visuelles extra rétiniennes provenant du mouvement des yeux, et donc à la fois perçues par proprioception et transmises par la copie de la commande oculomotrice, contribuaient de manière non négligeable au guidage de la locomotion. Enfin, la taille du champ visuel et notamment les informations provenant de la vision périphérique ou centrale contribuent différemment au guidage de la locomotion (Turano et al. 2005), la vision centrale favorisant plutôt l'utilisation du flux optique lorsque le champ visuel est suffisamment étroit pour négliger la contribution de la vision périphérique.

L'analyse du mouvement du regard, combinaison du mouvement de la tête et celui des yeux, a mis en évidence que le contrôle visuel de la locomotion, plutôt qu'un processus de traitement des informations « passivement » transmises par le flux optique, repose sur le rôle stabilisateur et anticipateur du regard, supposant une coordination fine du mouvement de la tête et de celui des yeux (Pozzo et al. 1990; Pozzo et al. 1991; Pozzo et al. 1995; Grasso et al. 1996; Grasso et al. 1998c; Grasso et al. 1998a; Imai et al. 2001; Prevost et al. 2002) – nous reviendrons de manière plus détaillée dans notre partie expérimentale.

Patla et collègues ont décrit différentes stratégies de fixation du regard dans différentes conditions de locomotion (Patla et al. 1991; Hollands et al. 2002). Deux

catégories de mouvement du regard ont été identifiées : la première (« travel fixation ») correspond à la fixation du regard vers la future position des pieds (avec une avance de deux pas, ce qui permet l'implémentation de stratégies d'évitement ou de contournement d'obstacles...voir chapitre de Patla dans *Optic Flow and Beyond* 2004). La seconde correspond à la fixation intermittente du regard vers des points saillants de l'environnement comme des obstacles potentiels de taille différente.

Le guidage de la locomotion par le regard met donc en jeu à la fois le mouvement des yeux et celui de la tête : l'interaction visuovestibulaire pour le contrôle des trajectoires locomotrices permet non seulement la stabilisation perceptive de la scène visuelle mais également l'anticipation des futurs changements d'orientation du corps dans l'espace (voir Berthoz, 1997, également Bronstein and Guerraz 1999, pour une revue de l'interaction visuovestibulaire chez des patients). Nous verrons plus tard que le contrôle du mouvement de la tête dans l'espace est alors primordial pour le guidage de la locomotion humaine, et qu'à partir de ce contrôle, la régulation du mouvement des autres segments corporels est facilité.

La performance des aveugles dans le guidage de la locomotion représente un défi pour le chercheurs : la nature des informations de nature extra visuelle contribuant au contrôle et au guidage de la locomotion a donc été étudiée à la fois chez des aveugles mais surtout chez des sujets « sains » dans des paradigmes dits de locomotion aveugle. D'autres types d'études ont également permis de préciser la contribution respective des informations d'origine vestibulaire et proprioceptive au contrôle des trajectoires locomotrices.

2.03. b. 2. Système vestibulaire et orientation spatiale

Par la détection des signaux relatifs aux accélérations angulaires de la tête dans l'espace par les canaux semi circulaires et linéaires par les otolithes, il est possible, par interprétation, d'estimer la position et l'orientation du corps dans l'espace de locomotion, en dehors de réafférences proprioceptives. Ainsi, lorsque des sujets sont transportés de manière passive sur un robot, ils sont à la fois capables de reproduire le déplacement linéaire et angulaire sur la seule base des informations vestibulaires avec également une contribution des informations somesthésiques (Berthoz et al. 1995; Ivanenko et al. 1997).

Ce type d'expériences fût particulièrement bien documenté par Mittelstaedt & Glasauer (Mittelstaedt and Glasauer 1991) pour une revue de la problématique. L'intégration de trajet, un mécanisme par lequel le guidage du corps dans l'espace est assurée par des modalités sensorielles autres que la vision lors de la locomotion (« active ») a ainsi été étudié dans des tâches de locomotion aveugle, dans lesquelles les sujets devaient revenir à leur position de départ après en avoir été éloignées (Loomis et al. 1999). La reproduction « aveugle » de trajectoires triangulaires, préalablement mémorisées de manière visuelle, a ainsi été étudiée à la fois chez des sujets sains et chez des patients souffrant de lésions uni et bi latérales du système labyrinthique (Glasauer et al. 2002). Ces patients vestibulo-lésés sont capables de reproduire en marchant la distance totale de la trajectoire locomotrice aussi bien que la population normale mais montraient des erreurs d'orientation significativement plus importantes. Ainsi, le rôle des canaux semi-circulaires dans la gestion des changements d'orientation du corps, si l'on suppose que la mémorisation des triangles chez ces patients était bonne (Glasauer et al., 2002), a été mis en évidence.

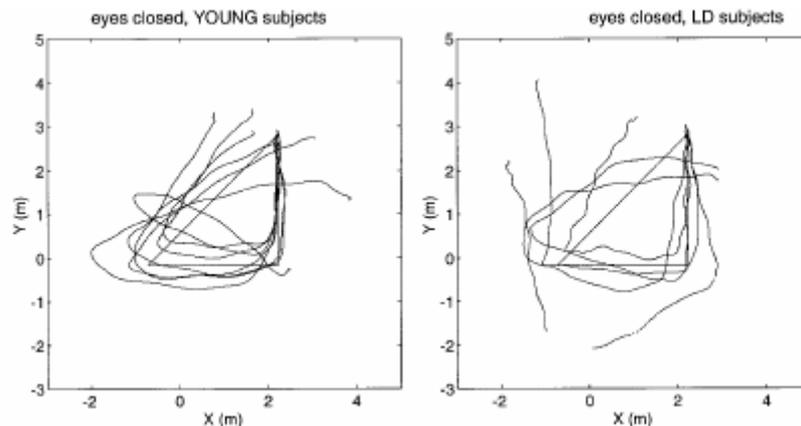


Figure 15 : Trajectoires (préalablement mémorisées) produites les yeux fermés par des sujets sains (gauche) et des sujets souffrant de lésions vestibulaires (droite). L'erreur en terme de reproduction de distance est comparable entre les deux populations, contrairement à l'erreur en terme de déplacement angulaire (Glasauer et al., 2002)

Il est difficile, lors de la génération de trajectoires locomotrices, de distinguer les contributions respectives des modalités proprioceptives et vestibulaires dans le guidage de la locomotion « aveugle ». Après avoir présenté quelques études ayant tenté d'isoler cette fois le rôle de la proprioception dans l'orientation spatiale, nous présenterons quelques études dans lesquelles des perturbations de nature optique, mécanique ou électrique ont été utilisées en vue de comprendre l'intégration par le SNC des informations provenant des différentes modalités sensorielles lors de la génération de trajectoires locomotrices.

2.03. b. 3. Proprioception et rotations...

Les informations véhiculées par les afférences sensorielles en provenance des récepteurs cutanés, des articulations ainsi que des muscles peuvent également contribuer au guidage de la locomotion. Ainsi, la distribution asymétrique (d'un pied à l'autre) des forces de réaction au sol caractérisant la marche en tournant peuvent signaler, en l'absence de vision, des changements de direction.

Ces possibilités ont été clairement démontrées expérimentalement par l'équipe de Melvill Jones (Gordon et al. 1995; Weber et al. 1998; Melvill et al. 2005) qui ont proposé l'existence d'un système « podocinétique » contribuant au contrôle des trajectoires. Cette proposition se base sur la suggestion de Mergner (1993) qui a montré que les afférences somatosensorielles signalant la rotation du tronc par rapport au pied pouvaient contribuer à informer, même à des fréquences très basses, la rotation du corps dans l'espace étant donné que le pied ne bouge pas dans l'espace durant cette phase d'appui. Dans leur expérience (Gordon et al. 1995), que l'on peut comparer à l'adaptation à de nouveaux environnements dynamiques chez le singe (voir section II.01.d.3. ... et notamment les travaux de Shadmehr), les sujets devaient marcher pendant deux heures sur place (les yeux ouverts) sur une plate forme circulaire animée d'une vitesse de rotation de 45 degrés par seconde. Après cette période, il était demandé aux sujets de marcher (les yeux fermés) tout droit pendant quelques mètres : tous les sujets reproduisaient des trajectoires circulaires avec une vitesse angulaire comprise entre 10 et 20 degrés par seconde.

La même expérience fût répétée par Weber et collègues (1998) en variant les durées d'exposition à cette plate forme, et en demandant aux sujets de marcher sur place (les yeux fermés) après cette adaptation « (PodoKineticAfterRotation », PKAR) : tous les sujets tournaient sur eux même sans s'en rendre compte. Ainsi, les signaux sensorimoteurs relatifs à la rotation du tronc par rapport aux pieds semblent avoir « recalibré » le système podocinétique en fonction du nouveau contexte environnemental, l'effet post adaptatif s'estompant progressivement quelques dizaines de minutes après avoir fini l'expérience. Cependant, les signaux vestibulaires semblent également contribuer au PKAR (voir Melvill Jones et al., 2005).

2.03. b. 4. Perturbation « multisensorielle » et contrôle des trajectoires :
l'importance du contrôle du mouvement de la tête

L'influence de différents types de perturbation de nature mécanique, électrique ou optique sur le guidage de la locomotion a été étudiée. Alors que la tête est le premier segment réorienté vers la nouvelle direction de marche, suivie par le tronc et le reste du corps (Grasso et al. 1998a) pour les différences observées entre jeunes enfants et adultes), l'immobilisation de la tête (Hollands et al. 2001) par un dispositif mécanique résulte en une complète réorganisation posturale notamment au niveau des rotations du tronc. Un stimulus dynamique (un léger système pneumatique à air comprimé) faisant dévier la tête latéralement durant la marche (sans vision) conduisait à une modification globale de la trajectoire locomotrice. Le même stimulus appliqué au niveau du tronc ou au niveau du bassin entraînait des déviations significativement moins importantes de la trajectoire locomotrice (Vallis et al. 2001; Vallis and Patla 2004). Ces observations, couplées aux mécanismes de stabilisation du segment céphalique décrits pour différentes tâches locomotrices et posturales (Pozzo et al. 1990; Pozzo et al. 1991; Pozzo et al. 1995) et aux stratégies d'anticipation par la tête de la future direction du mouvement à venir (Grasso et al. 1996; Takei et al. 1996; Grasso et al. 1998c; Prevost et al. 2002) dans diverses conditions environnementales, vient conforter le rôle primordial de la tête comme repère de référence pour le contrôle et le guidage de la locomotion (Berthoz 1991), nous y reviendrons dans la partie expérimentale de ce manuscrit).

Récemment, Kennedy et collègues (2003;2005) ont combiné des perturbations de type optique (des lunettes prismatiques déformant le champ visuel) ou électrique (une stimulation galvanique appliquée au niveau de la partie supérieure de la nuque, excitant notamment l'appareil vestibulaire) et ont demandé aux sujets de marcher droit vers une cible distante de quelques mètres. La stimulation galvanique (GVS) était appliquée sans ou avec vision, et a également été combinée avec le port des lunettes. Même avec vision, les sujets déviaient du côté dans lequel la stimulation GVS était appliquée, ce qui était également observé pour la perturbation visuelle seule. La condition combinant les deux perturbations résultait en une déviation plus large que les deux conditions précédentes isolées, indiquant qu'à la fois les informations vestibulaires et visuelles étaient utilisées pour contrôler la trajectoire locomotrice.

L'ensemble de ces observations suggère un rôle particulier de la tête dans le guidage de la locomotion. La contribution des informations visuelles, vestibulaires et proprioceptives semble être intégrée de façon circonstanciée (le poids des informations vestibulaires étant plus important dans l'obscurité par exemple). La stabilisation de l'orientation du segment céphalique dans l'espace est également systématiquement observée pour diverses tâches locomotrices. Le rôle de la tête comme plate forme de guidage de la locomotion est donc très probable.

Le guidage de la locomotion, s'il repose en grande partie sur l'intégration des informations provenant des différentes modalités sensorielles, n'en est pas moins basé sur la capacité du SNC à réguler le poids respectif de chacune de ces informations et à minimiser les conflits qui peuvent exister entre les informations transmises par différentes afférences sensorielles (par exemple, le flux rétinien correspondant au déplacement d'un train situé à proximité d'un autre train dans lequel l'observateur ne bouge pas peut induire une illusion de déplacement –appeléevection, voir Berthoz 1997 – que les informations proprioceptives et vestibulaires vont par exemple progressivement corriger).

2.03. b. 5. Navigation et mémoire spatiale

La capacité de choisir un trajet plutôt qu'un autre, celle d'anticiper un futur changement de direction même en l'absence d'informations visuelles... suppose l'existence de processus cognitifs de plus haut niveau que les « simples » transformations sensorimotrices. Ceux-ci sont basés sur différentes stratégies d'orientation spatiale qui font souvent appel à la mémoire spatiale, et qui permettent par exemple de pouvoir emprunter un raccourci pour réduire la longueur totale du trajet (même dans un environnement nouveau).

Dans cette partie nous ne proposerons pas une revue de l'ensemble des études caractérisant les stratégies de navigation spatiale²⁷. Nous tenterons simplement, de souligner le lien qu'il existe entre la nécessité de maintenir un équilibre dynamique

²⁷ Le lecteur est renvoyé à l'excellente revue contenue dans la thèse de Stéphane Vieilledent (Thèse de doctorat de l'université Paris VI, 2001),...

...ainsi qu'à deux articles revues récents de Neil Burgess et collègues:

- Maguire EA, Burgess N, O'Keefe J., Human spatial navigation: cognitive maps, sexual dimorphism, and neural substrates, *Curr Opin Neurobiol.* 1999 Apr;9(2):171-7
- Burgess N, Maguire EA, O'Keefe J. The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron.* 2002 Aug 15;35(4):625-41.

du corps en mouvement, et celle de pouvoir orienter ce même corps vers un lieu bien précis à l'aide de points saillants de l'environnement, de « référents ».

Pour ce faire, nous revenons sur quelques observations expérimentales à partir desquelles il est possible d'illustrer l'intervention de stratégies cognitives liées en partie à la mémoire spatiale, dans le guidage de la locomotion. En effet, hormis les informations auditives, seule la vision nous informe sur la présence d'objets distants et de manière plus générale, sur les caractéristiques spatiales de l'environnement, sur sa géométrie. Or, même en l'absence de vision, il a été montré que la « performance locomotrice » (mesurée par exemple comme étant l'écart entre le déplacement du corps généré par un sujet et le déplacement « idéal » si le sujet effectuait parfaitement la tâche) n'était pas altérée de manière importante. Dans une tâche de reproduction de distance, cet écart correspond à l'écart entre la distance parcourue par le sujet la distance requise.

Deux situations expérimentales sont ici mentionnées : elles concernent le guidage de la locomotion le long de trajets rectilignes ou de trajets curvilignes.

2.03. b.5. 1)Trajets rectilignes

La perception visuelle de la distance chez l'homme peut être estimée à partir de la taille d'un objet distant dans l'image rétinienne mais la distance peut également être estimée par des méthodes dites de triangulation. L'utilisation des lignes de fuite dans des tableaux datant de la Chine ancienne révèle que depuis longtemps déjà (Klarreich 2001), la réflexion autour des mécanismes permettant la perception visuelle des distances avait été initiée, certes de façon empirique et indirecte, puisque ces artistes étaient capables de reproduire artificiellement une distance séparant l'observateur d'objets contenus dans le tableau. C'est à Ibn al Haytham (X-XI^{ème} siècle), mathématicien et géomètre irakien ayant effectué la majeure partie de ses travaux, notamment en optique, au Caire (voir Rashed 2002), que revient la première formulation de l'hypothèse suivante : la perception des distances ne se fait pas par un calcul compliqué de la métrique qui sépare l'observateur d'un objet distant, mais plutôt par une méthode de triangulation qui permet, à partir de l'angle entre la droite joignant le haut de l'objet à l'œil de l'observateur et celle correspondant à l'axe vertical du corps, d'estimer la distance.

Au-delà de ces considérations liées à la nature des informations visuelles utilisées dans la perception des distances, Ooi et collègues (1998;2001), ont montré expérimentalement que le SNC était parfaitement capable de calibrer le système visuel en fonction d'un paramètre clé dans la méthode de triangulation : l'horizon visuel sert de direction de référence pour estimer la distance. Expérimentalement, cette hypothèse dite de « déclinaison angulaire » fût validée en utilisant un protocole original. Dans une première phase, les sujets devaient mémoriser la position d'objets de différentes tailles situées à différentes distances d'eux (de 3 à 10 mètres). Ils devaient ensuite reproduire la distance en marchant vers la position mémorisée de ces objets sans vision. Les sujets reproduisaient fidèlement ces distances avec une faible erreur. Dans une seconde phase, ces mêmes sujets portaient des lunettes prismatiques qui déformaient le champ visuel vers le bas (groupe BAS) ou vers le haut si bien qu'un objet était perçu (dans le monde visuel) plus proche ou plus lointain qu'il ne l'était dans le monde physique. Ces sujets marchaient dans la salle d'expérience durant 30 à 45 minutes. Durant la troisième phase, il leur était demandé de marcher à nouveau vers les cibles initialement mémorisées les yeux fermés. De manière systématique, les sujets du groupe BAS sous estimaient la distance pour toutes les conditions de distance testées alors que le phénomène inverse était observé pour le groupe HAUT.

Ainsi, ces déformations de la direction de l'horizon visuel vers le bas ou vers le haut, qui peuvent cependant également correspondre à la hauteur perçue des yeux (Mon-Williams et al. 2001), indiquent que le SNC possède la faculté de recalibrer le(s) système(s) sensoriel(s) en fonction de multiples points, directions ou repères de référence, ici la direction définie par la hauteur perçue de l'œil par rapport à l'horizon visuel. Un autre point intéressant de l'étude de Ooi et collègues est d'avoir démontré que cette utilisation d'une direction de référence est commune à la fois aux processus perceptifs et moteurs, puisque durant la reproduction locomotrice des distances, une relation linéaire entre l'amplitude de la déformation visuelle et l'erreur de distance « reproduite » a été observée.

Cette situation expérimentale a ainsi permis de montrer que le guidage de la locomotion, même en ligne droite, n'est pas tributaire du seul retour sensoriel. Des processus d'un niveau supérieur permettent de modifier la relation qui pouvait

exister entre l'activité sensorimotrice et les propriétés spatiales du but locomoteur, sur la base du choix de paramètres clés tels l'horizon visuel.

La faculté d'anticiper les conséquences sensorielles de l'action, mais également celle de prédire la position future d'un objet en mouvement, comme rappelée en section II.02.d.2., est également mise en jeu dans les fréquents changements de direction (et donc de configurations spatiales) caractérisant la locomotion en environnement naturel.

2.03. b.5. 2) Trajets curvilignes

Les changements de direction introduisent des variations à la fois dans la géométrie des trajectoires locomotrices puisqu'ils impliquent la présence de portions courbes et dans les contraintes mécaniques appliquées au corps (l'accélération centrifuge). Ainsi, le guidage de la locomotion le long de trajets curvilignes représente, a priori, une tâche plus « compliquée » que le « simple » guidage du corps le long d'une ligne droite. Une description de quelques aspects de la modulation du contrôle postural de la locomotion dans ces deux situations sera présentée dans la partie expérimentale de ce manuscrit.

Un effet peut-être plus intéressant des changements de direction de locomotion correspond à l'observation de stratégies d'anticipation, une forme de contrôle proactif des trajectoires. Ces stratégies ont été abondamment étudiées dans des environnements virtuels comme les simulateurs de conduite automobile (voir récents travaux de (Salvucci and Gray 2004; Wilkie and Wann 2005; Wilkie and Wann 2006) pour rendre compte des paramètres visuels importants dans la conduite automobile. Lors de la locomotion « active », lorsque les sujets marchent ou courent... ils doivent non seulement assurer la stabilité de leur locomotion mais ils doivent également anticiper les changements induits par l'environnement (la présence d'obstacles, le passage d'un coin, ...).

L'anticipation des futurs changements de direction durant la locomotion humaine est déjà observable au niveau moteur comme nous l'avons rappelé précédemment : l'orientation de la tête anticipe systématiquement la future direction de marche (Grasso et al. 1996 -pour une revue, voir Hicheur et al. 2005). Ce comportement anticipateur est progressivement développé avec l'âge puisque qu'il n'est pas systématiquement observable chez des enfants de moins de trois ans

(Grasso et al. 1998a). Il s'agit donc d'une stratégie mêlant des aspects moteurs liés au contrôle du mouvement de la tête mais également des aspects cognitifs tels que la perception des propriétés géométriques de l'espace environnant, également progressivement développée avec l'âge (Piaget and Inhelder 1966).

L'observation de ce comportement d'anticipation durant la locomotion aveugle suffit à démontrer que cette stratégie ne relève pas d'une simple transformation visuo-locomotrice mais elle suggère, de pair avec l'observation que les sujets sont capables de reproduire les yeux fermés des trajectoires circulaires (Takei et al. 1997) ou triangulaires (Glasauer et al. 2002) préalablement mémorisées, la possibilité d'une simulation mentale du trajet locomoteur (Berthoz, 1997) par le cerveau. Cette hypothèse implique que les propriétés géométriques de l'environnement, couplées à la connaissance des propriétés mécaniques régulant l'interaction entre le corps en mouvement et le monde physique (via des modèles internes ? voir section II.02.d.2.) sont intégrées au niveau central, facilitant ainsi l'implémentation de trajectoires locomotrices. Récemment, une étude originale de Vieilledent et collègues (2003) a mis en évidence que l'imagerie mentale (voir ci-après) permettait, dans une tâche de reproduction de trajets locomoteurs complexes sans vision, une performance comparable entre sujets ayant mémorisé ce trajet au moyen d'une simulation mentale du déplacement le long de ce trajet (par imagerie) et sujets ayant mémorisé ce trajet à l'aide d'informations kinesthésiques acquises par la répétition (active, en marchant) de plusieurs complétions de trajets (voir Vieilledent et al., 2003, pour détails des conditions).

Cette étude tendrait donc à renforcer l'hypothèse que la simulation interne des trajectoires, plutôt qu'une représentation « statique » de la géométrie du trajet, est un processus impliqué dans le guidage de la locomotion au même titre que la contribution de différentes modalités sensorielles au contrôle des trajectoires. L'anticipation par le regard de la future direction du trajet, est un élément fort appuyant cette connaissance de la géométrie du trajet, mais la nature des propriétés géométriques « intégrée » au niveau central demeure une question ouverte.

2.03. c. Objectifs du travail expérimental

La présentation du contexte théorique lié à l'étude de la motricité de manière générale, et à l'étude de la locomotion en particulier, a visé à mentionner quelques développements conceptuels dans la compréhension du contrôle du mouvement biologique. Les différents niveaux de description de la locomotion, depuis la compréhension des mécanismes cellulaires jusqu'à l'interaction entre le corps en mouvement et l'environnement externe, ont été évoqués.

Indépendamment des particularités de chacune des approches (neuro) physiologique ou biomécanique, deux niveaux d'analyse possibles de la locomotion ont été présentés i) celui de la génération et du contrôle du pattern locomoteur, un pattern de coordination inter segmentaire reproduit à chaque pas et ii) celui de la génération et du contrôle de la trajectoire locomotrice dans son ensemble, le guidage de la locomotion. Ainsi, des aspects moteurs, sensorimoteurs et cognitifs ont pu être développés dans le cas particulier de la locomotion humaine.

Nous choisissons de présenter les résultats de notre travail expérimental en adoptant la même structure : la régulation du pattern locomoteur sera décrite chez l'homme dans différentes conditions de locomotion (la marche vers l'avant, vers l'arrière, la course). Cette description concernera principalement la coordination du mouvement des segments inférieurs. Le rôle particulier de la tête et la coordination entre mouvements de la tête et du tronc seront ensuite décrits pour différents types géométriques de trajectoires (rectilignes ou curvilignes). L'influence des variations d'accélération centrifuge sur le contrôle locomoteur sera ensuite présentée (en faisant varier à la fois courbure du trajet et vitesse de déplacement des sujets). Enfin, l'existence de principes simplificateurs communs au contrôle du mouvement du corps entier lors de la locomotion humaine et à celui de trajectoires de segments corporels isolés, comme les trajectoires de la main dans des actions de dessin ou celles du pied lors de la locomotion, sera ensuite éprouvée pour des trajets complexes. La relation entre géométrie du trajet et cinématique du mouvement sera décrite chez l'homme.

3. Méthodologie générale

La méthodologie propre à chaque étude expérimentale sera présentée de manière spécifique dans chacun des chapitres consacrés à la présentation des résultats expérimentaux. Cependant, quelques composantes « de base » de la méthodologie adoptée durant ce travail seront présentées ici. Elles concernent la mise en place de protocoles expérimentaux, l'enregistrement de données au moyen de deux systèmes de mesure du mouvement (ou d'enregistrement EMG comme effectué pour deux sujets), une phase de pré traitement des données brutes et enfin une phase d'analyse du comportement locomoteur. L'esprit général de la mise en place des protocoles expérimentaux fût de proposer des situations aussi « naturelles » que possible en dépit des contraintes spécifiques à la problématique posée. A ce titre, aucune restriction de nature à perturber la locomotion des sujets n'a été donnée (comme celle par exemple de demander aux sujets de marcher les mains sur la poitrine pour éviter d'éventuelles pertes de marqueurs...).

Section 3.01 Protocoles expérimentaux

3.01. a. Tâche

En fonction des différentes problématiques, les sujets devaient marcher le long de trajets consistant en de larges (d'un périmètre total compris entre 12 et 20 mètres) formes géométriques (ouvertes ou fermées) de couleurs différentes. La consigne était simplement de marcher le long d'une forme d'une couleur donnée. Aucun sujet n'a exprimé une difficulté particulière à effectuer la tâche.

Dans d'autres conditions expérimentales, il leur était demandé de courir, de marcher à allure rapide ou normale, vers l'avant ou vers l'arrière. Pour les trajectoires rectilignes, la consigne était de marcher tout droit.

3.01. b. Sujets

Dans chacune des études présentées, nous avons tenté d'inclure autant de sujets que possible durant toute la durée des sessions expérimentales. En moyenne,

une dizaine de sujets étaient inclus dans les sessions expérimentales. Pour assurer une (relative) homogénéité de la population étudiée, seuls des sujets masculins ont été testés. Ces sujets avaient tous une vision normale (ou corrigée à la normale) et ne souffraient d'aucun trouble (moteur ou mental) susceptibles de biaiser les résultats obtenus. Les sujets ont tous participé aux expériences après avoir donné leur accord : aucun n'a été payé pour sa présence. Leur âge était compris entre 22 et 35 ans dans la plupart des cas (deux sujets testés avaient plus de 40 ans d'âge).

Pour assurer une relative reproductibilité des données enregistrées, chaque condition expérimentale était répétée plusieurs fois (de 3 à 6 fois ; pour les trajectoires dites fermées, les sujets devaient effectuer 5 à 6 répétitions du trajet) et de manière systématique, la recherche d'une différence significative entre les différents essais d'une même condition était effectué au moyen de tests statistiques appropriés.

3.01. c. Vitesse de locomotion

Il était demandé aux sujets de marcher à allure « normale » ou « rapide », ou bien de courir avec une intensité légère. Aucun métronome ni autre dispositif n'a été utilisé de sorte que les vitesses de locomotion produites l'étaient de manière complètement spontanée. Nous avons pu vérifier que pour chacun des sujets testés, des différences significatives de vitesse de locomotion étaient observées pour différentes conditions de vitesse testées.

3.01. d. Géométrie des trajets locomoteurs

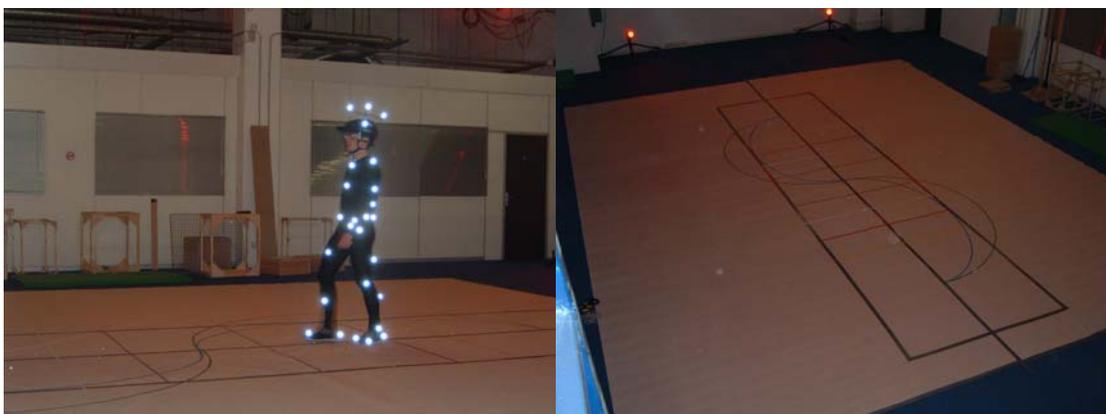


Figure 16 : Gauche) Placement des marqueurs sur un sujet Droite) Exemple de trajectoires étudiées.

Section 3.02 Matériels de mesure

Trois appareils de mesure ont été utilisés. Le système de capture de mouvements VICON (Oxford Metrics) a été l'appareil principalement utilisé. Nous avons également enregistré le mouvement des yeux lors d'une session expérimentale au moyen d'un système ASL 501 (Applied Sciences Laboratories). Enfin, nous avons effectué des enregistrements EMG pour deux sujets au moyen d'un système Delsys doté de 16 canaux (Bagnoli-16, Delsys inc.). Nous revenons brièvement sur ces trois systèmes en insistant plus sur le système principalement utilisé (Vicon). En effet, nous ne présenterons que quelques résultats préliminaires directement issus des deux derniers types de mesure à la fin de ce manuscrit.

3.02. a. Capture de mouvement

Le système est composé d'un ensemble de caméras (M-Cams), équipées d'un flash annulaire infrarouge et disposées de façon irrégulière autour de la zone que l'on souhaite calibrer²⁸. Par groupes de trois, elles sont reliées à des concentrateurs qui permettent de les alimenter et de recueillir le signal vidéo qui est fourni à une station centrale à laquelle est connecté chaque concentrateur. Cette station est ensuite mise en réseau avec un ordinateur de type PC, qui sert au pilotage logiciel de l'ensemble du système. Selon les nécessités de capture, l'échantillonnage du signal vidéo est fait à différentes fréquences (60, 120, 240 Hz, etc.). Le système que nous avons utilisé (voir figure 15) contenait 24 caméras et nous avons enregistré le mouvement de sujets à 60Hz puis à 120 Hz (13 caméras ont été utilisées dans les premières expériences).

3.02. a. 1. Calibration du système

Une fois les caméras disposées autour du lieu de capture, il reste à calibrer le système. Si la disposition des caméras est convenable, cette procédure entièrement automatisée prend environ 5 minutes.

²⁸ Informations disponibles en totalité dans le rapport suivant : Vieilledent, S., Dalbera, S., Dietrich, G., Ducourant, T., Gaudin, A., Hicheur, H., Kerlirzin, Y., Mégrot, F. (2002). Comparaison de systèmes d'analyse du mouvement 3D. Rapport pour le Ministère de la Jeunesse et des Sports.

3.02. a.1. 1) *La calibration statique*

La calibration statique dure 3 secondes. Elle consiste à placer une équerre dans le volume à calibrer et à enregistrer la position de marqueurs situés sur cette équerre. La géométrie propre de l'équerre est connue du système et il calcule ainsi la direction des axes du repère de travail (X, Y et Z).

3.02. a.1. 2) *Capture dynamique, reconstruction et « auto-labelling »*

La calibration dynamique dure environ 5 minutes. Elle consiste à déplacer une baguette munie de deux marqueurs dans l'espace 3D à calibrer. Sur la base de la connaissance de la distance entre les deux marqueurs de la baguette, le système calcule la métrique de l'ensemble du volume souhaité et fournit les résultats de la calibration. Les fonctions d'auto-labelling des systèmes Vicon, c'est à dire la possibilité d'identifier nommément les marqueurs portés par le sujet (épaule gauche, genou droit, etc.) suppose d'avoir « calibré le sujet » par un enregistrement du dit sujet en position statique. La mise en correspondance de chaque point avec le site anatomique qu'il représente est faite manuellement mais une bonne fois pour toute par l'opérateur. Par la suite, le système se capable d'identifier automatiquement et rapidement (quelques secondes) chaque marqueur de chaque sujet (si le mouvement est fait à plusieurs) sur la base des rapports de distance entre tous les couples de marqueurs.

Par la suite, il devient aisé de capturer une multitude de marqueurs portés éventuellement par plusieurs sujets. La reconstruction s'effectue automatiquement et directement en 3D. Elle est suivie de l'auto-labelling.

Notons ici que nous avons également récemment utilisé une procédure de calibration dite dynamique qui consiste à demander aux sujets, plutôt que de rester statique, de bouger selon une procédure mise en place par les ingénieurs d'Oxford Metrics et qui permet d'optimiser la durée de reconstruction mais surtout, de pouvoir travailler de manière plus facile en temps réel.



Figure 17 : A) Caméra Vicon utilisée B) Centrale Vicon récupérant les données de 24 caméras par groupes de 3 C) et D) Premiers lieux d'expérimentations à Fontenay sous Bois chez la société Atopos (S. Dalbéra).

3.02. a. 2. Enregistrement automatique du mouvement

Une fois les procédures de calibration terminées, il est possible de lancer l'enregistrement du mouvement des sujets dans l'espace pré calibré. Toutes les conditions expérimentales peuvent ainsi être traitées de manière automatisée. Une procédure de reconstruction doit ensuite être effectuée pour récupérer les données brutes en format ascii ou c3d (voir plus loin).

3.02. b. Enregistrement du mouvement des yeux

Nous avons récemment pu synchroniser l'enregistrement Vicon avec celui du mouvement des yeux (dispositif réalisé par l'ingénieur électronicien du laboratoire, Pierre Leboucher). Le système d'enregistrement du mouvement des yeux repose sur des procédures de calibration qui sont déterminantes pour la qualité des données obtenues.

Le système vidéooculographique ASL 501 (Applied Sciences Laboratories, Bedford, USA) repose également sur une technologie qui permet, à l'aide d'une lumière infrarouge émise par une caméra solidaire du mouvement de la tête, et réfléchi par un miroir situé à quelques centimètres en bas de l'œil de « poursuivre » (tracker, littéralement) le limbus, la frontière entre la sclère qui est blanche et l'iris qui est plus sombre. Le contraste permet à cette frontière d'être facilement détectée et suivie de façon optique.

3.02. b. 1. Phase de calibration

Durant cette phase de calibration, la tête du sujet doit demeurer immobile et une grille de neuf (dans notre cas) points était tracée au sol. Le sujet était debout et sa tête reposait sur une mentonnière. Il lui est demandé de fixer chacun des neuf points de la grille, l'expérimentateur validant chacune de ces positions de l'œil de sorte que les mouvements angulaires de l'œil dans le plan horizontal (écart entre les positions 4 et 6) et sagittal (écart entre les positions 2 et 8) peuvent être associés au déplacement de la pupille (voir schéma ci-dessous).

L'enregistrement peut ensuite commencer et les essais sont enregistrés de façon automatique.

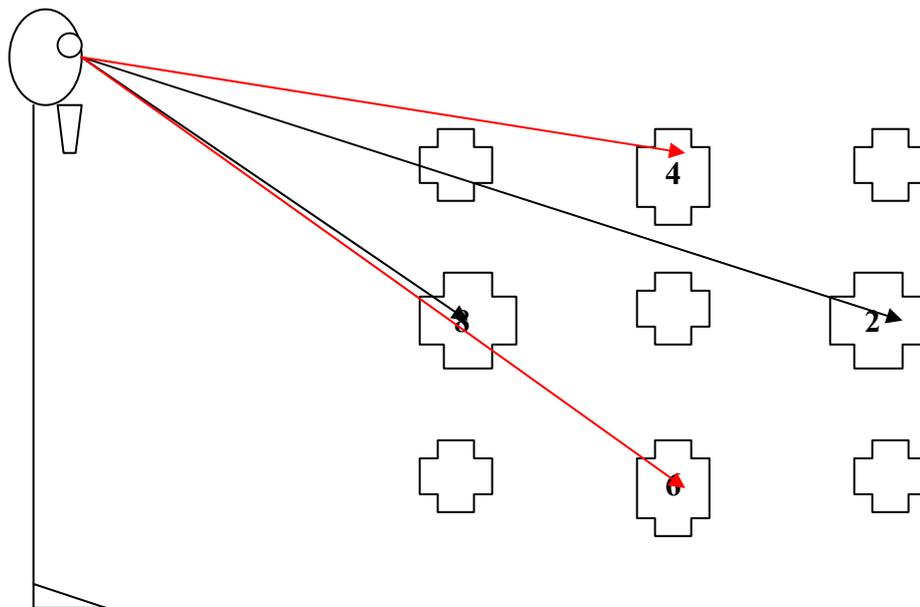


Figure 18 : Phase de calibration au sol du système ASL 501 (voir texte).

3.02. b. 2. Nature des données brutes : quelques problèmes...

Lors de la phase de calibration, l'expérimentateur valide une fixation du regard au sol au moyen d'une (mini) caméra de scène visuelle fixé sur le casque du sujet (l'ensemble casque + caméras ne pèse pas plus de 300g). Les systèmes actuels tels que l'ASL sont conçus pour enregistrer le mouvement des yeux avec un minimum de déplacement de la tête (tout du moins lorsque ces systèmes ne sont pas eux-mêmes couplés à un système mesurant également le mouvement de la tête).

Deux types de problèmes se posent lorsque la tête bouge : la déformation optique de la scène visuelle (le carré de calibration est déformé et prend un aspect trapézoïdal) et le mouvement des yeux, exprimé dans un référentiel tête fixe, doit être ré exprimé dans l'espace absolu pour pouvoir déterminer la direction du regard dans l'espace de locomotion.

Ces deux problèmes supposent la mise en place d'algorithmes corrigeant la déformation optique et d'algorithmes permettant de recalculer le mouvement du regard (nous aborderons ce point au chapitre suivant).

3.02. c. Enregistrement électromyographique

Nous avons effectué une centaine d'enregistrements EMG chez deux sujets au moyen d'un système Delphys Bagnoli-16 channels (Delphys Inc.). Nous n'entrerons pas dans les détails du fonctionnement de ce système qui est comparable à ceux trouvés dans le commerce. Nous avons placé les électrodes de surface de manière bilatérale au niveau des muscles suivants : biceps femoris (BF), rectus femoris (RF), vastus lateralis (VL), gastrocnemius (GCL), et tibialis anterior (TA). Ces électrodes étaient solidement fixées sur la peau des sujets à l'aide d'une bande autocollante.

Les données enregistrées étaient synchronisées avec le système Vicon, pré amplifiée avec un gain de x 100 et enregistrées à une fréquence de 1080 Hz.

Section 3.03 Pré traitement et analyse des données

3.03. a. Prétraitement et outils de programmation

3.03. a. 1. Vicon Workstation – Vicon I.Q.

Qu'importe le type de données récupérées (cinématique, EMG ou vidéo-oculographique), celles-ci ont toutes été prétraitées dans un premier temps en vue de remédier aux types de problèmes évoqués plus haut. En ce qui concerne les données Vicon, quelques pertes de marqueurs ont été détectées dans les différentes sessions expérimentales et traitées de manière appropriée dans le logiciel Vicon Workstation (Oxford Metrics ®). La correction effectuée était minime mais le nombre considérable de fichiers –des milliers de captures durant cette thèse- fait qu'en dépit du faible nombre de pertes, un travail conséquent de traitement post-acquisition était nécessaire.

Lorsqu'un marqueur était perdu pendant n images, un algorithme d'interpolation permettait de ré estimer la position de ce marqueur pendant toute la durée de l'intervalle durant lequel ce marqueur était perdu : nous avons appliqué cet algorithme en fonction de la longueur de l'intervalle. Sur une durée d'enregistrement de plusieurs secondes, nous appliquions cet algorithme uniquement lorsque l'intervalle de « pertes » ne dépassait pas 40 images (soit $1/3$ de seconde sur plus de dix secondes d'enregistrement) de sorte à ne pas introduire une quantité significative de signal artificiel dans le signal « biologique » enregistré. L'algorithme d'interpolation consistait en une fonction spline : il s'agit de « compléter » la partie manquante de la trajectoire en approximant des morceaux de courbes polynomiales d'ordre n (l'ordre 1 correspondant à une fonction linéaire – approximant donc la partie manquante par une ligne droite). Dans le cas l'intervalle de pertes était trop important ($>$ à 40 images), alors cette partie de la trajectoire d'un marqueur donné n'était pas interpolée, ni prise en compte dans l'analyse.

Après visualisation de chaque fichier de données, l'export automatique des fichiers c3d en fichiers ascii était réalisé.

3.03. a. 2. Visual Basic Editor - Excel

Les fichiers de données ainsi récupérés étaient ensuite « préparés » pour analyse dans excel. Chaque fichier était constitué de n colonnes x m lignes correspondant respectivement aux coordonnées (x,y,z) des $n/3$ marqueurs corporels (typiquement environ 40 marqueurs étaient enregistrés), et aux m images enregistrées (soit 1200 lignes pour 10 secondes d'enregistrement à 120 Hz).

L'ordre des marqueurs était ainsi vérifié à l'aide de lignes de script écrites dans Visual Basic Application (VBA). La détection de marqueurs invalides était réalisée (si la fonction d'interpolation n'était pas utilisée, alors durant l'intervalle de « pertes », une valeur invalide était assignée durant cette période) de sorte à ce que ceux-ci ne soient pas pris en compte dans l'analyse.

3.03. a. 3. 3DVL – Matlab

Nous avons utilisé le langage 3DVL (cf kihopsys ®, G. Dietrich) pour traiter les fichiers de données. Ce langage équivaut à du langage C mais est orienté vers l'analyse du mouvement, notamment par le biais de fonctions pré écrites optimisant ainsi la durée d'analyse en permettant à l'utilisateur de consacrer son temps à la programmation de fonctions en rapport direct avec son objectif d'étude. Ce langage est interfacé avec matlab (v6.0, Mathworks ®) si bien que potentiellement, n'importe quelle fonction matlab peut être utilisée.

Pour notre part, nous avons utilisé à la fois 3DVL et matlab dans un premier temps avant d'écrire les scripts directement dans matlab qui est plus facile à utiliser pour le calcul matriciel. Ces deux outils de programmation ont donc été utilisés de façon complémentaire, pour l'analyse des données cinématiques, mais également EMG et vidéooculographiques.

3.03. b. Modélisation du corps - définition des segments corporels

Le corps humain a été modélisé comme une chaîne de segments rigides pluri articulés. Le placement des marqueurs sur le corps des sujets correspondait à des points anatomiques précis (voir section précédente). Les segments corporels définis par les positions dans l'espace de deux marqueurs étaient, soit utilisés de manière absolue pour calculer par exemple des angles entre deux

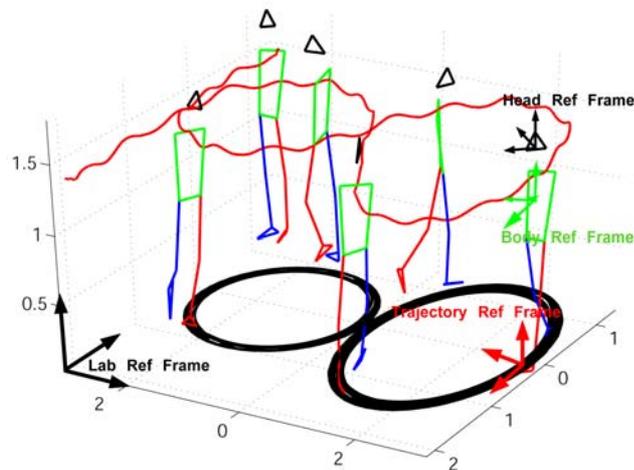


Figure 19 : Représentation du squelette défini par le placement des marqueurs corporels et repères associés (tête, tronc et trajectoire).

segments dans l'espace, soit projetés dans les plans sagittal, horizontal (transversal) ou frontal pour évaluer les rotations d'un segment corporel dans chacun de ces plans (voir figure 18 pour une représentation du « squelette » dans l'espace). Le mouvement respectif de la tête, du tronc et des segments inférieurs droit et gauche a été étudié.

3.03. c. Définition de repères

L'analyse cinématique du mouvement des différents segments corporels s'est faite soit dans un référentiel absolu (le laboratoire), soit dans un référentiel « trajectoire » (un repère mobile dont l'origine est la projection du centre de gravité du corps au sol), soit dans un référentiel corporel (tête et tronc).

Cette définition de repères permet de décomposer l'étude du mouvement en analysant de manière séparée les rotations dans les différents plans évoqués plus haut. En outre, en particulier pour l'étude du mouvement du regard, cette définition est indispensable pour pouvoir ré exprimer le mouvement des yeux (enregistrés dans un référentiel tête fixe) dans l'espace.

3.03. d. Calcul de vitesses, d'accélération, filtrage et analyse fréquentielle

Avec une fréquence d'échantillonnage de 120 Hz (60 Hz dans l'une des études), le calcul des vitesses ne pose pas de problèmes particuliers et un simple filtrage passe-bas de second ou quatrième ordre avec une fréquence de coupure de 10Hz permettait d'éliminer le bruit inhérent au système d'enregistrement. Cependant, des dérivées de second ou troisième ordre des positions enregistrées pouvaient poser problème par exemple pour le calcul de la courbure (voir chapitre 4 de la partie expérimentale). Dans ce cas, pour calculer (uniquement pour ce paramètre) la courbure de la trajectoire produite par les sujets, nous avons été amené à réduire la fréquence de coupure à 0.5 Hz pour éliminer la contribution des oscillations liées au pas.

La distribution fréquentielle des oscillations des différents segments corporels a été faite au moyen des décompositions de Fourier et de l'analyse spectrale qui permet de quantifier la puissance du signal pour chacune des fréquences représentées dans le spectre de fréquences (détails dans la partie expérimentale).

3.03. e. Décomposition du mouvement et algèbre linéaire

La possibilité d'exprimer le mouvement de plusieurs marqueurs dans différents repères (fixe ou mobiles) a été effectuée par des méthodes d'algèbre linéaire (merci à mon très cher frère Adlène pour les cours qu'il m'a dispensés durant ses vacances d'été !).

La prise en compte de toutes les translations (de l'origine) et rotations (des axes) d'un repère donné est effectuée et implémentée dans une matrice de transition qui se décompose donc de la manière suivante :

$$\begin{pmatrix} \cos \alpha & -\sin \alpha & 0 \\ \sin \alpha & \cos \alpha & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \bullet \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & \cos \beta & -\sin \beta \\ 0 & \sin \beta & \cos \beta \end{pmatrix} \bullet \begin{pmatrix} \cos \delta & 0 & \sin \delta \\ 0 & 1 & 0 \\ -\sin \delta & 0 & \cos \delta \end{pmatrix} \bullet \begin{pmatrix} X_T \\ Y_T \\ Z_T \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X_L \\ Y_L \\ Z_L \end{pmatrix}$$

Ici, les composantes du vecteur \overrightarrow{OM} , (X_L, Y_L, Z_L) dans le référentiel L sont calculées à partir des composantes du même vecteur dans le référentiel T (la translation entre les origines des repères L et T n'est pas représentée) en tenant compte, au moyen des matrices de rotation, de l'ensemble des rotations (angles α, β et

δ) entre les axes respectifs des repères T et L. L'implémentation de ces algorithmes d'algèbre linéaire a été directement effectuée dans matlab.

3.03. f. Analyse de la coordination

Le pattern de coordination inter segmentaire produit durant les différentes tâches locomotrices a été analysé soit, en utilisant des méthodes classiques de régression linéaire (permettant de calculer des coefficients de corrélation entre des couples de variables par exemple), soit en utilisant quelques outils développés pour l'analyse des systèmes non linéaires (présentant l'avantage de pouvoir décrire le couplage entre deux variables tout au long de la production motrice).

Les méthodes d'inter corrélation temporelle, appartenant à la première catégorie de méthodes, permettent en outre, pour deux signaux représentant le déroulement temporel de deux variables, d'estimer l'avance de phase d'un signal par rapport à un autre. Les détails relatifs à chacune de ces méthodes seront présentés de manière spécifique à chaque étude expérimentale.

3.03. g. Géométrie des trajectoires

Nous avons étudié l'influence de la géométrie du trajet locomoteur sur le pattern locomoteur. La locomotion en ligne droite ayant dans ce cas servi de condition « contrôle », les éléments ci-dessous ne concernent que les trajets courbés.

Deux types de trajectoires peuvent être prises en compte, et le choix de l'une des deux géométries n'est pas uniquement d'ordre méthodologique. En effet, s'il est plus simple de caractériser la géométrie du trajet tracé au sol (au moyen des coordonnées paramétriques des points constituant la forme, voir dernière étude de ce manuscrit), la géométrie du trajet enregistré est, elle (en raison des problèmes de filtrage évoqués plus haut), plus délicate à décrire. Cette difficulté ne vaut que pour les paramètres géométriques impliquant la dérivation de second ordre (ou supérieur) des positions enregistrées, comme c'est le cas pour la courbure.

Le guidage de la locomotion peut être relié au trajet « idéal » tracé au sol (percevoir les propriétés géométrique du trajet à suivre) mais le contrôle de la trajectoire peut également être analysé au niveau du trajet produit (l'aspect « lisse » - litt. Smoothness – des trajectoires peut également être considéré à la fois comme un objectif du contrôle – voir partie II.Section 02 relative au contrôle optimal).

4. Partie expérimentale

Suivant la démarche adoptée dans la présentation du contexte théorique dans lequel se situe ce travail, nous présenterons une série de quatre études expérimentales au contrôle du pas, soit au contrôle des trajectoires locomotrices.

Nous commencerons par la présentation d'une étude relative à la description de la coordination inter segmentaire analysée pour différentes formes de locomotion (marche vers l'arrière, marche vers l'avant à allure normale ou rapide et course). Cette première partie nous permettra de caractériser les différents modes de coordination observés au niveau des segments inférieurs chez l'homme. Nous présenterons ensuite une comparaison des stratégies de guidage de la locomotion en détaillant les différences, en terme de contrôle des oscillations angulaires de la tête et du tronc, pour différentes formes de trajets (circulaires ou rectilignes). Dans une troisième partie, nous avons étudié les comportements de stabilisation et d'anticipation du segment céphalique (de la tête) lors de la transition entre ligne droite et ligne courbe. Enfin, dans une dernière partie, nous détaillerons les effets de la géométrie du trajet sur la cinématique du mouvement locomoteur en discutant la possibilité que des stratégies de planification motrice observées pour la génération de trajectoires de la main (reliant géométrie du trajet à vitesse de la main), puissent être également valables pour la génération et le contrôle de trajectoires du corps entier.

En annexes de ces parties, nous présenterons :

- quelques observations relatives aux patterns d'activation musculaire mesurés récemment en répliquant le protocole expérimental étudié dans la première partie
- résultats préliminaires relatifs au guidage visuel de la locomotion le long des différentes formes de trajectoire étudiées.

Ces observations viendront appuyer quelques suggestions générales qui seront discutées dans la dernière partie de ce manuscrit, sur le lien entre processus de génération d'une activité locomotrice stabilisée et stratégies d'orientation spatiale.

Section 4.01 Coordination inter segmentaire et modes de locomotion : à propos de la « loi de covariation planaire » des angles d'élévation

Référence de l'étude :

Halim Hicheur, Alexander V. Terekhov & Alain Berthoz,
Inter segmental coordination during human locomotion: does planar covariation of elevation angles reflect central constraints?
Journal of Neurophysiology (sous presse)

Résumé : L'organisation spatiotemporelle du pattern locomoteur chez l'homme est caractérisée par un invariant cinématique particulièrement robuste, observé dans différentes tâches locomotrices telles que la marche vers l'arrière, vers l'avant, ou encore la course : les orientations respectives des segments du pied, de la jambe et de la cuisse par rapport à la verticale absolue (les angles dits d'élévation) sont contraints à évoluer (covarier) le long d'un plan. Dans cette étude, nous avons voulu comprendre les origines de cette « loi de covariation planaire » et sa signification fonctionnelle pour la coordination inter segmentaire durant la locomotion humaine. Nous avons montré que cette loi de covariation planaire résultait en fait d'une forte corrélation entre angles d'élévation du pied et de la jambe, l'angle d'élévation de la cuisse contribuant de manière indépendante à la formation du pattern de covariation des angles d'élévation. Par ailleurs, l'analyse spatiotemporelle des couplages entre différents angles d'élévation de même qu'entre différents angles articulaires nous a permis de décrire un rôle particulier de la hanche dans la transition entre différentes phases du mouvement. Enfin, dans le cadre général du contrôle de mouvements pluri articulés, la contribution de facteurs actifs (résultant de l'activation musculaire) et passifs (résultants de facteurs mécaniques tels que la contribution du moment gravitationnel d'un segment donné) à la formation du pattern de coordination inter segmentaire est discutée, notamment en rapport avec des observations EMG (présentées en annexe).

Introduction : Le contrôle nerveux de la locomotion animale a été abondamment étudié en électrophysiologie, et a permis la mise en évidence de centres nerveux spinaux capables de générer, de manière autonome, une activité

rythmique et alternée des motoneurones innervant les muscles fléchisseurs et extenseurs tout au long du cycle locomoteur. Cette « commande neuromusculaire » résulte (et peut être décrite), au niveau cinématique, en une coordination inter segmentaire caractéristique des mouvements locomoteurs. La nature des variables sous contrôle nerveux demeure une question ouverte, puisque les variables cinématiques (par exemple les angles articulaires), dynamiques (par exemple le contrôle des moments articulaires) ou encore les patterns d'activation musculaire sont autant de candidats potentiels auxquels l'activité nerveuse peut être corrélée. Lacquaniti et collègues ont, depuis 1993, mené une série d'études qui visait (chez l'animal dans un premier temps, puis chez l'homme, depuis 1996) à caractériser les variables « de contrôle » en mesurant la variabilité du profil temporel de variables de différentes natures (forces de réaction au sol, patterns EMG, angles articulaires...) dans différentes conditions expérimentales (marche vers l'arrière, vers l'avant, course, ...) et pour différentes populations de sujets (adultes, enfants, patients parkinsoniens). Leurs études ont mis en évidence que le pattern de variables le plus reproductible (le moins sensible aux différentes perturbations expérimentales) correspondait à celui des angles d'élévation qui étaient toujours contraints à évoluer le long d'un plan tout au long du cycle locomoteur. Ainsi, cette loi de covariation planaire fut proposée comme une contrainte (de « planarité ») du SNC reflétant une loi de coordination inter segmentaire.

Méthodes : En vue de comprendre les origines de cette loi de covariation planaire, nous avons analysé la coordination inter segmentaire des membres inférieurs en testant différentes conditions expérimentales : la marche en arrière, la marche vers l'avant (à allure normale ou rapide) et la course. Nous avons répété l'analyse en composante principale (ACP) utilisée par Lacquaniti et collègues pour analyser le pattern de covariation des angles d'élévation de la cuisse, de la jambe et de la cheville ainsi que des angles articulaires de la hanche, du genou et de la cheville. Nous avons tenté de prédire le profil temporel d'un angle d'élévation donné au moyen de la « loi de covariation planaire », connaissant deux des trois angles considérés. Nous avons également évalué le couplage entre plusieurs couples d'angles (cuisse et jambe, hanche et genou...) en utilisant des fonctions d'inter corrélation temporelle et en analysant les relations de phases entre les angles articulaires.

Résultats : Les résultats de nos analyses ont convergé vers une évidence : la covariation planaire ne peut être considérée comme une « loi » reflétant une contrainte du SNC sur la coordination inter segmentaire. En effet, nous avons démontré une contribution indépendante de l'angle d'élévation de la cuisse au pattern de covariation planaire puisque i) une corrélation importante était observée seulement entre angles d'élévation du pied et de la jambe, mais pas entre angles d'élévation de la cuisse, et angles d'élévation du pied et de la jambe, respectivement ii) les paramètres du plan de covariation tels que son orientation étaient expliqués par des variations proportionnelles de la droite de régression linéaire corrélant angles du pied et de la jambe (en outre l'angle entre cette droite et le plan -par rapport à un axe commun- était très faible et proche de 1 degré) iii) il était d'impossible de prédire avec une erreur raisonnable l'angle de la hanche en utilisant la « loi de covariation planaire », contrairement aux deux autres angles iv) la « loi de covariation planaire » était toujours observée en remplaçant (pour tous les sujets et conditions) l'angle d'élévation de la cuisse par une simple fonction sinusoïdale (cosinus, sinus...ou même par du bruit blanc).

Nous avons pu décrire quelques observations intéressantes relatives à l'organisation spatiotemporelle relative à l'influence des différents modes de locomotion sur l'organisation spatiotemporelle de la coordination inter segmentaire (amplitude du déplacement angulaire, timing des mouvements des différents segments, profil de phase des différents couples d'articulations – hanche/genou...- dans chacune des phases du cycle locomoteur).

Discussion : La loi de covariation planaire ne peut être comprise comme une loi intégrée au niveau central, et ceci pour des raisons expérimentales liées à nos résultats mais aussi (et peut-être surtout) pour des considérations de nature principalement méthodologique (reliée à l'utilisation de l'ACP pour l'étude de la coordination inter segmentaire – voir appendices pour détails). En outre, d'autres outils d'analyse ont permis de démontrer qu'à la fois le profil temporel des angles d'élévation, mais également celui des angles articulaires, était très stéréotypé à travers les sujets et les pas, avec l'ajustement de quelques paramètres clés (comme les délais de phase ou encore l'amplitude du mouvement d'un segment donné) : le mouvement de la hanche semble être ajusté de manière indépendante lors des

transitions entre différentes phases (appui et envol) du cycle mais également au sein d'une même phase.

De manière intéressante, alors que nous avons pu décrire de manière **continue** (tout au long du cycle), des patterns de coordination inter segmentaires particulièrement répétitifs, nous avons observé (en accord avec la littérature, voir par exemple Capaday, 2002, pour une revue) une activation **intermittente** des muscles fléchisseurs et extenseurs d'une articulation donnée. Cette observation vient introduire la question des contributions respectives de facteurs actifs (résultant du contrôle de l'activité neurale) et passifs (moments gravitationnels, par exemple, expliquant une bonne partie de l'accélération angulaire de la jambe lors de la phase de « chute » de la jambe dans la deuxième partie de la phase d'envol sans qu'une activation des extenseurs du genou ne soit « utile ») à la formation et à la modulation du pattern de coordination inter segmentaire. Ainsi, le SNC bénéficierait de propriétés dynamiques passives (dues à l'interaction entre gravité et inertie, voir Ruina et collègues, 2004, pour une application de ces principes à la conception de robots bipèdes « passifs »).

L'utilisation de la gravité comme variable intégrée au niveau central, pose la question plus générale de l'utilisation de différents repères de références pour le contrôle locomoteur, et plus généralement, pour le contrôle des trajectoires locomotrices pour lequel l'analyse du mouvement des segments supérieurs prend toute son importance.

Intersegmental coordination during human locomotion: does planar covariation of elevation angles reflect central constraints?

Halim Hicheur¹, Alexander V. Terekhov^{1,2}, Alain Berthoz¹

¹ Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action, Collège de France, 11 place Marcelin Berthelot 75005 Paris, France

² Moscow State University, Department of Mathematics and Mechanics, Applied Mechanics and Control, Leninskie Gory, GZ MGU, 119992, Moscow, Russia

Running title: Coordination patterns during human locomotion

Abstract:

To study intersegmental coordination in humans performing different locomotor tasks (backward, normal, fast walking, and running), we analyzed the spatiotemporal pattern of both elevation and joint angles bilaterally in the sagittal plane. In particular, we determined the origins of the planar covariation of foot, shank and thigh elevation angles. This planar constraint is observable in the three dimensional space defined by these three angles and corresponds to the plane described by the three time-varying elevation angle variables over each step cycle. Previous studies have shown that this relation between elevation angles constrains lower limb coordination in various experimental situations. We demonstrate here that this planar covariation mainly arises from the strong correlation between foot and shank elevation angles, with thigh angle independently contributing to the pattern of intersegmental covariation. We conclude that the planar covariation of elevation angles does not reflect central constraints, as was previously suggested. An alternative approach for analyzing the patterns of coordination of both elevation and joint (hip, knee and ankle) angles is proposed, based on temporal cross correlation and phase relationships between pairs of kinematic variables. We describe the changes in the pattern of intersegmental coordination that are associated with the changes of locomotor modes and locomotor speeds. We provide some evidence for a distinct control of thigh motion and discuss the respective contributions of passive mechanical factors and of active (arising from neural control) factors to the formation and the regulation of the locomotor pattern throughout the gait cycle.

Key words: human locomotion, planar covariation law, intersegmental coordination

INTRODUCTION

Locomotor activity is characterized by rhythmic and well coordinated movements of the lower limbs. Neuronal networks in the spinal cord, the so called Central Pattern Generators (CPG), have been found to generate this basic motor activity (see Grillner and Wallen 1985, for a review). Descending inputs, in particular from the brainstem, were found to trigger CPG activity (Shik et al. 1966). In humans, the gait cycle is initiated by the heel (and not the toe as in quadrupedal locomotion) strike; furthermore, reciprocal burst of flexor and extensor activity is not characteristic of lower limb coordination in humans. This change with respect to quadrupedal locomotion, and other changes induced by the bipedal locomotion, suggest that the locomotor control in humans needs to be understood as a special case (Capaday 2002); at a general level, the specific contribution of spinal structures to the generation and the regulation of the locomotor pattern in humans is still under debate (Dietz et al. 1994; Gurfinkel et al. 1998; Duysens and Van de Crommert 1998; Duysens 2002; Capaday 2002).

The kinematic control of locomotion

Another general question relative to how the locomotor pattern is generated and controlled, concerns the nature of the coordinate frames in which the central nervous system (CNS) may encode such multijoint movements. While many studies used the strong correlation between neuronal activity and a given movement parameter as evidence for an “encoding” process (for example, the correlation between neurons’ firing patterns in the motor cortex and movement direction during reaching tasks in monkeys, in Georgopoulos et al. 1986), the nature of the coordinate system in which such encoding of movement is achieved remains an open question. Several potential candidates, like joint angular coordinates, body centered coordinates (for instance, shoulder-centered in the case of arm reaching movements), or task-related (external) cartesian spatial coordinates (Ajemian et al. 2000) may be used by the CNS as control variables.

While these questions were first and are still mainly considered for arm reaching movements, they were also addressed for postural tasks in cats (Lacquaniti et al. 1990; Lacquaniti and Maioli 1994a). In particular, Lacquaniti and Maioli (1994b) tested the sensitivity of kinetic (tangential contact forces) and kinematic (joint absolute or elevation angles) parameters to static and dynamics perturbations (inclination of the support platform).

Whereas major changes were observed in kinetic parameters for different inclinations, limb joint angles were found to covary linearly in a consistent manner under normal conditions. These authors also provided evidence that planar covariation of joint angles reflects some form of neural control of limb configuration in space and might represent a solution simplifying the problem of coordinate transformations in the control of cat posture.

Planar covariation of elevation angles during human locomotion

This planar covariation of joint and elevation angles was tested in humans during straight forward walking (Borghese et al. 1996). In contrast with real joint angles of the lower limbs (hip and ankle anatomical flexion and extension), the elevation angles of the foot, shank and thigh (that is, the orientation of these segments with respect to the direction of gravity) were stereotyped across subjects and described over each step cycle a regular loop lying on a plane. This planar covariation of elevation angles was consistently observed in other experimental situations. During backward walking, it was nearly identical to that of forward locomotion (Grasso et al. 1998) despite the different electromyographic (EMG) patterns observed in these conditions. This suggested that the planar covariation reflects a form of neural control rather than biomechanical constraints. The covariation plane (CP) parameters were found to predict mechanical energy expenditure (Bianchi et al. 1998) at different walking speeds. Interestingly, in a study performed in Parkinson patients, Grasso et al. (1999) showed that CP parameters were comparable to normal values only when electrical stimulation (by chronically implanted electrodes) was applied at the basal ganglia level (internal globi pallidi). A developmental study performed on children during their first unsupported steps (Cheron et al. 2001) provided some evidence for the progressive evolution of CP parameters towards adult values few months after first walking steps: this evolution was proposed to reflect “*a continuous update of the neural command during this period*”. Other evidence that the planar covariation of elevation angles mainly arises from neural factors rather than from purely biomechanical properties was provided by Ivanenko and colleagues (2002). These authors studied treadmill walking using body weight support (BWS) apparatus, and observed that the planarity of elevation angles was consistently observed across different BWS conditions, while EMG patterns of hip and ankle extensors (in particular) as well as ground reaction forces pattern drastically changed across BWS conditions. Recently, it was shown that planar covariation of elevation angles was

consistently observed during curved walking, raising the possibility that both straight ahead and curved walking are generated by a single motor pattern (Courtine and Schieppati 2004).

The covariation plane was proposed to be an “*attractor plane common to both the stance and swing phases*”, emerging from the coupling of neural oscillators with each other and with limb mechanical oscillators (Lacquaniti et al. 1999; Lacquaniti et al. 2002). While the origins of this planar covariation law (PCL) are debatable, the existence of such a robust kinematic pattern suggests that this law may represent an independent control by the CNS of limb geometry. The existence of such a law is convenient for many reasons that have been reviewed elsewhere (Lacquaniti et al. 1999; Lacquaniti et al. 2002). Lacquaniti and colleagues (2002) proposed that CPG could control patterns of limb segment motion rather than patterns of muscular activity. Importantly, an implicit assumption of the planar covariation law is that the CNS controls lower limb motion (elevation angles of foot, shank and thigh segments) with respect to the absolute vertical dictated by gravity. Thus, both the nature of control variables (external space-refered motions of the legs) and the planar constraint observed at the level of elevation angles profile characterize PCL in humans.

Here, we wanted to test the hypothesis that PCL reflects central constraints facilitating intersegmental coordination during human locomotion. To this purpose, we addressed the question of the origins of such planar covariation by testing several types of locomotor tasks (backward, normal, fast walking and running). In particular, we wanted to understand how this planarity constraint could explain the way the pattern of intersegmental coordination of the lower limbs movements is generated and controlled. We also proposed an alternative approach for analyzing the patterns of intersegmental and inter joints coordination throughout the gait cycle, and we described how these patterns were affected by changes in both locomotor mode and locomotor speed.

METHODS

Ten healthy male subjects volunteered for participation in the experiments (no differences were reported between men and women in past studies). Three of them repeated two, three and four times the experimental sessions on different days and their results in these sessions were basically identical. Subjects gave their informed consent prior to the study. Experiments conformed to the Declaration of Helsinki and were approved by the local ethics

committee. The age, height and weight of the subjects were 25.4 ± 2.7 years, 1.80 ± 0.07 meters and 77.0 ± 7.8 kilograms, respectively.

Task

Subjects were asked to walk for about ten meters without any restriction straightforward at their self selected “normal” (NORM) or “fast” (FAST) walking speed. Six of the subjects were also asked to walk backward (BACK) at their self selected speed and to run (RUNN) at a “moderate” (not maximal) running speed (figure 1). They repeated each trial three times for each condition (4 conditions x 3 trials) so that we recorded, for each subject, 12 trials. A total of 407 and 395 steps were analyzed for the left L and right R segments, respectively: 183 (L) and 175 (R) steps, 139 and 138 steps, 51 and 51 steps and 34 and 31 steps for the NORM, FAST, BACK and RUNN conditions, respectively.

Analysis

The data we recorded were analyzed rigorously the same methodological procedure as described in the studies cited above. In particular, we replicated the analyse for deriving planar covariation parameters (Borghese et al. 1996; Bianchi et al. 1998; Grasso et al. 1998) both for elevation angles and joint angles.

Definition of body segments

3D positions of light reflective markers were recorded using an optoelectronic Vicon V8 motion capture system wired to 24 cameras at a 120 Hz sampling frequency. Markers were placed as in previous studies (see Bianchi et al. 1998). Briefly, markers were placed on the acromion (shoulder marker), the anterior superior iliac spine and the posterior iliac spine (pelvis markers), the external side knee joint, the lateral malleolus, at the top of the foot (subjects were allowed to wear shoes), between toes 2 and 3 (1 is for the big toe), and at the heel level (at the same height as toe markers). These markers were placed bilaterally and were used to define body segments. TRUNK segment was defined as the line joining the shoulder and pelvis markers (the pelvis marker was calculated as the midpoint between the markers placed on the anterior and the posterior parts of the hip bone). The THIGH segment was defined using this pelvis marker and the knee marker. The SHANK segment was defined as

the line joining the knee and ankle markers and the FOOT segment was defined as the ankle-toe markers segment. This was done for left and right sides of the body. It should here be noted that similar results were obtained using HEEL-TOE markers but only ankle-toe markers were used here, in agreement with the literature (Bianchi et al., 1998).

Kinematic events

We used heel strike and toe off events for defining steps (Bianchi et al. 1998). These events were derived from the time course of heel and toe Z position profiles (see figure 2). We considered one step as the interval separating two successive heel strikes (note that for backward walking, the step corresponded to the interval between two successive toe “strikes”). Both left and right steps results are systematically presented.

Elevation and Joint angles calculation

The projection of the trunk, thigh, shank and foot segments onto the sagittal plane was performed in the following way. The sagittal plane was defined using the heading vector (provided by the velocity vector of the pelvis markers projected onto the ground) and gravity direction. Heading and gravity vectors \vec{X}_t and \vec{Z}_t defined the X and Z axis of a trajectory reference frame, respectively. \vec{Y}_t vector corresponds to the Y axis of this reference frame and was obtained by computing the cross product of the gravity and heading vectors. Every projection of segment S_i onto the sagittal plane was performed using the formula:

$$\overrightarrow{PS}_i = \vec{S}_i - (\vec{S}_i, \vec{Y}_t) \cdot \vec{Y}_t$$

Where \overrightarrow{PS}_i represents the projected vector of the ith segment onto the sagittal plane, and (\vec{S}_i, \vec{Y}_t) is for scalar product.

Angles between each projected limb segment \overrightarrow{PS}_i and absolute vertical (provided by gravity) correspond to elevation angle of limb i. FOOT, SHANK and THIGH elevation angles were calculated using this procedure. HIP, KNEE and ANKLE joint angles in the sagittal plane were calculated as the angles between TRUNK and THIGH, THIGH and SHANK, and SHANK and FOOT segments, respectively.

Covariation plane parameters

The general procedure for calculating the covariation plane parameters was the same as described in previous studies, e.g. Borghese et al. 1996; Bianchi et al. 1998; Grasso et al. 1998. Principal component analysis PCA was used to investigate the degree of interdependency of a set of three variables. Briefly, PCA was performed here on both elevation and joint angles (after subtraction of their mean value) for each gait cycle (step) independently. Three principal components with variabilities V_1 , V_2 and V_3 and eigenvectors, u_1 , u_2 and u_3 were obtained for joint and elevation angles in the space of these angles.

In agreement with studies cited above, we calculated the “degree” of planarity or planarity index, as the percentage of variance being accounted by the first two principle components – which is defined as:

$$R_{PCL} = \frac{V_1 + V_2}{V_1 + V_2 + V_3} \times 100\%$$

We calculated the covariation plane orientation as the angle between this plane and the thigh axis as previously performed by Bianchi et al. 1998. For discussion of the suitability of this planarity index as a measure of inter-variables coupling, see Appendix A.

Relative error estimation of angle as predicted by planar covariation law

With PCL, we calculated the relative errors of the elevation angles estimation. The relative error e_i of the estimation of the i -th angle ($i = \text{FOOT}$, SHANK , or THIGH) was defined as:

$$e_i = \left| \frac{\psi_i - \tilde{\psi}_i}{\psi_i} \right| \times 100\%$$

Where ψ_i is for i -th angle and $\tilde{\psi}_i$ is for its estimation. See Appendix B for details on how the estimation $\tilde{\psi}_i$ was obtained.

Correlation and timing pattern between pairs of angles

We calculated correlation coefficients between elevation angles of foot and shank, shank and thigh and foot and thigh segments, respectively. Same calculation was performed for hip, knee and ankle joint angles. A high value of correlation coefficient was observed only

between foot and shank elevation angles so that we analyzed the angle between the foot-shank regression line and the covariation plane.

We analyzed the time shift between pairs of angular motion profiles as well as the similarity between these patterns. For this purpose, cross-correlation functions were calculated for each gait cycle: the maximum of correlation between a pair of time-varying variables (i.e. angles) as well as the time shift (between the two angular motion profiles) at this maximum were measured. It should be noted that the time shift can be correctly defined only for these variables with similar profiles (see figure 2). However, information gained using this method was preferred over the phase difference of first Fourier decomposition harmonics that was used by Bianchi et al. (1998) the latter is a suitable method when angular profiles are close to sinusoidal oscillations. Indeed, for joint angular motion (as depicted in figure 2), phase relationships between pairs of joint angles can not be easily analyzed using such a method. Thus, we investigated the mutual relationships between the patterns of joint angular displacements as follows (Schoner et al. 1990; Kurz and Stergiou 2002).

For every joint angle ψ_i we computed the phase plane by plotting the angle ψ_i and its time derivative $\dot{\psi}_i$ (angular velocity). The resulting curve (or trajectory) in the phase plane is used to calculate the phase variable φ_i which corresponds to the angle between the positive direction along the x axis, and the line joining the barycentre of the trajectory to a particular point on the curve. Joint angular motion can be continuously described using the phase variable φ_i . For each pair of joint angles ψ_i, ψ_j with their absolute phases φ_i, φ_j , the relative phase $\varphi_{i,j}$ is defined as $\varphi_{i,j} = \varphi_j - \varphi_i$.

Magnitude of angular displacements

Angular displacement magnitude was measured as root mean square value both for elevation and joint angles. We preferred this method rather than, for example, the difference between maximum and minimum values since it is more stable and less sensitive to artefacts.

Statistical analysis

We performed repeated measurements analysis of variance (ANOVA) and t tests with the Statistica 5.1 software package (Statsoft ®) in order to, for each calculated parameter, compare results obtained in the different conditions, and for left and right legs, respectively.

Inter-condition tests were performed using the minima of number of steps recorded in one of the four conditions (usually the RUNN condition). A total of 31 left steps and 32 right steps for each of the four conditions ($n = 244$ steps) was included in the statistical comparison and correspond to steps recorded in the 6 subjects who performed every condition. Comparisons between left and right legs were performed on the entire number of analyzed steps ($n = 802$ steps), by independently comparing left and right limb parameters for each of the four tested conditions. For most of the comparisons, no statistically significant differences were observed when comparing left and right limbs parameters. The few differences between left and right limbs are systematically mentioned when they exist. For each parameter, mean and standard deviations across subjects and trials are presented.

RESULTS

Step Parameters

Step parameters all significantly changed with locomotor task (see figure 1 bottom for mean \pm SD plots). Step speed increased by 0.29, 0.60, and 0.92 m/s respectively from BACK to NORM, NORM to FAST, and FAST to RUNN conditions ($F(3,96)=231.52$; $p<0.001$). This increase in speed was realised through an increase in step length (by 0.27, 0.31 and 0.54 meters respectively from BACK to NORM, NORM to FAST, and FAST to RUNN conditions, $F(3,96)=189.05$; $p<0.001$). The step duration also changed with locomotor condition ($F(3, 96)=96.04$, $p<0.001$) but in a different way: step duration was found to not significantly differ between NORM and BACK conditions ($p>.01$) though a significantly shorter duration was observed for BACK condition when p was fixed to .05 ($p=.04$). Thus, the decrease in step speed during backward walking was mainly achieved through shortening of step length. For stance duration, statistically significant differences were observed when comparing the different conditions ($F(3, 96)=201.66$, $p<0.001$) but here similar results for backward and normal walking were even more evident ($F(1, 32)=0.72$, $p=0.40$). Swing duration was found to significantly differ across conditions ($F(3, 96)=55.436$, $p<0.001$) but there was no statistically significant difference between BACK, NORM and FAST conditions ($p>.01$). When grouping these three conditions and comparing them (post-hoc comparison) to the RUNN condition, we observed a significant difference between these two groups ($F(3, 96)=70.64$, $p<0.001$). Stance phase represented respectively 57.85 ± 4.99 % mean \pm SD (57.69 ± 6.25 % for right limb) for BACK, 59.83 ± 4.55 % (60.77 ± 4.36 % for right limb) for

NORM, 56.76 ± 4.55 % (57.94 ± 4.10 % for right limb) for FAST, and 30.30 ± 9.41 % (29.79 ± 10.26 % for right limb) for RUNN, with percentages referred to the whole step duration.

Taken together, all these results show that step parameters are not only determined by the locomotor speed, but they rather seem to change accordingly to the mode of locomotion.

Elevation and joint angle profiles

Both elevation and joint angles followed a stereotyped profile across successive gait cycles and across subjects, as illustrated in figure 2.

Elevation angles

Comparable temporal profiles were observed for foot, shank and thigh elevation angles, though the THIGH profile was delayed relative to FOOT and SHANK profiles, the latter remained perfectly synchronized for the different tested conditions. We observed that peaks in the FOOT and SHANK elevation angle profile were systematically associated with transitions from stance to swing phases for forward walking (FAST and NORM), while peaks in the THIGH elevation angle profile corresponded to stance to swing transitions during running. For the BACK condition, it was more difficult to detect such relations between elevation angles profiles and transitions from stance to swing phases though slight inflexions were observable for each of the FOOT, SHANK and THIGH elevation angles profiles near the stance to swing transition periods.

The amplitude of these angular oscillations is presented in figure 3 for the different conditions. Foot elevation angle amplitude significantly and gradually increased from BACK to RUNN conditions (by around 20 degrees, $F(3, 96)=247.29$, $p<0.001$) as did shank angle amplitude (but here by around 7 degrees, $F(3, 96)=47.237$, $p<0.0001$). A same pattern was observed for thigh elevation angle amplitude ($F(3, 96)=162.12$, $p<0.001$) which increased by around 6 degrees from BACK to FAST condition but no statistically significant change was here observed between FAST and RUNN conditions ($F(1, 32)=6.48$, $p>0.01$). Besides, statistically significant differences were observed when comparing the amplitude of angular oscillations across foot, shank and elevation segments for all conditions, as revealed by a post hoc comparison ($F(2, 64)=1497.7$, $p<0.001$).

Joint angles

Joint angle profiles were also characterized by periodic variations. However, only hip angle followed a profile comparable to that of the thigh elevation angle. The differences between hip and thigh angles can be explained by small oscillations of the trunk segment (which was used to calculate hip angle) about the absolute vertical. Ankle and knee angles were characterized by out of phase relationships with two periods over the gait cycle that correspond to the respective durations of the stance and swing phases. Interestingly, only one period was observable for joint angles in the BACK condition. We observed that peaks in the KNEE and HIP joint angle profiles were systematically associated with transitions from stance to swing phases for forward locomotion. For the BACK condition, peaks in ANKLE and KNEE joint angles were associated with transitions from stance to swing phases.

The amplitudes of joint angular oscillations are presented in figure 3. The ankle joint angle amplitude increased gradually from BACK to RUNN condition, by up to 8 degrees ($F(3, 96)=140.97, p<0.001$). Statistically significant differences were also observed for knee joint angle amplitude (an increase of around 11 degrees from BACK to RUNN) between conditions ($F(3, 96)=141.18, p<0.001$). However, knee angle amplitude for NORM condition was significantly higher than that of FAST condition ($F(1, 32)=7.84, p<0.01$, however only 0.57 and 0.01 degrees differences between the amplitude of the knee angle were obtained during FAST and NORM conditions, for left and right limbs, respectively). Hip joint angle amplitude followed the same pattern as thigh elevation angle with increasing amplitude (by up to around 6 degrees) from BACK to FAST ($F(3, 96)=124.43, p<0.001$) and slightly higher amplitude for the FAST condition compared to RUNN condition ($F(1, 32)=15.02, p<0.01$). However, only + 0.76 and - 0.22 degrees difference between the amplitude of the hip angle was obtained during FAST and RUNN conditions, for left and right limbs, respectively). The comparison of angular displacements across joints always resulted in statistically significant differences ($F(2, 64)=472.01, p<0.001$).

Planar covariation of elevation and joint angles

The planarity index was found to be close to 100 % for all conditions, both for elevation and joint angles (see Figure 4). However, the mean values for joint angles were slightly lower than those obtained with elevation angles (mean values ranged between 98.26 and 99.50 for elevation angles versus 94.92 – 97.23 % for joint angles – yet see Appendix A

for comments about the use of the planarity index). The variability was also slightly greater for joint angles (SD ranged between 0.32 -1.21 % for elevation angles versus 1.26 – 2.93 % for joint angles).

In agreement with previous findings, we also observed that plane orientation (elevation angles only) was related to locomotor speed (see figure 5). A statistically significant difference was observed when comparing the different conditions ($F(3, 96)=13.98$, $p<0.001$). However, the plane orientation was not found to significantly differ when comparing the FAST to the RUNN condition ($F(1, 32)=0.12$, $p>0.05$). For joint angles, such a relation between the locomotor speed and the plane orientation was less evident. In this case, the variability was about two to three times greater than the variability observed for elevation angles. The plane orientation was equal to 22.79 ± 9.58 degrees (*versus* 24.16 ± 5.49 degrees for elevation angles) for BACK, 11.51 ± 5.80 degrees (*versus* 16.62 ± 2.02 degrees for NORM, 6.26 ± 4.66 degrees (*versus* 11.50 ± 2.43 degrees) for FAST and 34.66 ± 13.13 degrees (*versus* 11.56 ± 4.31 degrees) for RUNN conditions.

Correlation between pairs of elevation and joint angles

In linear regression on pairs of elevation or joint angles, we noticed that the degree of correlation was not equivalent across pairs of segments (see figure 6). For elevation angles, only foot-shank elevation segments were highly correlated ($r>.95$ on average) in comparison with shank-thigh and foot-thigh angles (for which r was always below 0.7 significant, except for BACK condition where the shank-thigh correlation coefficient was close to 0.8). The correlation between pairs of joint angles (not shown) was not observed except for ankle-knee angles where a poor correlation was obtained (r ranged between 0.7 and 0.74 across conditions, but it was below 0.3 for RUNN condition).

It should here be noted that when performing PCA on ankle and knee joints only, we observed that only one (of two) principal components (PC) accounted for 86.04 ± 6.48 % of the total variance for BACK, 93.62 ± 2.67 % for NORM, 94.68 ± 5.40 % for FAST and 79.84 ± 8.67 % for RUNN conditions, respectively. This illustrates that the percentage of variance accounted for by PC (which was previously used as a measure of interdependency between different variables), is a measure less revealing than linear regression for studying *correlation* between two variables (see Appendix A for details). We subsequently addressed the origins of the planar covariation of elevation angles by comparing the changes in both covariation plane parameters and FOOT-SHANK linear regression values in the different tested conditions.

Linear covariation of foot and shank elevation angles

Linear regression performed on foot and shank elevation angles not only revealed that these two variables (only) were highly correlated; indeed, as depicted in figure 6 (top), it was found that the slope of foot-shank (FS) regression line (which may be considered as a measure of the orientation of the regression line, in the plane defined by foot-shank axis in the joint space) differed significantly as a function of locomotor speed, following a comparable profile with that of the plane orientation ($F(3, 96)=337.20$, $p<0.001$). However, decrease in the slope of the FS regression line was consistently observed with increasing speed ($p<0.001$ for every comparison between pairs of conditions), differently from what was observed for plane orientation (where this parameter was found to not significantly differ between FAST and RUNN conditions). Amplitude of angular oscillations of FOOT and SHANK as well as ankle joint (figure 3) also followed a common profile with the slope of the regression line (figure 5). Amplitude of THIGH as well as knee and hip joint angles followed a different profile which is more closely related to the plane orientation profile. The observation of a strong correlation only between foot and shank elevation angles might be explained by the lower amplitude of the ankle angular displacement (compared to knee and hip angles, see figure 3).

Contribution of thigh elevation angle to planar covariation

Calculating the angle between the FS regression line and the covariation plane, we found that this angle was nearly constant ($F(3, 96)=1.2055$, $p=0.31$) across conditions and close to 1.2 degree (see figure 5), meaning that the covariation plane nearly passes through the regression line. Given that plane orientation is calculated with respect to the thigh axis, an angle of 90 degrees would mean that the thigh elevation angle is the only contributor to PCL while an angle of 0 degree would mean that thigh elevation angle does not contribute to PCL at all. However, we noted that plane orientation parameter is always small (approximately 10° to 25° for left and 10° to 20° for right leg) and the magnitude of THIGH angular motion is always significantly less than that of foot and shank angles. Taken together, these observations show that thigh angle is not essential for planar covariation (and that planar covariation law arises from strong foot-shank correlation mainly). The following analyses, based on “PCL-based angle re-estimation”, will provide additional evidence for the independent contribution of THIGH segment to the pattern of intersegmental covariation.

Estimating THIGH using “planar covariation law”

As illustrated in Appendix B, if PCL holds (i.e. if it is considered as an essential constraint on the pattern of intersegmental coordination), it is possible to estimate one elevation angle if the other two are known. Indeed, PCL stipulates elevation angles are constrained to the covariation plane: thus, patterns of two elevation angles determine that of the third elevation angle (of course with some error, since PCL does not hold to 100%).

Such estimations were quantified for every angle and were found to be below 30 % for FOOT and SHANK parameters. Relative error for these parameters were equal to 23.25 ± 9.18 % for the FOOT segment (18.38 ± 5.29 % for SHANK) for BACK, 16.71 ± 4.08 % (14.84 ± 3.50 %) for NORM, 16.75 ± 5.40 % (15.15 ± 4.73 %) for FAST, and 28.03 ± 9.40 % (29.84 ± 10.69 %) for RUNN conditions, respectively.

In contrast, it was not possible to estimate THIGH angle with acceptable error, both in terms of error magnitude and variability of the estimation: error for THIGH, using the same procedure, was equal to 217.11 ± 375.90 % for BACK, 67.33 ± 22.50 % for NORM, 126.32 ± 162.30 % for FAST, and 287.30 ± 294.51 % for RUNN conditions, respectively (comparable results were obtained for contralateral side). As illustrated in figure 7, even for the NORM condition where THIGH estimation error is the lowest (with respect to other conditions), re-estimated angle profiles differ distinctly from the actual ones. At the same time, even for the greatest FOOT and SHANK estimation errors the estimated angles profiles are comparable to the real ones. Large THIGH re-estimation errors coupled with a good estimation of FOOT and SHANK angles proves that the THIGH contribution to the pattern of covariation is inconsequential, with PCL mainly arising from high FOOT-SHANK correlation.

Replacing THIGH with arbitrary sinusoidal function

For clarity, the thigh elevation angle is replaced with a cosine function in figure 7 (for all steps and all subjects of the condition NORM): planar covariation of FOOT, SHANK and this cosine function still remained. The choice of the cosine function is not determinant since comparable plots can be obtained using sine function or even white noise or any arbitrary function (under the condition that the magnitude of the function must match that of the recorded variable). The same procedure repeated with either foot or shank results in completely different observations (no planar covariation plane, not shown), demonstrating that planar covariation of elevation angles mainly arises from the strong linear covariation between FOOT and SHANK angles.

As noticed above, the elevation angles profiles are not similarly synchronized, raising the possibility that phases shifts between the set of elevation and joint angles explain the unequal correlation between pairs of adjacent segments. Thus, results from cross correlation analyse are now presented to further examine the spatiotemporal pattern of elevation angles.

Pattern of elevation and joint angles

Timing pattern of elevation angles

Correlation coefficients between time-shifted elevation angles were close to 1.0 for all conditions and elevation angles (see figure 6). Time lags between FOOT and SHANK were nearly equal to 0, confirming the high synchronicity between these variables (figure 6). Time lags between elevation of foot and shank segments on one hand, and thigh elevation on the other hand, were found to significantly differ ($F(1,32)= 1009.08$; $p<0.001$), revealing that the thigh segment is first “elevated” and is followed (100 to 160 ms later) by synchronous foot and shank elevations. No statistically significant difference was observed for shank-thigh and foot-thigh time lags respectively ($F(1,32)= 5.64$; $p>0.01$). Thus, foot-shank covarying angles were found to be strongly synchronized while thigh segment motion systematically occurs before foot and shank segments motion. Interestingly, despite significant changes in locomotor speed, the time lags were of comparable magnitudes for BACK, FAST, and RUNN conditions (though statistical significance was observed when comparing the three former conditions), and close to 110 ms on average and around 60 ms less than the NORM condition. It should here be noted that for the BACK condition, signs of time delays are reversed to facilitate comparison with other conditions. Surprisingly, the shortest time lags were observed for FAST conditions but not RUNN conditions, time lags for the BACK condition being also shorter than those obtained for RUNN conditions. However, testing higher running speeds could likely result in shorter time lags between foot-shank limbs elevations on one hand, and that of the thigh segment on the other hand. Nevertheless, the locomotor speeds tested here for RUNN are about 0.95 m/s higher than those recorded for the FAST walking, on average.

Phase relationships between joint angles

Because locomotor activity is a cyclic process, we verified that all trajectories (for all conditions) in the phase space converged to a single limit cycle across consecutive steps. The

relative phase curves, calculated from these trajectories, showed a very reproducible profile across steps for all conditions (though more variability was observed in the BACK condition, see figure 8). This reproducibility of the relative phase profile was systematically observed for all steps of the different subjects, but more inter-subjects variability was observed for the BACK condition (but as illustrated in figure 8, reproducibility across steps was observed for all subjects).

While the relative phase was found to be maintained around a constant value for different walking speeds and shifted to another value for running (Diedrich and Warren 1995), we found, for most of the analyzed joint angles, that relative phase significantly varied during the different phases of the step cycle for a single locomotor speed. More interesting was the observation that phase profiles were very reproducible across steps and were marked by progressive 180 degree shifts that corresponded to an alternation between periods of co-extension (or co-flexion) and periods of antagonistic activity of two joints (extension of one joint and flexion of the other joint), rather than to a transition between two stable patterns (Diedrich and Warren 1995). Thus, from these phase plots it is possible to differentiate the distribution of synergistic/antagonistic periods during the locomotor cycle and to point out some differences in the way inter-joint coupling is modulated in the different conditions.

The main difference in terms of relative phase between two joints between forward and backward locomotion was observed at the level of ankle-knee angular motions where the relative phase profile was reversed for backward walking. In-phase relationships between knee and hip joint angles were observed during the stance phase (co extension of knee and hip joints) of NORM and FAST walking and out-of phase relationships were observed in most of the swing phase (while the thigh segment is elevated - hip flexion - the knee is extending until next heel strike). This pattern of hip-knee coordination was reversed for BACK walking but here, rather than hip-knee out-of-phase relationships during the stance phase, knee joint was stabilized at a fixed value while hip is flexed, propelling the body in the backward direction. Interestingly, hip-knee coordination pattern was reversed in the RUNN condition (out-of-phase relationships during the stance phase and in-phase relationships during most of the swing phase).

Ankle-hip relative phase progressively shifted from out-of phase relationships (around -180 degrees) during the stance phase to in-phase relationships during the swing phase. During the stance phase, the hip is extending while the ankle is flexing but at the end of stance, the ankle is extending while the hip is flexing. This was true for forward locomotion and revealed a synergistic activity where shank and foot segments are elevated while hip

flexion moved the thigh segment forward; this pattern was reversed for backward locomotion but no specific ankle movement was observed at the stance-to-swing transition, where hip flexion associated with slight knee extension, propelled the body backward. During the swing phase, hip flexion is associated with ankle flexion, but here ankle is maintained around a fixed value (a reversed pattern is observed for the BACK condition). However, in the second part of the swing phase during RUNN, the ankle and hip shifted back to out-of-phase relationships mainly through a hip extension period which was not observed for NORM and FAST walking.

In general, as mentioned above, the relative phase between pairs of joint angular displacements within the gait cycle considerably varied, in particular at the swing-to-stance and stance- to-swing transitions. Even for a single gait period (stance or swing), shifts between two coordination modes can be observed (see for instance, ankle-hip relative phase in the second part of the RUNN swing phase). However, as was observed for elevation angles, highly reproducible patterns of inter-joint coordination patterns were observed across steps. Phase relationships for specific joints were modulated with changes in locomotor mode (phase patterns obtained for all pairs of joints were very similar for NORM and FAST walking conditions). These results are reminiscent of the changes in the coupling of elevation angles presented earlier in this manuscript, where only a few parameters (like the time lag between thigh and foot-shank elevation angles, and amplitude of angular motion) were modified in the different conditions.

DISCUSSION

Intersegmental coordination was investigated during different locomotor tasks in humans (backward, forward walking, a normal and fast speeds, and running). We first focused on the origins of planar covariation of elevation angles before analyzing the effects of different modes of locomotion on the pattern of intersegmental coordination.

Planar covariation of elevation angles

We tested planar covariation law of both elevation and joint angles for these different conditions and obtained results similar to previous reports (e.g., (Borghese et al. 1996; Bianchi et al. 1998; Grasso et al. 1998). Elevation (but also joint angles, with a greater variability) angles were found to invariantly covary within a plane (figure 4), and the plane

orientation significantly changed for different walking speeds (e.g. in figure 5, for running, the plane orientation was comparable with fast walking). This robust observation might well have represented a convenient solution for intersegmental coordination, which would have reduced the dimension of the motor system by constraining three angles to evolve along a plane throughout the gait cycle. However, a detailed analysis of the elevation segments motion showed that planar covariation of elevation angles mainly arises from a strong coupling between foot and shank segments, with thigh angle independently contributing to the pattern of intersegmental covariation. The planarity of the set of these time-varying angles as well as the plane orientation were explained by the properties of the linear regression fit between foot and shank segments (figure 6). Thus, it is unlikely that planar covariation of elevation angles represents a specific law of intersegmental coordination reflecting some form of central constraints (Grasso et al. 1998). This conclusion appears to contradict conclusions of earlier studies (see introduction section). However, our study doesn't challenge the existence of planar covariation of elevation angles which was systematically observed for all of the conditions we studied. Rather, our results simply demonstrate that planar covariation of elevation angles arises from purely methodological factors: performing PCA on a set of three variables with two of them being strongly correlated will always lead to planarity of the set of the three analyzed variables.

The observation of a strong correlation only between foot and shank elevation angles might be explained by the lower amplitude of the ankle angular displacement (compared to knee and hip angles, see figure 3). In effect the displacements of the foot and shank segments in the sagittal plane are constrained to evolve together thus minimizing the variations of the ankle angle, particularly in the last part of the swing phase just before heel contact. This could be part of a strategy that helps control the vertical displacement of the foot so that the toe (whose elevation reaches as little as one centimetre just before heel contact) does not hit the ground. Re analyzing independently foot and shank movements on data previously published would help test this assertion.

Joint versus elevation angles: nature of the control variables

As mentioned earlier (see METHODS section), while calculating variables that relate limb orientation to gravity is an interesting approach, the term "elevation" is equivocal: indeed, changes in "elevation" angles are only partly induced by the elevation of a limb with respect to ground level; changes in this angle also correspond to forward and backward

oscillations of the limbs around the absolute vertical throughout the gait cycle. Thus, given that elevation angles account for upward as well as forward-backward movements of the limbs it is logical to observe that the elevation angles covariation pattern is related to the pendulum-like mechanical exchange between potential and kinetic energy characteristic of human walking (Bianchi et al. 1998). It was found (Borghese et al. 1996) that elevation angles present a much more stereotyped pattern than joint angles for different locomotor conditions, suggesting that locomotor control is realized “*in a gravity-based body-centered frame of reference*” (Grasso et al. 1998). Our approach allowed us to consistently (across subjects and conditions) describe highly reproducible coordination patterns for both joint and elevation angles. Though our results concerning angular motion of segments (elevation of foot, thigh and shank segments) were less variable, it is difficult to emphasize the proposed role of elevation angles (to the detriment of joint angles) that are considered as the principal kinematic variables under CPG control. Further examination and studies are needed to test the hypothesis that intersegmental coordination is controlled using such a gravity-based body-centered reference frame. Nevertheless, the present study indicates that the planar covariation of elevation angles does not provide any convincing evidence confirming this hypothesis.

Intersegmental and inter joint coordination during human locomotion

Elevation and joint angular motion patterns: differentiated effects of locomotor mode and locomotor speed

At a general level, our results describe changes in the locomotor pattern that are associated with either locomotor speed (from NORM to FAST walking) or locomotor mode (BACK, NORM and RUNN). These changes are related both to amplitude and timing (or phase) pattern of both elevation and joint angles.

Amplitude of angular displacements (both elevation and joint angles) significantly and systematically increased with increasing locomotor speed (FOOT and SHANK elevation angles and ANKLE joint angle). This observation did not hold for HIP and THIGH angle (comparable results between FAST and RUNN) and KNEE angle (comparable amplitude between NORM and FAST walking). These last parameters are all related to displacement of the thigh segment.

Further evidence for a distinct control of thigh motion comes from both timing of elevation angles and phase relationships between joint angles. Indeed it was found that the

thigh is first (elevated) moved, followed by foot and shank segments. Besides, changes in the time lag between thigh elevation profile on one hand, and foot and shank movements on the other hand, were found to be associated with changes in the locomotor mode (statistically significant differences between conditions) and for forward walking, the time lag was considerably reduced from NORM to FAST condition by about 60 ms. The functional significance of these distinct results for thigh motion pattern is not fully understood. However, some hypotheses have been put forward stating, for instance, that proprioceptive flow from thigh segment mainly determines (or is associated with) the timing of step cycle (Capaday 2002). We observed that in conditions other than BACK, peaks in the THIGH, KNEE and HIP profiles were indeed associated with stance to swing phases transitions whereas slight inflexions of all elevation angles curves as well as peaks in ANKLE and KNEE angles profiles were associated with stance to swing transitions. We also observed a particular (specific) role of hip flexion in the transitions from stance to swing during backward walking and in the preparation of the swing-to-stance transition during running. Recently, McVea and colleagues (2005) showed in decerebrate cats that assisting the flexion of the hip joint during swing advanced the onset of activity in ankle extensor muscles, and reduced the duration of hip flexor muscle activity. They found that the hip angle at the time of onset of the flexion to extension transition was similar during assisted and unassisted steps. These findings provide evidence for a distinct role of hip position in the regulation of the temporal pattern of gait cycle in general, and in the swing-to-stance transitions in particular.

Diedrich and Warren (1995) showed that ankle-knee and ankle-hip relative phases vary around a single value (90 and 45 degree, respectively) for different walking speeds, and an abrupt phase shift was observed at the transition between walking and running. This was taken as evidence for a bifurcation between two attractors while phase variability was associated with instable coordination patterns. Both of these interpretations have recently been challenged (Kao et al. 2003; Li et al. 2005).

Rather than using the relative phase as an order parameter indicating the stability of the coordination pattern, we used this parameter as a coordination variable, i.e. a variable continuously describing the strength and the nature of the coordination between a pair of variables along the whole step cycle or during specific periods of the step. A first observation was that relative phase profiles were highly repetitive across steps and subjects (for BACK condition, profiles were more variable across subjects). A second observation was that the relative phase is not fixed at a specific value for a single walking speed condition (as found in

Diederich & Warren 1995). Two reasons might explain this difference: in their study, these authors presented ankle-hip and ankle-knee relative phases using ankle and thigh elevation angles rather than actual ankle and hip angles (see figure 3 of their paper); more importantly, they used a point estimate of relative phase (p190) rather than continuous relative phase.

Analyzing continuous variations of relative phase, we found that phase coupling between two specific joints considerably varies during the gait cycle, either because of stance-to-swing or swing-to-stance transitions or because of the different locomotor modes. While the inverted pendulum adequately models human walking patterns, elastic storage mechanisms characteristic of running (see Saibene and Minetti 2003 for a recent review) suppose a different temporal or phasic organization of the joint angular motion pattern). Phase analysis allowed us to describe a reversal of the relative phase variations between anatomic joint angles from forward to backward walking: such a reversal was only previously observed for hip angle (Grasso et al. 1998), but not for the ankle and knee. Rather than studying absolute joint phase shifts, we used relative phases between pairs of joints: this might explain the differences with the latter study. For each locomotor condition, we described alternation between periods of “synergistic” or antagonistic activities for specific pairs of joint angles which draw a first (yet basic) picture of the phase relationships between joint angles along the gait cycle. Testing different walking cadences (for instance during backward walking and running) would provide more insights into the reorganization of the relative phase pattern.

Functional organization of gait cycle: active and passive contributions to the shaping of the locomotor pattern

Interestingly, while we described *continuous* changes (in phase or out of phase, or progressive phase shifts along the step cycle) at the level of joint angular oscillations (see figure 8), patterns of muscular activation that are associated with such joint angular motion are characterized by bursts of activity at specific periods of the step cycle only. For example, under normal walking condition, flexors and extensors of both hip and knee joints are activated during the first half of the stance phase and during the last half of swing phase where knee flexors are first activated (see Capaday 2002 for a review, and Hicheur et al., unpublished observations). Between these periods, near the end of the stance phase until half of the swing phase, only the hip flexors are activated. While it is evident that bi-articular muscles also partly contribute to the formation of the angular motion pattern at a given joint (for example knee joint), joint angular motion patterns are determined by both a *non-*

continuous muscular activation pattern and passive mechanical factors like the gravitational moment of the falling shank during the second part of the swing phase (see also Winter and Eng 1995). Thus, the CNS, rather than continuously activating the muscles at a particular joint, is assisted by such passive mechanical factors: for example, during the first half of swing, Winter (see Winter & Eng 1995 for a review) assessed to around 20 % the contribution of muscular activity to the angular acceleration of the leg, passive gravitational and coupling moments contributing to around 80%. As stated by these authors, “...*the important message here is not to interpret joint movements as being caused only by muscles crossing these joints. Here the CNS has learnt about these gravitational and coupling contributions and intervenes with only a around 20 % contribution to achieve the desired trajectory of the leg and foot...*”.

It would be interesting to distinguish between respective contributions of purely passive mechanical factors (for instance, see work by Ruina's group about legged passive robots, Collins et al. 2005) and active (arising from neural control) factors to the shaping of the locomotor pattern. Discriminating between active and passive elements may help in better understanding the specific contribution of neural tuning to intersegmental coordination patterns modulation in different locomotor tasks such as those tested in the present study.

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was partly supported by a Human Frontiers Science Program. A.V.T. was partly supported by a RFBR grant 05-01-00418. We thank Dr Sidney Wiener for suggestions in the text.

REFERENCES

1. **Ajemian R, Bullock D, and Grossberg S** *Kinematic coordinates in which motor cortical cells encode movement direction*. J.Neurophysiol. 84: 2191-2203, 2000.
2. **Bianchi L, Angelini D, Orani GP, and Lacquaniti F** *Kinematic coordination in human gait: Relation to mechanical energy cost*. J.Neurophysiology 79: 2155-2170, 1998.
3. **Borghese NA, Bianchi L, and Lacquaniti F** *Kinematic determinants of human locomotion*. J.Physiol. 494,3: 863-879, 1996.
4. **Capaday C** *The special nature of human walking and its neural control*. Trends Neurosci. 25: 370-376, 2002.
5. **Cheron G, Bouillot E, Dan B, Bengoetxea A, Draye J-P, and Lacquaniti F** *Development of a kinematic coordination pattern in toddler locomotion : planar covariation*. Exp.Brain Res. 137: 455-466, 2001.
6. **Collins S, Ruina A, Tedrake R, and Wisse M** *Efficient bipedal robots based on passive-dynamic walkers*. Science 307: 1082-1085, 2005.
7. **Courtine G and Schieppati M** *Tuning of a basic coordination pattern constructs straight-ahead and curved walking in humans*. J.Neurophysiol. 91: 1524-1535, 2004.
8. **Diedrich FJ and Warren WH** *Why Change Gaits - Dynamics of the Walk Run Transition*. J.Exp.Psychol.Hum.Percep.Perf. 21: 183-202, 1995.
9. **Dietz V, Colombo G, and Jensen L** *Locomotor activity in spinal man*. Lancet 344: 1260-1263, 1994.
10. **Duysens J** *Human gait as a step in evolution*. Brain 125: 2589-2590, 2002.
11. **Duysens J and Van de Crommert HW** *Neural control of locomotion; The central pattern generator from cats to humans*. Gait Posture 7: 131-141, 1998.
12. **Georgopoulos AP, Schwartz AB, and Kettner RE** *Neuronal population coding of movement direction*. Science 233: 1416-1419, 1986.
13. **Grasso R, Bianchi L, and Lacquaniti F** *Motor Patterns for Human Gait : Backward Versus Forward Locomotion*. J.Neurophysiology 80: 1868-1885, 1998.

14. **Grasso R, Peppe A, Stratta F, Angelini D, Zago M, Stanzione P, and Lacquaniti F** *Basal ganglia and gait control: apomorphine administration and internal pallidum stimulation in Parkinson's disease.* Exp.Brain Res. 126: 139-148, 1999.
15. **Grillner S and Wallen P** *Central pattern generators for locomotion, with special reference to vertebrates.* Annu.Rev.Neurosci. 8: 233-261, 1985.
16. **Gurfinkel VS, Levik YS, Kazennikov OV, and Selionov VA** *Locomotor-like movements evoked by leg muscle vibration in humans.* Eur.J.Neurosci. 10: 1608-1612, 1998.
17. **Ivanenko YP, Grasso R, Macellari V, and Lacquaniti F** *Control of foot trajectory in human locomotion: role of ground contact forces in simulated reduced gravity.* J.Neurophysiol. 87: 3070-3089, 2002.
18. **Kao JC, Ringenbach SD, and Martin PE** *Gait transitions are not dependent on changes in intralimb coordination variability.* J.Mot.Behav. 35: 211-214, 2003.
19. **Kurz MJ and Stergiou N** *Effect of normalization and phase angle calculations on continuous relative phase.* J.Biomech. 35: 369-374, 2002.
20. **Lacquaniti F, Grasso R, and Zago M** *Motor Patterns in Walking.* News Physiol.Sci. 14: 168-174, 1999.
21. **Lacquaniti F, Ivanenko YP, and Zago M** *Kinematic Control of Walking.* Arch.Ital.Biol. 140(4): 263-272, 2002.
22. **Lacquaniti F, Le Taillanter M, Lopiano L, and Maioli C** *The control of limb geometry in cat posture.* J.Physiol 426: 177-192, 1990.
23. **Lacquaniti F and Maioli C** *Coordinate transformations in the control of cat posture.* J.Neurophysiol. 72: 1496-1515, 1994a.
24. **Lacquaniti F and Maioli C** *Independent control of limb position and contact forces in cat posture.* J.Neurophysiol. 72: 1476-1495, 1994b.
25. **Li L, Haddad JM, and Hamill J** *Stability and variability may respond differently to changes in walking speed.* Hum.Mov Sci. 24: 257-267, 2005.

26. **McVea DA, Donelan JM, Tachibana A, and Pearson KG** *A role for hip position in initiating the swing-to-stance transition in walking cats.* J.Neurophysiol. 94: 3497-3508, 2005.
27. **Saibene F and Minetti AE** *Biomechanical and physiological aspects of legged locomotion in humans.* Eur.J.Appl.Physiol 88: 297-316, 2003.
28. **Schoner G, Jiang WY, and Kelso JA** *A synergetic theory of quadrupedal gaits and gait transitions.* J.Theor.Biol. 142: 359-391, 1990.
29. **Shik ML, Severin FV, and Orlovsky GN** *Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mid-brain.* Biophysics 11: 756-765, 1966.
30. **Winter DA and Eng P** *Kinetics: our window into the goals and strategies of the central nervous system.* Behav.Brain Res. 67: 111-120, 1995.

APPENDIX

Appendix A: The planarity index in intersegmental coordination analysis

Though PCA provides a powerful tool for analysing the coordination of three and more variables, there are a number of possible misinterpretations that can arise if planarity index is used as the only measure of three variables interdependency.

1. *Two-variables coupling is interpreted as three variables interdependency.* Having R_{PCL} close to 100% can lead to the conclusion that the three variables are interdependent, even when it is the case only for two of them. Consider three variables x , y , z with variances V_x , V_y , V_z respectively. Let $V_y = 1$, $V_z = 1$, $x = y + \varepsilon$, where ε is a random variable with variance $V_\varepsilon \ll 1$. Consider y , z and ε independent. Principle components are approximately $\theta_1 = y\sqrt{2}$, $\theta_2 = z$, $\theta_3 = \varepsilon$ and the planarity index, $R_{PCL} = \frac{2V_y + V_z}{V_x + V_y + V_z} \times 100\% = \frac{2}{2 + V_\varepsilon} \times 100\%$. Thus, it approaches 100% when V_ε approaches 0, while only two of three variables, x and y , are interdependent and the third one, z , is arbitrary.
2. *One variable having small variance is interpreted as three variables interdependency.* Consider x , y , z are independent having $V_x = 1$, $V_y = 1$, $V_z \ll 1$. In this case principle components coincide with x , y , z and thus, $R_{PCL} = \frac{V_x + V_y}{V_x + V_y + V_z} \times 100\% = \frac{2}{2 + V_z} \times 100\%$, which is close to 100% when V_z is close to 0.
3. *Variance of the third principal component may not be negligible.* For example, having $R_{PCL} \approx 95\%$ could signify that the variables are constrained to the plane with only minor deviations orthogonal to the plane (around 5 % of the greatest variable magnitude). Consider x , y , z with $V_x = 1$, $V_y = 1$, $V_z = 1$ such that $R_{PCL} = 95\%$. Then the variance of the third principle component θ_3 is $V_{\theta_3} = 0.15$ and the magnitude of deviations orthogonal to the plane is $\sqrt{V_{\theta_3}} \approx 0.4$, e.g. 40% of the magnitude of x , y , z and, thus, not negligible.

Appendix B: PCL-based angles estimation

If R_{PCL} is close to zero and if PCL holds, the relative contribution of each variable to the whole coordination pattern can be measured. Such a test can help to avoid possible misinterpretations of the result.

Assuming that three variables are strongly coordinated and that each one of them is determined by two others by virtue of the coordination pattern, this permits the comparison of the real values of variables with those estimated from PCL.

Consider the third principle component direction vector $u_3 = \{A, B, C\}^T$, where $A^2 + B^2 + C^2 = 1$. A perfect PCL implies the variation along u_3 being zero: $A\psi_1 + B\psi_2 + C\psi_3 = 0$, where ψ_1, ψ_2, ψ_3 are the angle variables. From this simple formula follow:

$$\tilde{\psi}_1 = -\frac{1}{A}(B\psi_2 + C\psi_3), \quad \tilde{\psi}_2 = -\frac{1}{B}(A\psi_1 + C\psi_3), \quad \tilde{\psi}_3 = -\frac{1}{C}(A\psi_1 + B\psi_2)$$

where $\tilde{\psi}_1, \tilde{\psi}_2, \tilde{\psi}_3$ are the estimated values of the corresponding angles.

For each angle variable the relative estimation error, e_i ($i= 1, 2, 3$) is defined as:

$$e_i = \left| \frac{\psi_i - \tilde{\psi}_i}{\psi_i} \right| \times 100\%$$

The relative estimation error can be used as a measure of the contribution of a particular variable to the whole covariation pattern. If for all variables the relative estimation error is relatively small then it can be stated that these variables are mutually dependent. But if estimation errors are not of the same magnitude for all variables, for instance if the error of one of them is of significantly greater magnitude, then it can be concluded that this variable is not linearly dependent on the others.

Figure captions :

Fig. 1 : Top) definition of elevation and joint angles. Vertical arrow corresponds to the absolute vertical dictated by gravity. Overview of the different locomotor conditions using stick diagrams of the same subject: each body configuration is synchronized with heel marker position. Bottom) changes in general gait parameters (left and right limbs) for the different tested conditions.

Fig. 2 : Elevation (foot, shank and thigh) and joint (ankle, knee and hip) angle profiles for the different conditions. Results are presented for two consecutive steps. Mean (thick lines) and SD (dashed lines) curves are presented. Heel and toe height changes were used for identifying stance and swing phases (see Methods).

Fig. 3 : Amplitude of angular motion (mean \pm SD histograms) for elevation and joint angles.

Fig. 4 : Elevation and joint angles plotted in 3D space, for all conditions (results are presented for left and right limbs) and all recorded steps. Grey points correspond to swing phase. Mean covariation planes (across subjects and trials) are superimposed. Mean \pm SD indexes of planarity are presented under each plot.

Fig. 5 : Covariation plane orientation P.O., foot-shank F-S covariation line slope and angle between covariation plane and F-S for the different conditions P-FS (Mean and SD values)

Fig. 6 : Mean \pm SD values Top) Correlation between couples of absolute elevation angles Middle) Correlation between couples of Φ time-shifted angles Bottom) Time lag Φ between couples of elevation angles for all conditions.

Fig. 7 : A- Thigh contribution to planar covariation of elevation angles. Left) Covariation plane between elevation angles for the normal walking NORM condition with thigh angle. Right) Covariation plane when replacing systematically (for all subjects of condition NORM) THIGH elevation angle with an arbitrary cosine function. B- Estimation of elevation angles using a PCL-based method (see text and Appendix C for details). Note the poor prediction of thigh profile.

Fig. 8 : Phase relationships between pairs of joint angles for different steps of a single subject. For each condition, top curves correspond to joint angular variations and bottom curves correspond to the relative phase between the three pairs of joints (ankle-knee, knee-hip and ankle-hip). Note the reproducible pattern of both joint angles and relative phase.

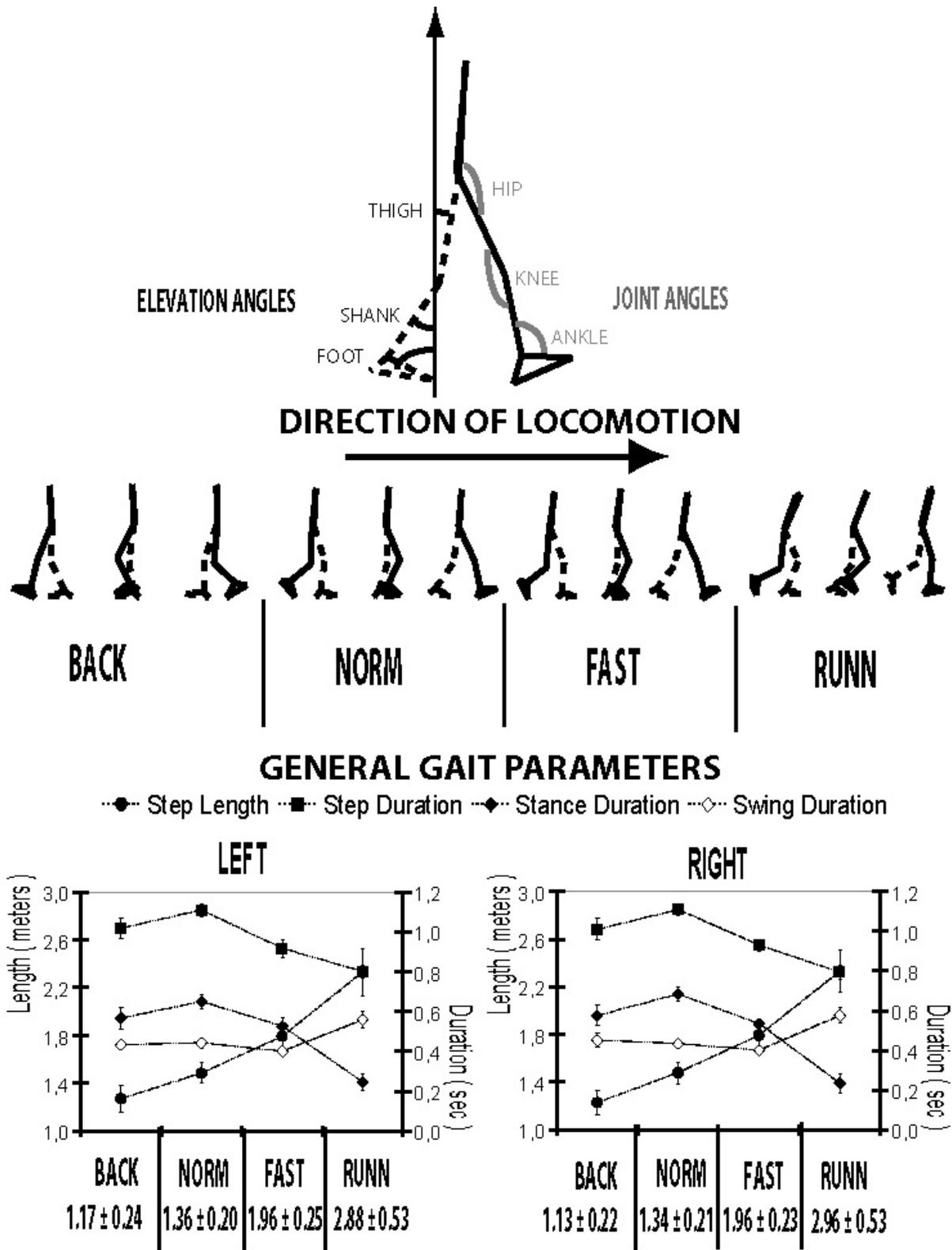


Fig 1.

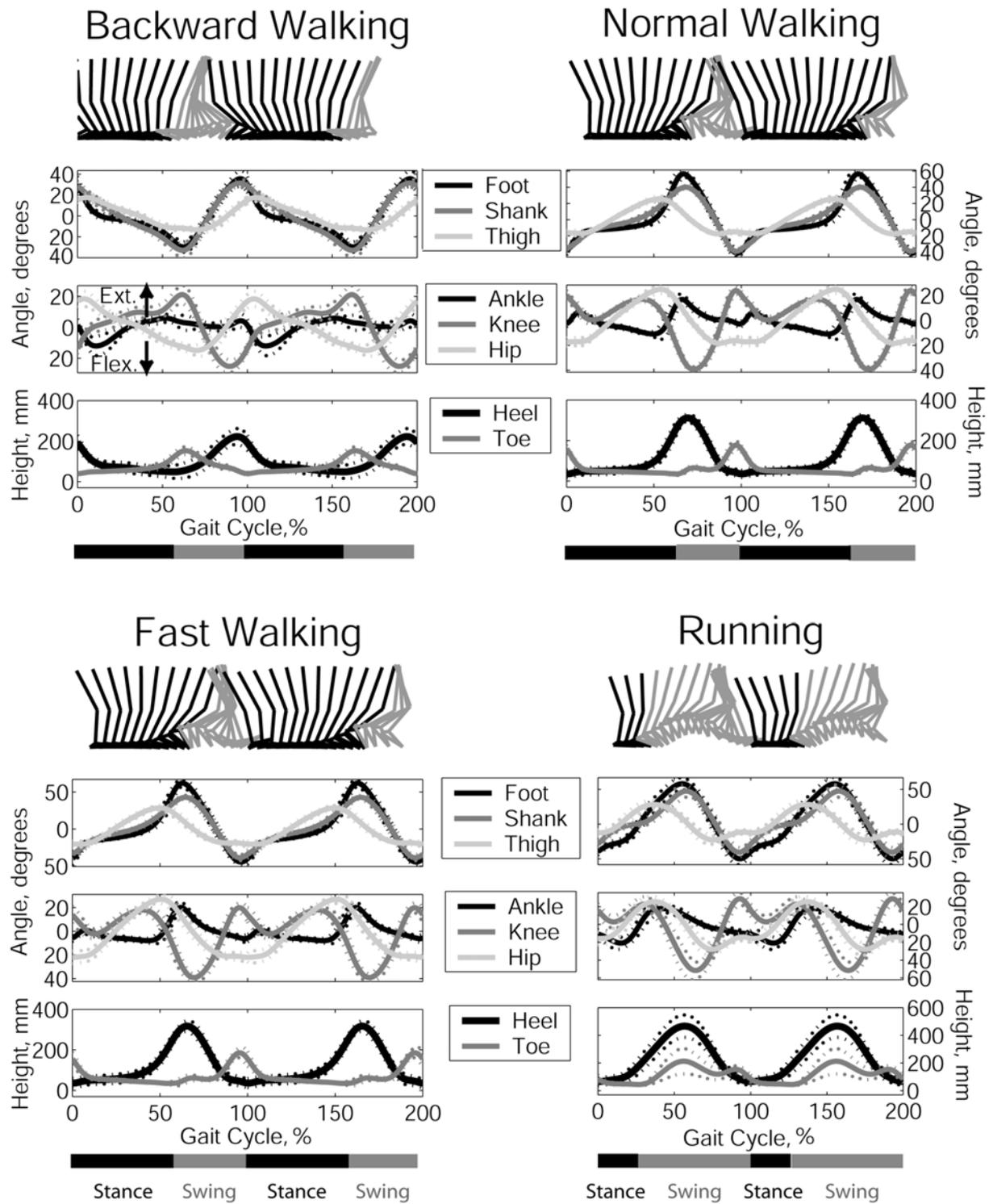


Fig 2.

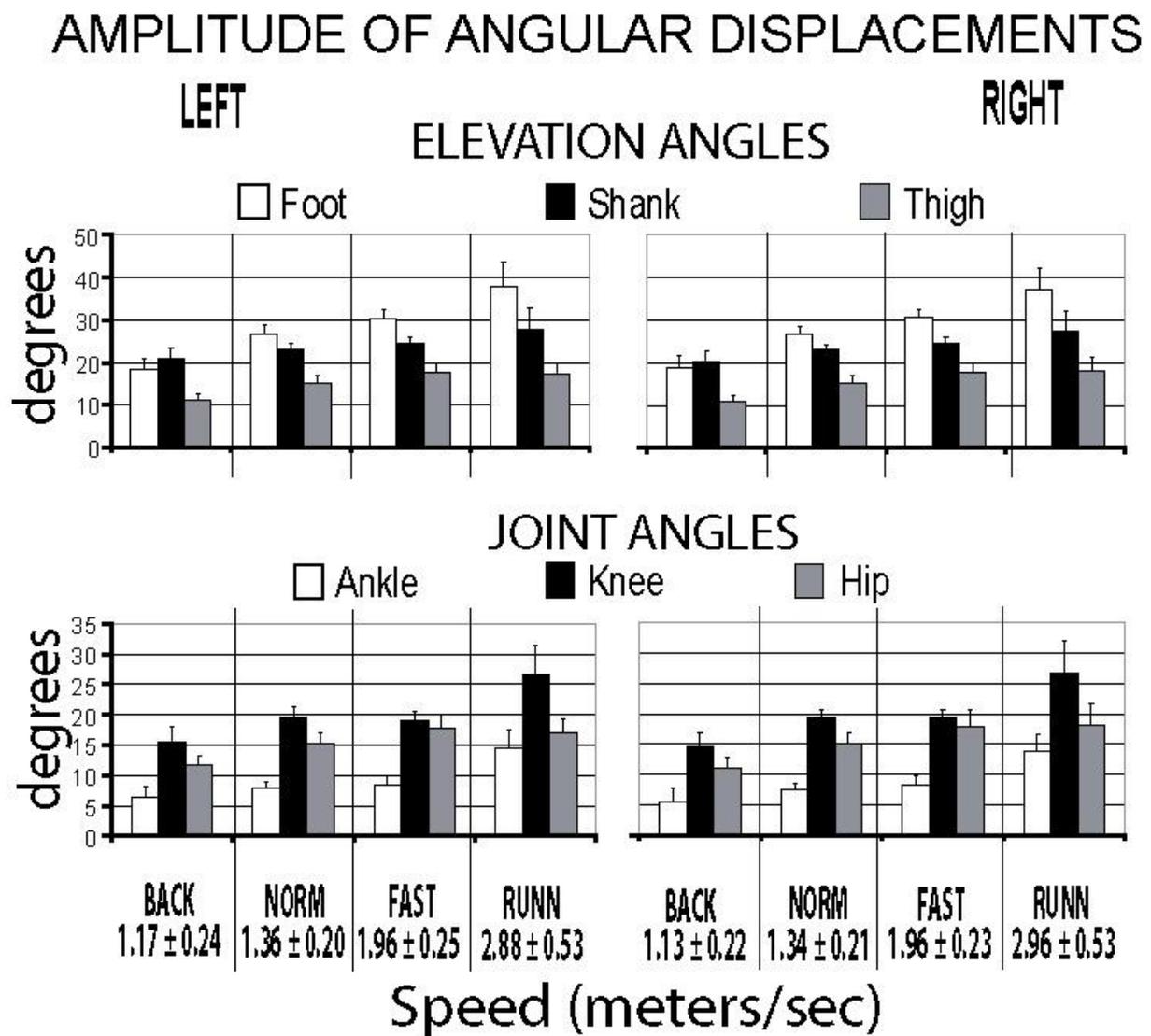


Fig 3.

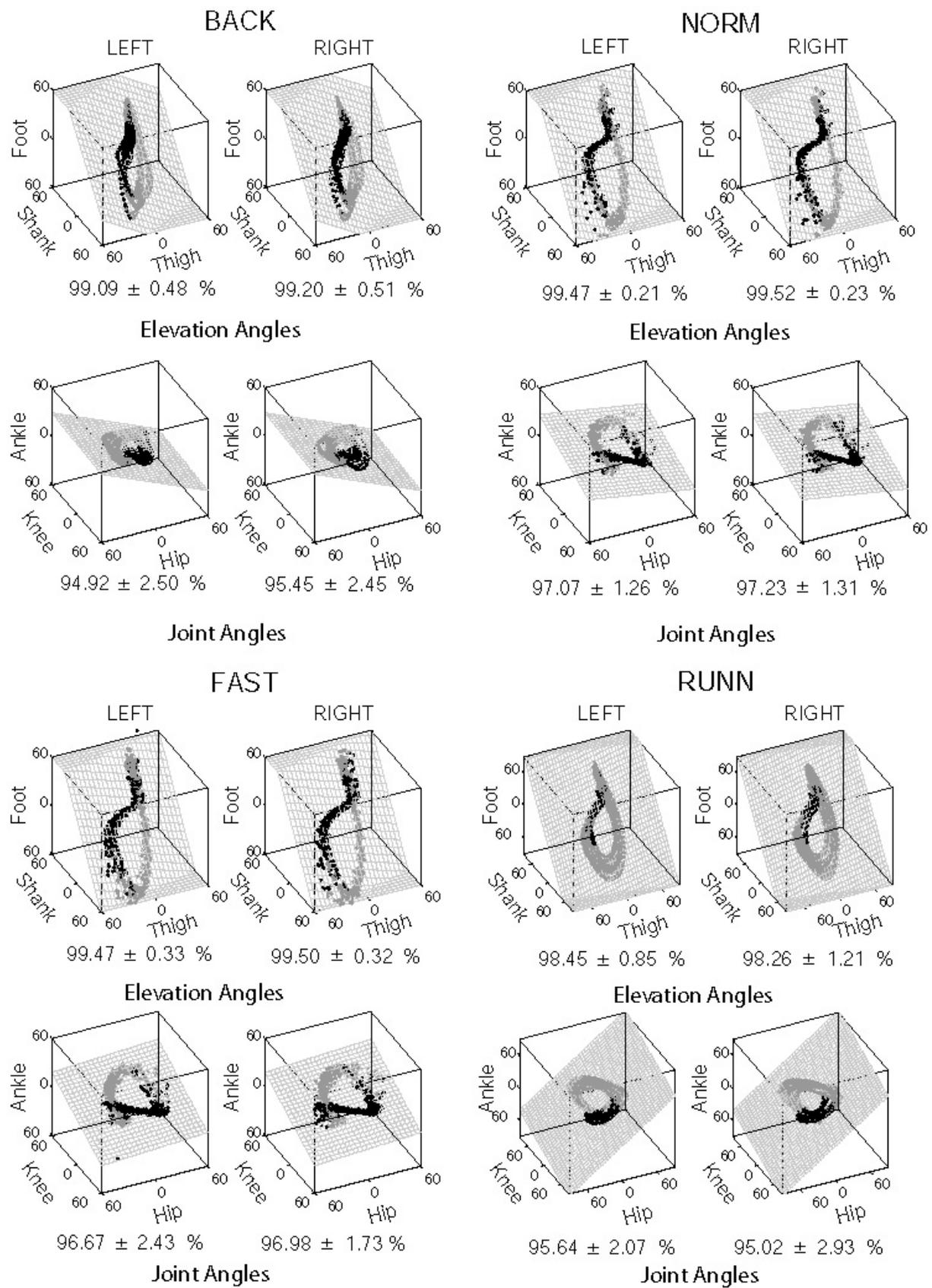


Fig 4.

COVARIATION PLANE PARAMETERS VS FOOT-SHANK LINEAR REGRESSION

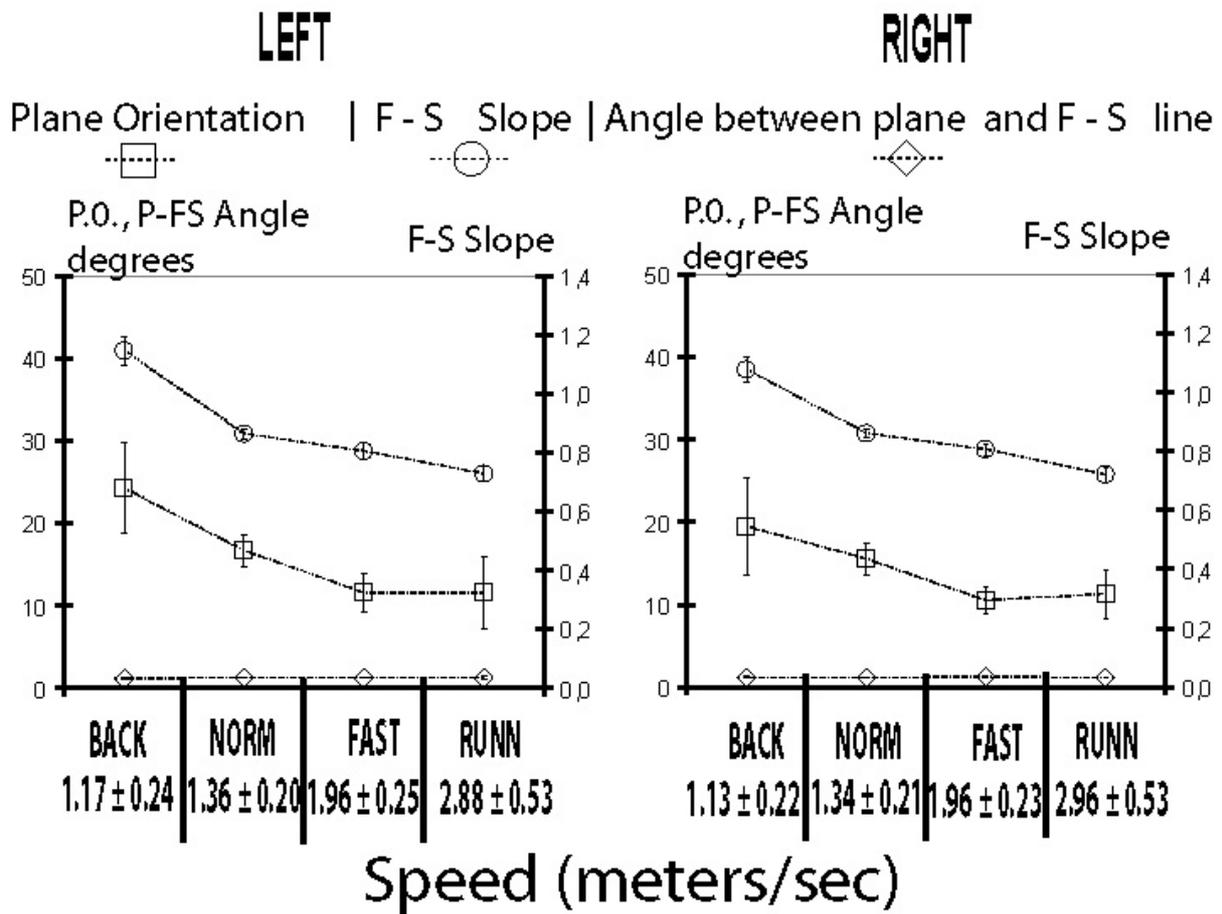


Fig 5.

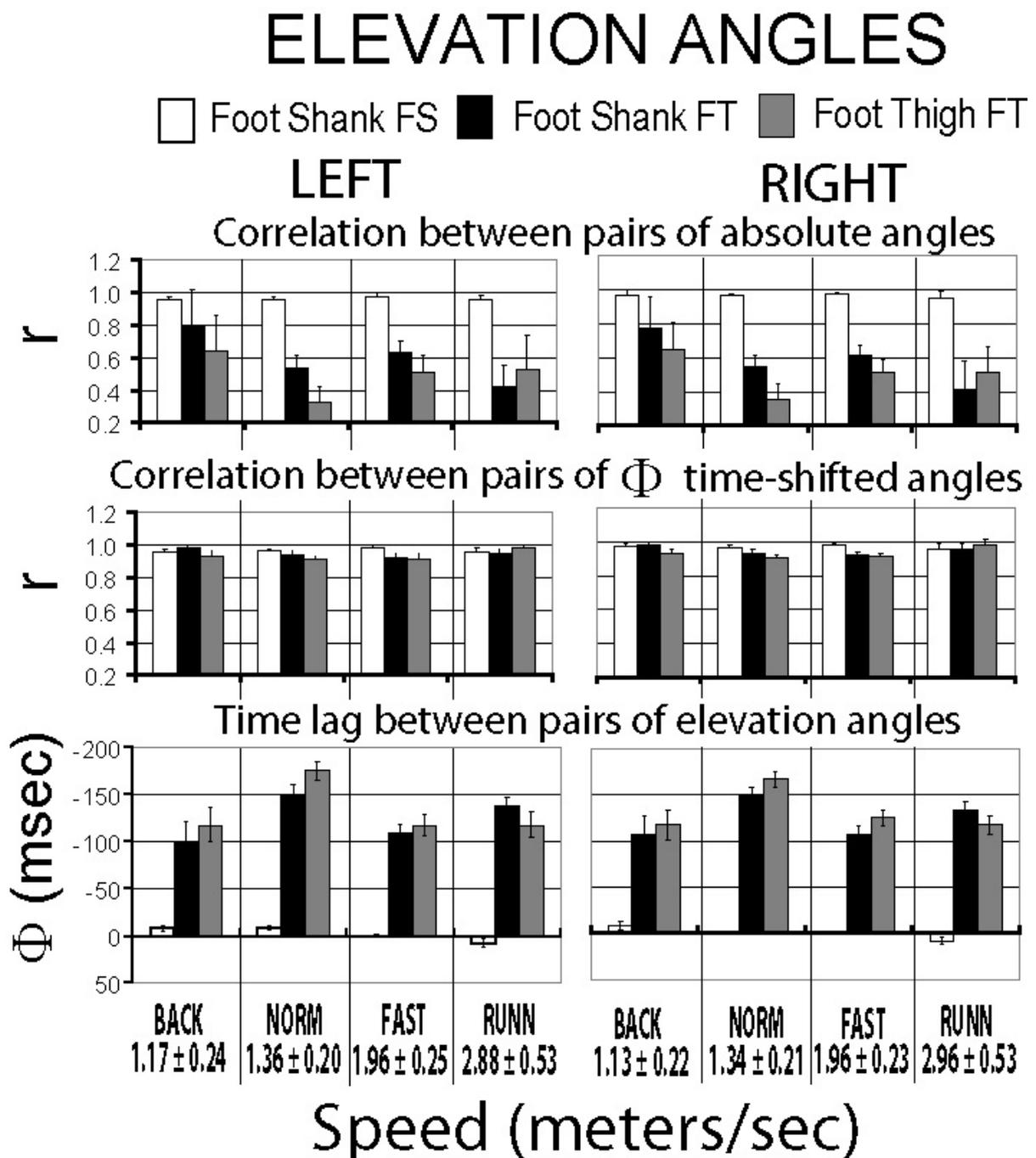


Fig 6.

Thigh contribution to PCL (NORM condition)

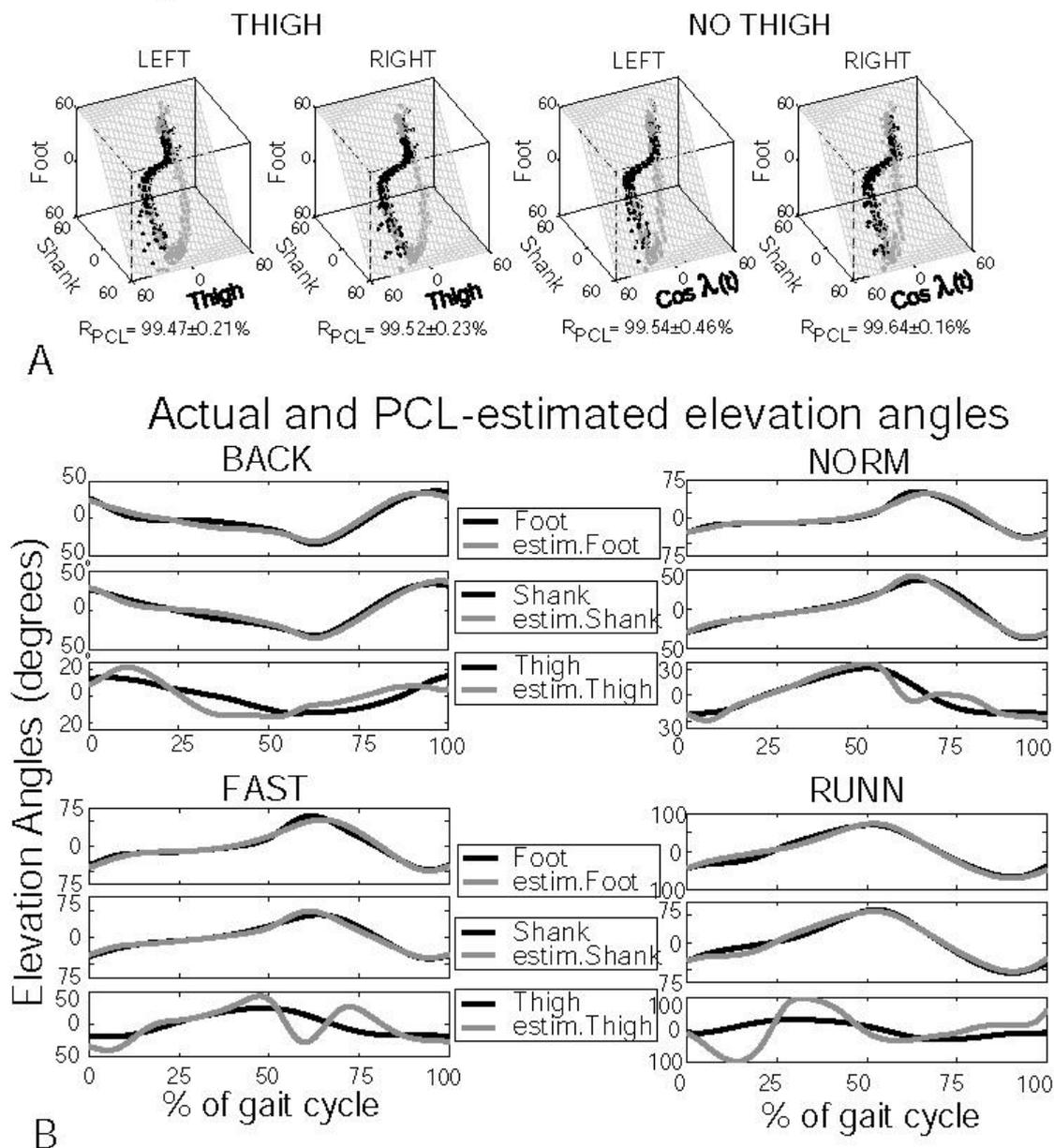


Fig 7.

PHASE RELATIONSHIPS BETWEEN JOINT ANGLES

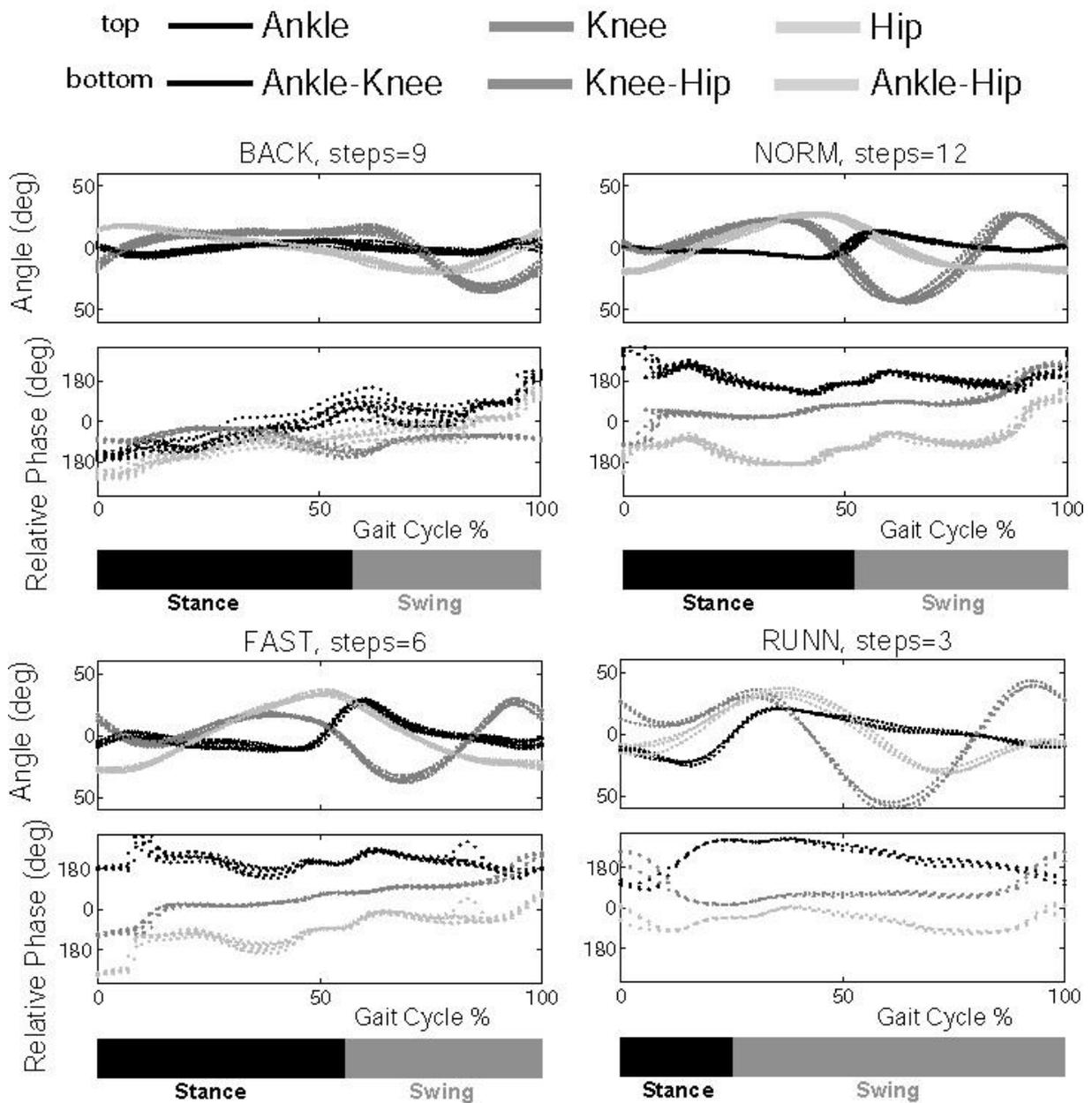


Fig 8.

Nous présentons ici quelques observations que nous avons récemment obtenues et qui sont complémentaires des études présentées jusqu'ici.

Elles concernent l'activité EMG enregistrée au niveau des muscles fléchisseurs et extenseurs du genou et de la cheville pour différentes tâches locomotrices (marcher vers l'avant, vers l'arrière, courir mais également marcher sur les talons). Une deuxième catégorie d'observations est relative au mouvement des yeux dans les tâches de suivi de trajectoires. Si ces résultats sont préliminaires, nous les présentons succinctement dans ce manuscrit dans la mesure où ils nous seront utiles à la discussion générale de nos résultats expérimentaux.

4.01. a. Annexe I : Activité EMG et adaptation du pattern locomoteur

Ces observations visent à compléter l'analyse cinématique effectuée dans la première partie de cette section expérimentale. En effet, nous avons distingué deux types de contributions à la formation du pattern locomoteur (observable à partir des oscillations angulaires des membres inférieurs). La première, de nature « active » (en terme de contrôle), suppose une régulation de l'activité musculaire par voie nerveuse (soit par le biais des boucles réflexes, soit par la régulation de la commande nerveuse par les centres supraspinales...). Tout changement dans le pattern d'activation musculaire reflète cette forme active de la régulation du mouvement coordonné des membres inférieurs. La seconde contribution à la formation du pattern locomoteur concerne les facteurs mécaniques (i- couplage de la gravité et de l'inertie des segments corporels, mais également ii- propriétés viscoélastiques du complexe musculo-tendineux) est considérée comme passive en ce sens qu'elle ne nécessite pas de contrôle par voie nerveuse. Nous discuterons seulement le premier type de facteurs mécaniques dans ce chapitre.

Nous présentons dans les figures suivantes, des enregistrements EMG et cinématiques pour différentes tâches locomotrices, et décrivons, de manière qualitative, les principales observations illustrant la décomposition du pattern locomoteur en facteurs actifs et passifs.

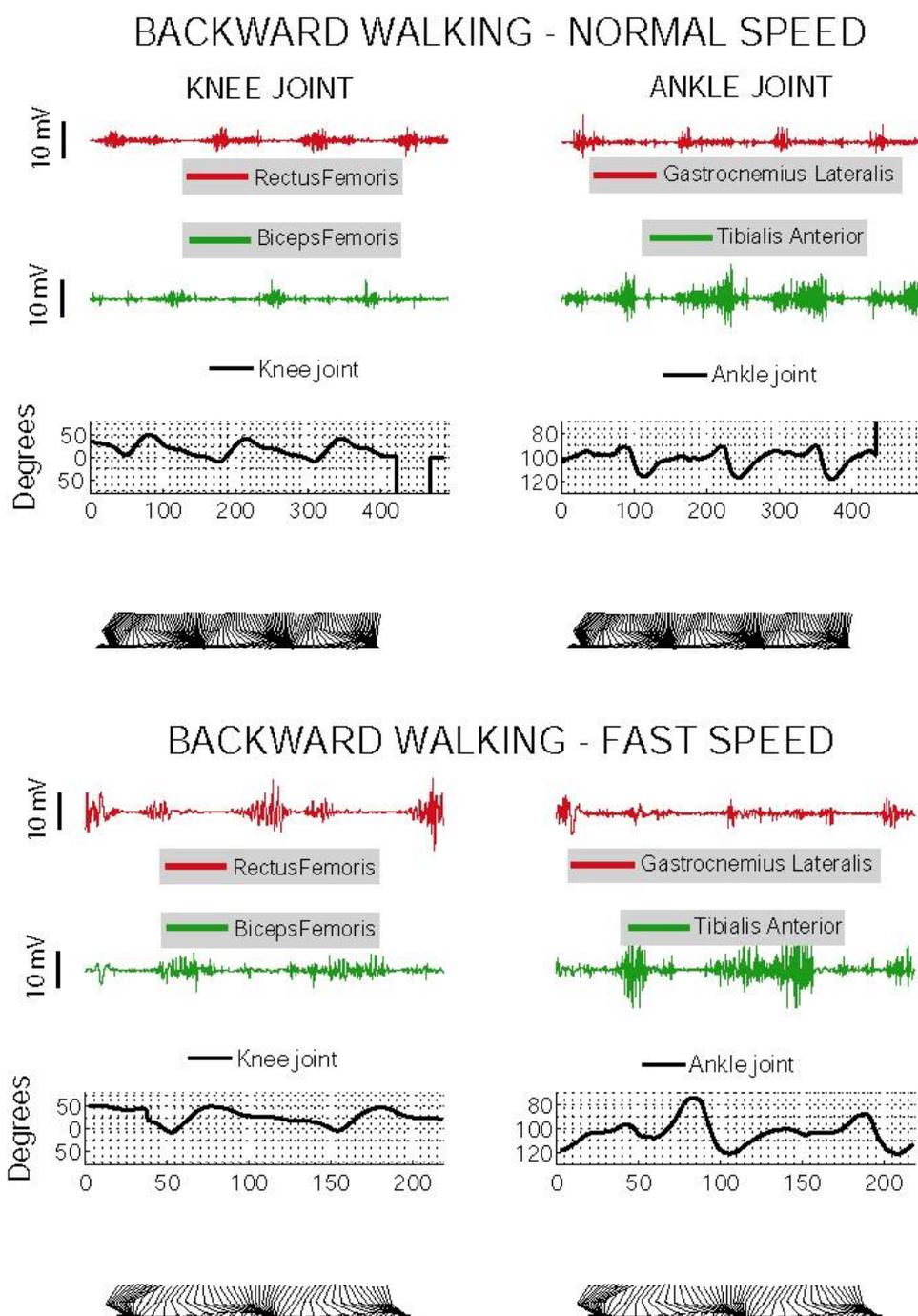


Figure 20 : Enregistrements cinématiques et électromyographiques effectués lors de la marche en arrière (Haut- vitesse normale et Bas- vitesse rapide).

Commentaires : Par rapport à la marche vers l'avant, noter l'activité plus importante des muscles fléchisseurs et extenseurs du genou ainsi que celle du fléchisseur de la cheville (T.A.). Noter également une amplitude des bouffées de l'extenseur du genou plus importante avec l'augmentation de la vitesse de locomotion.

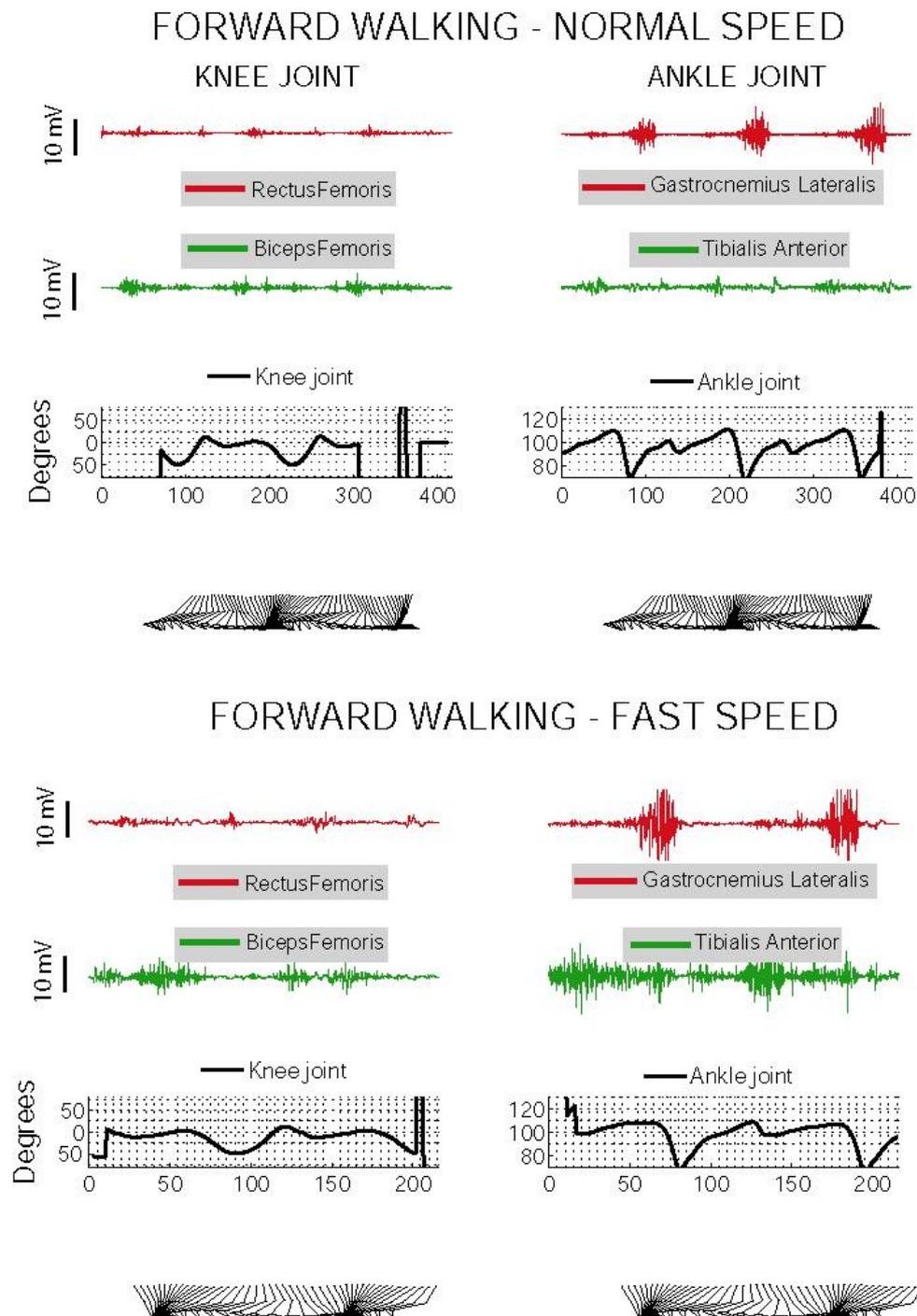


Figure 21 : Enregistrements cinématiques et électromyographiques effectués lors de la marche vers l'avant (Haut- vitesse normale et Bas- vitesse rapide).

Noter l'augmentation de l'amplitude des bouffées des muscles fléchisseurs et extenseurs de la cheville avec l'augmentation de la vitesse de locomotion. Noter également que l'extenseur du genou n'est pas activé de manière différente dans les deux conditions de vitesse.

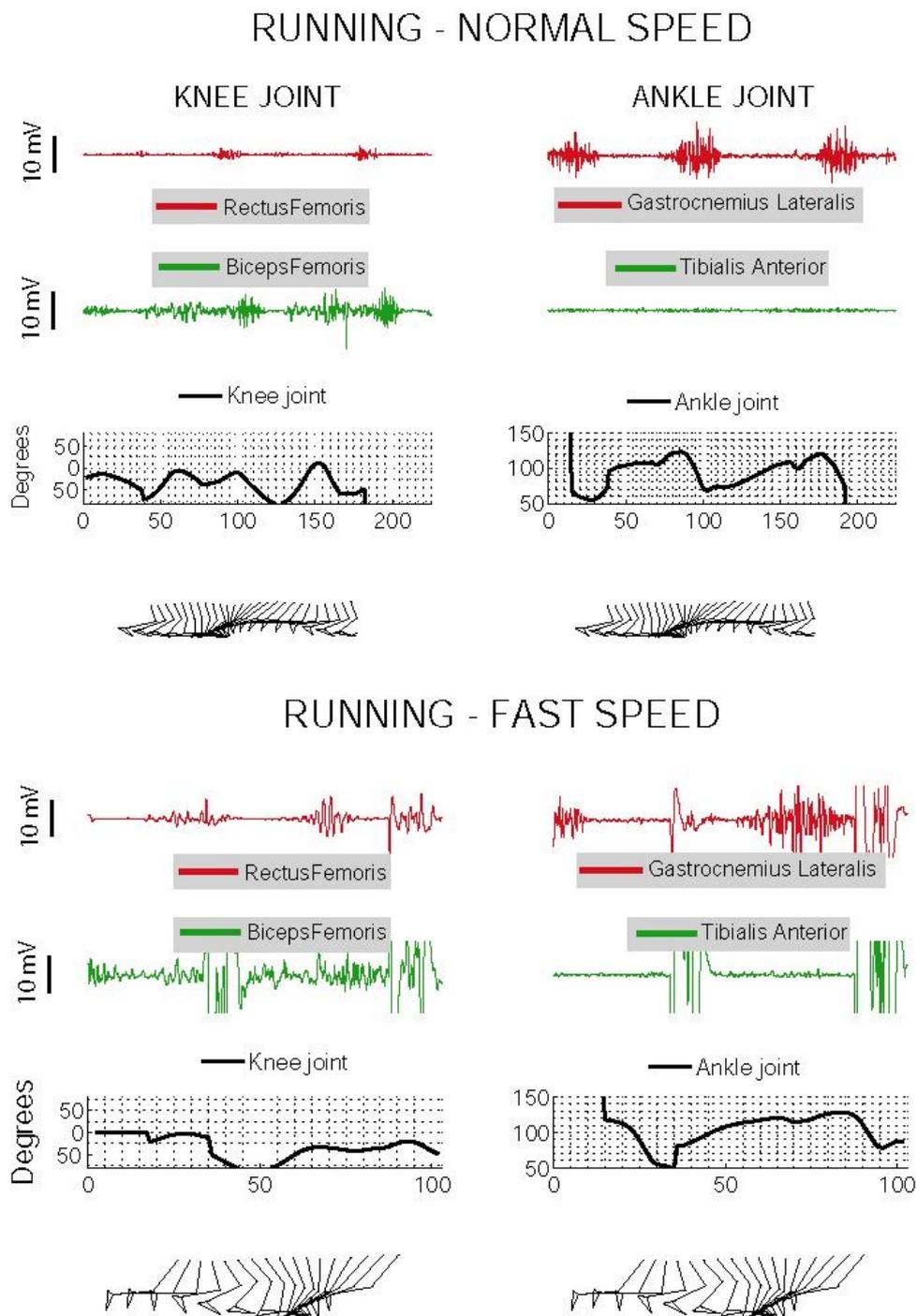


Figure 22 : Enregistrements cinématiques et électromyographiques effectués lors de la course vers l'avant (Haut- vitesse normale et Bas- vitesse rapide).

Commentaires : Noter que pour les deux conditions de vitesse, les périodes d'activation des muscles fléchisseurs et extenseur (relativement au cycle locomoteur) sont plus longues que pour les vitesses de marche (vers l'avant ou vers l'arrière). L'amplitude des bouffées EMG est clairement plus grande pour la vitesse de course rapide résultant en des déplacements angulaires de plus grande amplitude.

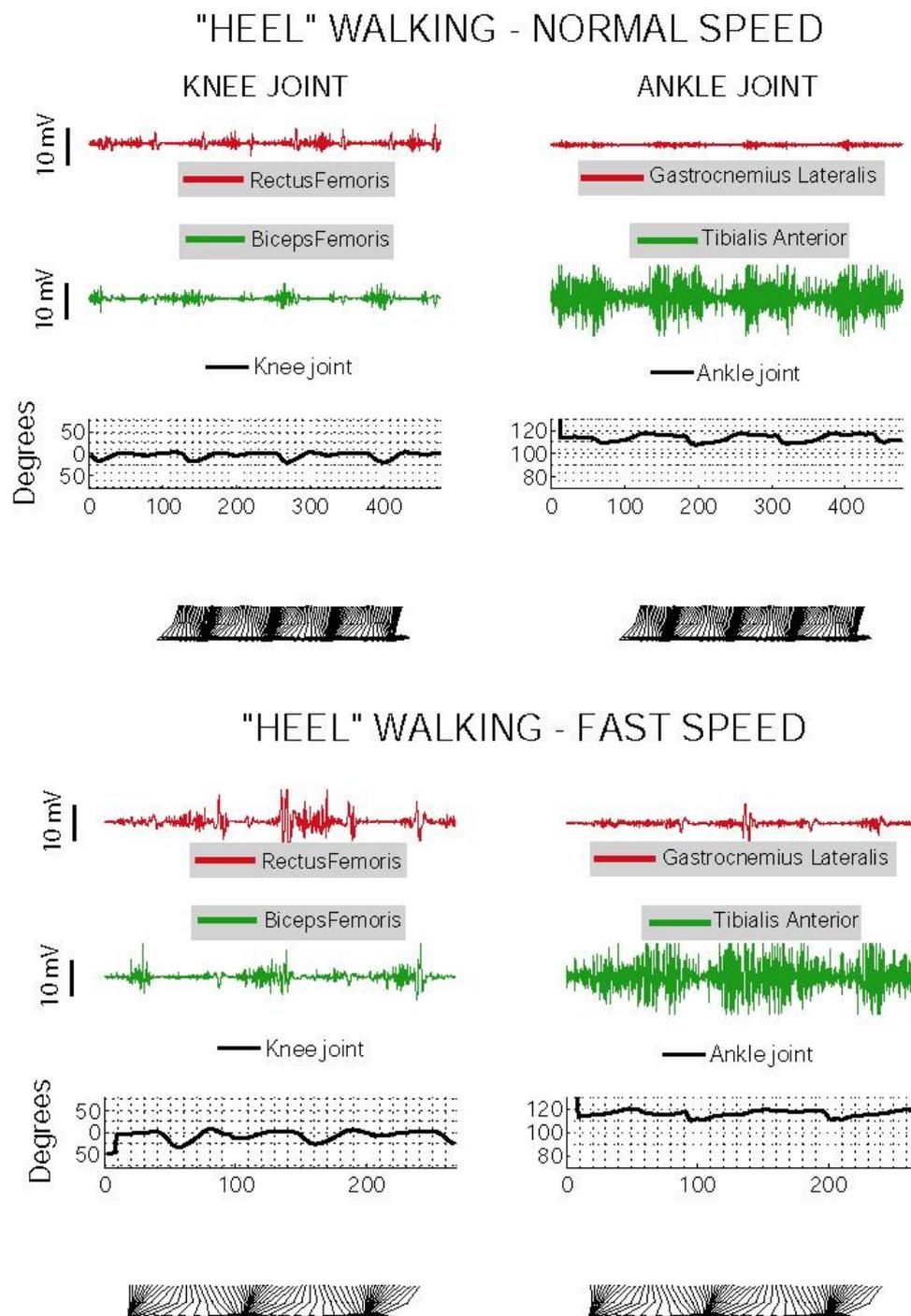


Figure 23 : Enregistrements cinématiques et électromyographiques effectués lors de la marche sur les talons - non étudiée préalablement - (Haut- vitesse normale et Bas-vitesse rapide).

Commentaires : En fait, nous avons choisi cette forme inhabituelle de locomotion pour étudier comment le pattern locomoteur était réorganisé suite à cette contrainte qui fait varier la nature et l'ordre des événements cinématiques (rallonger la période d'appui et ne pas autoriser la poussée par le bout des pieds). Noter que, comme pour la course, et pour les deux conditions de vitesse, les périodes d'activation

des muscles fléchisseurs et extenseur (relativement au cycle locomoteur) sont plus longues que pour les vitesses de marche (vers l'avant ou vers l'arrière). Ici, il est important de noter l'activité intense et continue du Tibialis Anterioris qui est clairement de nature posturale, résultant en un maintien de l'angle de la cheville à environ 110 degrés. Malgré cela, l'activité phasique liée au mouvement des segments à l'alternance de pas est quand même observable au niveau de ce muscle. Celui-ci peut ainsi produire simultanément une activité phasique et tonique. Ici, une première explication au fait que les patterns d'activation musculaire ne sont pas toujours bien corrélés au niveau cinématique avec le déplacement des différents segments corporels apparaît clairement (voir Grasso et al., 1998).

De manière générale, l'ensemble de ces observations préliminaires ne peut être compris comme la relation directe entre une activité purement motrice des muscles résultant en un mouvement rythmique et coordonné des différents segments corporels. En revanche, les données EMG fournissent une indication claire de la contribution propre de la commande nerveuse et de ses composantes posturales (toniques) et motrices (phasiques) qu'il serait plus que jamais intéressant d'étudier en profondeur à l'avenir. Ceci peut être entrepris en suivant la démarche proposée plus haut qui consiste à faire varier à la fois les niveaux de description de l'activité locomotrice mais également les formes de locomotion.

Section 4.02 Effets des variations d'accélération centrifuge sur le contrôle des mouvements respectifs de la tête et du tronc : influence propre de la géométrie du trajet

Référence de l'étude :

Halim Hicheur & Alain Berthoz,

How do humans turn? Head and body movements for the steering of locomotion,

(Effects of centrifugal acceleration variations on the control of head and body movements),

Proceedings of the IEEE International Conference on Humanoids Robots, Robotics and Automation Society, (2005), pp 265-270.

Résumé : Dans cette étude, nous avons étudié les effets des variations conjointes de vitesse et de courbure du trajet (deux paramètres nécessaires, avec la masse corporelle, au calcul de l'accélération centrifuge) sur le contrôle des mouvements de la tête et du tronc dans le plan transversal. En plus d'une influence des variations d'accélération centrifuge sur le contrôle des mouvements des segments corporels (en termes d'orientation de ces segments par rapport aux changements de direction induits par la géométrie du trajet), nous avons mis en évidence un effet propre de la géométrie du trajet sur la stabilisation des mouvements angulaires de la tête et du tronc.

Introduction : Pour la marche humaine le long de trajets courbés, quelques études ont décrit le passage d'un mode symétrique de coordination à un mode asymétrique au niveau des segments inférieurs, résultant notamment en des différences significative en termes de longueur du pas, de durée d'appui, ...entre les membres droit et gauche. Peu d'études ont permis de décrire les effets de vitesse et de variations de courbure sur le contrôle des mouvements de la tête et du tronc.

Méthodes : Nous avons mis en place un protocole expérimental dans lequel nous avons manipulé deux facteurs : la courbure de la trajectoire et la vitesse de marche. Pour cela, nous avons demandé à 7 sujets de marcher tout droit ou bien le long de trajets courbes (des trajectoires circulaires en forme de S) à des vitesses de marche « naturelle » (normale) ou rapide. Nous avons étudié les effets des variations

de vitesse et/ou de courbure sur l'orientation du tronc et de la tête par rapport à la direction instantanée de locomotion (heading). L'analyse a porté sur le déplacement angulaire de ces segments de manière absolue, sur l'effet du sens de rotation du corps (pour les deux portions de la trajectoire en S), et sur la distribution fréquentielle de ces oscillations angulaires de la tête et du tronc dans les différentes conditions étudiées.

Résultats : Deux types d'oscillations étaient visibles dans le profil d'orientation de la tête et du tronc. Des oscillations de « haute » fréquence (liées à l'alternance des pas) étaient observées à la fois pour les trajectoires rectilignes et curvilignes. Une oscillation de période plus large correspondait au changement d'orientation associé aux deux portions de la trajectoire curviligne. Ces observations ont été analysées par le biais d'une analyse spectrale : le poids des oscillations angulaires liées au pas (dans la distribution fréquentielle des oscillations angulaire des segments) était réduit avec l'augmentation de vitesse mais l'était de manière encore plus évidente et significative avec la présence d'une courbure dans le trajet (ainsi, ce poids était, dans la condition de vitesse la plus lente – la marche le long d'un trajet curviligne à vitesse normale – plus faible que dans la condition de vitesse la plus rapide – la marche en ligne droite à vitesse rapide).

Discussion : L'alternance des pas est associée à des mouvements de translation (de la tête dans le plan sagittal par exemple) et de rotation (du bassin dans le plan transversal p. ex.) du corps, qui sont caractéristiques de la marche humaine et qui sont dues en partie au soulèvement et au transfert de la masse corporelle d'un pied à l'autre. Les oscillations angulaires (de haute fréquence) de la tête et du tronc dans le plan transversal représentent ainsi un degré de liberté du système moteur. La gestion des changements d'orientation du corps associée aux contraintes géométriques du trajet se traduit par la réduction de ces oscillations (une sorte de « gel » d'un degré de liberté « naturellement » présent) résultant en un déplacement « en bloc » de la tête et du tronc par rapport à la future direction de marche, ce qui peut être interprété comme une stratégie de rigidification posturale facilitant le guidage « stabilisé » du reste du corps le long de la trajectoire.

How do humans turn? Head and body movements for the steering of locomotion

Halim Hicheur and Alain Berthoz

LPPA CNRS -Collège de France

11 place Marcelin Berthelot, 75 005 Paris France

Phone: + 33 1 44 27 14 07 Fax: + 33 1 44 27 13 82

Email : (halim.hicheur&alain.berthoz)@college-de-france.fr

Abstract - Turning in humans represents a greater challenge than straight ahead walking in terms of postural control. Indeed, when steering along a curved path humans have to adapt their locomotor pattern by taking into account centrifugal acceleration, which tends to keep their bodies along a straight trajectory. Many observations have been reported with respect to changes in the locomotor pattern between straight and curved walking, at the level of the lower limbs (legs) coordination. In this study, we investigated how head and body movements are coordinated for the steering of the whole body along a curved path or a straight path (control condition). We manipulated two factors - walking speed and path curvature - in order to analyze how centrifugal acceleration affects locomotor control at the level of upper limbs movement. Head and body orientation relative to walking direction were found to be determined both by biomechanical factors (induced by stepping activity) and geometrical features of the path. However, with increasing centrifugal acceleration, only geometrical constraint remains and head and body were rigidly oriented in advance of the future walking direction, independently of the stepping activity. Walking speed condition did significantly affect maximal, minimal as well as amplitude of head and body deviation during straight walking, but not during turning. Our observations are discussed within the general framework of biological motion control and some suggestions are proposed for the implementation of these experimental observations for the design of humanoid robots.

Key-words: Human walking, Turning, Upper limbs, Coordination

I. INTRODUCTION

A. Generation and control of locomotion

1) Generation of animal and human locomotion

Locomotor activity is characterized by rhythmic and well coordinated movements of the lower limbs. Neural networks in the animal spinal cord, the so called Central Pattern Generators, have been found to generate this basic motor activity (see [1] for a review). Descending inputs in particular from the brainstem were found to trigger the CPG activity [2].

In animals like cats or dogs, an alternative burst of flexors and extensors ElectroMyoGraphy (EMG) activity was considered as evidence, at the output level, for the spinal organization of locomotion. Indeed, this electrically recorded muscular activity was found to be tuned accordingly to the pattern of activity of spinal motoneurons.

In humans, and because of orthograde posture induced by bipedal locomotion, the gait cycle is initiated by heel (and not toe as most of animals) strike. Thus, and as noted by Capaday

[3], alternative burst of flexors and extensors activity is not the "basic" rule for lower limbs coordination because in some parts of the gait cycle, simultaneous activities of flexor and extensor muscles are observable. As a consequence, transposition of animal CPGs models to modeling of human locomotion as well as spinal organization of human locomotion are intensively debated [3-6].

2) Models

Modeling of lower limbs coordination characterizing gait production was mostly achieved via a network of coupled oscillators (see [7] for a review) that reproduced the main qualitative patterns of the experimental data obtained in animals. In humans, comparable modeling approaches were proposed. For example, Taga [8] proposed a modeling of human locomotion based on a musculo-skeletal system with 8 segments and 20 muscles, a neural rhythm generator composed of 7 pairs of neural oscillators, and sensorimotor modules.

3) Multisensory contribution to the control of locomotion

It should be emphasized here that animal and human locomotion were mostly investigated in a "non-natural" environment namely treadmill walking and running. This further suggests the important contribution of supraspinal structures, including cortical ones, to the production of a stable locomotion in natural situations that impose humans to change their movement direction, to walk on incline grounds, to alternate between several modes of locomotion like walking and running, walking straight ahead and turning, and so on ...

For these different locomotor tasks, the contribution of various sensory modalities to the control of locomotion in humans has largely been documented. Thus, locomotion here is not only considered as the rather automatized process governing interlimb coordination, but more importantly, locomotion is related to the ability to reach a spatial goal, namely our ability to navigate.

Vision plays different roles in the control of human locomotion such as implementing avoidance strategies critical for regulation of dynamic stability, anticipating adjustments necessary to accommodate different constraints in the travel path and also route planning [9]. Nevertheless, in numerous studies investigating blindfolded locomotion, it was found that vision does not significantly affect locomotor performance in path completion tasks [10], revealing contributions from other sensory modalities to the control of locomotion.

Respective contributions of these sensory modalities to different components of locomotor control have been estimated in experimental paradigms where visual, electrical or mechanical perturbations were unexpectedly applied to subjects trying to reach a distant target. In a recent study, Kennedy et al [11;12] combined two types of perturbations, displacing prisms and galvanic vestibular stimulation (GVS). Their results indicate that both visual and vestibular inputs are integrated by the CNS for the control of gait trajectory.

Recently, using an original experimental paradigm, Weber et al [13;14] identified an adaptive "Podokinetic" (PK) sensory motor system involved in sensing and controlling spatial orientation during locomotion, where body orientation is referenced to the space-stable stance foot. Subjects were asked to step in place or to walk on a moving circular platform for tens of minutes. Then, they were required to either step in place or walking straight ahead while being blindfolded: after adaptation, all subjects rotated relative to space or produced circular walking trajectories.

Taken together, all these observations suggest that human locomotor control relies on a dynamic and integrated tuning of sensory information in order to control body trajectories. Yet, formation of locomotor trajectories not only emerges from sensorimotor transformations but they are also very likely planned in a predictive fashion, according to several simplifying mechanisms that allow the "natural" steering of locomotion.

4) Head as an inertial guidance platform

Since the head contains both vestibular and visual systems, and is linked to the remaining parts of the body by the neck which contains proprioceptive sensors, the continuous control of head motion plays a key role in the necessary coordination of the entire set of body segments during locomotion. Head motion control during generation of locomotor trajectories is characterized by two principal components.

For various kinds of locomotor tasks like walking, running and jumping, head orientation in space was found to be very well stabilized in both sagittal and frontal plane [15;16]. Besides, for tasks like turning around a corner, walking along circular or varying-curvature trajectories, head direction anticipates the future walking direction by up to 25 degrees and 200 ms in advance. Interestingly, this anticipatory orientation of the head remains during blindfolded locomotion [17-20]. When alternating between straight and curved walking paths, we recently [21] observed that these stabilizing and orienting mechanisms were combined: the head was progressively oriented towards the inner side of the turn and was maintained oriented ~ 30 degrees in advance of the future walking direction when turning. These observations were interpreted as evidence for top-down hierarchical organization of locomotion, i.e. the head is considered as an inertial guidance platform to which are referred the coordinated movements of the lower limbs.

B. How turning is achieved in humans?

Turning around a corner or walking along a curved path is not exactly the same task. However, negotiating a turn is often associated to following a curved path, i.e. continuously adjusting our own movement to the geometry of the path. While turning strategies have been analysed distinctly from steering behaviour, common motor adaptations are produced in order to counter balance centrifugal acceleration.

1) Turning strategies

Turns of 180 degrees amplitude were recently analyzed [22]. It was found that two main strategies were observable in humans. The first one was referred to as the spin turn and in this case, turn is achieved through spinning the body around the inner foot whereas a second strategy, the step turn, was characterized by subjects first shifting their body weight to the outer leg, externally rotating the inner hip, and finally stepping onto the inner leg, and continuing turning until the outer leg stepped in the new direction. A general feature of turning strategy, at the level of the lower limbs, is a shift from symmetric to asymmetric mode of coordination between left and right legs (see for example, [23])

2) Steering strategies

In contrast with turning around a corner, steering tasks require a continuous adjustment of the locomotor command in order to accurately follow a pre defined path. Studying such tasks, we recently demonstrated that trajectory formation during locomotion shared common principles with hand trajectories [24]. More specifically, we tested the path geometry-motion kinematics relationship for locomotion along complex shapes already studied for hand drawing movements. We observed common features of motion planning between hand and whole body movements suggesting that the brain might use several simplifying rules (based for example on optimality principles) for the generation and control of trajectories.

C. Purpose of the study

As mentioned earlier, head motion control is of a paramount importance for the steering of locomotion. Analyzing head-body coordination when centrifugal acceleration is varying constitutes the main objective of this study. We expect that changes in centrifugal acceleration (either speed or curvature changes) will result in a differentiated control of head/body movements.

II. METHODS

A. Experimental procedure

6 male subjects (age: 26 ± 2.1 years, height: 1.79 ± 0.09 meters) with no known visual or vestibular pathology were tested. Each subject gave his informed consent prior to his inclusion in the study. Two subjects performed respectively two and three sessions at different days in order to verify that our results were not influenced by the hour or day at which they performed the task. Thus a total of 9 experimental sessions were analyzed.

Subjects were asked to walk along a straight line or along a circular path (about ten meters length for each path). The curved path (see Fig 1.) consisted in two arcs of circles that subjects had to walk first counter clockwise CCW before walking CW the second. Changes in walking direction correspond either to Left Turns LT or RT for the CCW and CW parts of the path, respectively. Subjects started to walk along each path one meter before starting and stopped walking two meters after the end of path completion. Thus, the first initiating step as well as last stopping steps was not considered in the analysis. The circular path was of a 1.5 meters radius of curvature. Subjects walked at their self-selected speed in a “normal” condition or at a fast walking speed. Each subject performed three trials in each condition, walking a total of 2 shapes \times 2 speed conditions \times 3 trials (12 trials per subject).

Subjects were equipped with light reflective markers located on their head (head forward and head backward) and bodies (left and right shoulder). The head markers provided the instantaneous orientation of the head segment whereas the middle of this segment was used in order to calculate the walking trajectory. These markers were recorded at a 120 Hz sampling frequency using an optoelectronic Vicon motion device system (Vicon V8, Oxford metrics) wired to 24 cameras. Raw data were filtered using a fourth order low-pass filter algorithm with a 10.0 Hz cut off frequency.

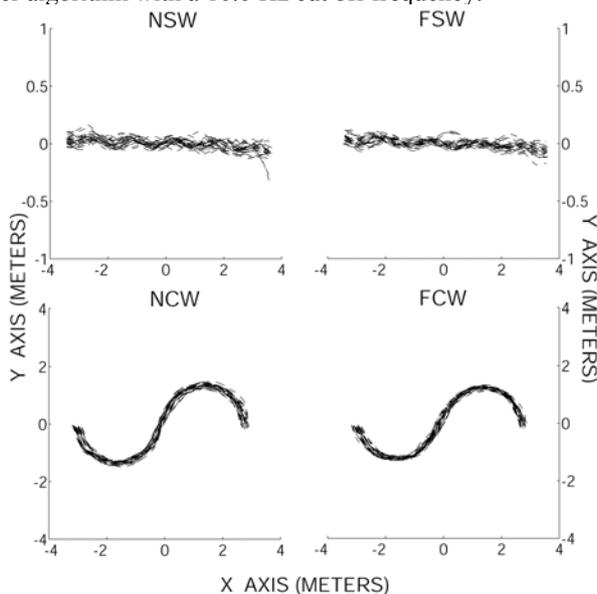


Figure 1: Trajectories in the different experimental conditions (Normal, Fast speed conditions for both Straight -NSW and FWS- and Curved Walking -NCW and FCW- conditions) are displayed. 27 trials are superimposed for each condition (N=108 trials).

B. Analysis

We focused on the movements of head and body markers in the horizontal plane. Head and body orientation with respect to heading (the instantaneous walking direction provided by the velocity vector at each recorded point of the trajectory) were calculated. Positive angles correspond to head deviation towards the left of the walking direction (Left Head Turns LHT) and body orientation angle > 90.0 degrees correspond to a trunk oriented towards the left (Left Body

Turn LBT). Head orientation equal to 0 degree would indicate that head is perfectly aligned with heading and body orientation equal to 90 degrees would indicate that body is orthogonally oriented with respect to heading.

Statistical analysis was performed for every head and body deviation parameters (maximum, minimal and amplitude of deviations) in order to compare straight with curved paths, and walking speed conditions. We used repeated measurements analysis of variance (ANOVA) and t tests by means of the Statistica 5.1 software package (Statsoft®). The comparison was performed across trials, shapes and speed condition 9 subjects (6 subjects + 3 additional sessions for two subjects) \times 2 shapes \times 2 speed \times 3 trials (n=108 trials). To ensure the homogeneity of our results across trials for a given subject we have previously verified for each subject that no statistically significant difference exists ($p > .05$) from one trial to another.

Analysis of head and body orientation profiles were performed in the frequential domain in order to distinguish between stepping frequency from other influences on the head and body orientation. This was performed by computing the power spectral density curves for these parameters.

III. RESULTS

A. General parameters

Subjects walked 7.03 \pm 0.05 meters and 6.98 \pm 0.03 meters respectively for the normal (NSW) and fast (FSW) speed conditions during straight walking. The corresponding values during curved walking are equal to 8.64 \pm 0.27 (across subjects) meters and 8.13 \pm 0.18 meters respectively for normal (NCW) and fast (FCW) speed conditions. Their walking speeds were equal to 1.26 \pm 0.13 meters/seconds (m/s) and 1.83 \pm 0.17 m/s respectively for NSW and FSW and 1.13 \pm 0.13 m/s and 1.53 \pm 0.13 m/s respectively for NCW and FCW. Walking speeds were statistically significantly different when comparing either speed or path (SW with CW) conditions ($F(1,8)=435.07$; $p<.0001$ and $F(1,8)=190.08$; $p<.0001$ respectively for the speed and path conditions). The first observation accounts for the fact that subjects really walked faster than their self selected (normal) speed. The second statistical difference is a first indication that turning has an effect on walking speed.

B. Head/Body coordination parameters

Straight walking: effect of speed

Head and body deviations respectively oscillate around 0 degree and 90 degrees during straight walking (Fig 2.). However, head and body deviations ranged between -12.14 \pm 4.92 and 11.22 \pm 6.14 for the head and between 80.23 \pm 4.24 and 100.68 \pm 6.75 degrees (across subjects) for the body (trunk) during NSW. These values ranged between -9.79 \pm 6.17 and 9.45 \pm 3.95 for the head and between 83.39 \pm 4.30 and 98.02 \pm 5.20 degrees for the trunk (across subjects) during FSW. The amplitude (maximal – minimal values) of both head and body deviations were found to be statistically significantly different between the two speed conditions ($F(1,8)=8.20$;

$p < .03$ for the head, $F(1,8)=9.46$; $p < .02$ for the body). These head and body oscillations correspond to stepping activity and are likely determined by hip rotations around the yaw body rotation axis that characterize human gait. It is interesting to note that increasing speed results in a less variable head and more particularly body oscillations (Fig 2).

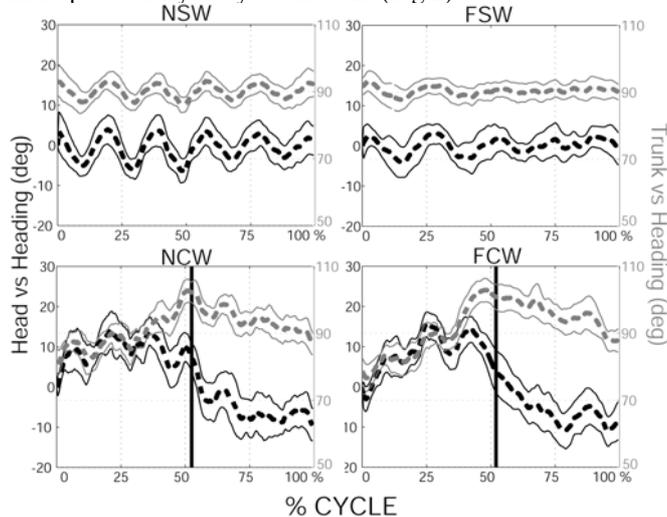


Figure 2: Head and body yaw rotations with respect to heading (deviations) - Mean (dashed line) and SD (solid line) across subjects. Vertical line indicate the (0,0) crossing point at which subjects changed their walking direction (for CW condition only). NSW, FSW, NCW and FCW correspond respectively to Normal and Fast speed conditions for Straight and Curved Walking.

Curved walking: effect of speed

During curved walking (Fig 2.), same oscillations at the stepping frequency are observed though they appear to be considerably reduced both for NCW and FCW. In addition, oscillations of a larger period are observed for these two conditions: head and body deviations no more vary around 0 or 90 degrees as for curved walking but they follow a sinusoidal curve which correspond to the two semi circles subjects had to walk along. Clearly, this demonstrates that head and body are coordinated accordingly to geometric features of the path. This is quantitatively confirmed: head and body deviations ranged between -18.65 7.39 and 23.41 5.32 degrees for the head and between 73.36 4.88 and 109.66 5.21 degrees (across subjects) for the body (trunk) during NCW. These values ranged between -17.71 7.67 and 22.45 4.64 for the head and between 71.48 6.11 and 110.59 5.98 degrees for the trunk (across subjects) during FCW. For curved walking, no statistically significant difference was observed between the amplitude of head and body deviations for the two walking speed conditions ($F(1,8)=1.03$; $p < .3391$ for the head and $F(1,8)=2.65$; $p < .1424$ for the body).

Straight/Curved walking: effect of curvature

For every calculated parameter, we observed a statistically significant difference between straight and curved walking (Fig 3.). This is obtained for maximum ($F(1,8)=153.46$; $p < .01$) and minimal ($F(1,8)=12.24$; $p < .01$) head deviations as well as for maximal ($F(1,8)=116.74$; $p < .01$) and minimal ($F(1,8)=175.34$; $p < .01$) body deviations. This is

also observed for the amplitude of head ($F(1,8)=54.67$; $p < .01$) and body ($F(1,8)=236.12$; $p < .01$) deviations. Thus, amplitude of head and body deviations are larger during curved walking: this is only induced by the presence of centrifugal acceleration, and more specifically, curvature was found to be the only factor differentiating between head and body coordination (increasing centrifugal acceleration by increasing walking speed along the curved path did not result in a change in the head/body coordination parameters). However, repeating experiments for different magnitudes of curvature and testing higher speeds (running) are necessary to confirm this observation.

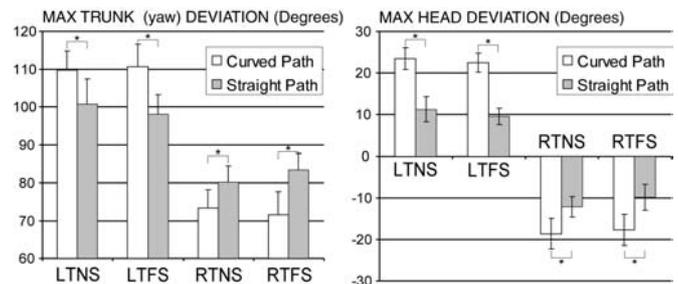


Figure 3: Mean and SD head and body deviations. LT and RT correspond respectively to Left or Right head/body Turns. NS and FS correspond to Normal or Fast walking Speed.

C. Head/Bodycoordination: frequential analysis

The spectral content analysis for both head and body deviations is presented (Fig 4.) for the different experimental conditions. For every condition, a peak of frequency near 0.1-0.2 Hz region corresponds to the overall profile of head and body deviations (the movement duration). More interestingly, a second peak of frequency was observed near 1 Hz which corresponds to the stepping frequency. However, the power associated with this frequency was modulated from normal to fast walking speed and from straight to curved walking.

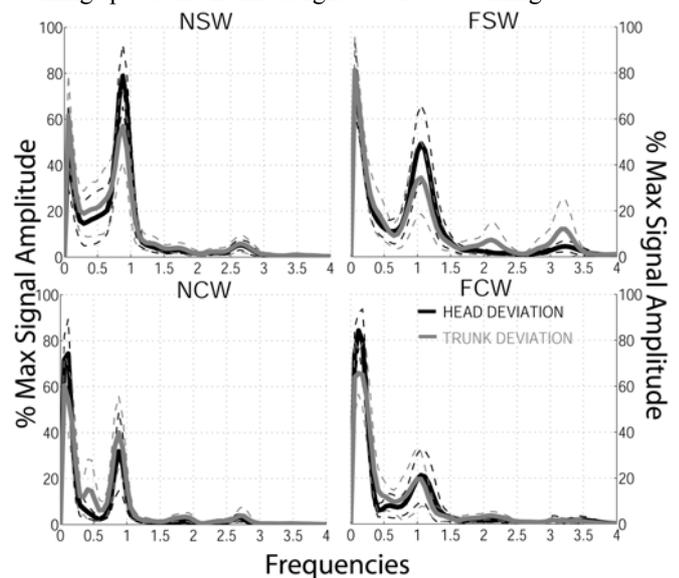


Figure 4: Spectral content analysis for all experimental conditions - Mean (solid line) and SD (dashed line) across subjects.

We recently reported [21] a comparable observation at the level of head motion (only) when analyzing alternation between a straight to a curved walking path. This was interpreted as a transient head locking-phase during turning where head was stabilized around 20 degrees in advance of the future walking direction. Here, by manipulating both curvature and speed (i.e. by varying centrifugal acceleration), we observe also at the level of head/body coordination, similar stabilizing mechanisms (head and body, with increasing mechanical constraints, no more vary with stepping activity), revealing that one degree of freedom (at least the yaw rotation arising from natural rotations of the trunk during gait) is “frozen” by the central nervous system, through increased neck stiffness, in order to ensure stable whole body displacement along the locomotor path.

IV. DISCUSSION

How centrifugal acceleration changes affect control of head and body movements was investigated in humans. It should be noted here that our study is limited to the yaw component and its modulation by changes in walking direction (heading). Nevertheless, since we investigated walking at the ground level and given that we specifically consider how geometrical properties of the locomotor path are related to head and body movements, working in 2D was a natural way of studying this relation between path geometry and motion kinematics.

During turning in humans, it is now well established that humans shift from a symmetric to an asymmetric mode of coordination at the level of the lower limbs. The inner foot often plays the role of a pivot around which the whole body rotates [25]. However, manipulating speed and curvature in order to get some insights into how upper limbs movement is organized received little consideration. Yet, locomotion is not only the production of a motor pattern via lower limbs coordination, but more importantly it is the ability to navigate in the spatial environment, by means of whole body displacements. To achieve spatially oriented locomotion, contribution of multi modal sensory modalities like those provided by visual, vestibular, and neck proprioceptive inputs is of a crucial importance for the steering of locomotion.

We will first discuss our results within the general framework of motor control in animals and humans, before considering how human turning strategies, which are characterized by very adaptive and stable locomotor behavior, could be taken into account for the implementation of turning behavior in humanoid robots.

Head/Body coordination for the steering of locomotion

Straight ahead locomotion in humans is characterized by several rotations of small amplitude (few degrees) at the level of multiple anatomical joints, like hip and leg joints. In addition, because of the pendulum-like walking behaviour, translational movements are observable in the sagittal plane. All of these rotational and translational components of the “basic” locomotor behavior represent as many degrees of freedom (dof) that characterize human locomotor system. The

complexity of the control arising from these redundant degrees of freedom is simplified by several principles [26] like freezing degrees of freedom at particular (none relevant for the task) joints.

Turning around a corner increases the complexity of the motor control problem, because mechanical constraints acting on the locomotor apparatus, in particular centrifugal acceleration are added to gravitational force acting on the moving body. During steering tasks, rotations of the whole body need to be continuously controlled and combined with translational components of the locomotor pattern in order to correctly steer along the path. Continuous modulation of steering behavior is comparable with driving situations where turns must be negotiated. In this situation, drivers continuously steer along the path by taking into account instantaneous variations of centrifugal acceleration, and this is done in a predictive manner. In the present study, we use head and body orientation relative to instantaneous walking direction as parameters informing about the nature of locomotor control during continuous turning of the body (steering). Head and body orientations were found to be always different from 0 and 90 degrees, respectively. For straight walking mean head deviations from actual walking direction oscillated with amplitude close to 15 degrees (normal speed) and 10 degrees (fast speed) on average (see Fig 2). During steering along a curved path, these values were significantly higher (around 20 degrees for each arc of circle). The same kind of observations was also reported for body orientation. Absolute differences between straight and curved walking indicate that deviations from the walking direction cannot be simply attributed to natural rotations of the body observed also during straight and treadmill walking. Rather, they reflect the predictive orientation of the head and body relative to changes in future walking direction.

In addition to this predictive control, a differentiated control between head and body was observed between straight and curved walking, both at the level of head and body deviation profiles, but also in the frequential domain. Head and body movements along the yaw axis were found to be modulated by changes in path curvature: the greater the magnitude of centrifugal acceleration, the lower is the contribution of purely biomechanical factors (considered here as passive determinants of motion organization). Indeed, our comparative study between straight and curved walking, using two speed conditions, allowed us to describe a reduction of the stepping frequency “weight” in the spectral content of head and body movements that accompanies increase in centrifugal acceleration magnitude. Both head and trunk orientation were better stabilized in space during CW: contribution of rotations naturally occurring during gait (because of the linkage between the different body parts) to head and body motion control is considerably reduced, resulting in an “en bloc” head and body behavior which is determined by variations of the locomotor path curvature. Interestingly, despite increased centrifugal acceleration magnitude in the fast speed CW condition, no statistically

significant change was observed at the level of head and body movements. This would indicate that the magnitude of the turn only affects control of head and body movement. However, we need to test higher speeds (running) in order to verify this observation. Thus, turning in humans is achieved through increased stiffness of the neck (resulting in different head and body modes of coordination) and by asymmetric mode of coordination at the level of the lower limbs. We suggest that the former is related with orienting strategies that ensure acquisition of visual inputs from a stabilized reference frame, and that the later is related with stabilizing mechanisms for postural control.

Human-like turning bipedal robots?

A successful attempt to implement turning strategies in bipedal robots was recently reported by Aoi et al. [27]. In their robot, turning is implemented by rotating the hip joint around the yaw axis (first) and compensating centrifugal forces by controlling roll movements of hip and ankle joints. This results in an asymmetry between left and right legs movements. The whole architecture of this robot is based on phasic relations among body, arms and legs joints that are generated using nonlinear oscillators. Interestingly here, hip joint is proposed to drive the turning procedure whereas in humans, head motion seems to be independently controlled and first reoriented towards the future walking direction. These observations were interpreted as an indication for the role of the head as an inertial guidance platform to which are referred the movements of the other body segments. As mentioned in the introduction, information gained by (vestibular) sensors of head motion in space is dynamically integrated with visual and proprioceptive inputs in order to ensure the control of locomotion. Of equal importance is the fact that encoding of spatial properties about the external world allowing spatial navigation of the body within changing environment are higher cognitive processes, which rely on cortical and subcortical structures. Thus, an active role of head motion during turning (by opposition with the passive displacement of the head following hip yaw rotation presented above [27]) could potentially lead to a more physiologically-relevant behaviour of bipedal robots with human-like features.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was partly supported by a grant from Human Frontiers Science Program. We would like to thank Thomas Ducourant for his technical assistance during the experiments. H.H. is supported by a doctoral fellowship from the French Ministry of Research.

REFERENCES

- [1] Grillner,S., Wallen,P., Central pattern generators for locomotion, with special reference to vertebrates, *Annu. Rev. Neurosci.*, 8 (1985) 233-261.
- [2] Shik,M.L., Severin,F.V., Orlovsky,G.N., Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mid-brain, *Biophysics*, 11 (1966) 756-765.
- [3] Capaday,C., The special nature of human walking and its neural control, *Trends Neurosci.*, 25 (2002) 370-376.
- [4] Dietz,V., Colombo,G., Jensen,L., Locomotor activity in spinal man, *Lancet*, 344 (1994) 1260-1263.
- [5] Duysens,J., Van de Crommert,H.W., Neural control of locomotion; The central pattern generator from cats to humans, *Gait Posture*, 7 (1998) 131-141.
- [6] Duysens,J., Human gait as a step in evolution, *Brain*, 125 (2002) 2589-2590.
- [7] Buschges,A., Sensory control and organization of neural networks mediating coordination of multisegmental organs for locomotion, *J. Neurophysiol.*, 93 (2005) 1127-1135.
- [8] Taga,G., A model of the neuro-musculo-skeletal system for human locomotion .1. Emergence of basic gait, *Biol. Cyber.*, 73 (1995) 97-111.
- [9] Patla,A.E., Understanding the roles of vision in the control of human locomotion, *Gait and posture*, 5 (1997) 54-69.
- [10] Loomis,J.M., Klatzky,R.L., Golledge,R.G., Cicinelli,J.G., Pellegrino,J.W., Fry,P.A., Nonvisual navigation by blind and sighted: assesment of path integration ability, *J. Exp. Psychol. Gen.*, 122,1 (1993) 73-91.
- [11] Kennedy,P.M., Carlsen,A.N., Inglis,J.T., Chow,R., Franks,I.M., Chua,R., Relative contributions of visual and vestibular information on the trajectory of human gait, *Exp. Brain Res.*, 153 (2003) 113-117.
- [12] Carlsen,A.N., Kennedy,P.M., Anderson,K.G., Cressman,E.K., Nagelkerke,P., Chua,R., Identifying visual-vestibular contributions during target-directed locomotion, *Neurosci. Lett.*, (2005).
- [13] Weber,K.D., Fletcher,W.A., Gordon,C.R., Melvill Jones,G., Block,E.W., Motor learning in the "podokinetic" system and its role in spatial orientation during locomotion., *Exp. Brain Res.*, 120(3) (1998) 377-385.
- [14] Earhart,G.M., Jones,G.M., Horak,F.B., Block,E.W., Weber,K.D., Fletcher,W.A., Podokinetic after-rotation following unilateral and bilateral podokinetic stimulation, *J. Neurophysiol.*, 87 (2002) 1138-1141.
- [15] Pozzo,T., Berthoz,A., Lefort,L., Head stabilization during various tasks in humans. I. Normal Subjects, *Exp. Brain Res.*, 82 (1990) 97-106.
- [16] Pozzo,T., Levik,Y., Berthoz,A., Head and trunk movements in the frontal plane during complex dynamic equilibrium tasks in humans, *Exp. Brain Res.*, 106 (1995) 327-338.
- [17] Grasso,R., Glasauer,S., Takei,Y., Berthoz,A., The predictive brain: anticipatory control of head direction for the steering of locomotion, *Neuroreport*, 7 (1996) 1170-1174.
- [18] Takei,Y., Grasso,R., Berthoz,A., Quantitative analysis of Human walking trajectory on a circular path in darkness, *Brain Research Bulletin*, 40 (1996) 491-496.
- [19] Grasso,R., Prevost,P., Ivanenko,YP., Berthoz,A., Eye-head coordination for the steering of locomotion in humans : an anticipatory synergy, *Neurosci. Lett.*, 253(2) (1998) 115-118.
- [20] Prevost,P., Ivanenko,Y., Grasso,R., Berthoz,A., Spatial invariance in anticipatory orienting behaviour during human navigation, *Neurosci. Lett.*, 339 (2002) 243-247.
- [21] Hicheur,H., Vieilledent,S., Berthoz,A., Head motion in humans alternating between straight and curved walking path: Combination of stabilizing and anticipatory orienting mechanisms, *Neurosci. Lett.*, 383 (2005) 87-92.
- [22] Hase,K., Stein,R.B., Turning strategies during human walking, *J. Neurophysiol.*, 81 (1999) 2914-2922.
- [23] Courtine,G., Schieppati,M., Tuning of a basic coordination pattern constructs straight-ahead and curved walking in humans, *J. Neurophysiol.*, 91 (2004) 1524-1535.
- [24] Hicheur,H., Vieilledent,S., Richardson,M.J.E., Flash,T., Berthoz,A., Velocity and Curvature in Human Locomotion Along Complex Curved Paths : A Comparison with Hand Movements, *Exp. Brain Res.*, 162(2) (2005) 145-154.
- [25] Imai,T., Moore,S.T., Raphan,T., Cohen,B., Interaction of body, head, and eyes during walking and turning, *Exp. Brain Res.*, 136 (2001) 1-18.
- [26] Bernstein,N., *The Coordination and Regulation of Movements*, Pergamon Press, 1967, 1-191 pp.
- [27] S.Aoi, K.Tsuchiya, K.Tsujita, Turning Control of a Biped Locomotion Robot using Nonlinear Oscillators, *Proceedings of IEEE International Conference on Robotics and Automation*, (2004) 3043-3048.

Section 4.03 Transition entre ligne droite et virage, et contrôle de l'orientation de la tête : combinaison de critères de stabilité et d'anticipation de la future direction

Référence de l'étude :

Halim Hicheur, Stéphane Vieilledent & Alain Berthoz,
Head motion in humans alternating between straight and curved walking path: Combination of stabilizing and anticipatory orienting mechanisms,
Neuroscience Letters, 383, (2005), pp 87-92.

Résumé : Dans l'étude précédente, nous avons comparé le contrôle des mouvements de la tête et du tronc (qui suivaient le même profil), séparément pour des trajectoires rectilignes et curvilignes. Dans cette étude, nous avons analysé le comportement de la tête lors de la transition entre ligne droite et ligne courbe. Nous avons mis en évidence que durant la marche en ligne droite, la tête était progressivement orientée en avance de la direction de marche (vers l'intérieur du futur virage) et qu'à la transition entre ligne droite et virage, la tête était stabilisée à une orientation fixe (~ 20 degrés) en avance par rapport à la direction instantanée de marche. Ainsi, les critères de stabilité du mouvement de la tête et d'anticipation de la direction de marche à venir sont combinés dans l'élaboration de la commande motrice (de la tête). Les résultats sont discutés en rapport avec l'ensemble des autres évidences suggérant le rôle de la tête comme une plate-forme facilitant l'acquisition d'informations sensorielles dans une scène visuelle stabilisée, et la composante proactive de la gestion des réorientations corporelles induites par les fluctuations géométriques de la trajectoire.

Introduction : Lors de la négociation de virages, deux types de mécanismes physiologiques caractérisent le mouvement coordonné de la tête et celui des yeux (voir Imai et al., 2001). Le premier correspond à des mécanismes de compensation des différentes translations de la tête (notamment dans le plan sagittal) détectées par les otolithes et résultant notamment en un réflexe vestibulo-oculaire (linéaire VORl), contribuant à la stabilisation du regard dans l'espace. Un deuxième mécanisme mis en jeu est celui lié aux rotations de la tête lors de la marche le long de trajets courbes,

qui, en plus de l'activation du VORl, fait intervenir le VOR angulaire par le biais de l'activation des canaux semi-circulaires. Nous avons précédemment mentionné l'étude de Glasauer et al. (2002) sur la gestion des rotations du corps chez des patients labyrinthiques. L'analyse du mouvement de la tête lors de la transition entre ligne droite et virage représente donc un intérêt particulier relatif à la manière avec laquelle le SNC régule, au niveau du mouvement de la tête, la transition entre deux portions de trajectoires dont on sait par ailleurs qu'elles n'impliquent pas la mise en jeu des mêmes mécanismes lorsqu'elles sont effectuées de manière isolée (voir aussi étude précédente).

Méthodes : Elles reprennent pour leur grande part celles présentées dans l'étude précédente. La tâche était cette fois de marcher cinq tours consécutifs d'une forme géométrique : la lemniscate. Cette forme (une sorte de 8) avait un périmètre de 20 mètres ; l'ajustement des coefficients liés aux coordonnées paramétriques de cette forme résultait (en plus des deux boucles qui induisaient la marche dans deux sens de déplacements) en une séparation du trajet en deux portions, l'une quasi-rectiligne et l'autre curviligne. Dix sujets ont participé à cette expérience.

Résultats : La tête était toujours orientée en avance de la direction instantanée de marche (avec les mêmes caractéristiques que précédemment décrites). Cependant, la tête commençait (déjà) à anticiper le long de la portion rectiligne (dans laquelle aucun changement de direction n'était requis) en préparation du virage. L'angle « d'anticipation » augmentait progressivement pour atteindre ~ 20 degrés à l'entrée dans la portion curviligne et était maintenue à cette orientation jusqu'à la prochaine portion rectiligne. L'analyse fréquentielle des oscillations angulaires de la tête effectuée au niveau de l'ensemble de la trajectoire a révélé que deux types d'oscillations caractérisaient le mouvement de la tête (voir étude précédente). De manière plus intéressante, l'analyse fréquentielle effectuée en fonction des différentes portions de trajectoires a montré que les oscillations liées au pas étaient considérablement réduites à l'entrée dans le virage. Ces observations sont particulièrement robustes puisque aucune différence significative n'a été observée lorsque les différentes répétitions et les différents essais effectués par les sujets, de même que les différents sens de déplacement, étaient comparés.

Discussion : Ces observations suggèrent que les stratégies de stabilisation du mouvement de la tête dans l'espace (Pozzo & Berthoz, 1990,1991 ; Pozzo, Levik & Berthoz, 1995) et celles d'anticipation de la direction future de la locomotion (Grasso et al., 1996, 1998 ; Takei et al., 1997 ; Prévost et al., 2003) représentent deux critères combinés dans l'élaboration de la commande motrice, mettant en jeu la stabilité du mouvement de la tête et des stratégies d'orientation spatiale renseignant (encore une fois), sur le caractère proactif du contrôle des trajectoires locomotrices. De manière intéressante, le fait que l'anticipation par la tête du futur changement de direction soit également observée en « locomotion aveugle » suggère qu'au-delà des informations visuelles renseignant sur la géométrie du trajet à venir, une simulation mentale de la trajectoire (voir Vieilledent et al., 2003), dont les mécanismes sont encore mal compris aujourd'hui, est également impliquée dans l'élaboration de la commande motrice.



Head motion in humans alternating between straight and curved walking path: Combination of stabilizing and anticipatory orienting mechanisms

Halim Hicheur^{a,*}, Stéphane Vieilledent^b, Alain Berthoz^a

^a *Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action, CNRS Collège de France, UMR9960, 11 place Marcelin Berthelot, 75005 Paris, France*

^b *CURAPS, Université de la Réunion, 97430 Le Tampon, France*

Received 30 November 2004; received in revised form 21 March 2005; accepted 21 March 2005

Abstract

Anticipatory head orientation relative to walking direction was investigated in humans. Subjects were asked to walk along a 20 m perimeter, figure of eight. The geometry of this path required subjects to steer their body according to both curvature variations (alternate straight with curved walking) and walking direction (clock wise and counter clock wise). In agreement with previous results obtained during different locomotor tasks [R. Grasso, S. Glasauer, Y. Takei, A. Berthoz, The predictive brain: anticipatory control of head direction for the steering of locomotion, *NeuroReport* 7 (1996) 1170–1174; R. Grasso, P. Prevost, Y.P. Ivanenko, A. Berthoz, Eye-head coordination for the steering of locomotion in humans: an anticipatory synergy, *Neurosci. Lett.* 253 (2) (1998) 115–118; T. Imai, S.T. Moore, T. Raphan, B. Cohen, Interaction of body, head, and eyes during walking and turning, *Exp. Brain Res.* 136 (2001) 1–18; P. Prevost, Y. Ivanenko, R. Grasso, A. Berthoz, Spatial invariance in anticipatory orienting behaviour during human navigation, *Neurosci. Lett.* 339 (2002) 243–247; G. Courtine, M. Schieppati, Human walking along a curved path. I. Body trajectory, segment orientation and the effect of vision, *Eur. J. Neurosci.* 18 (2003) 177–190], the head turned toward the future walking direction. This anticipatory head behaviour was continuously modulated by the geometrical variations of the path. Two main components were observed in the anticipatory head behaviour. One was related to the geometrical form of the path, the other to the transfer of body mass from one foot to the other during stepping. A clear modulation of the head deviation pattern was observed between walking on curved versus straight parts of the path: head orientation was influenced to a lesser extent by step alternation for curved path where a transient head fixation was observed. We also observed good symmetry in the head deviation profile, i.e. the head tended to anticipate the future walking direction with the same amplitude when turning to the left ($29.75 \pm 7.41^\circ$ of maximum head deviation) or to the right ($30.86 \pm 9.92^\circ$). These findings suggest a combination of motor strategies underlying head stabilization in space and more global orienting mechanisms for steering the whole body in the desired direction.

© 2005 Elsevier Ireland Ltd. All rights reserved.

Keywords: Locomotion; Head motion; Curved walking; Straight walking

The contribution of various sensory modalities to the control of locomotion in humans has largely been documented. Vestibular as well as visual and proprioceptive inputs have been found to play a major role allowing humans, for instance, to steer their whole body along a given trajectory while maintaining dynamic stability. Studies investigating head motion control during locomotion have provided strong evidence for both stabilization of head orientation in space and head anticipatory orientation with respect to the future walking direction. Head and gaze stabilization in space have been observed

for different locomotor tasks [14,15] and different walking conditions like walking before and after a space flight [1], backward versus forward walking [13], incline walking [3], and treadmill walking [12]. The paramount importance of head control has further been demonstrated by Vallis and Patla [18]. In their study, a local and unexpected perturbation at the level of head motion resulted in a global modification of the gait trajectory by means of whole body responses. Taken together, these results suggest that the control of locomotion relies on a head based reference frame.

Head anticipation constitutes another feature of head stabilization during human locomotion. Grasso et al. [7] showed that during locomotion along curved paths eyes and head

* Corresponding author. Tel.: +33 1 44 27 14 07; fax: +33 1 44 27 13 82.
E-mail address: halim.hicheur@college-de-france.fr (H. Hicheur).

deviate towards the future direction of curved trajectories by up to 25° . This behaviour also occurs in young children and becomes increasingly more important after the first year of independent gait [4]. Interestingly this anticipatory behaviour remains during blindfolded locomotion [2,16]. This tends to demonstrate that visual inputs alone cannot totally explain this anticipatory gaze and head orientation. Besides, spatial not temporal cues have been found to drive the anticipatory head orientation during simulated locomotion along virtual corridors [6], or when walking around a corner [16]: orienting mechanisms occur at a constant distance from the turning point rather than at a constant time. This anticipatory deviation begins with the head, is followed by the trunk reorientation and is accompanied by direction changes in the centre of mass trajectory of the walker. This can be deeply modified when the head is artificially immobilized relative to the trunk [10] or when steering is potentially compromised by unexpected head yaw movements [19].

Imai et al. [11] showed that the body, head and eyes tend to be aligned with the changes in the gravito-inertial acceleration vector (the sum of linear accelerations acting on the head). Just prior to changing the direction of their displacement, subjects produce saccadic eye movements and heading variations which align gaze with the end-point of the required path [9]. These recent findings are consistent with the idea that aligning the head with the intended direction provides the CNS with an allocentric frame of reference for the control of body movement in space.

Analyzing circular paths of different radii, Grasso et al. [5] have shown that the timing of head anticipation with respect to the walking direction is influenced by the curvature of the locomotor path. Besides, tasks where subjects are required to follow a pre defined path drawn on the ground called upon a continuous modulation of the locomotor command [2]. In the present study, we investigated the general profile of the head anticipatory behaviour by asking subjects to walk in a large room ($5\text{ m} \times 8\text{ m}$), along a pre-defined path for which both curvature and walking direction were changing. The complex geometry of the path required subjects to alternate straight and curved walking as well as walking from a counter clock wise (Left Turn LT) to a clock wise direction (Right Turn RT). The aim of the present study was to provide some insights about how head orientation control is influenced by geometrical properties of the path during human locomotion.

Ten male subjects (32.1 ± 11.9 years) with no known visual or vestibular pathology participated in the experiments. All of them gave their informed consent prior to their inclusion in the study. The experiments were approved by the local ethics committee. Subjects were equipped with three reflective markers fixed on a helmet ($\sim 200\text{ g}$). The 3D positions of these markers in space were recorded at a sampling rate of 60 Hz using an optoelectronic video motion capture device (Vicon V8, Oxford Metrics Ltd.) wired to 13 cameras. Raw data was filtered using a fourth order low-pass filter algorithm with a cut off frequency of 10.0 Hz.

Subjects were asked to walk at their natural walking speed along a path drawn on the ground. This path consisted of a complex shape (lemniscate or “figure of eight”), with a well-known geometry (Eq. (1)) and was composed of two symmetrical loops. The perimeter of this path was equal to 20.0 m.

$$\begin{aligned} X(\theta) &= a(\cos(\theta) + b) \frac{\cos(\theta)}{1 + \sin^2(\theta)}, \\ Y(\theta) &= a(\cos(\theta) + b) \frac{\cos(\theta) \sin(\theta)}{1 + \sin^2(\theta)} \end{aligned} \quad (1)$$

with $a = 0.4166^{-6}\text{ m}$ and $b = 9.1531^{-6}$ m.

Within each one of the three trials he performed, each subject had to complete five revolutions (laps) of the shape: the second, third and fourth completions were treated separately in a lap by lap analysis. Thus, we analyzed for each subject $3\text{ trials} \times 2\text{ walking directions (loops)} \times 3\text{ laps}$.

The worn helmet was placed so that the midpoint between the two first markers was aligned with the head yaw rotation (naso-occipital) axis. Thus, the line that indicates the head orientation passed through these two markers (Head Forward F and Backward B). A third marker corresponded to the movement of a fixed point on the head: this marker was placed exactly at the middle of the segment linking the two first markers. The projection of this point on the horizontal plane corresponds to the travel path (or walking trajectory). For each point M of the walking trajectory we calculated the equation of the tangent line. We then calculated the θ angle in the horizontal plane as the angle between the tangent to the walking trajectory and the head orientation. Thus, this angle corresponds to the instantaneous head orientation relatively to the instantaneous direction of walking (see box in Fig. 1). Arbitrarily, we attributed positive θ values when the head was oriented towards the left side of the trajectory and negative values when the head was oriented to the right.

As mentioned earlier, it has been found that spatial not temporal cues drive the head anticipatory behaviour during walking around a corner [16]. Thus, we have plotted head deviation θ as a function of covered distance. This enabled us to know at which distance head anticipatory orientation is initiated. We calculated the maximum head deviation by detecting the peak of maximum (head turn on the left) or minimal (head turn on the right) amplitude in the curve representing the head deviation angle.

In order to assess the symmetry in the anticipatory behaviour (i.e. does the head anticipate the same way while turning to the right versus turning to the left), we calculated a symmetry index which consisted of a ratio between the maximum head deviation while turning to the left (LHT) divided by the maximum head deviation while turning to the right (RHT).

In an additional analysis, we divided the trajectory in two subcategories: curved and straight walking parts (curved and straight walking). These two parts of the trajectory were analyzed separately in the frequential domain by computing the

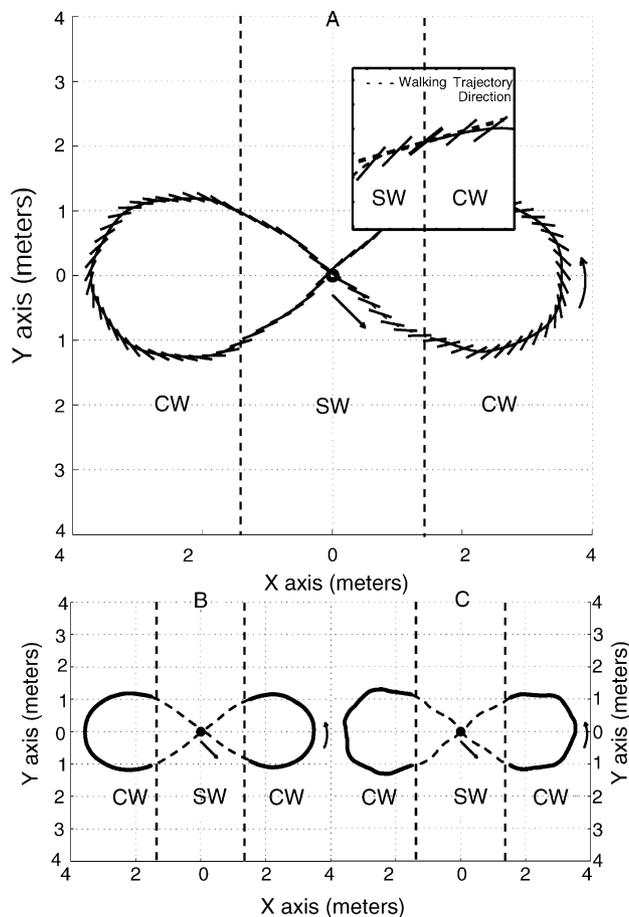


Fig. 1. (A) Typical trajectory in the horizontal plane superimposed with head orientation segments. For reasons of clarity, only one repetition and one-tenth of the head orientation segments are presented. Arrows indicate the direction of walking. From the center of the shape (small circle) subjects first walked the right loop (left head turn LHT) before completing the left loop (RHT). (B and C) Actual trajectory produced by two typical subjects; SW and CW correspond to the straight and curved parts of the locomotor path.

spectral content of θ . This analysis was also performed for the whole trajectory (WT).

We performed repeated measurements analysis of variance (ANOVA) and t tests by means of the Statistica 5.1 software package (Statsoft®) in order to compare for each subject, the maximum head deviation in the two walking directions. The comparison was performed across trials, laps or walking directions for 10 subjects \times 3 trials \times 3 laps \times 2 walking directions. To ensure the homogeneity of the quantitative variables presented (maximum head deviation and symmetry index), we have previously verified for each subject that no statistically significant difference exists ($p > .05$) from one trial to another or, within a trial, from one lap to another. This enabled us to calculate average values across trials and laps.

Subjects faithfully reproduced the global form of the path in all captured trials. However, while subjects were required to walk 20.0 m they actually walked 18.08 ± 0.42 m (across subjects and trials). Smoothness of actual trajectories was

different between subjects (see Fig. 1). The average walking speed was equal to 1.36 ± 0.13 m/s (across subjects and trials) and ranged between 1.12 ± 0.03 m/s for subject 6 (across trials) to 1.52 ± 0.02 m/s for subject 8 (across trials). No relationship between the smoothness of trajectories and walking speed was observed: smoothest trajectories were observed for subject 7 (see Fig. 1B) and subject 8 whose walking speeds were, respectively, equal to 1.18 ± 0.05 m/s and 1.52 ± 0.02 m/s (across trials). Conversely, the less smooth trajectories were observed for subject 6 (see Fig. 1C) and subject 3 whose walking speeds were, respectively, equal to 1.12 ± 0.03 m/s and 1.41 ± 0.03 m/s (across trials).

The head clearly starts from a strict alignment with the direction of the whole body displacement (Fig. 1A) and progressively deviates towards the inner side of the curve just prior to reach the curved part of the path, even when the subject is still located in the straight part of the lemniscate. The head alternated from deviations to the left relative to the tangent to the walking trajectory when the subjects walked in the LT direction and deviations to the right when they walked in the RT direction. These observations indicate that the amplitude and direction of head deviation vary accordingly to the geometrical variations of the locomotor path.

Confirming these observations the head deviation pattern (θ) plotted as a function of the normalized covered distance is presented in Fig. 2A. The global θ pattern (the two large periodical oscillations) corresponds to the two loops of the locomotor path. The increase followed by the decrease of θ during straight walking correspond to a head anticipation behavior of the future turn initiated several meters (from 2 to 4) before the turn (see also Fig. 2B and C where θ is plotted as a function of the absolute covered distance). During curved walking, θ is less variable than it is during straight walking and the head is maintained oriented around 20° in advance relative to the current walking direction. This plateau is observable for the loop walked in the LT direction (positive side of the curve) but θ varies more for the RT direction. In any case, the amplitude of θ variations is lower during curved walking. High frequency oscillations are also observed in the head deviation pattern. The amplitude of these oscillations is variable across subjects (Fig. 2B and C). Successive peaks observed for these high frequency oscillations correspond to successive steps.

On average, the maximum head deviation is equal to $29.75 \pm 7.41^\circ$ when subjects turned on the left and $-30.86 \pm 9.92^\circ$ when they turned on the right (see Fig. 3A for individual values). The amplitude of deviation averaged across subjects does not significantly differ ($F(1,9)=0.28$; $p < .61$) when they turned towards the left or towards the right. The symmetry index, which reflects the symmetry in the head deviation pattern between the two walking directions, is close to 1.0 (1.07 ± 0.33 , see Fig. 3B for individual values). This index shows that on average, the head is anticipatively oriented with the same amplitude when turning to the left and to the right.

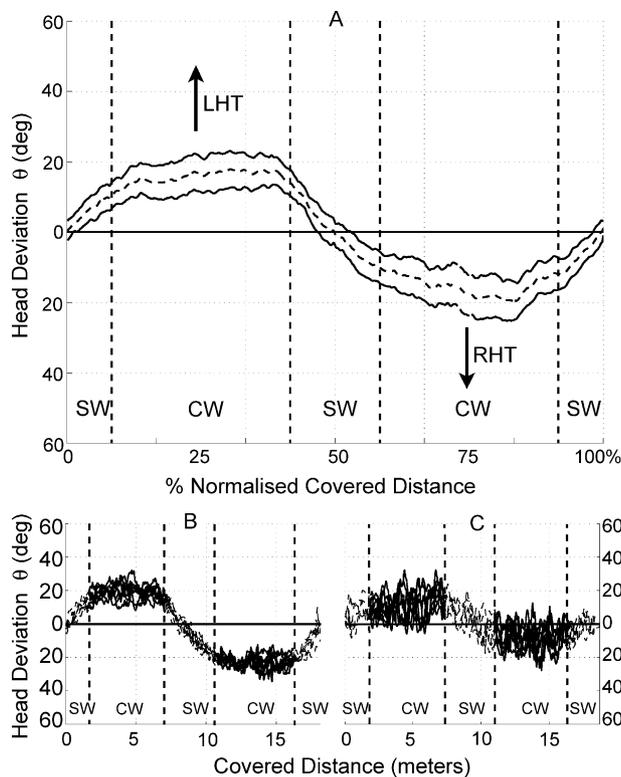


Fig. 2. (A) Head deviation pattern for one complete revolution of the shape. This plot corresponds to the mean (dashed line) and standard deviation (solid line) head deviation across subjects and trials. θ is plotted against normalized covered distance. Positive values correspond to Left Head Turns and negative ones to Right Head Turns. The horizontal line corresponds to the expected θ value in a hypothetical case where subjects would have continuously aligned their head with the walking direction. (B and C) Head deviation plotted against absolute covered distance (trials from same subjects as in Fig. 1B and C); dashed line correspond to straight walking while solid line correspond to curved walking.

The spectral content analysis of the head deviation angle θ is presented in Fig. 4A. This figure corresponds to a superposition of the spectral content of θ for all trials and all subjects. It reveals that two main components account for the head deviation. The major component of the θ profile corresponding to low-frequency oscillations is related to the period necessary to complete one revolution of the shape (approximately

from 0.06 to 0.09 Hz which corresponds to the mean lap duration ranged between 11.18 and 16.73 s). These low frequency oscillations are systematically observed for all subjects and trials. This shows that the head deviation angle is related to the global geometry of the locomotor path. The spectral content analysis performed for curved and straight walking revealed that the high frequency component of θ is considerably reduced during curved walking and is amplified during straight walking. This effect is amplified for some subjects (Fig. 4C). For other subjects (Fig. 4B), stepping frequency does not appear in the spectral content of both curved and straight walking revealing a better head stabilization. Phase differences observed between the spectral content of curved and straight walking, and the spectral content of the “whole” trajectory, correspond to the different durations for walking along these subparts of the (or entire) locomotor path.

At a general level, the fact that head stabilization is better during curved walking reveals that the anticipatory head orientation is combined with transient head locking behaviour enabling stable and continuous steering of the body while walking direction is continuously changing.

This study brings new insights in the understanding of head motion control during the steering of locomotion in humans. Analyzing locomotor paths which implied curvature as well as walking direction changes in a large environment allowed us to investigate how the geometry of the path influences the head motion. Modulations of head orientation control when subjects alternated between straight and curved walking revealed that not only does the head anticipate the future walking direction, but also this anticipatory head behavior is combined with a specific head stabilization strategy in the curved part of the locomotor path.

In a previous study, we have shown that the curvature of the path strongly constrains the walking speed profile [8]. Here we demonstrate that geometrical variations of the path also determine the head behavior in terms of head orientation control. Indeed, the first “global” aspect of the head deviation profile corresponds to orienting mechanisms related to the upcoming changes in the geometry of the locomotor path. The second “local” aspect is related to the stepping activity and likely corresponds to compensatory mechanisms underlying the coordination between eyes, head and body movements

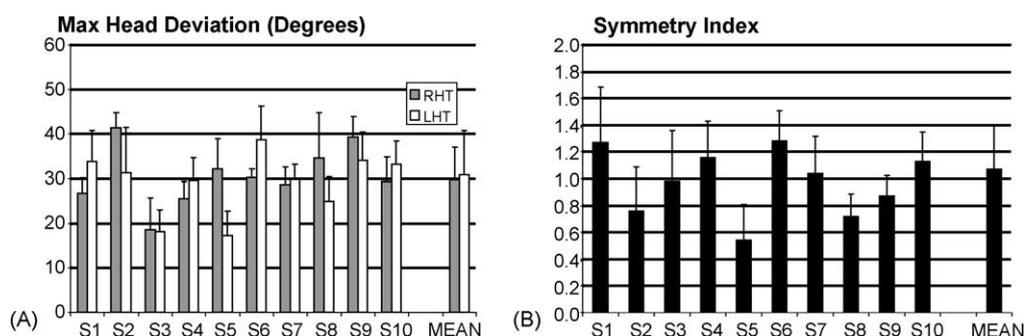


Fig. 3. (A) Maximal head deviations for all subjects (averaged across repetitions and trials). Absolute values are presented for Right (grey) and Left (white) Head Turns. (B) Symmetry indices (mean values and standard deviations across trials and repetitions).

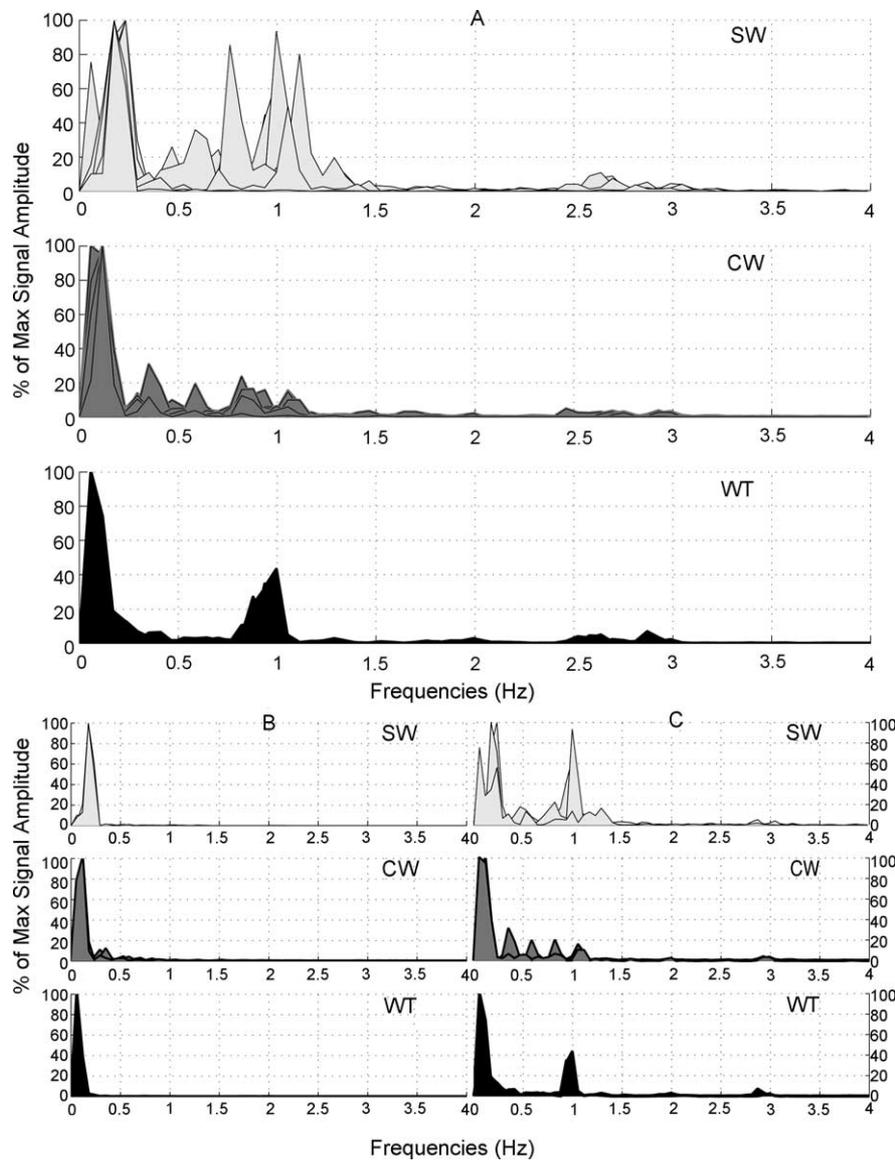


Fig. 4. (A) Spectral content of the head deviation pattern for all subjects and trials. Whole trajectory (WT), curved and straight parts of the trajectory (CW and SW) are separately analyzed; (B and C) same for two typical subjects (same trials and subjects as in Fig. 1B and C).

[11]. From our results, it is also clear that head orientation control is initiated several meters before the turn. However, we need to test straight walking of various lengths in order to know whether this control is initiated at a constant distance from the turn [16].

Head stabilization and head anticipation of future events are two major requirements that need to coexist in the elaboration of the head motion command. This combination of stable and anticipatory head behavior is likely part of a gaze anchoring strategy combining both head and eye movements [7]. This is achieved in order to ensure a stable displacement of the whole body in the desired direction. It should be emphasized here that this anticipatory head behaviour is still observed during blindfolded locomotion. Thus, this phenomenon may rely on an internal representation stored in memory of the previously seen path. This last observation calls upon a

combination of motor strategies that ensure dynamic stability of the locomotor apparatus and cognitive strategies allowing humans to orientate their body in the desired direction. The first of these two complementary mechanisms refers to the computation of segmental actions within a head or a body centered reference frame while the second one mostly refers to navigational actions planned within a geo-centered reference frame. It should be noted that the anticipatory nature of head direction cell responses (i.e. a correlation between cell discharge and the future head orientation) during spatial navigation in rats has been proposed by Taube et al. [17] to account for the anticipatory head orientation that is observed in humans during active locomotion. However, in the rat studies, walking direction and head orientation have not yet been analyzed together with head direction cell activity. This might help test whether this hypothesis of a neural

substrate encoding head direction is indeed implicated in head anticipatory behaviour during animal and human locomotion.

The anticipatory head behaviour during human walking along a curvature-varying path was investigated in this study. We have distinguished two main components in the head anticipatory behaviour, one is related to the stepping activity and the other corresponds to the geometry of the path. A clear modulation of the head orientation control from straight to curved walking was observed. This adaptive behaviour is probably part of more global orienting mechanisms allowing humans to steer their body in the desired direction.

Acknowledgements

This study was supported by a grant from the ‘Programme Cognitique Theme Action’ of the French Ministry of Research (MENRT). H.H. is supported by a grant from MENRT. We thank S. Dalbera and T. Ducourant for their technical assistance during the experiments and S.I. Wiener for his suggestions regarding this manuscript. We are grateful to two anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions.

References

- [1] G. Courtine, T. Pozzo, Recovery of the locomotor function after prolonged microgravity exposure. I. Head-trunk movement and locomotor equilibrium during various tasks, *Exp. Brain Res.* 158 (2004) 86–99.
- [2] G. Courtine, M. Schieppati, Human walking along a curved path. I. Body trajectory, segment orientation and the effect of vision, *Eur. J. Neurosci.* 18 (2003) 177–190.
- [3] R.L. Cromwell, Movement strategies for head stabilization during incline walking, *Gait Posture* 17 (2003) 246–253.
- [4] R. Grasso, C. Assaiante, P. Prevost, A. Berthoz, Development of anticipatory orienting strategies during locomotor tasks in children, *Neurosci. Biobehav. Rev.* 22 (4) (1998) 533–539.
- [5] R. Grasso, S. Glasauer, Y. Takei, A. Berthoz, The predictive brain: anticipatory control of head direction for the steering of locomotion, *NeuroReport* 7 (1996) 1170–1174.
- [6] R. Grasso, Y.P. Ivanenko, J. McIntyre, I. Viaud-Delmon, A. Berthoz, Spatial, not temporal cues drive predictive orienting movements during navigation: a virtual reality study, *NeuroReport* 11 (4) (2000) 775–778.
- [7] R. Grasso, P. Prevost, Y.P. Ivanenko, A. Berthoz, Eye-head coordination for the steering of locomotion in humans: an anticipatory synergy, *Neurosci. Lett.* 253 (2) (1998) 115–118.
- [8] H. Hicheur, S. Vieilledent, M.J.E. Richardson, T. Flash, A. Berthoz, Velocity and curvature in human locomotion along complex curved paths: a comparison with hand movements, *Exp. Brain Res.* 162 (2005) 145–154.
- [9] M.A. Hollands, A.E. Patla, J.N. Vickers, “Look where you’re going!”: gaze behaviour associated with maintaining and changing the direction of locomotion., *Exp. Brain Res.* 143 (2002) 221–230.
- [10] M.A. Hollands, K.L. Sorensen, A.E. Patla, Effects of head immobilization on the coordination and control of head and body reorientation and translation during steering, *Exp. Brain Res.* 140 (2001) 223–233.
- [11] T. Imai, S.T. Moore, T. Raphan, B. Cohen, Interaction of body, head, and eyes during walking and turning, *Exp. Brain Res.* 136 (2001) 1–18.
- [12] A.P. Mulavara, M.C. Verstraete, J.J. Bloomberg, Modulation of head movement control in humans during treadmill walking, *Gait Posture* 16 (2002) 271–282.
- [13] S. Nadeau, B. Amblard, S. Mesure, D. Bourbonnais, Head and trunk stabilization strategies during forward and backward walking in healthy adults, *Gait Posture* 18 (2003) 134–142.
- [14] T. Pozzo, A. Berthoz, L. Lefort, Head stabilization during various tasks in humans. I. Normal subjects, *Exp. Brain Res.* 82 (1990) 97–106.
- [15] T. Pozzo, A. Berthoz, L. Lefort, E. Vitte, Head stabilization during various tasks in humans. II. Patients with bilateral peripheral vestibular deficits, *Exp. Brain Res.* 85 (1991) 208–217.
- [16] P. Prevost, Y. Ivanenko, R. Grasso, A. Berthoz, Spatial invariance in anticipatory orienting behaviour during human navigation, *Neurosci. Lett.* 339 (2002) 243–247.
- [17] J.S. Taube, J.P. Goodridge, E.J. Golob, P.A. Dudchenko, R.W. Stackman, Processing the head direction cell signal: a review and commentary, *Brain Res. Bull.* 40 (5/6) (1996) 477–486.
- [18] L.A. Vallis, A.E. Patla, Expected and unexpected head yaw movements result in different modifications of gait and whole body coordination strategies, *Exp. Brain Res.* 157 (2004) 94–110.
- [19] L.A. Vallis, A.E. Patla, A.L. Adkin, Control of steering in the presence of unexpected head yaw movements. Influence on sequencing of subtasks, *Exp. Brain Res.* 138 (2001) 128–134.

4.03. a. Annexe II : Mouvement des yeux et suivi de trajectoires locomotrices

Nous présentons ici quelques résultats préliminaires relatifs aux mouvements de la tête, des yeux et du tronc lors de la marche le long de trajets rectilignes ou curvilignes. Ces résultats ont été obtenus sur 6 sujets différents ayant répété chaque condition expérimentale 3 fois. Si des résultats qualitativement comparables ont été obtenus pour les différents sujets, des résultats sélectionnés sur un sujet seront présentés dans cet annexe.

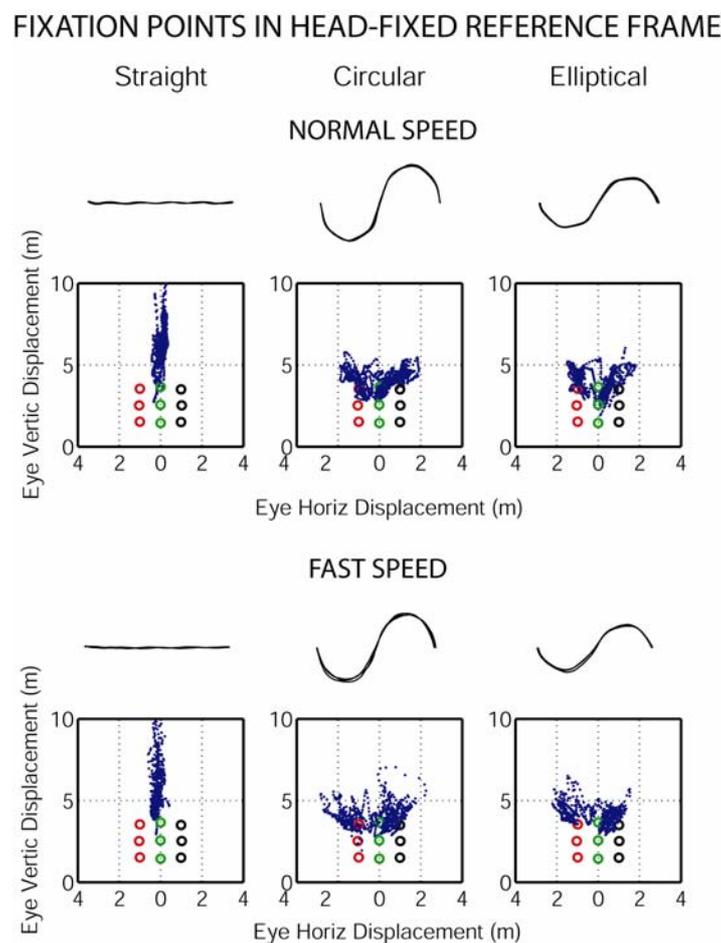


Figure 24 : Mouvements des yeux (en bleu) exprimés dans un référentiel tête fixe (l'inclinaison de la tête n'est pas intégrée à ce niveau), relativement à la grille de calibration (cercles rouges, verts et noirs – voir partie Méthodes du manuscrit). Deux vitesses de marche différentes ont été testées (Haut- « normale » et Bas-« rapide »). Trois essais pour chaque condition sont présentés.

Commentaires :

- 1) Composante verticale du mouvement des yeux : De manière intéressante, la vitesse de locomotion n'a pas d'influence systématique sur la composante verticale du mouvement des yeux (voir la distribution des points de fixation pour le déplacement vertical, lire la figure de haut en bas). En revanche, le regard est porté plus près pour les trajets curvilignes (lire la figure de gauche à droite).

- 2) Composante horizontale du mouvement des yeux : les yeux ne bougent pratiquement pas dans le plan transversal en ce qui concerne la condition « ligne droite ». En revanche, des déviations latérales sont observées pour les trajets curvilignes : l'œil est déplacé à gauche par rapport à la direction « tête droit devant » (représentée par l'alignement des cercles verts) dans la première portion de la trajectoire et est déplacé à droite dans la seconde portion de la trajectoire. Comme nous le verrons dans la figure suivante, ce mouvement des yeux accompagne la déviation vers l'intérieur de la courbe des segments de la tête et du tronc.

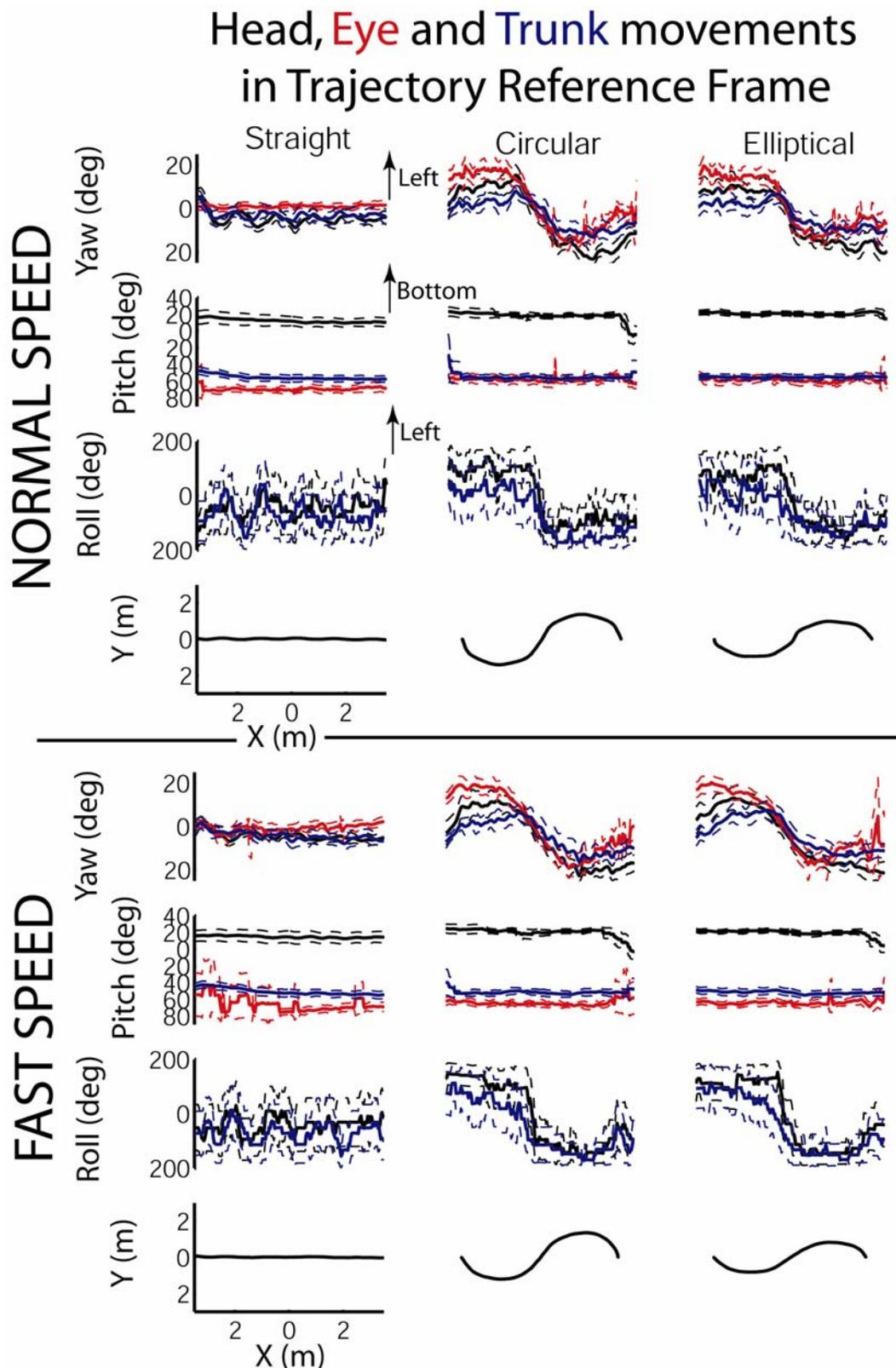


Figure 25 : Suivi de trajectoires (lignes tracées au sol). Mouvements de la tête, des yeux et du tronc dans les différent plans du repère trajectoire. Haut- Vitesse Normale et Bas-Vitesse Rapide. Courbes moyennes (traits pleins) et écart par rapport à la moyenne (pointillés). 107 fichiers au total ont été analysés, 54 pour la condition « vitesse normale » et 53 pour la condition « rapide ».

Commentaires :

Ces courbes correspondent à une marche de 7 mètres le long de l'axe longitudinal de l'espace de capture. Elles sont synchronisées avec les trajectoires présentées au bas des figures.

Ces courbes correspondent aux valeurs absolues et contiennent, au niveau des valeurs absolues, quelques imprécisions liées à la nature des marqueurs utilisés. Celles ci correspondent à l'inclinaison du tronc dans le plan sagittal -« pitch »- : l'angle d'inclinaison n'est pas égal à 0 degré en station debout car les marqueurs corporels définissant l'axe vertical du tronc ne sont pas parfaitement alignés. Ce problème ne se pose pas pour les projections dans le plan horizontal ni pour les mouvements des yeux et celui de la tête (ou des segments rigides ont été utilisés). Néanmoins, plutôt que de présenter des courbes normalisées par rapport à la moyenne de la courbe, nous avons préféré présenter ces courbes qui, par ailleurs, sont tout à fait cohérentes sur le plan qualitatif (pour le tronc).

Cette figure est commentée de haut en bas (effet de la vitesse de marche) et de gauche à droite (effet de la géométrie du trajet). Cette description est effectuée dans les différents plans du repère trajectoire.

Plan horizontal (yaw) : Les mouvements de la tête et du tronc dans le plan horizontal présentent des oscillations liées au pas (autour de 0 degré) qui sont réduites avec l'augmentation de la vitesse de marche (confirmant les résultats présentés en partie II de cette section) lors de la marche en ligne droite. L'œil est orienté droit devant et dévie peu latéralement. La tête, les yeux et le tronc sont orientés en avance par rapport à la direction instantanée de marche (l'axe X du repère trajectoire) et cette anticipation est modulée en fonction des deux portions géométriques du trajet : ces segments dévient vers l'intérieur de la courbe et le signe de cet angle de rotation dans le plan horizontal (« yaw ») change un peu avant la transition entre les deux portions du trajet. L'œil dévie le plus par rapport à la direction instantanée de marche, suivi par la tête et le tronc : cependant cet ordre ne semble pas reproduit lorsque le sens de marche change pour lequel la tête dévie le plus latéralement. En fait, en recalculant la déviation du regard (en combinant

signaux provenant des yeux et ceux provenant de la tête), une bonne symétrie est observée en ce qui concerne les deux sens de marche (non montré).

Plan sagittal (pitch) : l'orientation du tronc varie peu et est fixée à une même valeur dans les différentes vitesses de marche et pour les différentes trajectoires testées. En revanche, l'inclinaison des yeux et celle de la tête est réduite lors de la marche le long de trajets curvilignes : le regard est fixé plus bas. La vitesse de locomotion ne semble pas influencer ce comportement : les sujets porteraient (sous réserve d'une analyse quantitative plus détaillée) leur regard aussi loin lorsqu'ils marchent à vitesse normale ou à vitesse rapide.

Plan frontal (roll) : ces signaux sont particulièrement bruités puisque lorsque le segment oscille autour de l'axe Y de la trajectoire, il peut prendre les valeurs -180 , 0 ou 180 degrés. De manière générale, ici aussi nous pouvons observer que l'inclinaison du tronc et celle de la tête est faite vers l'intérieur de la courbe et que ces deux courbes sont parfaitement en phase lors de la marche à vitesse normale. De manière intéressante, il semble que la rotation du tronc dans le plan frontal soit en avance de phase par rapport à celle de la tête lors de la marche à vitesse rapide : le tronc s'incline avant la tête qui s'incline peu et est mieux stabilisée à cette vitesse de marche.

L'ensemble de ces observations doit évidemment être approfondi au moyen d'une analyse quantitative détaillée. Les changements qualitatifs que nous avons décrit, et notamment ceux qui portent sur l'effet de la géométrie du trajet, pourraient sembler biaisés puisqu'il était demandé aux sujets de marcher le long d'une ligne tracée au sol. Nous avons donc demandé aux sujets de « compléter » les formes curvilignes tracées au sol : il leur était donc demandé de générer une trajectoire curviligne sans que la ligne ne soit tracée au sol. Nous reproduisons ici les courbes obtenues qui démontrent que même sans la présence de cette ligne, les observations rapportées précédemment sont toujours valables.

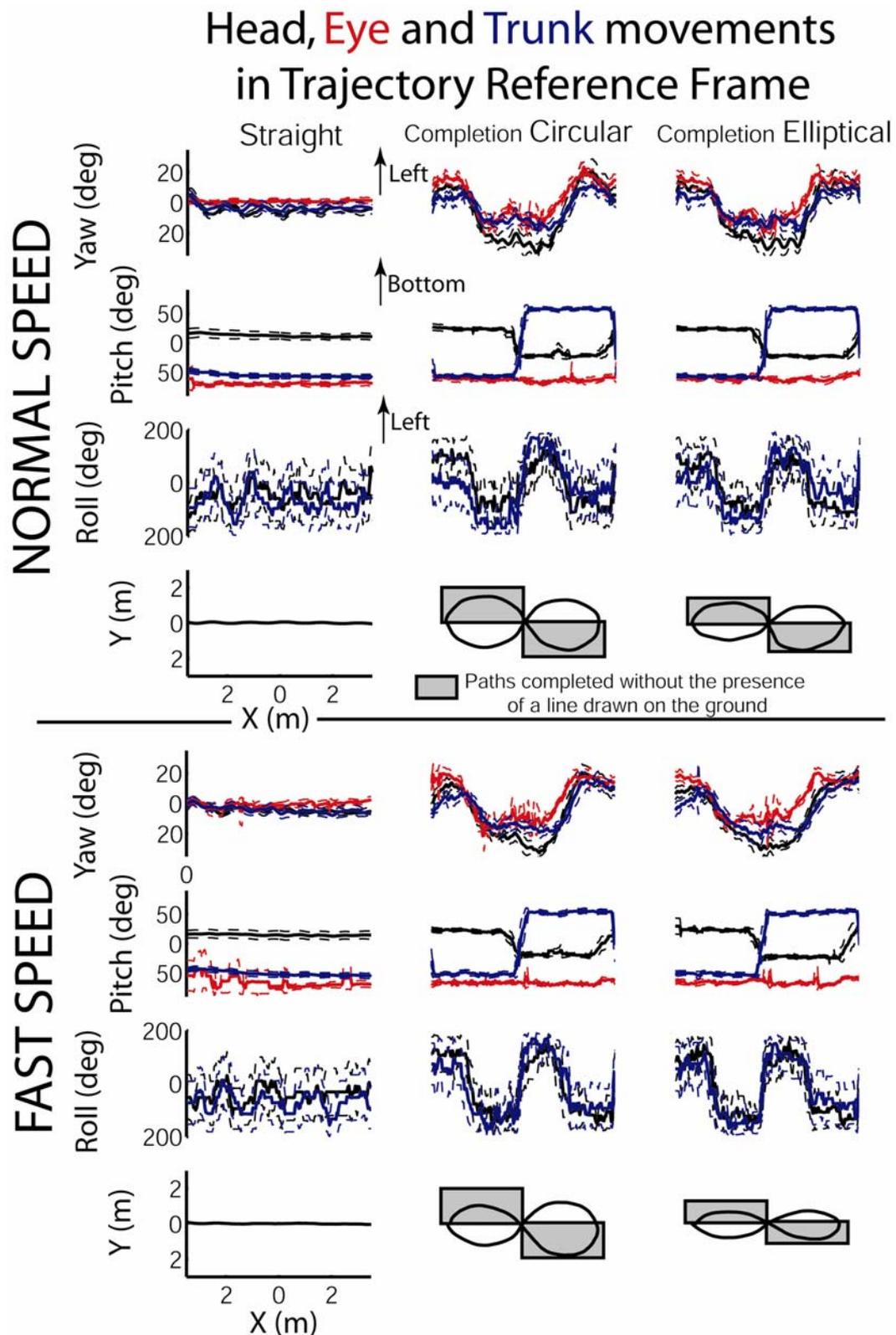


Figure 26 : Suivi (lignes tracées au sol) et complétion de trajectoires curvilignes (encadré gris). Mouvements de la tête, des yeux et du tronc dans les différents plans du repère trajectoire. Haut- Vitesse Normale et Bas- Vitesse Rapide. Courbes moyennes (traits pleins) et écart par rapport à la moyenne (pointillés).. Les sujets commencent par marcher le long de la forme tracée au sol avant de compléter cette forme.

Section 4.04 Génération et contrôle de trajectoires locomotrices complexes : relation entre géométrie et cinématique, la « loi de puissance 1/3 », une loi de simplification ?

Référence de l'étude :

Halim Hicheur, Stéphane Vieilledent, Magnus J.E. Richardson, Tamar Flash & Alain Berthoz,

Velocity and Curvature in Human Locomotion along Complex Curved Paths: A Comparison with Hand Movements,
Experimental Brain Research, 162(2), (2005) 145-154.

Résumé : La possibilité que des processus communs à la génération de trajectoires d'un ou de plusieurs segments corporels a été éprouvée dans cette étude. La relation de puissance 1/3 (liant vitesse de l'effecteur à courbure du trajet), initialement décrite pour des mouvements de la main dans des actions de dessin (Lacquaniti et al., 1983), et observée pour la première fois pour des trajets locomoteurs elliptiques (Vieilledent et al., 2001) a été testée pour des trajets locomoteurs plus complexes, suivant en cela la démarche qui avait été adoptée pour conforter l'existence de cette loi expérimentale, présentée comme « une marque » particulièrement robuste du mouvement biologique. Alors qu'il était demandé aux sujets de marcher à vitesse normale (et constante), des variations systématiques de la vitesse de marche avec les variations géométriques du trajet ont été observées. Cependant, la relation entre cinématique et géométrie du trajet est plus générale que celle prédite par la loi de puissance 1/3 (coefficient qui n'a pas été observé). L'originalité de cette étude réside dans la considération de deux types de trajectoires (celle produite par les sujets et celle (idéale) tracée au sol). En outre, nous avons voulu tester l'hypothèse que les seuls facteurs mécaniques (résultant en des variations de vitesse induites par l'inclinaison du corps vers l'intérieur du virage, pour compenser l'accélération centrifuge) suffisent à prédire les variations de vitesse enregistrées. Notre analyse n'a pas permis de conforter cette hypothèse, suggérant que cette contrainte de la géométrie du trajet sur la cinématique globale de la locomotion résultait probablement d'une stratégie de contrôle optimal de la trajectoire, comme cela a été observée pour des mouvements de la main récemment.

Introduction : L'étude des caractéristiques cinématiques du mouvement biologique a été marquée, au début des années 1980s, par l'observation d'une loi expérimentale robuste, liant la vitesse tangentielle de la main à la racine cubique du rayon de courbure, la loi de puissance $1/3$ (Lacquaniti, Viviani & Terzuolo, 1983). Cet invariant moteur se développe avec l'expérience motrice puisque le coefficient $1/3$ apparaît progressivement avec l'âge et est stabilisé autour de $1/3$ chez des enfants d'une dizaine d'années (Viviani & Schneider, 1991). De manière intéressante, cette loi régule également la perception biologique du mouvement (voir Viviani & Stucchi, 1989 ;1992). Récemment, Vieilledent et al. (2001) ont observé que cette loi semblait également régir la génération de trajets locomoteurs elliptiques. Suivant la démarche adoptée par Viviani et collègues pour conforter la robustesse de cette loi, nous avons testé la relation entre vitesse de marche et courbure du trajet pour des trajets plus complexes que les ellipses. En outre, l'utilisation de telles formes géométriques de trajets permettait d'adresser la question de potentiels processus de segmentation de la trajectoire locomotrice comme cela avait été décrit pour la main (Viviani, 1986).

Méthodes : Nous avons demandé à 9 sujets de marcher le long de deux types de trajets qui se caractérisaient par leur "complexité géométrique", la feuille de trèfle ou cloverleaf et le limaçon de Pascal, déjà étudiés par Viviani et collègues. Nous avons considéré dans cette étude les deux « types » de géométries du trajet inhérents à notre expérience : le trajet produit par le sujet et le trajet « idéal » (la forme de la trajectoire imposée au sujet, tracée au sol). Pour cela, nous avons établi une méthode de correspondance de points entre chaque position enregistrée du corps dans l'espace et la position correspondante à laquelle le sujet aurait du se trouver (s'il avait réalisé parfaitement la tâche) sur la forme idéale. Nous avons effectué des analyses au niveau de la totalité de la trajectoire au bien au niveau de certaines portions de la trajectoire. En outre, nous avons également étudié la relation entre vitesse de marche et courbure du trajet pour des portions de trajet ayant une même gamme de courbure (rayon de courbure $<$ à 2.0 mètres, portions dans lesquelles les contraintes mécaniques dues à l'accélération centrifuge sont comparables) dans le but de tester si les seuls facteurs mécaniques suffisaient à expliquer les variations de vitesse observées.

Résultats : La vitesse de marche était, de manière systématique pour tous les sujets et toutes les formes testées, fortement corrélée au rayon de courbure du trajet.

Cependant, des déviations significatives et systématiques par rapport au coefficient $1/3$ ont été observées. En revanche, pour des formes de trajets différentes ou pour des portions de trajets aux propriétés géométriques différentes, le coefficient liant vitesse et courbure était modulé. Enfin, pour des portions de trajectoire aux propriétés géométriques différentes (mais aux contraintes mécaniques comparables), cette modulation des propriétés de la relation linéaire entre vitesse et courbure était toujours observée. Enfin, l'ensemble de ces observations demeure valide si la géométrie du trajet analysée est celle du trajet idéal, et non celle du trajet généré par le sujet.

Discussion : Nos résultats démontrent que la loi de puissance $1/3$ n'est pas une caractéristique fondamentale des processus de planification de trajets qui s'appliquerait également pour la génération de trajectoires locomotrices. Cependant, l'étude systématique des relations entre cinématique et géométrie du trajet a révélé que les origines de cette forte contrainte de la géométrie du trajet sur la vitesse de marche ne peut être expliquée par les seules contraintes mécaniques (propres aux trajets curvilignes, avec la présence d'une accélération centrifuge) qui influent nécessairement sur les variations de vitesse, mais pas de manière déterminante. En plus de nos résultats détaillés confirmant cette affirmation, l'observation que les sujets ralentissaient et accéléraient en fonction des variations perçues dans la géométrie du trajet (alors que, d'un point de vue mécanique, ils étaient capables de maintenir une vitesse constante de marche (voir études précédentes)), suggère que comme pour les mouvements de la main, le déplacement du corps entier semble répondre à des stratégies de contrôle optimal, qui semblent être une caractéristique forte du contrôle du mouvement biologique (voir sections II.02.d et II.03.a).

H. Hicheur · S. Vieilledent · M. J. E. Richardson ·
T. Flash · A. Berthoz

Velocity and curvature in human locomotion along complex curved paths: a comparison with hand movements

Received: 18 December 2003 / Accepted: 13 September 2004 / Published online: 7 December 2004
© Springer-Verlag 2004

Abstract There is extensive experimental evidence linking instantaneous velocity to curvature in drawing and hand-writing movements. The empirical relationship between these characteristics of motion and path is well described by a power law in which the velocity varies in proportion to the one-third power of the radius of curvature. It was recently shown that a similar relationship can be observed during locomotion along curved elliptical paths raising the possibility that these very different motor activities might, at some level, share the same planning strategies. It has, however, been noted that the ellipse is a special case with respect to the one-third power law and therefore these previous results might not provide strong evidence that the one-third power law is a general feature of locomotion around curved paths. For this reason the experimental study of locomotion and its comparison with

hand writing is extended here to non-elliptical paths. Subjects walked along predefined curved paths consisting of two complex shapes drawn on the ground: the cloverleaf and the limaçon. It was found that the data always supported a close relationship between instantaneous velocity and curvature. For these more complex paths, however, the relationship is shape-dependent—although velocity and curvature can still be linked by a power law, the exponent depends on the geometrical form of the path. The results demonstrate the existence of a close relationship between instantaneous velocity and curvature in locomotion that is more general than the one-third power law. The origins of this relationship and its possible explanation in the mechanical balance of forces and in central planning are discussed.

Keywords Locomotion · Curved paths · Whole body · Kinematics · Geometry

H. Hicheur (✉) · S. Vieilledent · M. J. E. Richardson ·
A. Berthoz
Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action,
CNRS Collège de France,
11 place Marcelin Berthelot,
75005 Paris, France
e-mail: halim.hicheur@college-de-france.fr
Tel.: +33-1-44-27-14-07
Fax: +33-1-44-27-13-82

H. Hicheur
Laboratoire Mouvement Action et Performance, INSEP,
75012 Paris, France

T. Flash
Department of Applied Mathematics, Weizmann Institute of
Science,
76200 Rehovot, Israel

Present address:
S. Vieilledent
CURAPS, Université de la Réunion,
97430 Le Tampon, France

Present address:
M. J. E. Richardson
Laboratory of Computational Neuroscience, École
Polytechnique Fédérale de Lausanne,
1015 Lausanne, Switzerland

Introduction

Walking is a motor activity that combines continuous, fine coordination of the limbs and trunk across each step with the planning strategies of goal-directed movements. Walking along curved paths is a common task for humans and puts a greater demand on balance maintenance and motion planning than walking in a straight line. Sensory information coming from different modalities (visual, vestibular, or proprioceptive) is available to the walker for steering in the desired direction. The relative importance of these sources of information has been extensively studied to determine the extent to which they are used in the control of locomotion. Studies on curved locomotion in particular have concentrated on sensory systems which play a role in maintaining stable displacement and gaze control (Grasso et al. 1996; Imai et al. 2001; Courtine and Schieppati 2003). Interactions between the relative movements of the head, body, and eyes have been described (Grasso et al. 1998), and Imai et al. (2001) have drawn attention to the sum of linear accelerations acting on the

head—the so-called gravito inertial acceleration (GIA) vector. The authors proposed that these linear inertial forces underlie the perception of our own movement and help to coordinate the head, body, and eyes when walking along a curved path. These studies, therefore, addressed the vestibular contribution to the control of locomotion along curved paths.

Other approaches have emphasized the role played by visual input in the control of locomotion and the perception of displacement in the environment. For example, when walking toward a specific location (locomotor goal) a person might displace his body by trying to minimize the variations between the heading (perceived from optic flow) and the goal, by placing the focus of expansion on the target (Warren et al. 2001). Alternatively, a person might perceive the visual direction of the goal with respect to the body and walk in this direction, centring the goal at the midline with respect to the body's locomotor axis. These two strategies have been addressed in the context of locomotion along straight-line paths (Warren et al. 2001). In contrast Wilkie and Wann (2003) proposed that it might not be necessary to recover heading from optic flow in the control of curved locomotion. Rather they emphasized the role of active gaze and retinal flow (or extra retinal gaze angle information) for the control of steering around curved paths.

These approaches have emphasized the vestibular (Imai et al. 2001) and visual contributions in the on-line control of locomotion (Warren et al. 2001; Wilkie and Wann 2003). Few studies have been designed to study the relationship between locomotor velocity and the local curvature of the locomotor path or have addressed the effect of the trajectory as a whole on locomotor planning. This analysis of dynamic and static features of goal-directed movements along desired paths has, however, been one of the central approaches in the study of arm control.

Curved hand trajectories: the one-third power law

A striking characteristic of human arm trajectories is that they show a stereotyped velocity profile when the path is constrained (for point to point movements or the tracing of a template) both in terms of position and velocity (Abend et al. 1982). It is still not clear which criteria are employed by the central nervous system (CNS) to generate such repetitive patterns. For example, many authors have considered the maximization of smoothness of the endpoint trajectories as an optimisation criterion, achieved either by the minimization of the hand jerk (Flash and Hogan 1985) or by the minimization of the rate of change of joint torques (Kawato et al. 1990). The stereotypic patterns observed in human arm trajectories might be the product of several simplifying rules governing arm trajectory formation. One of these rules manifests itself in a relationship between geometrical and kinematic attributes of the trajectories observed for 2D (Viviani and Terzuolo 1982) and 3D (Massey et al. 1992; Cheron et

al. 1999) human handwriting and drawing movements. According to this relationship (Eqs 1 and 2), hand velocity decreases at the more curved parts of the trajectory and increases when the trajectory becomes straighter. A power law relating tangential velocity to the radius of curvature was introduced in order to describe how the CNS might generate and control these movements (Lacquaniti et al. 1983), and is expressed as follows:

$$V(t) = K.R(t)^\beta \quad (1)$$

or, equivalently, in the logarithmic form:

$$\log V(t) = \log K + \beta . \log R(t) \quad (2)$$

where V is the hand tangential velocity, R is the radius of curvature, β is a constant exponent, and K is the *velocity gain factor*, which is a piecewise constant (Viviani and Cenzato 1985). For complex trajectories these authors showed that the velocity gain factor K is constant within some identifiable geometrical subunits and discontinuously changes at the transition points that separate two consecutive units. This observation, of identifiable units of motor action, suggests a segmentation strategy for the planning of complex movements. Although K changes from one unit to another, the β exponent was empirically found to be near 1/3 for all parts of the trajectory. Thus the one-third power law provides a quantitative description of both movement generation and segmentation.

The mechanisms that lie at the origin of this law are still debated. Schaal and Sternad (2001) have proposed that the nonlinear properties of mechanical systems such as the arm may contribute significantly to the observation of the law. The same authors (Sternad and Schaal 1999) have also proposed that, rather than reflecting a segmented control mechanism, the modulation of the velocity gain factor K is merely a by product of the underlying mechanics. At the same time that the hand appears to undergo discontinuous changes in the velocity gain factor, analysis of joint angles showed only continuous oscillatory patterns without the necessity for the CNS to modulate a specific term K —the apparent discontinuities come from the non-linear relationship of joints to hand position. Wann et al. (1988) were able to predict this power law for elliptical drawing movements after modification of the original minimum-jerk model where they replaced the assumption of a Newtonian point-mass with a visco-elastic body and in a related study Gribble and Ostry (1996) showed that the spring-like properties of the arm might contribute significantly to the emergence of the power law. The conclusion of these authors is that this power law is a by-product of muscle mechanics and has no central origins.

Other computational models based on optimality principles such as maximum smoothness (Todorov and Jordan 1998; Richardson and Flash 2002) or minimum variance (Harris and Wolpert 1998) also predict the one-third power law. These results suggest that the law might

be an epiphenomenon of a particular global planning strategy.

In contrast, many studies have claimed that the power is centrally planned. For example, de'Sperati and Viviani (1997) have found that the power law applies also to pursuit eye movements. Recent neurophysiological observations provided a neural correlate to this law. In a drawing task where monkeys traced curved paths (lemniscates or ellipses), Schwartz and coworkers showed that the power law described for human drawing was also evident in the neural representation of monkey hand trajectories (Schwartz and Moran 1999; Reina and Schwartz 2003). These authors studied the magnitude of population vectors calculated from firing rates of large populations of cells in the motor cortex while the monkeys were drawing. They found that a relationship between the directional and speed representation in the firing rates of these cells is robust during drawing. Moreover the power law was represented in both the neural (the time-shifted population vectors; see Schwartz and Moran 1999 for details) and actual hand trajectories leading the authors to the conclusion that the one-third power law is a direct product of neural processing.

Regardless of whether the observed power law is caused by peripheral mechanisms, central mechanisms, or some combination thereof, it is nevertheless a succinct representation of an experimentally robust feature of hand drawing movements.

The one third power law in human locomotion

Recently, the relationship between velocity and curvature was examined for human locomotion (Vieilledent et al. 2001). The same form of relationship between velocity and radius of curvature was found—during locomotor movement along elliptical paths the 2D head motion obeyed the one-third power law. This observation did not depend either on the direction of walking (clockwise or counter clockwise) or on the walking speed being tested (normal and fast). It should be noted that the power law has also been observed during locomotion at the level of the foot trajectory (Ivanenko et al. 2002). Concerning the ellipses used by Vieilledent et al. (2001) it has been argued that, from the standpoint of the power law, ellipses are a special case and do not provide a stringent test—power-law motion around an ellipse corresponds to simple harmonic motion. It is therefore necessary to test locomotion around more complex paths to assess the robustness of this power law for whole-body displacement during human locomotion. This is the purpose of the current study.

The aim is to examine the relationship between velocity and curvature at the level of the displacement of the body as a whole around two complex shapes—the cloverleaf and the limaçon—that have already been studied for hand drawing (Viviani and Flash 1995). Because these shapes are constituted of separable geometrical units this allows us to also test for a constancy or modulation of the velocity

gain factor K (as reported for hand movements) at the transition points separating some specific portions of the trajectory. Results will systematically be compared with those observed by Viviani and Flash (1995) to examine the common and distinct features of the planning strategies for hand motion and full-body displacement around the similar shapes.

Methods

Procedure

The tested paths consisted of a cloverleaf (Fig. 1) and a limaçon both, with a perimeter of 20 meters. They were drawn on the floor before the experiment using their parametric coordinates (Viviani and Flash 1995) according to the following equations:

Cloverleaf (Eq. 3)

$$\begin{cases} X(\theta) = a \cdot \sin 2\theta \cdot \cos \theta \\ Y(\theta) = a \cdot \sin 2\theta \cdot \sin \theta \end{cases}$$

With

$$a=2.06 \text{ m}$$

Limaçon (Eq. 4)

$$\begin{cases} X(\theta) = a \cdot (\cos \theta + b \cdot \cos 2\theta) \\ Y(\theta) = c \cdot (\sin \theta + b \cdot \sin 2\theta) \end{cases}$$

With

$$a=0.88 \text{ m}, b=2.42, \text{ and } c=0.36 \text{ m}$$

Task

Nine male subjects (age 32.1 ± 11.8 years) with no known visual or vestibular pathology volunteered for the experiment. The experiments were approved by the local ethics committee and subjects gave their informed consent before their inclusion in the study. Each subject was required first to observe the path drawn on the floor and then to walk

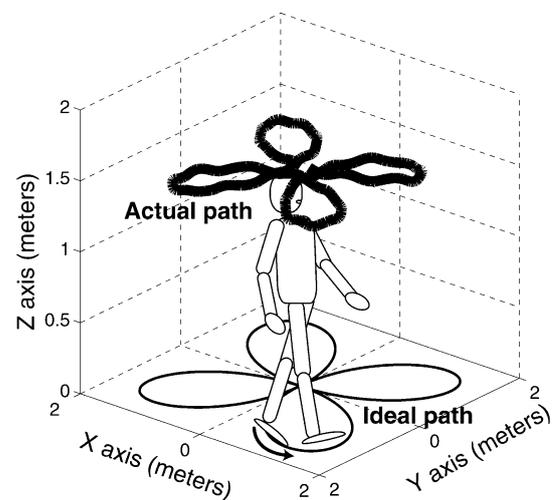


Fig. 1 Subjects walked along a twenty-meter perimeter shape drawn on the ground (here the cloverleaf) in a counter-clockwise direction (arrow). Each subject walked five consecutive laps, with the analysis focusing on the laps 2, 3, and 4. The body marker corresponds to the midpoint of the shoulders

accurately at normal (“natural”) velocity along it. They performed three trials for the two shapes (cloverleaf and limaçon). Each trial comprised five consecutive complete revolutions of the shape (laps) in a counter-clockwise direction (CCW) at a velocity comfortable for the subject. If subjects deviated significantly from the shape drawn on the ground the trial was rejected. Within a trial we isolated the second, third and fourth completion and treated them separately in a lap by lap analysis. Furthermore, each lap of the limaçon was split into two loops corresponding to the small and large parts of the shape. Thus, we analysed for each subject 3 trials×2 shapes×3 laps where each lap of the cloverleaf was regarded as a single loop and each lap of the limaçon contained two loops, one big and one small.

Headphones providing white noise were worn to prevent any focusing by the subject on auditory cues or the counting of steps. Light-reflective markers were located on the body (left and right shoulders) of the subjects. The 3D positions of these markers in space were recorded at a sampling rate of 60 Hz using an optoelectronic video motion capture device (Vicon V8, Oxford Metrics) composed of 13 cameras. The midpoint of the line joining the left and right shoulder markers was taken as the position of the body in space. It is the X, Y recorded positions which are used to calculate the trajectory and path (Fig. 2). Reconstruction and processing of data were performed using Vicon (Workstation V4.4, Oxford Metrics) and 3DVL software (Kihopsys).

Data analysis

Raw data

Data filtering is known to influence the measured velocity–radius relationship for movements of the upper limb (Gribble and Ostry 1996; Schaal and Sternad 2001). In this study raw data was first weakly filtered using a fourth-order low-pass filter algorithm with a high cut-off frequency of 10.0 Hz.

Velocity profile

Human walking is characterized by velocity oscillations, because of the pendular mechanical energy exchange between the potential and kinetic energies (Cavagna and Margaria 1966). These oscillations are observed within each step and depend on walking speed (Willems et al. 1995). The present study focuses on the influence of the geometry of the curved locomotor path and velocity profile calculated in the horizontal plane (the duration for a complete revolution of the trajectory is equal, at least, to 12 s) at the level of the shape as whole. The higher-frequency stepping oscillations were therefore effectively averaged out by further filtering the velocity profile using the same filtering algorithm, but with a cut-off frequency of 0.5 Hz.

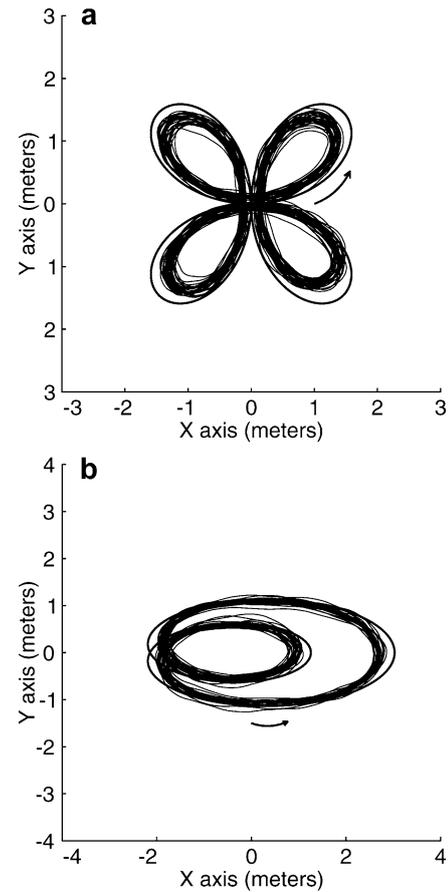


Fig. 2 Trajectories of the body marker projected on to the ground for all subjects (*dark line*) and ideal shape drawn on the ground (*clean line*). The *arrow* indicates the direction of the walk. Note that the trajectories are almost always inside the shape to be followed at the regions of highest curvature. *Top panel*, cloverleaf; *bottom panel*, limaçon

Curvature profile

In order to calculate the velocity–curvature relationship it is necessary to extract the curvature from the trajectory of the walker. The radius of curvature is usually calculated by use of the formula:

$$R(t) = (\dot{x}^2 + \dot{y}^2)^{3/2} / (\dot{x} \cdot \ddot{y} - \dot{y} \cdot \ddot{x}) \quad (5)$$

where \bar{x} , \bar{y} and \bar{y} are the first and second time derivatives, respectively, of the x and y coordinates of the subject’s position in space. This method will be called the *actual path method* or APM. Unfortunately, calculation of the curvature from the subject’s trajectory using this formula amplifies the noise inherent in the measurement process and therefore requires a large amount of filtering (cut-off frequency 0.5 Hz). For this reason a second way of measuring the path was developed in which the curvature of the template on the ground closest to the subject was used. This will be called the *ideal path method*.

Ideal path method

At each instant, the ideal path method (IPM) consists in establishing a correspondence between each point on the actual path (trajectory of the walker) with a corresponding point on the ideal path drawn on the ground. For our given recorded position of the body, we calculated the equations of the perpendicular to the tangent line to the body trajectory. This line intersects at a given point with the ideal path for which the curvature is known exactly through Eqs. (3) and (4). The IPM therefore avoids the filtering required for the APM. An illustration of the application of this technique is given for both the whole shape and specific portions of the path (Fig. 3).

Velocity/curvature relation

After filtering, the first and last ten percent of the data (filtered velocity and actual curvature profiles, and also the unfiltered ideal curvature profile) for each completion of the shape were discarded to eliminate distortions from digital filter onsets (Schaal and Sternad 2001). The velocity profile of the body was then compared to both the curvature profile generated by the actual and ideal path methods (Fig. 4).

Statistical analysis

Every statistical test was performed on the Fisher transform of the correlation coefficients rather than directly on the correlation coefficients themselves. However, in the results section, the values were transformed back and reported into their original scale. Not only were the correlation coefficients compared (9 subjects \times 2 methods \times 3 laps \times 2 loops for the limaçon) but also the slopes of

the regression line β and the velocity gain factors K using repeated measurements analysis of variance (ANOVA) and t tests by means of the Statistica 5.1 software package (Statsoft).

Results

Body trajectories and imposed paths

As a first observation it was noted that at the regions of highest curvature the recorded trajectories of the body projected on to the floor were inside the template drawn on the ground (Fig. 2). Given that the measured position is the midpoint between the shoulders and that the experimenter carefully monitored that the feet were on the shape, this observation reveals a tendency for subjects to lean inside the curve when performing the task. This effect of leaning was strongest in regions of highest curvature and is therefore consistent with the countering of centrifugal force with gravity to maintain balance. The upper-body trajectories (actual path) are therefore not completely superimposable on the templates (ideal path) drawn on the floor.

To obtain a measure of this disparity the average curvature per lap and per loop for the ideal and actual paths were calculated. The mean radius of curvature is 1.25 m for the ideal cloverleaf whereas it is 1.19 ± 0.08 m (across subjects) for the actual path. No significant difference was observed across trials or laps ($P > .05$) nor between the actual and ideal paths for the mean radius of curvature ($P > .05$). The mean radius of curvature was equal to 2.18 m for the small loop and 2.98 m for the big loop of the ideal limaçon. These values were equal to 1.95 ± 0.27 and 3.15 ± 0.23 m (across subjects), respectively, for the small and big loops of the actual path. No significant difference was observed across trials or across laps

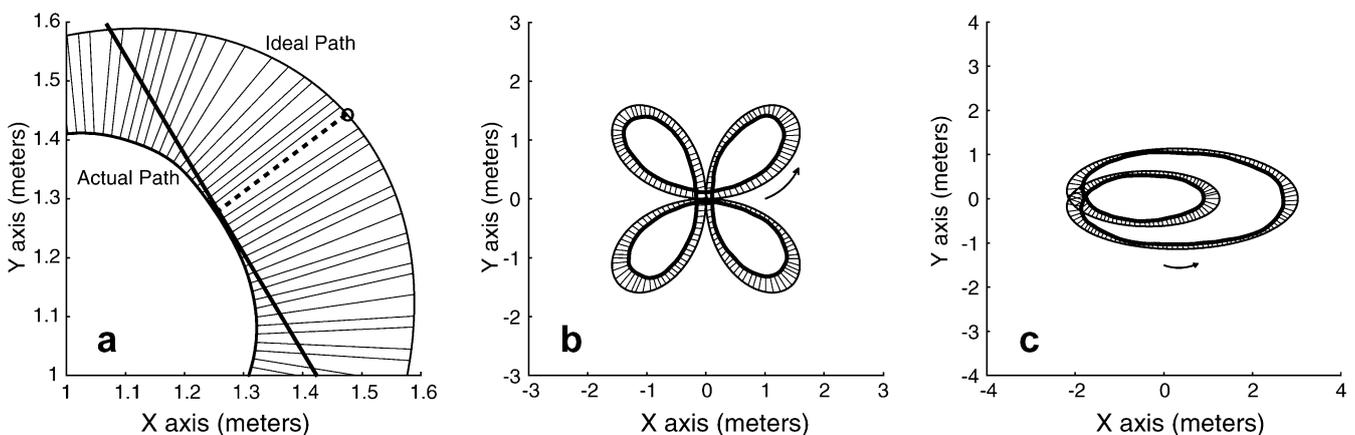
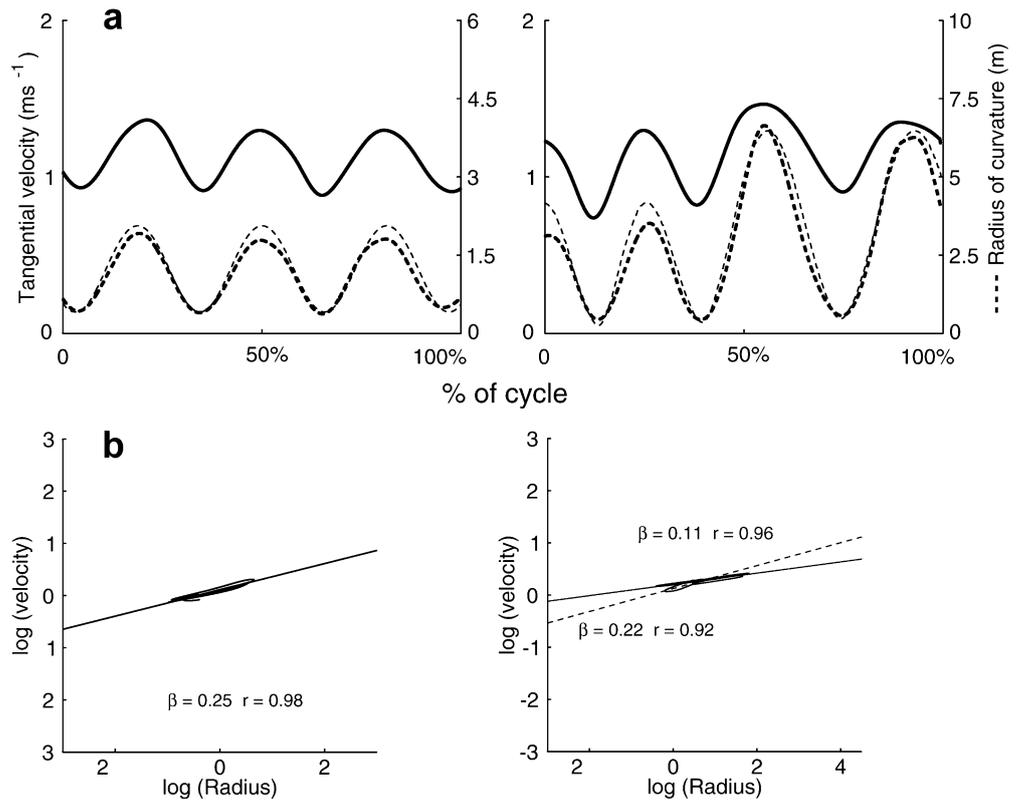


Fig. 3 (Left panel) Local correspondence. Illustration of the technique developed to establish a correspondence between shape points and body positions. For each recorded position on the actual body path we look for the intersection point between the perpendicular (dashed line) to the tangent line (solid line) and the shape to be followed, considered the “ideal” path. At this intersection point with the shape (open circle), the corresponding radius of curvature is calculated. (Middle and right panels) Whole

shape correspondence. Calculation of the curvature from the shape to be followed. For each position of the body projected on the ground (dark line, inside) a corresponding point is chosen on the shape to be followed (clear line, outside). Although we performed calculations with the totality of the segments linking each point of the actual path to a corresponding point of the ideal path, we display here only quarter segments for reasons of clarity

Fig. 4 Velocity–curvature relationship for a typical subject. *Left*, cloverleaf; *right*, limaçon. *Top panel*: Time course of the body velocity (*bold line*), and radius of curvature (*dashed line*) for both actual (*bold*) and ideal (*thin*) paths. The time course presented corresponds to a complete revolution (cycle) of the shape. *Bottom panel*: power law between the velocity and the radius of curvature in a log–log scale (the *right plot* corresponds to the two loops of the limaçon)



($P > .05$) for each loop of the limaçon. No significant difference was observed between the actual and ideal paths when comparing each loop of the actual path with the corresponding loop of the ideal path ($P > .05$). However, for the cloverleaf and for the small loop of the limaçon, the mean curvature of the ideal path was slightly higher than that of the actual path. This is explained by the observation that regions of highest curvature of the actual trajectories are usually within the ideal ones (Fig. 2).

Rhythm of execution

The average velocities over shape completions were equal to 1.09 ± 0.10 m s⁻¹ for the cloverleaf and 1.24 ± 0.11 m s⁻¹ for the limaçon (no significant difference across successive completions or laps, $P > .05$). These average velocities were statistically different between the two shapes ($F_{(1,6)} = 119.42$, $P < .0001$). Interestingly, the average distances covered by subjects were also statistically different between the two shapes (16.42 ± 0.94 m for the cloverleaf and 17.60 ± 0.68 m for the limaçon, $F_{(1,6)} = 107.86$, $P < .0001$). As a result, a tendency for all subjects to maintain a constant duration for the completion of a movement cycle was observed even if these durations were statistically different between each shape (15.30 ± 1.97 s for the cloverleaf and 14.33 ± 1.65 s for the limaçon — $F_{(1,6)} = 19.41$, $P < .01$).

Speed–radius relationship: actual and ideal path

The velocity–curvature relationship is expressed here using a logarithmic scale (Eq. 2) to identify any dependencies given by a power law. The results were analysed in three stages: first the existence of a strong correlation between velocity and curvature was tested (by calculating the r correlation coefficient between these variables). Then the slopes of the regression line which gives the power-law exponent β and the velocity gain factor K (Eq. 2) were calculated. All of these results (r coefficient and terms of the power law) are presented for the two methods of curvature calculation (APM or IPM; Tables 1 and 2).

Concomitant variations of velocity with the geometric aspect of the shape are observed (Fig. 4) in the form of a strong relationship between the tangential velocity and the radius of curvature (for both actual and ideal paths) expressed in a logarithmic scale (Fig. 4). This relation is well described by a power law.

The results are presented for each subject and a mean value is also presented across subjects. For each subject we first verified that no significant difference ($P > .05$) was observed between the three performed trials and the three laps within each trial before calculating an average value across the three analyzed trials and the nine corresponding laps.

Table 1 CLOVERLEAF—Correlation Coefficients (r) and Slopes of the regression line (β) between $\log V$ and $\log R$ (actual and ideal paths) for all subjects. No difference ($P>.05$) is observed between successive laps (repetitions) for each subject. The mean results and standard deviation across subjects are also presented

	Actual path		Ideal path	
	r	β	r	β
S1	0.96	0.26	0.91	0.25
S2	0.97	0.23	0.95	0.26
S3	0.96	0.24	0.91	0.22
S4	0.92	0.20	0.89	0.20
S5	0.96	0.24	0.96	0.29
S6	0.96	0.24	0.96	0.28
S7	0.98	0.30	0.94	0.29
S8	0.98	0.28	0.96	0.29
S9	0.98	0.30	0.93	0.28
Mean	0.96±0.03	0.25±0.04	0.93±0.03	0.26±0.04

Table 2 LIMACON—correlation coefficients (r) and Slopes of the regression line (β) between $\log V$ and $\log R$ (actual and ideal paths) for all subjects. No difference ($P>.05$) is observed between successive laps (or loops) for each subject. The mean results and standard deviation across subjects are also presented

	Actual path				Ideal path			
	Small loop		Big loop		Small loop		Big loop	
	r	β	r	β	r	β	r	β
S1	0.93	0.23	0.96	0.12	0.84	0.12	0.92	0.10
S2	0.94	0.28	0.97	0.17	0.88	0.18	0.93	0.13
S3	0.90	0.23	0.91	0.13	0.90	0.14	0.91	0.10
S4	0.93	0.20	0.95	0.13	0.91	0.16	0.93	0.12
S5	0.93	0.24	0.95	0.19	0.92	0.18	0.97	0.15
S6	0.93	0.28	0.95	0.16	0.96	0.21	0.92	0.15
S7	0.91	0.31	0.97	0.18	0.89	0.20	0.93	0.15
S8	0.93	0.27	0.96	0.17	0.93	0.19	0.95	0.14
S9	0.94	0.32	0.95	0.18	0.91	0.19	0.93	0.15
Mean	0.92	0.26	0.95	0.16	0.91	0.17	0.93	0.13
	±0.08	±0.07	±0.04	±0.03	±0.04	±0.03	±0.03	±0.02

Cloverleaf

The strength of the velocity–curvature correlation For the cloverleaf the correlation coefficients between $\log V$ and $\log R$ were always higher than 0.80 for all subjects for both ideal and actual paths. On average this correlation coefficient was equal to 0.96±0.03 for the actual path and 0.93±0.03 for the ideal path.

The velocity gain factor K This quantity relates the geometrical and kinematic aspects of the movement trajectory, either at the level of the shape as a whole or within segments of the shape. Strong variability was observed between the subjects, explained by their different natural walking speeds. The mean $\log K$ across subjects was equal to 0.04±0.10 (actual path) and 0.01±0.09 (ideal path) for a complete lap. The K values are not significantly different between the actual path and the ideal path ($P>.05$).

The exponent β of the measured power law Again, the slopes of the regression line β between $\log V$ and $\log R$ were not significantly different for the actual (0.25±0.04) versus the ideal (0.26±0.04) paths ($P>.05$). The exponent β ranged between 0.20 and 0.29 for the ideal path and between 0.20 and 0.30 for the actual path. It can already be observed that for the cloverleaf the exponent is systematically less than the one-third value seen in hand drawing and for locomotion around an ellipse (Vieilledent et al. 2001). For drawing, Viviani and Flash reported for the cloverleaf, a mean β value of 0.325 (β ranged between 0.287 and 0.391 for the three subjects which participated in their experiments).

Limacon

The strength of the velocity–curvature correlation The correlation coefficient between $\log V$ and $\log R$ is equal to 0.92±0.08 and 0.95±0.04 for the actual path and 0.91±0.04 and 0.93±0.03 for the ideal path, respectively, for the small and large loops of the limacon.

The velocity gain factor K We observed a strong modulation of K between the small ($\log K=-0.001 \pm 0.091$ and 0.002 ± 0.097 , respectively, for the actual and ideal path) and large ($\log K=0.13 \pm 0.10$ and 0.12 ± 0.09 , respectively, for the actual and ideal path) loops of the limacon. K values are not different for the actual and the ideal paths ($P>.05$). Thus clear modulation the velocity gain factor is observed here (unlike for the loops of the cloverleaf) at the transition point separating the two subunits of the limacon ($F_{(1,7)}=264.12$, $P<.0001$ for the actual path, and $F_{(1,7)}=508.43$, $P<.0001$ for the ideal path). The same observations (a single K value for the cloverleaf and different K values for the two loops of the limacon) were reported by Viviani and Flash for hand drawing movements.

The exponent β of the measured power law For the limacon β was equal to 0.26±0.07 and 0.16±0.03 respectively for the small and large loops of the actual path and was equal to 0.17±0.03 and 0.13±0.02 for the same loops of the ideal path. These results show a significant difference between the actual and the ideal paths ($F_{(1,7)}=35.53$; $P<.01$) which is also observed when the small and large loops of either the actual path ($F_{(1,7)}=89.78$; $P<.001$) or the ideal path ($F_{(1,7)}=77.20$; $P<.001$) are compared. It is clear for the limacon that two different β values are observed, one for each portion (loop) of the shape. Again, our results for locomotion are different (much lower) from those reported by Viviani and Flash (1995) for the same shape studied in hand drawing. The last authors reported mean β values of 0.340 (β ranged between 0.324 and 0.357) and 0.321 (β ranged between 0.310 and 0.329), respectively, for the small and large loops of the limacon. While these authors found only a modulation of the K factor we report here also a modulation of the β exponent.

The variability of the results is greater when using the APM compared to the IPM for the limaçon.

Velocity/curvature—influence of the magnitude of curvature

It was noted earlier that the trajectory of the upper body (actual path) was often within the position of the shape drawn on the ground revealing the need of the walker to lean inside the curve to perform the task correctly. The function of leaning is probably to allow the walker to compensate for the centrifugal acceleration (mV^2/R) as suggested by Greene (1985) in a study where subjects had to run at a maximum velocity along an arc of circle. Because this mechanical effect is one possible explanation for the velocity–curvature relationship in locomotion, we tested how important the magnitude of curvature of the actual path is on the resulting velocity–curvature relationship for human walking. To this purpose we performed a sub-analysis to investigate the characteristics of the velocity–curvature relationship for the same magnitude of curvature (for a radius less than 2.01 m) for the two geometrical forms (Fig. 4). This tests if the form of the local–velocity curvature relationship is context dependent, i.e. depends on the global geometrical form of the shape. For this analysis, we also verified how repetitive and homogeneous our experimental observations were across trials ($n=27$ for each shape), by verifying that no statistically significant difference exists from one trial to another ($P>.05$).

Cloverleaf and limaçon

The mean correlation coefficients between $\log V$ and $\log R$ were equal to 0.96 ± 0.03 for the cloverleaf and were 0.89 ± 0.13 and 0.82 ± 0.15 , respectively, for the small and large loop of the limaçon.

Although we are examining here the two loops of the limaçon within a similar magnitude of curvature, the velocity gain factor was statistically different for the two loops of the shape ($F_{(1,7)}=252.09$; $P<.001$). Mean K values were equal to -0.007 ± 0.104 and 0.13 ± 0.09 , respectively, for the small and large loops of the limaçon, and comparable with the results obtained for the “entire shape” analysis previously presented. The mean $\log K$ value for the cloverleaf is similar to that observed for the same shape before (0.05 ± 0.10).

Again, β values are comparable with the results presented in the previous section. Mean β values were equal to 0.26 ± 0.04 for the cloverleaf and equal to 0.28 ± 0.11 and 0.13 ± 0.03 , respectively, for the small and large loops of the limaçon. A statistically significant difference was observed between these loops ($F_{(1,7)}=147.73$; $P<.001$).

This analysis demonstrates that the relationship between the instantaneous velocity and curvature does depend on context (the exponents were 0.26, 0.28, and 0.13). Hence,

the form of the local relationship is a function of more global aspects of the shape.

Discussion

The existence of a close relationship between the instantaneous velocity of the body and the instantaneous curvature of the shape was seen in a previous study (Vieilledent et al 2001) in which subjects were required to walk around ellipses of various size drawn on the ground. This relationship was well described by the one-third power law, which has been seen in the drawing of shapes by the hand. This result raised the intriguing possibility that some of the geometrical aspects of locomotor and hand-movement planning might be shared. However, the ellipse is a special case for the one-third power law, and hence if the result is to be established as general principle of locomotion around curved paths more complex shapes should be tested. This was the aim of the present study in which walking of the cloverleaf and limaçon was examined.

In contrast with the study of elliptical paths, our results demonstrate that the one-third power law does not describe the velocity–curvature relationship in locomotion around more complex shapes. Although this relationship can still be described by a power law, the exponent is no longer fixed at the 0.33 value but is a function of the shape. The values are not in agreement with those reported for the drawing of the same shapes (Viviani and Flash 1995).

Another aspect of the one-third power law is its use in the inference of segmented planning by the central nervous system. In hand movements a pre-factor in the law, the velocity gain factor K , is seen to change at different segments of the paths (Viviani and Cenzato 1985). The shapes chosen here allowed us to test this aspect of locomotion by examination of the modulation of the terms of the power-law fit around different portions of the shape. For locomotion along these shapes, both the velocity gain factor K and the power law exponent β were seen to be modulated at the transitions points separating two subunits of the trajectory. This type of description of the trajectory by the power law is more in the nature of a fit of a function to data rather than a general principle—the power law does not describe locomotion with the same level of generality as for hand movements. Irrespective of the form of the law relating velocity to curvature, our results show that even for complex shapes the velocity varies with instantaneous curvature. However the form of this relationship does not seem to be constant over shapes. This curious fact suggests that both local and global geometric aspects are taken into account in the planning strategy—velocity is always a function of local curvature but the function changes with the global aspects of the shape.

One question raised in this study, which is also applicable to the tracing of shapes by the hand, is which properties of the trajectory to use in the calculation of the curvature variable from the data. Two paths can be used in

the calculation of curvature—the actual path chosen by the walker or the template drawn on the ground. Although similar, they were not identical, because it was noted that the actual path was often within the ideal path, because of the lean of the walker. In examining velocity–curvature relationships it can be asked whether the velocity variations were related to the variations of curvature of the actual or ideal path. The quantitative differences in the power law terms observed between the actual and ideal paths might be attributed to the methods used for calculating curvature (the APM might give different results, depending on the filtering algorithms, see Schaal and Sternad 2001). However, we found that the global features of the velocity–curvature relationship are similarly observed (a strong correlation, the K factor is unchanged from one loop of the cloverleaf to another, the K factor and the β exponent changing from one loop of the limaçon to another) for the ideal and actual paths. However, with the ideal path method, it is possible to relate velocity profiles (which differ across subjects) to a single geometrical form, i.e. the ideal path along which subjects had to walk. Furthermore, this method relies on a simple geometrical transformation (a projection from one path to another) and is not sensitive to the properties of filtering algorithms used to calculate curvature. Thus, for studies where the geometrical form of the path is constrained, investigating the influence of the curvature variations of the imposed (ideal) path on the kinematic profile would be advantageous, because it avoids filtering. It can also be argued that the ideal path is the goal of the walker and therefore a source of information taken into consideration by subjects. In a study that examined the anticipative control of car driving, the driver knows before taking a bend that he will have to decelerate at the point of maximum curvature (Land and Lee 1994). The same type of problem between the geometry and kinematics must be solved by the CNS—both visual information and knowledge about the locomotor apparatus (Loomis and Beall 1998) might interact during walking enabling humans to control their movement. During locomotion along curved trajectories, “perceptuo-locomotor” interactions comparable with the “perceptuo-motor” interactions described by Viviani et Stucchi (1989, 1992) are likely to be part of the planning strategies. This proposal of perceptuo-locomotor interactions in relation to the velocity–curvature relationship is compatible with recent results obtained by Reina et Schwartz (2003). They provided some evidence for kinematic coupling of eye and hand movements in a task in which monkeys had to draw ellipses in a free space. They found that saccades occurred just before the hand had moved into the subsequent segment of the path and fixated near the point of maximum curvature. Because the hand movement was found to obey the power law, the authors proposed that the eye motion planning was carried out in accordance with the hand planning strategy. It is possible that comparable coupling between eye and body movements exists for locomotion. The recording of eye movements during locomotion around large and curved paths might help to answer the question of the nature of

the path being considered by subjects in order to modulate their velocity profile.

In the examination of the actual (position of the upper body) and ideal (position of the feet) paths it was noted that the subjects had a tendency to lean into the curve, particularly at points of high curvature. As has been previously mentioned this suggests the need to balance the outward centrifugal effects of turning with the inward force of gravity projected through the angled body. This is a potential explanation of the local nature of the velocity–curvature relationship; it does not, however, describe the global modulation. Further investigation and modelling is necessary to produce a testable hypothesis that examines the extent to which the velocity–curvature relationship can be explained either by purely mechanical relations, centrally generated planning strategies, or some combination thereof.

Acknowledgements The authors wish to thank S. Dalbera and T. Ducourant for their technical assistance during the experiments and F. Maloumian for the graphs. This study was supported by a grant “Cognitique Thème Action” from the French Ministry of Research (MENRT).

References

- Abend W, Bizzi E, Morasso P (1982) Human arm trajectory formation. *Brain* 105:331–348
- Cavagna GA, Margaria R (1966) Mechanics of walking. *J Appl Physiol* 21:271–278
- Cheron G, Draye JP, Bengoetxea A, Dan B (1999) Kinematics invariance in multi-directional complex movements in free space: effect of changing direction. *Clin Neurophysiol* 110:757–764
- Courtine G, Schieppati M (2003) Human walking along a curved path. I. Body trajectory, segment orientation and the effect of vision. *Eur J Neurosci* 18:177–190
- de’Sperati C, Viviani P (1997) The relationship between curvature and velocity in two-dimensional smooth pursuit eye movements. *J Neurosci* 17:3932–3945
- Flash T, Hogan N (1985) The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. *J Neurosci* 5:1688–1703
- Grasso R, Glasauer S, Takei Y, Berthoz A (1996) The predictive brain: anticipatory control of head direction for the steering of locomotion. *Neuroreport* 7:1170–1174
- Grasso R, Prevost P, Ivanenko YP, Berthoz A (1998) Eye-head coordination for the steering of locomotion in humans : an anticipatory strategy. *Neurosci Lett* 253:115–118
- Greene PR (1985) Running on flat turns : experiments, theory, and applications. *J Biomech Eng* 107:96–103
- Gribble PL, Ostry DJ (1996) Origins of the power law relation between movement velocity and curvature: modeling the effects of muscle mechanics and limb dynamics. *J Neurophysiol* 76:2853–2860
- Harris MH, Wolpert DM (1998) Signal-dependant noise determines motor planning. *Nature* 394:780–784
- Imai T, Moore ST, Raphan T, Cohen B (2001) Interaction of body, head, and eyes during walking and turning. *Exp Brain Res* 136:1–18
- Ivanenko YP, Grasso R, Macellari V, Lacquaniti F (2002) Two-thirds power law in human locomotion: role of ground contact forces. *Neuroreport* 13:1171–1174

- Kawato M, Maeda Y, Uno Y, Suzuki R (1990) Trajectory formation of arm movement by cascade neural network model based on minimum torque-change criterion. *Biol Cyber* 62:275–288
- Lacquaniti F, Terzuolo C, Viviani P (1983) The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychol* 54:115–130
- Land MF, Lee DN (1994) Where we look when we steer. *Nature* 369:742–744
- Loomis JM, Beall AC (1998) Visually controlled locomotion: its dependence on optic flow, three-dimensional space perception, and cognition. *Ecol Psychol* 10:271–285
- Massey JT, Lurito JT, Pellizzer G, Georgopoulos AP (1992) Three-dimensional drawings in isometric conditions: relation between geometry and kinematics. *Exp Brain Res* 88:685–690
- Reina GA, Schwartz AB (2003) Eye-hand coupling during closed-loop drawing: evidence of shared motor planning? *Hum Mov Sci* 22:137–152
- Richardson MJ, Flash T (2002) Comparing smooth arm movements with the two-thirds power law and the related segmented-control hypothesis. *J Neurosci* 22:8201–8211
- Schaal S, Sternad D (2001) Origins and violations of the 2/3 power law in rhythmic three-dimensional arm movements. *Exp Brain Res* 136:60–72
- Schwartz AB, Moran DW (1999) Motor cortical activity during drawing movements : population representation during lemniscate tracing. *J Neurophysiol* 82:2705–2718
- Sternad D, Schaal S (1999) Segmentation of endpoint trajectories does not imply segmented control. *Exp Brain Res* 124:118–136
- Todorov E, Jordan MI (1998) Smoothness maximization along a predefined path accurately predicts the speed profiles of complex arm movements. *J Neurophysiol* 80:696–714
- Vieilledent S, Kerlirzin Y, Dalbera S, Berthoz A (2001) Relationship between velocity and curvature of a locomotor trajectory in human. *Neurosci Lett* 305:65–69
- Viviani P, Cenzato M (1985) Segmentation and coupling in complex movements. *J Exp Psychol Hum Percept Perf* 11:828–845
- Viviani P, Flash T (1995) Minimum-jerk, two-thirds power law, and isochrony: converging approaches to movement planning. *J Exp Psychol Hum Percept Perf* 21:32–53
- Viviani P, Stucchi N (1989) The effect of movement velocity on form perception: geometric illusions in dynamic displays. *Percept Psychophys* 46:266–274
- Viviani P, Stucchi N (1992) Biological movements look uniform: evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychol Hum Percept Perf* 18:603–623
- Viviani P, Terzuolo C (1982) Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience* 7:431–437
- Wann JP, Nimmo-Smith I, Wing AM (1988) Relation between velocity and curvature in movement: equivalence and divergence between a power law and a minimum-jerk model. *J Exp Psychol Hum Percept Perf* 14:622–637
- Warren WH, Kay BA, Zosh WD, Duchon AP, Sahuc S (2001) Optic flow is used to control human walking. *Nat Neurosci* 4:213–216
- Wilkie RM, Wann JP (2003) Eye-movements aid the control of locomotion. *J Vision* 3:1–9
- Willems PA, Cavagna GA, Heglund NC (1995) External, internal and total work in human locomotion. *J Exp Biol* 198:379–393

5. Discussion générale

La discussion générale de ces observations expérimentales sera effectuée, dans un premier temps, en distinguant les niveaux de description de la locomotion humaine que constituent l'analyse du pas et celui de la trajectoire locomotrice ; dans un second temps, nous proposerons de lier ces deux niveaux d'analyse, en identifiant quelques voies de recherche dans l'étude des stratégies de guidage de la locomotion humaine.

Section 5.01 Pattern locomoteur et contrôle optimal

La coordination du mouvement des segments inférieurs chez l'homme suppose une organisation différente à la fois en termes de commande neuromusculaire et en termes de facteurs biomécaniques contribuant à la formation du pattern locomoteur. En effet, la « simple » alternance entre activation des muscles fléchisseurs et activation des muscles extenseurs, généralement observée durant la locomotion quadrupède, ne trouve pas de parallèle au niveau de la locomotion humaine (voir (Capaday 2002) et chap 1 de la section expérimentale). Au niveau mécanique, la locomotion bipède est caractérisée par quelques observations spécifiques (voir section II. 03.a.1-2, pour une revue) dont l'attaque de sol par le talon, mais également le maintien d'une orientation du tronc autour de la verticale. Le fait que contrairement à l'animal (le chat par exemple), il n'est pas possible de déclencher (de façon spontanée) une activité locomotrice chez l'homme souffrant de lésion complète de la moelle épinière, vient indiquer que la génération du pattern locomoteur (et sa régulation) est plus largement distribuée au sein du système nerveux central (SNC).

5.01. a. Formation du pattern locomoteur et émergence de synergies motrices

Sur le plan de l'organisation du mouvement des segments inférieurs, il serait nécessaire de mentionner que le SNC bénéficie de facteurs mécaniques qui, à certaines phases du cycle de marche, produisent de manière passive un déplacement des segments autour d'une articulation (notamment lors de la « chute » des segments vers le bas) : le contrôle nerveux de la locomotion humaine tient nécessairement

compte de ces facteurs, ce qui se reflète par exemple par l'activation non continue des muscles moteurs de l'articulation du genou. Cet apprentissage de la relation mécanique entre le corps en mouvement (son inertie) et la gravité serait donc traduit en une activation discrète des groupes musculaires.

Récemment, Chang et collègues (2006) ont enregistré les patterns d'activité EMG des muscles fléchisseurs et extenseurs du genou et de la cheville durant les tous premiers pas de huit enfants et après 3 mois d'expérience de la marche chez ces mêmes enfants. De manière intéressante, ces auteurs ont observé que même après trois mois d'expérience de la marche, et alors que les jeunes marcheurs présentent une stabilité considérablement améliorée par rapport à leurs premiers pas et un contrôle accru du placement de leurs pieds, les patterns EMG enregistrés étaient tout aussi variables à ce moment de l'apprentissage : les auteurs en concluent que l'apprentissage consiste à apprendre différentes synergies musculaires permettant de maintenir l'équilibre postural tout en propulsant le corps vers l'avant, mais qu'à ce stade de l'apprentissage, ce contrôle n'était encore pas optimisé. Nous retenons pour notre part, deux aspects particulièrement importants de cette étude (et plus généralement d'autres études portant sur l'acquisition de la posture debout et l'apprentissage de la marche chez l'enfant) : i) l'apprentissage de la stabilité et de la capacité de propulsion du corps vers l'avant suppose la mise en place de synergies musculaires et non l'activation distincte de certains muscles ii) cette « découverte » des bonnes synergies musculaires est rapidement optimisée en tenant compte des facteurs mécaniques évoqués précédemment. La résultante de cet apprentissage est l'acquisition, dès 3 à 5 ans, d'une marche très proche de celle de l'adulte : ainsi, le mécanisme pendulaire est associé avec l'activation de synergies musculaires permettant d'assurer la propulsion du corps vers l'avant et la stabilité posturale, notamment durant la phase d'appui.

Nous voudrions situer nos résultats expérimentaux, concernant l'organisation spatiotemporelle du mouvement des segments inférieurs pour différentes tâches locomotrices, précisément à ce niveau de compréhension de la locomotion humaine. En effet, nous avons vu que seule la longueur du pas évolue systématiquement de manière linéaire avec la vitesse de locomotion, tandis que la durée du pas était comparable entre la marche vers l'arrière et marche vers l'avant (et qu'elle était certes diminuée lors de la marche rapide et lors de la course). Nous avons également observé que la séquence temporelle « d'élévation » des segments inférieurs (cuisse,

jambe et pied) répondait à un ordre particulier, la cuisse étant propulsée vers l'avant et élevée ~ 150 ms avant le pied et la jambe en marche à allure normale, mais cette avance de phase retombait à $\sim 100-120$ ms pour les autres conditions. En outre, l'amplitude de ces déplacements angulaires est significativement augmentée avec la vitesse de locomotion en ce qui concerne l'angle d'élévation du pied et celui de la jambe, mais pas en ce qui concerne l'angle d'élévation de la cuisse (pour lequel des résultats comparables sont observés entre marche à vitesse rapide et course).

Ainsi, le contrôle du pas semblerait régulé au moyen de quelques paramètres clés tels que i) le contrôle de l'instant où la flexion de la hanche est initiée durant la phase d'initiation de la phase d'envol ii) le contrôle de l'amplitude de ce déplacement angulaire auquel est associé le contrôle de l'amplitude du déplacement angulaire de la cheville iii) le pattern de coordination inter articulaire résulte en partie de l'ajustement de ces deux paramètres, et il émerge également de la dynamique passive du système (les facteurs mécaniques évoqués plus haut). Ici, il est important de noter que c'est l'ajustement des deux premiers paramètres qui va déterminer le choix d'un mode de locomotion comme la marche ou bien la course. Ces deux activités locomotrices sont totalement différentes d'un point de vue biomécanique, car elles supposent dans un cas, un transfert d'énergie potentielle en énergie cinétique et vice versa (mécanisme pendulaire de la marche), et dans l'autre cas, un mécanisme de stockage et de restitution d'énergie élastique de type masse-ressort (la course). Malgré ces différences importantes, nous avons observé, à un niveau comportemental, une différence significative de ces quelques paramètres seulement.

Ainsi, sans qu'il soit nécessaire de faire explicitement appel à deux « modèles » internalisés (que pourraient représenter les modèles du pendule inversé et du système masse-ressort), l'apprentissage de la marche consisterait à associer différentes synergies motrices à différents modes de locomotion : en d'autres termes, l'interaction du corps avec le monde physique serait traduite directement dans l'acquisition d'une commande motrice « optimale ».

5.01. b. Contrôle de l'activité locomotrice : critères d'optimalité et dynamique passive

Ceci nous amène au(x) critère(s) qui pourraient présider au choix de la bonne commande locomotrice (à la transition entre marche et course par exemple, mais également à l'ajustement du pattern moteur lorsque la vitesse de locomotion varie) :

nous pensons que le critère d'optimalité est effectivement (voir travaux d'Alexander, 1989) celui qui correspond le plus au mouvement biologique. D'un point de vue formel, plusieurs formes d'optimisation sont possibles, depuis le choix de la commande la moins coûteuse en termes d'énergie mécanique ou métabolique...jusqu'à celle qui minimise la durée totale du mouvement. Cependant, l'estimation du coût d'une commande donnée doit être liée aux processus perceptifs qui permettent précisément au SNC « d'avoir accès » au coût de la commande motrice exécutée. Nous pensons que cette dernière réflexion peut représenter un champ d'investigations particulièrement riche pour l'étude des critères d'optimalité du contrôle moteur en biologie. Nous verrons que l'optimalité est un principe commun à la fois à la génération des pas et à la génération des trajectoires locomotrices dans leur ensemble.

Pour revenir à l'apprentissage de la marche, et si nous pensons que plusieurs critères d'optimalité permettent de réduire le coût de la locomotion (résultant en un pattern plus stable notamment), nous pensons qu'un ensemble limité de variables « motrices » particulièrement pertinentes permettent de simplifier le contrôle d'un tel système pluri articulé. Ces variables de contrôle sont à distinguer des objectifs de contrôle, comme le rappelait Winter (1995), qui correspondent par exemple à la stabilité ou au placement précis des pieds. Pour illustrer cette distinction, considérons la distance verticale du bout du pied par rapport au sol : celle-ci atteint un minimum de quelques millimètres lors de la phase dite d'attaque du talon au sol. C'est-à-dire qu'avec une « erreur » de quelques millimètres seulement, le bout du pied frapperait le sol le premier et pourrait entraîner la chute vers l'avant : est-ce à dire que le SNC contrôle directement la distance du pied au sol ? Durant la phase d'apprentissage, différentes synergies musculaires sont développées, résultant en une stabilité accrue de la marche après seulement 3 mois de marche (voir Chang et al., 2006). La génération de ces synergies et leur régulation par quelques paramètres clés sont associées à des objectifs de contrôle tels que la distance du pied au sol : la minimisation des variations de l'angle de la cheville permet (l'angle de la cheville étant celui dont l'amplitude angulaire est la plus faible, voir première étude de ce manuscrit), entre autres, l'atteinte de cet objectif précis.

Le premier niveau de description de l'activité locomotrice que constitue l'analyse du pas révèle que la formation et le contrôle du cycle locomoteur est

dépendant de deux types de contributions, actives (résultant du contrôle nerveux) et passives (émergent du fait de l'interaction entre le corps en mouvement et le monde physique). L'intégration de ces deux types de contributions au niveau du SNC résulte en un contrôle discret, à la fois dans l'espace (rôle particulier d'un segment ou d'une articulation comme la hanche...) et dans le temps (...à un moment particulier du cycle locomoteur). Utiliser l'inertie des segments lors de périodes de chute vers le bas plutôt que d'activer les muscles extenseurs du genou serait donc également une forme d'optimisation.

Comme nous l'avons vu, en plus de cette contribution propre de la dynamique passive, l'activité musculaire est activement modulée par le SNC : un deuxième type de questions se pose alors, celle du paradoxe entre posture et mouvement (voir section II.2.d.1.). En effet, si l'organisation des patterns d'activation musculaire (dans le temps – l'instant précis où ils sont activés dans le cycle locomoteur - et l'espace – quels groupes musculaires doivent être activés à un moment donné) doit aboutir à l'activité de propulsion du corps, l'activation des muscles doit également refléter des objectifs de stabilité qui souvent sont associés au contrôle postural de la locomotion humaine. Lors de la marche sur les talons (Annexe I de la partie expérimentale), nous avons vu que des composantes phasique et tonique étaient observables au niveau des bouffées EMG du Tibialis antérieur.

Il est évident qu'il reste beaucoup à faire pour caractériser la nature particulière de chacune de ces deux composantes. Dans tous les cas, nous pensons qu'une approche intégrant (ou confrontant) les connaissances en physiologie de la motricité et les théories liées au contrôle de systèmes mécaniques pluri articulés permettront de reposer la question de la nature de la formation et du contrôle du pas. Néanmoins, il semble raisonnable de s'orienter vers des principes généraux comme celui de l'optimalité, abondamment développés pour la modélisation des processus de génération de trajectoires de la main (Todorov and Jordan 2002), dans le cadre de l'étude expérimentale et de la modélisation de la locomotion en général, humaine et bipède en particulier.

Section 5.02 Guidage de la locomotion et effets de la géométrie des trajectoires

S'il est possible de mettre en évidence quelques principes généraux permettant d'optimiser le mouvement des segments du membre inférieur au cours de différentes tâches locomotrices, la gestion des changements de direction de marche vient ajouter un niveau supplémentaire de description de la locomotion, dans lequel quasiment tous les segments corporels doivent être considérés. En effet, les changements d'orientation du corps supposent la présence de contraintes spécifiques à la fois en termes de contrôle postural (compenser l'accélération centrifuge) mais aussi en termes de précision du placement des pieds, et plus généralement, en termes de coordination visuo-locomotrice. L'importance du rôle de l'information visuelle dans le guidage de la locomotion vient rappeler que la génération de toute commande motrice est influencée par l'existence d'interactions sensorimotrices (voir Rossignol et al. 2006 pour une revue) contribuant à la formation et au contrôle du pattern locomoteur.

5.02. a. Coordination Tete-Tronc lors de tâches de suivi de trajectoires

Nous ne discuterons pas ici l'influence des changements de direction sur le mouvement des segments inférieurs : nous nous contenterons de rappeler que pour tourner, il y a passage d'un mode de coordination symétrique entre le membre gauche et le membre droit, à un mode asymétrique dans lequel un pied servira de pivot à la stratégie de virage (voir Hase and Stein 1999 pour détails). Nous focaliserons ici sur les mouvements des yeux, de la tête et du buste qui sont caractérisés par deux principales composantes. Une première composante concerne les mouvements de compensation : les mouvements de translation verticale de la tête et ceux de rotation sont compensés par les mouvements des yeux de sens opposé, stabilisant ainsi le regard dans l'espace (réflexes vestibulo-oculaires linéaire et angulaire). Par ailleurs le nystagmus oculaire correspond à un déplacement involontaire de l'œil en réponse au défilement de la scène visuelle sur la rétine (par exemple, dans le train, il s'agit des mouvements de l'œil observés lorsque l'on observe le paysage, la tête étant immobile). L'ensemble de ces mouvements de compensation est commun à la fois à

la marche en ligne droite et à la marche en tournant. Cependant, la rotation de la tête dans l'espace (de basse fréquence) lors du virage est spécifique à ce dernier type de marche. La composante d'orientation concerne l'organisation des changements d'orientation du corps lors des changements de direction de la locomotion, qui est initiée par le regard (mouvement combiné des yeux et de la tête), est suivie d'une réorientation du tronc et ensuite du reste du corps. Cette composante d'orientation est marquée par le comportement d'anticipation de la future direction de marche, qui de manière intéressante, est toujours observable en absence de vision (Grasso et al., 1996). Dans ce dernier cas, la présence du comportement d'anticipation de la future direction de marche repose sur la mémorisation des propriétés spatiales du trajet (circulaire) à reproduire, reflétant ainsi une interaction entre stratégies cognitive d'orientation spatiale et stratégies de contrôle du mouvement de la tête et des yeux.

Les composantes de stabilisation et d'anticipation coexistent dans l'élaboration de la commande oculomotrice et à la transition entre ligne droite et virage, la tête est ancrée ~ 20 degrés en avance par rapport à la direction actuelle de marche. Le contrôle des changements d'orientation du corps est influencé par les propriétés géométriques du trajet, mais il prend également en compte les oscillations naturelles des segments liés au pas. Ainsi, les oscillations angulaires (de haute fréquence) de la tête et du tronc dans le plan transversal représentent un degré de liberté du système moteur qui tend à être gelé avec l'augmentation des contraintes mécaniques associées à la fois à l'augmentation de la vitesse de locomotion et à la courbure du trajet : ceci peut être interprété comme une stratégie de rigidification posturale facilitant le guidage « stabilisé » du reste du corps le long de la trajectoire.

5.02. b. Mouvements de la tête, des yeux et du tronc lors de la génération de trajectoires curvilignes

Nous avons observé, en accord avec des études précédentes, que les yeux anticipaient la future direction du mouvement et que cette anticipation était observable dans les deux plans transversal (horizontal) et sagittal. De manière intéressante, nous avons observé que la vitesse n'influe que peu l'organisation du mouvement du regard lors de la marche le long de trajets curvilignes. Ainsi, la distribution des points de fixation du regard serait dépendante des variations géométriques de la trajectoire. Cette observation se semble pas liée à la nature de la

tâche de suivi imposée au sujet puisque les mêmes observations ont été observées lorsque les sujets devaient reproduire des portions curvilignes de la trajectoire sans que la ligne soit tracée au sol.

Cette anticipation par le regard (dans le plan horizontal et frontal) de la future direction de marche soulève la question de la nature des informations visuelles utilisées : anticipe-t-on sur la base de points particuliers de la trajectoire ou bien sur la base de la connaissance de notre mouvement propre (sur la base des séquences d'action produites pour atteindre un point donné). En fait, il est vraisemblable que ces deux types d'informations qui reposent sur des stratégies de navigation différentes (de même que sur des modalités sensorielles différentes) sont utilisées dans la planification motrice par le biais d'une segmentation des trajectoires locomotrices. Cette segmentation a été au cœur de nombreuses études ayant décrit les particularités biologiques des processus de génération de trajectoires.

Section 5.03 Des trajectoires locomotrices optimales ?

En remontant d'un niveau dans cette réflexion sur les particularités biologiques des processus de génération et de contrôle de la locomotion humaine, évoquons maintenant quelques observations qui pourraient servir à caractériser les stratégies de planification de trajets locomoteurs, mais également à voir comment ces règles peuvent, dans une certaine mesure, être introduites dans la compréhension de la relation étroite qui existe entre processus perceptifs et processus moteurs²⁹.

5.03. a. Lois du mouvement biologique et interactions perceptivo-motrices durant la locomotion humaine

La génération et le contrôle des trajectoires de la main ont fait l'objet de nombreuses études. Les invariances observées lors de la formation des trajectoires de l'effecteur ont permis de formuler différentes hypothèses portant sur les mécanismes

²⁹ Notons qu'il ne s'agit pas ici d'opposer composantes automatique/volontaire ou encore innée/volontaire du comportement locomoteur (Grillner and Wallen 2004), mais il s'agit simplement de poser le problème de la locomotion non seulement en terme d'activité motrice mais également en terme d'activité orientée vers un but – la « navigation spatiale » – qui ne fait elle, pas appel aux mêmes niveaux de description telles les différentes boucles sensorimotrices impliquée dans la régulation du pas.

de planification de l'action par le système nerveux central, comme celle de règles de simplification qui permettent notamment de résoudre le problème du nombre élevé de degrés de liberté à contrôler. Plusieurs théories proposent de rendre compte de ces lois : la minimisation d'une fonction de coût (Flash and Hogan 1985; Uno et al. 1989; Harris and Wolpert 1998; Osu et al. 1997 pour une revue), la théorie du point d'équilibre (Feldman 1966; Bizzi et al. 1992), ou encore la théorie de minimisation de la variance (Harris and Wolpert 1998).

5.03. a. 1. Loi de puissance 1/3 et locomotion humaine

Plus particulièrement, la relation entre les propriétés géométriques et cinématiques des trajectoires du membre supérieur a été déjà longuement explorée dans le plan (Viviani and Cenzato 1985) pour des actions d'écriture ou de dessin, ou dans l'espace (Soechting et al. 1986) ou de production d'une force isométrique (Massey et al. 1992). Ces mouvements obéissent à une loi dite "loi de puissance un tiers" (Viviani and Terzuolo 1980; Lacquaniti et al. 1983; Viviani and Terzuolo 1982) qui stipule que la vitesse tangentielle de l'effecteur (la main dans ce cas) est proportionnelle à la racine cubique du rayon de courbure de sa trajectoire. Dans sa version initiale cette loi est formalisée par l'équation suivante : $V = K.R^{1/3}$ où V représente la vitesse tangentielle, R le rayon de courbure et K un "facteur de gain de vitesse" constant pour une portion de trajectoire donnée. Ce phénomène se traduit, au plan comportemental, par le fait que la vitesse de la main décroît dans les parties les plus courbées du tracé lors du dessin ou de l'écriture cursive, et se met à augmenter progressivement lorsque la trajectoire devient plus rectiligne.

Si une loi de mouvement, de type "loi de puissance" par exemple, est inhérente à la forme du trajet à produire et indépendante de l'effecteur, on peut s'attendre à ce qu'elle régie également la reproduction de trajets locomoteurs courbés. Dans le cas où cette loi s'appliquerait stricto sensu aux déplacements locomoteurs, le caractère prédictible de ces déplacements pourrait être mis en évidence. La connaissance de la vitesse suffirait à déterminer la courbure de la trajectoire et, inversement, la connaissance de la courbure permettrait de déterminer la vitesse. Cette loi pourrait être envisagée comme une règle simplificatrice utilisée par le système nerveux central lors de la planification des trajectoires aussi bien manuelle que locomotrice.

Notre étude (partie IV de la section expérimentale) montre qu'une « stricte » loi de puissance $1/3$ n'est pas observable en locomotion humaine puisque les coefficients que nous obtenons pour ces trajets complexes varient de 0.2 à 0.4 lorsque nous considérons les différents sujets et les deux formes étudiées. Ce coefficient varie localement, pour une même forme, en fonction de la portion de trajectoire considérée. Ce phénomène avait déjà été rapporté (cependant seule une modulation du facteur K était observée) par Viviani & Cenzato (1985) pour des actions de dessin : ces auteurs proposaient que cette modulation traduit en fait une segmentation dans la planification du mouvement aux points de transition séparant des portions successives de trajectoires. La relation très forte entre la vitesse du mouvement et la courbure du trajet et la modulation des paramètres de la loi (y compris la valeur de la puissance) que nous observons pour la marche humaine, suggèrent l'existence d'une "loi locomotrice locale" stipulant que parmi l'ensemble des profils de vitesse potentiellement observables lors de la marche le long de trajets courbés, le profil de vitesse produit est celui qui est le plus étroitement lié au profil de courbure du trajet. L'origine de cette relation expérimentale liant la vitesse à la courbure de la trajectoire ne peut être certifiée dans cette étude. Néanmoins nos résultats sont compatibles avec l'ensemble des modèles permettant de prédire cette relation, et basés sur la nécessité, pour le système nerveux central, de produire un mouvement optimisé

5.03. a. 2. Interactions perceptivo-locomotrices

Nous avons également considéré dans cette étude les deux « types » de géométries du trajet inhérents à notre expérience : le trajet produit par le sujet et le trajet « idéal » (la forme de la trajectoire imposée au sujet, tracée au sol). Alors que ces trajets ne sont pas souvent superposables, nous avons montré que la géométrie de la forme tracée au sol est très étroitement et systématiquement liée à la cinématique du corps lors de la marche.

Ce résultat suggérerait que les informations visuelles relatives à la géométrie du trajet tracé au sol ont un rôle non négligeable dans la modulation du comportement locomoteur, avec pour conséquence l'adaptation de la vitesse de marche. Ceci suppose la mise en relation de deux types de facteurs : « l'internalisation » des propriétés spatiales du but locomoteur (même en l'absence de vision) et la capacité à générer une commande oculomotrice sur la base d'une

prédiction de la future position/orientation du corps. En fait, cette réflexion est inspirée de récents résultats de Schwartz et collègues (2003) qui ont montré, chez le singe, que les yeux anticipaient la future position de la main de manière systématique dans des tâches de tracé de formes elliptiques, le mouvement de la main lui-même étant corrélé avec l'activité d'une centaine de neurones du cortex moteur. Ces auteurs ont donc observé que la planification du mouvement des yeux tenait compte des règles régissant la production du mouvement de la main.

Les observations présentées plus haut en ce qui concerne l'effet de différentes formes géométriques de trajet sur le mouvement des yeux durant la locomotion, ainsi que la corrélation forte qu'il existe entre le comportement locomoteur et les propriétés géométriques du trajet locomoteur (rapportés dans cette dernière étude), suggèrent l'existence d'interactions « perceptivo-locomotrices ».

En effet, l'information visuelle n'est pas passivement traitée par le SNC mais le comportement anticipatif du regard reflète une stratégie d'orientation de l'attention visuelle vers des points particuliers de l'environnement et/ou vers la position future du corps dans l'espace (ce qui sous-tend la connaissance des règles régissant le mouvement nécessaire à atteindre cette position). Il serait donc hasardeux de définir une frontière entre processus perceptifs et processus moteurs, les deux étant vraisemblablement partie intégrante des stratégies de planification de mouvements orientés vers un but spatial.

5.03. b. Planification des trajets : segmentation et contrôle optimal

Dans cette partie, nous allons tenter d'identifier certains principes qui pourraient permettre d'apporter quelques éléments de compréhension sur le contrôle et le guidage de la locomotion humaine. Il s'agit de réunir dans une même approche les problématiques intrinsèquement (du moins en apparence) liées aux deux niveaux de description de l'activité locomotrice, celui du contrôle du cycle locomoteur, et celui de la génération d'un comportement moteur orienté vers un but.

Pour cela, il est nécessaire de reposer le problème de la locomotion en revenant à des situations simples. Par exemple, lorsque l'on est amené à se déplacer de notre bureau jusqu'à la porte de sortie, comment peut-on lier la question de la

stabilité de notre déplacement avec les particularités spatiales du but à atteindre ? nous suggérons ici que cela est réalisé au moyen de deux grands principes complémentaires, celui de la segmentation de la trajectoire à l'échelle de la trajectoire mais également au niveau du comportement moteur, et celui de la mise en place de stratégies de contrôle optimal du comportement moteur, aussi bien en termes de coût associé à différents patterns de coordination inter segmentaire qu'en termes de gestion des changements d'orientation du corps.

Pour illustrer nos propos, nous présenterons ici quelques trajectoires enregistrées récemment, en collaboration avec le Dr Jean-Paul Laumond et Gustavo Arechavaleta, roboticiens du LAAS à Toulouse. Il était demandé aux sujets, de marcher d'un point fixe et de franchir un portique distant de quelques mètres et orientée de différentes façons (60 positions et 12 orientations possibles de portes étaient testées). Nous ne discuterons évidemment pas des détails des analyses en cours, mais nous présentons ici des trajectoires réalisées par différents sujets et pour différentes positions et orientations de portiques.

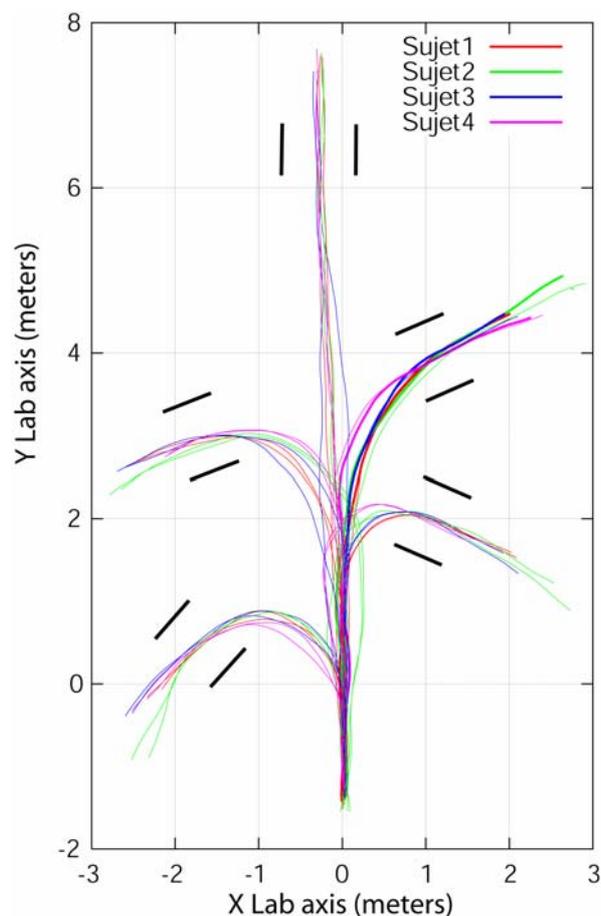


Figure 27 : Exemples de trajectoires produites par différents sujets lors de tâches de « franchissement de portes ». Noter la similarité géométrique entre les formes produites par différents sujets.

Les trajectoires générées en environnement « libre » nous renseignent un peu plus sur les stratégies de planification de trajets locomoteurs chez l'homme. En effet, même sans contraintes, les trajectoires suivies semblent stéréotypées à travers les sujets, mais surtout (non montré) les mouvements de la tête et du tronc sont tout à fait comparables entre les différents sujets.

En fait, nous utilisons cette situation expérimentale pour montrer qu'à partir de l'identification des contraintes spatiales liées à la tâche à réaliser, la trajectoire, dans ses composantes géométriques et cinématiques, peut être divisée en plusieurs segments à l'intérieur desquels différentes stratégies de contrôle de l'activité locomotrice sont implémentées. Celles-ci émergent principalement des patterns de coordination des membres des segments du membre inférieur (et donc de la forme de locomotion) pour les portions rectilignes de la trajectoire. En ce qui concerne les portions curvilignes, il est tout à fait remarquable qu'en rapport avec le nombre (théoriquement) infini de trajectoires possibles pour atteindre le but, les sujets produisent des trajectoires particulièrement lisses et comparables, pour lesquelles la gestion des changements d'orientation du corps pourrait se faire par le biais d'une minimisation des variations d'orientation du corps dans l'espace, expliquant ainsi le caractère lisse des trajectoires enregistrées. Nous testons actuellement ces hypothèses et tentons de formaliser les connaissances qui en résulteront au moyen d'une modélisation qui intégrera la multitude des référentiels pouvant être utilisés dans le guidage de la locomotion.

Section 5.04 En résumé...

L'analyse de quelques règles régulant le contrôle et le guidage de la locomotion humaine a été entreprise dans cette étude. Deux niveaux de description (et de compréhension) de l'activité locomotrice ont été considérés, celui lié aux mécanismes aboutissant à la formation du pas et celui lié à la génération de trajectoires.

5.04. a. Contrôle et guidage des déplacements en ligne droite

En ce qui concerne les trajets rectilignes, l'analyse des mécanismes de coordination intersegmentaire observés pour différentes formes de locomotion et différentes vitesses de déplacement a été effectuée de manière locale (l'analyse du déplacement des différents segments corporels) et globale (à l'échelle de la trajectoire du corps) – cf sections 1 et 2 de la partie expérimentale.

Au niveau des segments inférieurs, nous avons réfuté l'hypothèse selon laquelle le contrôle nerveux de la locomotion répondrait à une contrainte de covariation planaire des angles d'élévation du pied, de la jambe et de la cuisse, comme cela avait été rapporté dans de nombreuses études. En revanche, il a été possible de détecter quelques paramètres-clés, comme le retard de phase du mouvement du pied et de la jambe par rapport à celui de la cuisse ou encore l'amplitude du déplacement angulaire de ces segments, qui sont ajustés d'une forme de locomotion à une autre. En outre, la nature active ou passive du contrôle du cycle locomoteur a également été étudiée au moyen des mêmes enregistrements cinématiques couplés à des enregistrements électromyographiques (section I de la partie expérimentale).

Au niveau des mouvements du buste et celui de la tête, nous avons observé, pour différentes vitesses de marche, une rigidification posturale accompagnant l'augmentation de la vitesse de marche. En effet, l'alternance des pas est associée à des mouvements de translation (de la tête dans le plan sagittal par exemple) et de rotation (du bassin dans le plan transversal p. ex.) du corps, qui sont caractéristiques de la marche humaine et qui sont dues en partie au soulèvement et au transfert de la masse corporelle d'un pied à l'autre. Les oscillations angulaires (de haute fréquence) de la tête et du tronc dans le plan transversal représentent ainsi un

degré de liberté du système moteur. Lorsque la vitesse de marche augmente, l'amplitude de ces oscillations est considérablement et significativement réduite, révélant ainsi le « gel » de ce degré de liberté. Il est associé à un ancrage plus lointain des **yeux** vers l'avant.

A l'échelle de la trajectoire, la résultante de ces différents ajustements moteurs est une trajectoire plus lisse. Ici le contrôle de la trajectoire ne semble répondre à des critères autres que ceux liés à la stabilité du système locomoteur, ce qui semble marquer une différence avec les trajets curvilignes.

5.04. b. Contrôle et guidage des déplacements en ligne courbe

La gestion des changements d'orientation du corps associée aux contraintes géométriques du trajet se traduit également par la réduction des oscillations (une sorte de « gel » d'un degré de liberté « naturellement » présent) résultant en un **déplacement « en bloc » de la tête et du tronc** par rapport à la future direction de marche. Cette observation, qui est observée pour les plus faibles vitesses de marche enregistrées (celles observées pour les trajectoires courbes), est donc clairement liée à la courbure de la trajectoire. Si la nécessité de compenser les effets de l'accélération centrifuge peut être invoquée pour expliquer cette rigidification posturale, l'étude de la transition entre ligne droite et virage nous a permis d'observer, dans la portion rectiligne du trajet, une déviation progressive de la tête et du tronc vers l'intérieur du prochain virage.

Ainsi, en plus des critères de stabilité du système locomoteur, les mouvements de la tête (et des yeux, voir annexe de la section 3) et du tronc anticipent la future direction de marche (confirmant ainsi les publications de Berthoz et collègues à ce sujet, voir par exemple : Grasso et al. 1996.1998b, Takei et al. 1997, Prévost et al. 2002). L'originalité de nos résultats est de double nature : d'une part nous avons démontré que les critères de stabilité et d'anticipation coexistent dans l'élaboration de la commande du mouvement du regard ; d'autre part, en dépit des variations de courbure induites par une forme telle que la lemniscate, nous avons observé que l'orientation de la tête était fixée à un angle à peu près constant (20 degrés) par rapport à la direction de marche. Alors que les mécanismes de compensation tels que le réflexe vestibulo-oculaire (voir Imai et al. 2001) permettent d'expliquer partiellement la stabilité du mouvement du regard, l'influence propre de la forme géométrique du trajet, observable au niveau du comportement d'anticipation, sur

l'élaboration de la commande oculomotrice suggère la possibilité que les attributs géométriques et dynamiques de la trajectoire locomotrice soient implémentés de façon proactive (la génération des trajets reposerait, selon Berthoz 1997, sur une simulation mentale de la trajectoire, voir aussi Vieilledent et al. 2003).

En outre, notre deuxième série d'études, faisant intervenir des trajectoires ouvertes et de plus grande courbure, nous a permis d'observer que les mouvements de la tête, des yeux et du buste sont toujours modulés par la courbure du trajet, mais que l'amplitude de cette modulation est une fonction de la gamme de courbure dans laquelle le sujet se trouve (voir annexes de la section 3 de la partie expérimentale). Il faut noter que la tâche de suivi de lignes effectuée par les sujets ne remet pas en cause la validité de ces observations puisque même en l'absence d'une telle ligne (lors de la complétion de trajets courbés), les mêmes observations sont valables.

L'influence de la géométrie du trajet sur le comportement locomoteur peut être analysée d'une manière différente, en prenant en compte uniquement quelques variables rendant compte, de manière globale, à la fois de l'activité locomotrice et de la formation de la **trajectoire**. Le niveau d'analyse est donc celui de la trajectoire locomotrice. Nous avons montré que les variables de nature cinématique (la vitesse tangentielle ou angulaire) et celles de nature géométrique (le rayon de courbure ou la courbure) étaient fortement et linéairement corrélées lors de la marche le long de trajets curvilignes (section 4 de la partie expérimentale). Cette étroite relation entre les composantes cinématiques et géométriques du mouvement caractérise le mouvement biologique de manière générale, comme cela avait été initialement démontré pour des mouvements de la main par Lacquaniti et al. (1983). En fait cette relation est prédite à partir d'algorithmes de contrôle basés sur la nécessité d'optimiser une quantité donnée du mouvement, qu'elle soit de nature cinématique ou dynamique ...(voir section 2.02.d du contexte théorique). Ainsi, la possibilité de produire une locomotion ou bien un mouvement de la main optimisés semble indiquer que les processus de génération de trajectoires répondent à de mêmes règles. Notons, pour finir, que l'optimisation est un procédé qui permet de considérablement réduire l'espace des commandes pouvant potentiellement permettre l'atteinte d'un but spatial : en ce sens, elle est directement liée à la problématique de la redondance motrice et à celle de la dimensionnalité du système moteur.

6. Bibliographie générale

1. Abend W, Bizzi E, Morasso P (1982) Human arm trajectory formation. *Brain* 105:331-348
2. Alexander RM (1989) Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiol Rev* 69:1199-1227
3. Alexander RM (2004) Bipedal animals, and their differences from humans. *J Anat* 204:321-330
4. Alexander RM (2005) Models and the scaling of energy costs for locomotion. *J Exp Biol* 208:1645-1652
5. Armstrong DM, Drew T (1984) Locomotor-related neuronal discharges in cat motor cortex compared with peripheral receptive fields and evoked movements. *J Physiol* 346:497-517
6. Bassett DR, Jr. (2002) Scientific contributions of A. V. Hill: exercise physiology pioneer. *J Appl Physiol* 93:1567-1582
7. Bennett MR, Hacker PM (2002) The motor system in neuroscience: a history and analysis of conceptual developments. *Prog Neurobiol* 67:1-52
8. Bernard C (1855) *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux / vol. 1. Cours de médecine du Collège de France.* J.-B. Baillière, Paris,
9. Bernstein N (1967) *The Coordination and Regulation of Movements.* Pergamon Press,
10. Berthoz A (1991) Reference frames for perception and control of movement. In: Paillard J (ed) *Brain and Space.* Oxford Science Publications, New York, pp 81-111
11. Berthoz A (1997) *Le sens du mouvement.* Editions Odile Jacob,
12. Berthoz A, Israël I, Georges-François P, Grasso R, Tsuzuku T (1995) Spatial memory of body linear displacement. What is being stored? *Science* 269:95-98
13. Bhushan N, Shadmehr R (1999) Computational nature of human adaptive control during learning of reaching movements in force fields. *Biol Cyber* 81:39-60
14. Bianchi L, Angelini D, Orani GP, Lacquaniti F (1998) Kinematic coordination in human gait: Relation to mechanical energy cost. *J Neurophysiology* 79:2155-2170
15. Bizzi E, Hogan N, Mussa-ivaldi FA, Giszter S (1992) Does the nervous system use equilibrium-point to guide single and multiple joint movements? *Behav Brain Sci* 15:603-613
16. Borghese NA, Bianchi L, Lacquaniti F (1996) Kinematic determinants of human locomotion. *J Physiol* 494,3:863-879
17. Bronstein AM, Guerraz M (1999) Visual-vestibular control of posture and gait: physiological mechanisms and disorders. *Curr Opin Neurol* 12:5-11

18. Bussel B, Roby-Brami A, Neris OR, Yakovleff A (1996) Evidence for a spinal stepping generator in man. *Electrophysiological study. Acta Neurobiol Exp (Wars)* 56:465-468
19. Capaday C (2002) The special nature of human walking and its neural control. *Trends Neurosci* 25:370-376
20. Carlsen AN, Kennedy PM, Anderson KG, Cressman EK, Nagelkerke P, Chua R (2005) Identifying visual-vestibular contributions during target-directed locomotion. *Neurosci Lett*
21. Cavagna GA, Margaria R (1966) Mechanics of walking. *J Appl Physiol* 21:271-278
22. Cavagna GA, Willems PA, Heglund NC (2000) The role of gravity in human walking: pendular energy exchange, external work and optimal speed. *J Physiol* 528:657-668
23. Cavagna GA, Willems PA, Legramandi MA, Heglund NC (2002) Pendular energy transduction within the step in human walking. *J Exp Biol* 205:3413-3422
24. Cazalets JR, Borde M, Clarac F (1995) Localization and organization of the central pattern generator for hindlimb locomotor in newborn rats. *Journal of Neuroscience* 15,7:4043-4051
25. Chang CL, Kubo M, Buzzi U, Ulrich B (2006) Early changes in muscle activation patterns of toddlers during walking. *Infant Behavior & Development* 29:175-188
26. Cheron G, Bouillot E, Dan B, Bengoetxea A, Draye J-P, Lacquaniti F (2001) Development of a kinematic coordination pattern in toddler locomotion : planar covariation. *Exp Brain Res* 137:455-466
27. Clarac F (2005a) The History of Reflexes Part 1: From Descartes to Pavlov. *Neuroscience history on the web, International Brain Research Organization*
28. Clarac F (2005b) The History of Reflexes Part 2: From Sherrington to 2004. *Neuroscience history on the web, International Brain Research Organization*
29. Collins S, Ruina A, Tedrake R, Wisse M (2005) Efficient bipedal robots based on passive-dynamic walkers. *Science* 307:1082-1085
30. d'Avella A, Bizzi E (2005) Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:3076-3081
31. d'Avella A, Saltiel P, Bizzi E (2003) Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci* 6:300-308
32. Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, Koehl MA, Kram R, Lehman S (2000) How animals move: an integrative view. *Science* 288:100-106
33. Dietz V, Colombo G, Jensen L (1994) Locomotor activity in spinal man. *Lancet* 344:1260-1263
34. Dimitrijevic MR, Gerasimenko Y, Pinter MM (1998) Evidence for a spinal central pattern generator in humans. *Ann N Y Acad Sci* 860:360-376
35. Donelan JM, Kram R (1997) The effect of reduced gravity on the kinematics of human walking: a test of the dynamic similarity hypothesis for locomotion. *J Exp Biol* 200:3193-3201

36. Donelan JM, Kram R (2000) Exploring dynamic similarity in human running using simulated reduced gravity. *J Exp Biol* 203:2405-2415
37. Donelan JM, Kram R, Kuo AD (2001) Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking. *Proc R Soc Lond [Biol]* 268:1985-1992
38. Donelan JM, Shipman DW, Kram R, Kuo AD (2004) Mechanical and metabolic requirements for active lateral stabilization in human walking. *J Biomech* 37:827-835
39. Duysens J (2002) Human gait as a step in evolution. *Brain* 125:2589-2590
40. Duysens J, Van de Crommert HW (1998) Neural control of locomotion; The central pattern generator from cats to humans. *Gait Posture* 7:131-141
41. Fardeau M. (2005) *L'homme de chair*. Odile Jacob,
42. Farley CT, McMahon TA (1992) Energetics of walking and running: insights from simulated reduced-gravity experiments. *J Appl Physiol* 73:2709-2712
43. Feldman AG (1966) Functional tuning of the nervous system during control of movement or maintenance of a steady posture. III Mechanographic analysis of the execution by man of the simplest motor task. *Biophysics* 11:766-776
44. Feldman AG, Latash ML (2005) Testing hypotheses and the advancement of science: recent attempts to falsify the equilibrium point hypothesis. *Exp Brain Res* 161:91-103
45. Flash T, Hogan N (1985) The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. *The Journal of Neuroscience* 5, 7:1688-1703
46. Gandolfo F, Li C, Benda BJ, Schioppa CP, Bizzi E (2000) Cortical correlates of learning in monkeys adapting to a new dynamical environment. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97:2259-2263
47. Georgopoulos AP, Grillner S (1989) Visuomotor coordination in reaching and locomotion. *Science* 245:1209-1210
48. Georgopoulos AP, Lurito JT, Petrides M, Schwartz AB, Massey JT (1989) Mental rotation of the neuronal population vector. *Science* 243:234-236
49. Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE (1986) Neuronal population coding of movement direction. *Science* 233:1416-1419
50. Gibson JJ (1958) Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *British Journal of Psychology* 49:182-194
51. Glasauer S, Amorim MA, Viaud-Delmon I, Berthoz A (2002) Differential effects of labyrinthine dysfunction on distance and direction during blindfolded walking on a triangular path. *Exp Brain Res* 145:489-497
52. Gordon CR, Fletcher WA, Jones GM, Block EW (1995) Adaptive plasticity in the control of locomotor trajectory. *Exp Brain Res* 102:540-545
53. Grasso R, Assaiante C, Prevost P, Berthoz A (1998a) Development of anticipatory orienting strategies during locomotor tasks in children. *Neurosci Biobehav Rev* 22(4):533-539

54. Grasso R, Bianchi L, Lacquaniti F (1998b) Motor Patterns for Human Gait : Backward Versus Forward Locomotion. *J Neurophysiology* 80:1868-1885
55. Grasso R, Glasauer S, Takei Y, Berthoz A (1996) The predictive brain: anticipatory control of head direction for the steering of locomotion. *Neuroreport* 7:1170-1174
56. Grasso R, Peppe A, Stratta F, Angelini D, Zago M, Stanzione P, Lacquaniti F (1999) Basal ganglia and gait control: apomorphine administration and internal pallidum stimulation in Parkinson's disease. *Exp Brain Res* 126:139-148
57. Grasso R, Prevost P, Ivanenko YP, Berthoz A (1998c) Eye-head coordination for the steering of locomotion in humans : an anticipatory synergy. *Neurosci Lett* 253(2):115-118
58. Grillner S, Georgopoulos AP, Jordan LM (1997) Selection and Initiation of Motor Behavior. In: Stein PSG, Grillner S, Selverston AI, Stuart DG (eds) *Neurons, Networks, and Motor Behavior*. Bradford book, MIT Press, Cambridge, Massachusetts and London, England, pp 3-19
59. Grillner S, Kozlov A, Kotaleski JH (2005) Integrative neuroscience: linking levels of analyses. *Curr Opin Neurobiol* 15:614-621
60. Grillner S, Wallen P (1985) Central pattern generators for locomotion, with special reference to vertebrates. *Annu Rev Neurosci* 8:233-261
61. Grillner S, Wallen P (2004) Innate versus learned movements--a false dichotomy? *Prog Brain Res* 143:3-12
62. Haken H, Kelso JAS, Bunz H (1985) A theoretical model of phase transitions in human hand movements. *Biol Cyber* 51:347-356
63. Hanneton Sylvain (1999) Thèse de doctorat de l'université Paris VI. Paris
64. Harris MH, Wolpert DM (1998) Signal-dependant noise determines motor planning. *Nature* 394:780-784
65. Hase K, Stein RB (1999) Turning strategies during human walking. *J Neurophysiol* 81:2914-2922
66. Herman RM, Grillner S, Stein PSG, Stuart DG (1976) *Neural control of locomotion*. Plenum Press, New York
67. Hicheur H, Glasauer S, Vieilledent S, Berthoz A (2005) Head direction control during active locomotion in humans. In: Wiener SI, Taube JS (eds) *Head Direction Cells and the Neural Mechanisms of Spatial Orientation*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp 383-408
68. Hogan N (1984) An organizing principle for a class of voluntary movements. *The Journal of Neuroscience* 4,11:2745-2754
69. Hollands MA, Patla AE, Vickers JN (2002) "Look where you're going!": gaze behaviour associated with maintaining and changing the direction of locomotion. *Exp Brain Res* 143:221-230

70. Hollands MA, Sorensen KL, Patla AE (2001) Effects of head immobilization on the coordination and control of head and body reorientation and translation during steering. *Exp Brain Res* 140:223-233
71. Hubel DH, Wiesel TN (1977) Ferrier lecture. Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 198:1-59
72. Imai T, Moore ST, Raphan T, Cohen B (2001) Interaction of body, head, and eyes during walking and turning. *Exp Brain Res* 136:1-18
73. Ivanenko YP, Grasso R, Israël I, Berthoz A (1997) The contribution of otoliths and semicircular canals to the perception of two dimensional passive whole-body motion in humans. *Journal of Physiology (London)* 502:223-233
74. Ivanenko YP, Grasso R, Lacquaniti F (2000) Neck muscle vibration makes walking humans accelerate in the direction of gaze. *J Physiol* 525 Pt 3:803-814
75. Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F (2006) Spinal cord maps of spatiotemporal alpha-motoneuron activation in humans walking at different speeds. *J Neurophysiol* 95:602-618
76. Kawato M, Maeda Y, Uno Y, Suzuki R (1990) Trajectory Formation of Arm Movement by Cascade Neural Network Model Based on Minimum Torque-Change Criterion. *Biol Cyber* 62:275-288
77. Kelso JAS (1997) *Dynamic Patterns: The Self-Organization of Brain and Behavior*. MIT Press, Cambridge
78. Kennedy PM, Carlsen AN, Inglis JT, Chow R, Franks IM, Chua R (2003) Relative contributions of visual and vestibular information on the trajectory of human gait. *Exp Brain Res* 153:113-117
79. Klarreich E (2001) New angle on vision. *NatureNature-Online News*
80. Knikou M, Kay E, Rymer WZ (2006) Modulation of flexion reflex induced by hip angle changes in human spinal cord injury. *Exp Brain Res* 168:577-586
81. Kuo AD (1994) A mechanical analysis of force distribution between redundant, multiple degree-of-freedom actuators in the human: Implications for the central nervous system. *Human Movement Science* 13:635-663
82. Kuo AD (2001) A simple model of bipedal walking predicts the preferred speed-step length relationship. *J Biomech Eng* 123:264-269
83. Lackner JR, Dizio P (1994) Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *J Neurophysiol* 72:299-313
84. Lacquaniti F, Grasso R, Zago M (1999) Motor Patterns in Walking. *News Physiol Sci* 14:168-174
85. Lacquaniti F, Ivanenko YP, Zago M (2002) Kinematic Control of Walking. *Arch Ital Biol* 140(4):263-272
86. Lacquaniti F, Maioli C (1994a) Coordinate transformations in the control of cat posture. *J Neurophysiol* 72:1496-1515

87. Lacquaniti F, Maioli C (1994b) Independent control of limb position and contact forces in cat posture. *J Neurophysiol* 72:1476-1495
88. Lacquaniti F, Terzuolo C, Viviani P (1983) The law relating the kinematic and figural aspects of drawing movements. *Acta Psychol* 54:115-130
89. Latash ML, Gottlieb GL (1991a) An equilibrium-point model for fast, single-joint movement: I. Emergence of strategy-dependent EMG patterns. *J Mot Behav* 23:163-177
90. Latash ML, Gottlieb GL (1991b) An equilibrium-point model for fast, single-joint movement: II. Similarity of single-joint isometric and isotonic descending commands. *J Mot Behav* 23:179-191
91. Lee DN (1976) A theory of visual control of braking based on information about time-to-collision. *Perception* 5:437-459
92. Li CS, Padoa-Schioppa C, Bizzi E (2001) Neuronal correlates of motor performance and motor learning in the primary motor cortex of monkeys adapting to an external force field. *Neuron* 30:593-607
93. Loomis JM, Klatzky RL, Golledge RG, Philbeck JW (1999) Human navigation by path integration. In: Golledge RG (ed) *Wayfinding behavior cognitive mapping and other spatial processes*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, pp 125-151
94. Marey E.J. (1868) *Du mouvement dans les fonctions de la vie*. G. Baillière, Paris
95. Marey E.J. (1894) *Le mouvement*. Librairie de l'Académie de Médecine, Paris
96. Marple-Horvat DE, Armstrong DM (1999) Central regulation of motor cortex neuronal responses to forelimb nerve inputs during precision walking in the cat. *J Physiol* 519 Pt 1:279-299
97. Masoud MT, Masoud F (2006) How Islam changed medicine: Ibn al-Haytham and optics. *BMJ* 332:120
98. Massey JT, Lurito JT, Pellizzer G, Georgopoulos AP (1992) Three-dimensional drawings in isometric conditions: relation between geometry and kinematics. *Exp Brain Res* 88:685-690
99. McGeer T (1990) *Passive Dynamic Walking*. *The International Journal of Robotics Research* 9:62-82
100. Melvill JG, Fletcher WA, Weber KD, Block EW (2005) Vestibular-Podokinetic interaction without vestibular perception. *Exp Brain Res* 167:649-653
101. Mergner T, Hlavacka F, Schweigart G (1993) Interaction of vestibular and proprioceptive inputs. *Journal of Vestibular Research* 3(1):41-57
102. Minetti AE (2001) Walking on other planets. *Nature* 409:467, 469
103. Mittelstaedt ML, Glasauer S (1991) Idiothetic navigation in gerbils and humans. ??? *95:427-435*

104. Mon-Williams M, McIntosh RD, Milner AD (2001) Vertical gaze angle as a distance cue for programming reaching: insights from visual form agnosia II (of III). *Exp Brain Res* 139:137-142
105. Nakanishi J, Schaal S (2004) Feedback error learning and nonlinear adaptive control. *Neural Netw* 17:1453-1465
106. O'Keefe J, Dostrovsky J (1971) The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res* 34:171-175
107. Ooi TL, Wu B, He ZJ (2001) Distance determined by the angular declination below the horizon. *Nature* 414:197-200
108. Ostry DJ, Feldman AG (2003) A critical evaluation of the force control hypothesis in motor control. *Exp Brain Res* 153:275-288
109. Osu R, Uno Y, Koike Y, Kawato M (1997) Possible explanations for trajectory curvature in multijoint arm movements. *J Exp Psychol Hum Percep Perf* 23:890-913
110. Parent A (2005) Duchenne De Boulogne: a pioneer in neurology and medical photography. *Can J Neurol Sci* 32:369-377
111. Patla AE (1997) Understanding the roles of vision in the control of human locomotion. *Gait and posture* 5:54-69
112. Patla AE, Prentice SD, Robinson C, Neufeld J (1991) Visual control of locomotion: Strategies for changing direction and for going over obstacles. *J Exp Psychol Hum Percep Perf* 17,3:603-634
113. Pellizzer G, Sargent P, Georgopoulos AP (1995) Motor cortical activity in a context-recall task. *Science* 269:702-705
114. Philippon M (1905) L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. *Trav Lab Physiol Inst Solvay (Bruxelles)* 7:1-208
115. Piaget J, Inhelder B (1966) L'image mentale chez l'enfant. Presses Universitaires de France
116. Poggio T, Bizzi E (2004) Generalization in vision and motor control. *Nature* 431:768-774
117. Polit A, Bizzi E (1979) Characteristics of motor programs underlying arm movements in monkeys. *J Neurophysiol* 42(1):183-194
118. Pope MH (2005) Giovanni Alfonso Borelli--the father of biomechanics. *Spine* 30:2350-2355
119. Pozzo T, Berthoz A, Lefort L (1990) Head stabilization during various tasks in humans. I. Normal Subjects. *Exp Brain Res* 82:97-106
120. Pozzo T, Berthoz A, Lefort L, Vitte E (1991) Head stabilization during various tasks in humans. II. Patients with bilateral peripheral vestibular deficits. *Exp Brain Res* 85:208-217
121. Pozzo T, Levik Y, Berthoz A (1995) Head and trunk movements in the frontal plane during complex dynamic equilibrium tasks in humans. *Exp Brain Res* 106:327-338

122. Prevost P, Ivanenko Y, Grasso R, Berthoz A (2002) Spatial invariance in anticipatory orienting behaviour during human navigation. *Neurosci Lett* 339:243-247
123. Rashed R (2002) Portraits of science. A polymath in the 10th century. *Science* 297:773
124. Reina GA, Schwartz AB (2003) Eye-hand coupling during closed-loop drawing: evidence of shared motor planning? *Hum Mov Sci* 22:137-152
125. Rossignol S (1996) Visuomotor regulation of locomotion. *Can J Physiol Pharmacol* 74:418-425
126. Rossignol S, Dubuc R, Gossard JP (2006) Dynamic sensorimotor interactions in locomotion. *Physiol Rev* 86:89-154
127. Rushton SK, Harris JM, Lloyd MR, Wann JP (1998) Guidance of locomotion on foot uses perceived target location rather than optic flow. *Curr Biol* 8:1191-1194
128. Salvucci DD, Gray R (2004) A two-point visual control model of steering. *Perception* 33:1233-1248
129. Schaal S, Schweighofer N (2005) Computational motor control in humans and robots. *Curr Opin Neurobiol* 15:675-682
130. Schaal S, Sternad D, Osu R, Kawato M (2004) Rhythmic arm movement is not discrete. *Nat Neurosci* 7:1136-1143
131. Schoner G, Jiang WY, Kelso JA (1990) A synergetic theory of quadrupedal gaits and gait transitions. *J Theor Biol* 142:359-391
132. Schoner G, Kelso JA (1988) Dynamic pattern generation in behavioral and neural systems. *Science* 239:1513-1520
133. Shadmehr R, Holcomb HH (1997) Neural Correlates of Motor Memory Consolidation. *Science* 277:821-825
134. Shadmehr R, Mussa-ivaldi FA, Bizzi E (1993) Postural force fields of the human arm and their role in generating multijoint movements. *J Neurosci* 13:45-62
135. Shidara M, Kawano K, Gomi H, Kawato M (1993) Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum. *Nature* 365:50-52
136. Shik ML, Severin FV, Orlovsky GN (1966) Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mid-brain. *Biophysics* 11:756-765
137. Sinai MJ, Ooi TL, He ZJ (1998) Terrain influences the accurate judgement of distance. *Nature* 395:497-500
138. Smetacek V, Mechsner F (2004) Making sense. *Nature* 432:21
139. Smith MA, Shadmehr R (2005) Intact ability to learn internal models of arm dynamics in Huntington's disease but not cerebellar degeneration. *J Neurophysiol* 93:2809-2821

140. Soechting JF, Lacquaniti F, Terzuolo CA (1986) Coordination of arm-movements in three-dimensional space. Sensorimotor mapping during drawing movement. *Neuroscience* 17, 2:295-311
141. Srinivasan M, Ruina A (2006) Computer optimization of a minimal biped model discovers walking and running. *Nature* 439:72-75
142. Taga G (1995) A model of the neuro-musculo-skeletal system for human locomotion .1. Emergence of basic gait. *Biol Cyber* 73:97-111
143. Takei Y, Grasso R, Amorim MA, Berthoz A (1997) Circular trajectory formation during blind locomotion: A test for path integration and motor memory. *Exp Brain Res* 115:361-368
144. Takei Y, Grasso R, Berthoz A (1996) Quantitative analysis of Human walking trajectory on a circular path in darkness. *Brain Research Bulletin* 40:491-496
145. Taube JS, Muller RU, Ranck JBJ (1990) Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience* 10(2):420-435
146. Taylor CR, Heglund NC (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *Annu Rev Physiol* 44:97-107
147. Todorov E (2000) Direct cortical control of muscle activation in voluntary arm movements: a model. *Nat Neurosci* 3:391-398
148. Todorov E, Jordan MI (2002) Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat Neurosci* 5:11:1226-1235
149. Turano KA, Yu D, Hao L, Hicks JC (2005) Optic-flow and egocentric-direction strategies in walking: central vs peripheral visual field. *Vision Res* 45:3117-3132
150. Uno Y, Kawato M, Suzuki R (1989) Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. *Biol Cyber* 61:89-101
151. Vaina LM, Beardsley SA, Rushton SK (2004) *Optic Flow and Beyond*. Kluwer Academic Publishers,
152. Vallis LA, Patla AE (2004) Expected and unexpected head yaw movements result in different modifications of gait and whole body coordination strategies. *Exp Brain Res* 157:94-110
153. Vallis LA, Patla AE, Adkin AL (2001) Control of steering in the presence of unexpected head yaw movements. Influence on sequencing of subtasks. *Exp Brain Res* 138:128-134
154. Vaughan CL, O'Malley MJ (2005) Froude and the contribution of naval architecture to our understanding of bipedal locomotion. *Gait Posture* 21:350-362
155. Vieilledent S, Kosslyn SM, Berthoz A, Giraudo MD (2003) Does mental simulation of following a path improve navigation performance without vision? *Brain Res Cogn Brain Res* 16:238-249
156. Viviani P, Cenzato M (1985) Segmentation and coupling in complex movements. *J Exp Psychol Hum Percep Perf* 11, 6:828-845

157. Viviani P, Terzuolo C (1982) Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience* 7,2:431-437
158. Viviani P, Terzuolo CA (1980) Space-time invariance in learned motor skills. In: Stelmach GE, Requin J (eds) *Tutorials in Motor Behavior*. North-Holland, Amsterdam, pp 525-533
159. Wade NJ (2004) Visual neuroscience before the neuron. *Perception* 33:869-889
160. Warabi T, Kato M, Kiriya K, Yoshida T, Kobayashi N (2005) Treadmill walking and overground walking of human subjects compared by recording sole-floor reaction force. *Neurosci Res* 53:343-348
161. Warren WH, Kay BA, Zosh WD, Duchon AP, Sahuc S (2001) Optic flow is used to control human walking. *Nat Neurosci* 4(2):213-216
162. Weber KD, Fletcher WA, Gordon CR, Melvill Jones G, Block EW (1998) Motor learning in the "podokinetic" system and its role in spatial orientation during locomotion. *Exp Brain Res* 120(3):377-385
163. Wilkie RM, Wann JP (2003) Eye-movements aid the control of locomotion. *Journal of Vision* 3:1-9
164. Wilkie RM, Wann JP (2005) The role of visual and nonvisual information in the control of locomotion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 31:901-911
165. Wilkie RM, Wann JP (2006) Judgments of path, not heading, guide locomotion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 32:88-96
166. Willems PA, Cavagna GA, Heglund NC (1995) External, internal and total work in human locomotion. *J Exp Biol* 198 (Pt 2):379-393
167. Winter DA, Eng P (1995) Kinetics: our window into the goals and strategies of the central nervous system. *Behav Brain Res* 67:111-120
168. Wolpert DM (1997) Computational approaches to motor control. *Trends Cogn Sci* 1:207-216
169. Wolpert DM, Ghahramani Z (2000) Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience supplement* 3:1212-1217