



Perception du mouvement propre : contributions des différentes modalités sensorielles et applications en ergonomie cognitive

Anne-Emmanuelle Priot

► To cite this version:

Anne-Emmanuelle Priot. Perception du mouvement propre : contributions des différentes modalités sensorielles et applications en ergonomie cognitive. Neurosciences. Université de Rouen, 2005. Français. NNT : . tel-00685781

HAL Id: tel-00685781

<https://theses.hal.science/tel-00685781>

Submitted on 6 Apr 2012

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.

THESE POUR LE DOCTORAT EN MEDECINE

(Diplôme d'Etat)

PAR

PRIOT Anne-Emmanuelle
NEE LE 21/07/1975 A PERIGUEUX

PRESENTEE ET SOUTENUE PUBLIQUEMENT LE 30 MARS 2005 A ROUEN

**PERCEPTION DU MOUVEMENT PROPRE :
contributions des différentes modalités sensorielles et
applications en ergonomie cognitive**

PRESIDENT DE JURY : Monsieur le Professeur Jean-François CAILLARD

DIRECTEUR DE THESE : Madame Isabelle ISRAËL

MEMBRES DU JURY : Madame le Professeur Françoise BEURET-BLANQUART
Monsieur le Docteur Jean-François GEHANNO
Monsieur le Professeur Jacques WEBER

ANNEE UNIVERSITAIRE 2004 -2005
U.F.R. DE MEDECINE-PHARMACIE DE ROUEN

DOYEN: Professeur C. THUILLEZ
ASSESEURS: Professeur J. MARCHAND
Professeur N. BIGA
Professeur F. TRON
Professeur J. LECHEVALLIER

DOYENS HONORAIRES: Professeurs J. BORDE -L. COLONNA -Ph. LAURET -H. PIGUET

PROFESSEURS HONORAIRES:

MM. M-P AUGUSTIN -J.ANDRIEU-GUITRANCOURT - M.BENOZIO -J.BORDE –
J. BOURREILLE -Ph. BRASSEUR - R. CHANEL -R. COLIN -L.COLONNA -E. COMOY –
J. DALION - P. DESHAYES -C. FESSARD -J.P FILLASTRE -P .FRIGOT - J. GARNIER –
J. HEMET -C. HELLOUIN DE MENIBUS - B. HILLEMAND -G. HUMBERT -P. JOUANNEAU
J.M. JOUANY - J. LANGLOIS -R. LAUMONIER -M. LE FUR – J.P. LEMERCIER –
J.P LEMOINE -Mie MAGARD -M. B. MAITROT - M. MAISONNET – F. MATRAY –
P. MITROFANOFF -P. MORERE - Mme A. M. ORECCMONI - MM. P. PASQUIS -H.PIGUET -
M.SAMSON -Mme SAMSON-DOLLFUS - J.C. SCHRUB -R.SOYER -B. TARDIF -J. TESTART -
J.M. THOMINE - P. TRON -C. WINCKLER -L.M. WOLF

I-MEDECINE

PROFESSEURS :

M. Bruno BACHY	HCN	Chirurgie pédiatrique
M. Jacques BENI CHOU	HCN	Biostatistiques et informatique médicale
M. Eric BERCOFF	HB	Médecine interne (gériatrie)
M. Jean-Paul BESSOU	HCN	Chirurgie thoracique et cardio-vasculaire
Mme Françoise BEURET -BLANQUART CRMPR		Médecine physique et de réadaptation
M. Norman BIGA	HCN	Orthopédie traumatologie
M. Guy BONMARCHAND	HCN	Réanimation médicale
M. Gérard BRASSEUR	HCN	Ophthalmologie
M. Jean-François CAILLARD	HCN	Médecine et santé au Travail
M. François CARON	HCN	Maladies infectieuses et tropicales
M. Philippe CHASSAGNE	HB	Médecine interne (Gériatrie)
M. Hubert COURTOIS	HB	Médecine interne
M. Alain CRIBIER	HCN	Cardiologie

M. Pierre CZERNICHOW	HCH	Epidémiologie, économie de la santé
M. Jean-Nicolas DACHER	HCN	Radiologie et Imagerie Médicale
M. Stéphane DARMONI	HCN	Informatique Médicale et Technologies de communication
M. Pierre DECHELOTTE	HCN	Nutrition
Mme Danièle DEHESDIN	HCN	Oto-Rhino-Laryngologie
M. Philippe DENIS	HCN	Physiologie
M. Jean DOUCET	HB	Thérapeutique
M. Bernard DUBRAY	CB	Radiothérapie
M. Philippe DUCROTTE	HCN	Hépto-Gastro-Entérologie
M. Frank DUJARDIN	HCN	Chirurgie Orthopédique- Traumatologique
M. Fabrice DUPARC	HCN	Anatomie-Chirurgie Orthopédique et Traumatologique
M. Bertrand DUREUIL	HCN	Anesthésiologie et réanimation chirurgicale
Mlle Hélène EL TCHANINOFF	HCN	Cardiologie
M. Thierry FREBOURG	UFR	Génétique
M. Pierre FREGER	HCN	Anatomie - Neurochirurgie
M. Michel GODIN	HB	Néphrologie
M. Philippe GRISE	HCN	Urologie
M. Didier HANNEQUIN	HCN	Neurologie
M. Philippe HECKETSWEILER	HCN	Hépto-Gastro/Policlinique
Mme Claudine JANVRESSE	HCN	Virologie
M. Pascal JOLY	HCN	Dermato-vénéréologie
M. Jean-Marc KUHN	HB	Endocrinologie et maladies métaboliques
Mme Annie LAQUERRIERE	HCN	Anatomie cytologie pathologiques
M. Philippe LAURET	HCN	Dermato-vénéréologie
M. Alain LA VOINNE	UFR	Biochimie et biologie moléculaire
M. Joël LECHEV ALLIER	HCN	Chirurgie infantile
M. Patrick LE DOSSEUR	HCN	Radiopédiatrie
M. Hervé LEFEBVRE	HB	Endocrinologie et maladies métaboliques
M. Xavier LE LOET	HB	Rhumatologie
M. Jean-François LEMELAND	HCN	Bactériologie
M. Eric LEREBOURS	HCN	Nutrition
Mlle Anne-Marie LEROI	HCN	Physiologie
M. Jacques LEROY	HCN	Réanimation médicale
M. Hervé LEVESQUE	HB	Médecine interne
M. Bertrand MACE	HCN	Histologie, embryologie, cytogénétique

M. Eric MALLET	HCN	Biologie du développement et de la reproduction
M. Christophe MARGUET	HCN	Pédiatrie
Mlle Isabelle MARIE	HB	Médecine Interne
M. Jean-Paul MARIE	HCN	ORL
M. Loïc MARPEAU	HCN	Gynécologie-obstétrique
M. Stéphane MARRET	HCN	Pédiatrie
Mme Josette MET A YER	HCN	Anatomie et Cytologie Pathologiques
M. Pierre MICHEL	HCN	Hépto-Gastro-Entérologie
M. Francis MICHOT	HCN	Chirurgie digestive
M. Bruno MIHOUT	HCN	Neurologie
M. Pierre-Yves MILLIEZ	HCN	Chirurgie plastique, reconstructrice et esthétique
M. Mathieu MON CONDUIT	CH	Hématologie
M. Jean-François MUIR	HB	Pneumologie
M. Marc MURAINÉ	HCN	Ophtalmologie
M. Philippe MUSETTE	HCN	Dermatologie- Vénéréologie
M. Georges NOUVET	HCN	Pneumologie
M. Christophe PEILLON	HCN	Chirurgie générale
M. Jean-Marc PERON	HCN	Stomatologie et chirurgie maxillo-faciale
M. Michel PETIT	CRS	Psychiatrie
M. Christian PFISTER	HCN	Urologie
M. Didier PLISSONNIER	HCN	Chirurgie vasculaire
M. Bernard PROUST	HCN	Médecine légale
M. François PROUST	HCN	Neurochirurgie
M. Michel SCOTTE	HCN	Chirurgie digestive
M. Paul TENIERE	HCN	Chirurgie digestive
Mlle Florence TffiBAUT	HCN	Psychiatrie d'adultes
M. Luc THIBERVILLE	HCN	Pneumologie
M. Jacques THIEBOT	HCN	Radiologie et imagerie médicale
M. Christian THUILLEZ	HB	Pharmacologie
M. Hervé TILLY	CB	Hématologie et transfusion
M. François TRON	UFR	Immunologie
M. Jean-Pierre VANNIER	HCN	Pédiatrie génétique
M. Benoît VEBER	HCN	Anesthésiologie Réanimation chirurgicale
M. Pierre VERA	CB	Biophysique et traitement de l'image I
M. Eric VERSPYCK	HCN	Gynécologie obstétrique
M. Olivier VITTECOQ	HB	Rhumatologie

M. Jacques WATELET	HCN	Chirurgie vasculaire
M. Jacques WEBER	HCN	Physiologie

PROFESSEURS ASSOCIES A MI-TEMPS:

M François BECRET	UFR	Médecine générale
M. Patrick OLOMBEL	UFR	Médecine générale

MAITRES DE CONFERENCES :

M. Fabrice BAUER	HCN	Cardiologie
M. Olivier BOYER	UFR	Immunologie
M. Gérard BUCHONNET	HCN	Hématologie
Mme Sophie CLAEYSSENS	UFR	Biochimie et biologie moléculaire
M. Philippe COURVILLE	HCN	Anatomie et cytologie pathologiques
Mme Noëlle BARBIER-FREBOURG	HCN	Bactériologie -Virologie
M. Jean-François GEHANNO	HCN	Médecine et Santé au travail
Mme Catherine HAAS-HUBSCHER	HCN	Anesthésie-Réanimation chirurgicale
Mme Bernadette HECKETSWEILER	HCN	Biochimie et biologie moléculaire
M. Serge JACQUOT	UFR	Immunologie
M. Joël LADNER	HCN	Epidémiologie, économie de la santé
M. Jean-Baptiste LATOUCHE	UFR	Biologie Cellulaire
M. Jean-François MENARD	HCN	Biophysique
Mme Chantal MICHOT	HCN	Anatomie et cytologie pathologiques
M. Jean-Michel MULLER	HCN	Anatomie -service des Urgences
Mlle Muriel QUILLARD	HCN	Biochimie et Biologie moléculaire
M.Jean-Christophe PLANTIER	HCN	Bactériologie-Virologie
Mme Rosa POUSSOU	HCN	Pédiatrie
M. Vincent RICHARD	UFR	Pharmacologie
Mme Nathalie RIVES	HCN	Biologie du développement et de la reproduction
M. Francis ROUSSEL	HCN	Histologie, embryologie, cytogénétique
Mme Pascale SAUGIER-VEBER	HCN	Génétique
M. Eric VERIN	HCN	Physiologie
Mme Agnès ZMUDA	HCN	Chirurgie Infantile

MAITRE DE CONFERENCES ASSOCIE A MI-TEMPS:

M Jean-Loup HERMIL

UFR

Médecine générale

PROFESSEUR AGREGE OU CERTIFIE :

Mme Dominique LANIEZ

Anglais

Mme Michèle GUIGOT

Sciences humaines -Techniques d'expression

II-PHARMACIE

PROFESSEURS :

M. Jean-Jacques BONNET

Pharmacodynamie

M. Roland CAPRON

Physique

M. Jean COSTENTIN

Pharmacodynamie

M. Loïc FA VENNEC

Parasitologie

M. Michel GUERBET

Toxicologie

M. Olivier LAFONT

Chimie organique

M. Jacques MARCHAND

Chimie thérapeutique

M. Jean-Louis PONS

Bactériologie

Mme Elisabeth SEGUIN

Pharmacognosie

Mlle Claudine SORIA

Hématologie

M. Marc VASSE

Biochimie

M Jean-Marie VAUGEOIS

Pharmacologie

MAITRES DE CONFERENCES :

Mme Dominique ANDRE	Chimie analytique
Mme Dominique BOUCHER	Pharmacologie
Mme Martine PESTEL-CARON	Bactériologie
Mme Christiane CHABENAT	Chimie analytique
M. Abdeslam CHAGRAOUI	Physiologie
M. Jean CHASTANG	Chimie
Mlle Marie Catherine CHEMTOB	Législation pharmaceutique
Mlle Elizabeth CHOSSON	Botanique et chimie végétale
Mlle Cécile CORBIERE	Biochimie
M. Eric DITTMAR	Physique
Mme Nathalie DOURMAP	Pharmacologie
Mlle Isabelle DUBUC	Pharmacodynamie
Mme Roseline DUCLOS	Pharmacotechnie
M. Abdelhakim ELOMRI	Pharmacognosie
M. François ESTOUR	Chimie Organique
M. Gilles GARGALA	Parasitologie
Mlle Marie-Laure GROULT	Botanique
M. Hervé HUE	Laboratoire Physique
Mme Isabelle LEROUX	Physiologie
Mme Hong LI	Pathologie vasculaire et cancéreuse
Mme Sabine MENAGER	Chimie organique
Mme Christelle MONTEIL	Toxicologie
M. Paul MULDER	Sciences du médicament
M. Mohamed SKIBA	Galénique industrielle
Mme Malika SKIBA	Pharmacie galénique
Mme Christine THARASSE	Chimie thérapeutique
M. Rémi V ARIN	Vigilances Sanitaires
M. Philippe VERITE	Chimie analytique
M. Frédéric ZIEGLER	Biologie

PROFESSEUR AGREGÉ OU CERTIFIÉ :

Mme Anne-Marie ANZELLOTTI

Anglais

ATTACHES TEMPORAIRES D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE :

Mlle BARBOT Cécile

Pharmacognosie

M. MANSARD Gaël

Chimie Générale

M. POUPON Julien

Physiologie

Mlle VILPOUX Catherine

Physiologie

CHEF DES SERVICES ADMINISTRATIFS:

M. Michel DOUVILLE

HCN -Hôpital Charles Nicolle

HB -Hôpital de BOIS GUILLAUME

CB -Centre HENRI BECQUEREL

CHS -Centre Hospitalier Spécialisé du Rouvray

CRMPR -Centre Régional de Médecine Physique et de Réadaptation

LISTE DES RESPONSABLES DE DISCIPLINE

Mme Dominique ANDRE	Chimie analytique
M. Roland CAPRON	Physique
M Jean CHASTANG	Chimie générale et minérale
MIle Marie-Catherine CHEMTOB	Législation, Economie de la Santé
MIle Elisabeth CHOSSON	Botanique, Mycologie
M. Jean COSTENTIN	Pharmacodynamie
M. Loïc FA VENNEC	Parasitologie
M. Michel GUERBET	Toxicologie
M. Olivier LAFONT	Chimie organique, histoire de la pharmacie et culture générale
M. Jacques MARCHAND	Chimie thérapeutique
M. Jean-Louis PONS	Microbiologie
Mme Elisabeth SEGUIN	Pharmacognosie
Mle Claudine SORIA	Hématologie
M. Marc V ASSE	Biochimie

Par délibération en date du 3 mars 1967, la faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propre à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

Dix années d'études médicales, dix années de rencontres, de partage, de joie et d'effort. Vous avez tous à votre manière contribué à cette thèse, merci.

A mes chers parents,

Je vous remercie pour l'amour et le soutien constant que vous m'apportez. Je vous dois tout et ne l'oublierai jamais.

A ma sœur Aude et à mon frère Benoît,

Je vous remercie pour notre grande complicité.

A mes chers grands-parents,

Pour votre amour et votre attention.

A Vincent et à tous mes amis et collègues,

Aurore, Cécile, Elsa, Emmanuel, Laurence, Mireille, Sébastien, Stéphane, Véronique, les étudiants du Collège de France...

Au personnel du service de Médecine du travail du CHU,

A Michèle pour ta gentillesse et ton aide précieuse.

A mon maître et président de thèse,
Monsieur le Professeur Jean-François CAILLARD,

Vous m'avez guidée et conseillée pendant ces années d'études. Vous avez bien voulu me faire l'honneur de présider cette thèse. Je vous en remercie. Veuillez trouver ici l'expression de mon profond respect.

A mon directeur de thèse, Mme Isabelle ISRAËL,

Tu m'as initiée à la recherche. Je te remercie pour avoir accepté de diriger ce travail et pour m'avoir accueillie dans ton équipe. J'espère avoir été à la hauteur de tes attentes.

A mes juges,

Madame le Professeur Françoise BEURET-BLANQUART,

Vous m'avez fait découvrir la médecine physique et de réadaptation. Vous avez accepté de juger ce travail, j'en suis très honorée. Veuillez trouver ici le témoignage de ma respectueuse gratitude.

Monsieur le Docteur Jean-François GEHANNO,

Je te remercie pour ton écoute attentive et pour ton attention, durant ces années d'études. Tu as accepté de juger ce travail, j'en suis très honorée.

Monsieur le Professeur Jacques WEBER,

Vous avez accepté de juger ce travail, j'en suis très honorée. Veuillez trouver ici le témoignage de ma respectueuse gratitude.

INTRODUCTION.....	17
1 PHYSIOLOGIE DE LA PERCEPTION DU MOUVEMENT PROPRE.....	18
1.1 Physiologie des systèmes sensoriels	18
1.1.1 Le système vestibulaire	18
1.1.1.1 Structure et mise en jeu des récepteurs vestibulaires	19
1.1.1.1.1 Les canaux semi-circulaires.	19
1.1.1.1.2 Les organes otolithiques.....	23
1.1.1.2 Voies et centres de projections vestibulaires.....	25
1.1.1.3 Existe-t-il un cortex vestibulaire ?	26
1.1.2 Le système visuel	27
1.1.2.1 Les voies anatomiques de la perception visuelle du mouvement.....	28
1.1.2.2 La vision du mouvement : réflexe optocinétique et poursuite oculaire	30
1.1.3 La somesthésie	31
1.1.3.1 Structure et mise en jeu des récepteurs somesthésiques	31
1.1.3.1.1 La sensibilité mécanique cutanée	31
1.1.3.1.2 La proprioception ou sensibilité mécanique musculaire et articulaire ...	33
1.1.3.1.2.1 Les fuseaux neuro-musculaires	33
1.1.3.1.2.2 Les organes tendineux de Golgi	35
1.1.3.1.2.3 Les mécanorécepteurs articulaires	36
1.1.3.2 Voies somatiques sensibles ascendantes	36
1.1.3.2.1 La voie des colonnes dorsales et du lemnisque médian	37
1.1.3.2.2 La voie spino-thalamique (extra-lemniscale).....	38
1.1.3.2.3 Les faisceaux spino-cérébelleux.....	38
1.1.3.3 Aires corticales somesthésiques	39
1.1.4 Autres systèmes sensoriels	40
1.2 Intégration sensorielle	40
1.2.1 La nécessité d'une intégration sensorielle : limites et complémentarité des systèmes sensoriels.....	40
1.2.2 Interactions visio-vestibulaires.....	41
1.2.2.1 Le velocity storage ou « stockage de vitesse ».....	41
1.2.2.2 Où convergent ces informations ?	43
1.2.2.3 La vection.....	44

1.2.3	Comment se réalise l'unité de la perception ?.....	44
1.3	Stabilité perceptive : la copie motrice efférente.....	45
1.4	La perception : un processus actif	45
2	INFORMATIONS SENSORIELLES ET MOUVEMENT	47
2.1	L'orientation spatiale.....	47
2.1.1	Référentiels spatiaux	47
2.1.2	L'orientation selon la gravité : une référence naturelle.....	47
2.1.2.1	La gravité.....	48
2.1.2.2	La verticale subjective.....	48
2.2	L'équilibration.....	48
2.2.1	Afférences neuro-sensorielles	49
2.2.2	Efférences neuro-motrices.....	49
2.2.2.1	Stabilisation de la posture	49
2.2.2.2	Stabilisation de la tête	50
2.2.2.3	Stabilisation du regard.....	50
2.3	La perception des distances relatives	51
2.4	La perception des distances parcourues	53
2.4.1	Paradigmes d'étude	53
2.4.1.1	Reproduction d'une distance parcourues	53
2.4.1.2	Tâches d'estimation.....	54
2.4.1.3	Tâches plus complexes.....	55
2.4.2	Systèmes sensoriels et perception des distances parcourues.....	55
2.4.2.1	En l'absence de vision.....	55
2.4.2.1.1	Par les informations inertielles	55
2.4.2.1.2	Par les informations proprioceptives.....	56
2.4.2.1.3	Informations inertielles et proprioceptives combinées.....	57
2.4.2.2	Avec vision.....	57
2.4.2.2.1	Vision seule	57
2.4.2.2.2	Vision combinée.....	58

3	PARTIE EXPERIMENTALE : EFFET DE LA VISION SUR L'ESTIMATION DE DISTANCES PARCOURUES EN TRAJECTOIRE LINEAIRE	59
3.1	Problématique, objectifs.....	59
3.2	Matériel et méthodes	61
3.2.1	Sujets	61
3.2.2	Matériel	62
3.2.3	Méthodes	63
3.2.3.1	Choix de la méthode.....	63
3.2.3.2	Trois phases.....	65
3.2.3.2.1	Expérience S.....	65
3.2.3.2.2	Expérience A	66
3.2.3.2.3	Expérience G	67
3.2.4	Analyse des données	67
3.2.4.1	Variables enregistrées	67
3.2.4.2	Variables étudiées	68
3.3	Résultats	69
3.3.1	Reproduction des distances	69
3.3.2	Reproduction des durées	72
3.3.3	Reproduction de la vitesse moyenne	74
3.3.4	Stratégies utilisées pour réussir la tâche (reproduire la distance parcourue) ...	75
3.3.5	Autres effets	76
3.4	Discussion	77
3.4.1	Facteurs intervenant sur la perception du mouvement propre	77
3.4.1.1	Facteur principal : noir/vision	77
3.4.1.2	Autres facteurs intervenant dans la perception du mouvement propre	78
3.4.1.2.1	Stratégies, importance fondamentale de la durée, mécanisme auxiliaire de la perception des distances parcourues.....	78
3.4.1.2.2	Facteur actif/passif	79
3.4.1.2.3	Influence du profil de vitesse (vitesse constante/vitesse variable).....	80
3.4.1.2.4	Influence de la grandeur de la vitesse	80
3.4.1.2.5	Environnement	80
3.4.1.2.6	Attention.....	81
3.4.1.2.7	Mémoire spatiale	81

3.4.2	Méthode utilisée	81
3.4.3	Synthèse	82
3.4.4	Perspectives	83
4	APPLICATIONS EN ERGONOMIE SENSORIELLE ET COGNITIVE	84
4.1	Vertige des hauteurs	84
4.2	Désorientation spatiale et accidents aériens	84
4.2.1	Illusions visuelles	85
4.2.1.1	Illusions de sur ou sous-estimations des distances.....	85
4.2.1.2	Fausse références d'horizontalité/verticalité	86
4.2.1.3	Illusions lors de certaines conditions climatiques	86
4.2.1.4	Illusions de confusions de sources lumineuses	86
4.2.2	Illusions vestibulaires	86
4.2.2.1	Circonstances de survenue	86
4.2.2.2	Les quatre principales illusions vestibulaires.....	87
4.2.2.2.1	L'illusion somatogyre à la sortie d'un virage forcé	87
4.2.2.2.2	L'illusion somatogyre d'inclinaison.....	87
4.2.2.2.3	L'effet de Coriolis	87
4.2.2.2.4	L'illusion somato-gravitique de fausse ascension.....	87
4.3	Vection et risque routier	88
4.4	Cinétose ou mal des transports.....	88
4.4.1	Définition et causes	88
4.4.2	Incidence et facteurs de risque	89
4.4.3	Clinique	89
4.4.4	Traitement	90
	CONCLUSION GENERALE	91
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	92

INTRODUCTION

Ce travail prolonge les expérimentations réalisées lors de mon stage de DEA de « Physiologie et Biomécanique de l'Homme en Mouvement ». Le stage s'est déroulé dans l'équipe « Sélection des informations idiothétiques et temporelles dans la navigation spatiale », sous la direction de Mme Isabelle ISRAËL, au Laboratoire de Physiologie de la Perception et de l'Action dirigé par Mr Alain BERTHOZ (Collège de France).

Pourquoi un travail sur la perception du mouvement ? A chaque instant l'homme doit maintenir son équilibre, se repérer, s'orienter, se diriger, se déplacer, contrôler et ajuster ses mouvements. La compréhension de ces différentes actions ne peut se faire sans la compréhension des mécanismes du traitement des informations sensorielles de mouvement.

La première partie décrit la physiologie sensorielle de la perception du mouvement propre : physiologie des systèmes sensoriels, traitement et intégration centrale de ces informations.

La seconde partie traite des fonctions reposant sur les informations sensorielles de mouvement : orientation, maintien de l'équilibre et de la posture, perception des distances relatives et des distances parcourues.

La troisième partie présente la partie expérimentale, étudiant la perception du mouvement propre par la perception des distances parcourues. Nous nous intéresserons aux modalités sensorielles (en particulier la vision) contribuant à la perception des distances parcourues en trajectoire linéaire.

Enfin la quatrième partie aborde les problèmes posés en ergonomie cognitive et sensorielle par les illusions sensorielles, les conflits sensoriels et la désorientation spatiale.

1 PHYSIOLOGIE DE LA PERCEPTION DU MOUVEMENT PROPRE

Le traitement des informations sensorielles obéit à des caractéristiques communes à tous les systèmes sensoriels :

1. analyse sensorielle en périphérie, transduction du signal sensoriel en langage électrique avec codage fréquentiel et temporel de l'information
2. projections nerveuses ascendantes par plusieurs voies anatomiques parallèles au niveau cortical
3. intégration des influx sensoriels à plusieurs niveaux
4. processus filtrants cognitifs

1.1 Physiologie des systèmes sensoriels

1.1.1 Le système vestibulaire

L'appareil vestibulaire est situé à l'intérieur du labyrinthe. Il est constitué des organes otolithiques et des canaux semi-circulaires. Le labyrinthe comporte à l'extérieur une partie osseuse (labyrinthe osseux), bordée à son intérieur par le labyrinthe membraneux (Figure 1). L'espace entre les deux parois est rempli de périlymphe, un fluide dont la composition chimique est similaire à celle du fluide cérébrospinal, tandis que le labyrinthe membraneux est rempli d'endolymphe.

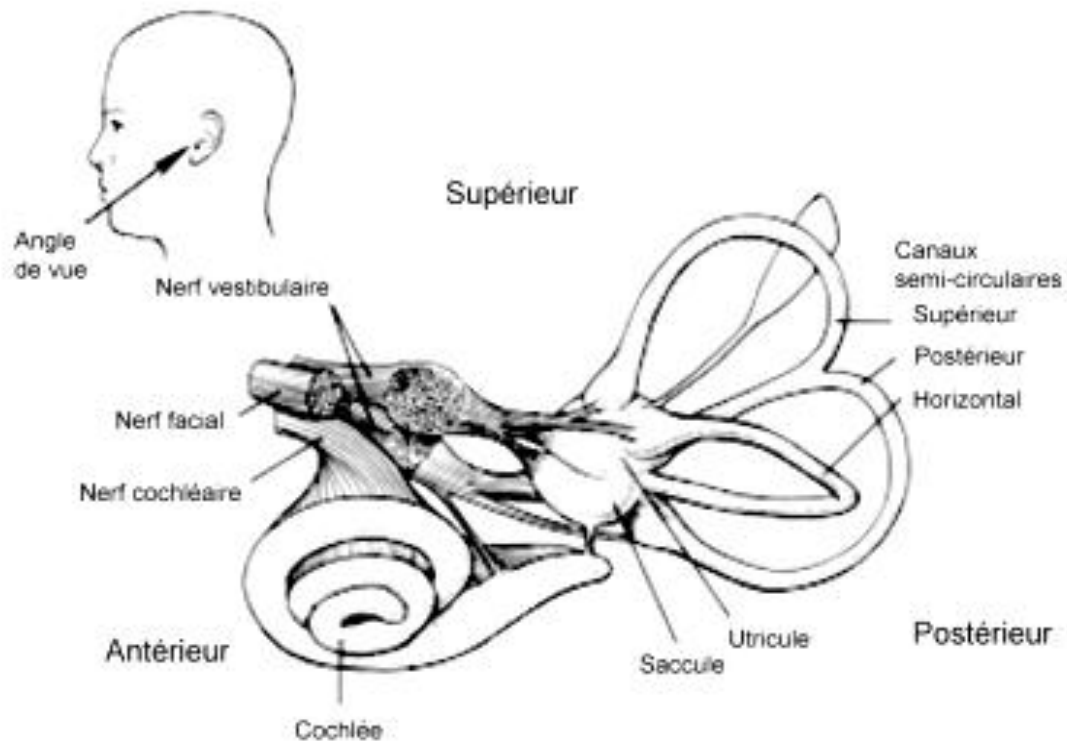


Figure 1 : le labyrinthe membraneux.

Les principales fonctions du système vestibulaire sont le maintien de l'équilibre (réflexe vestibulo-spinal) et la stabilisation du regard (réflexes vestibulo-oculaire ou RVO, que nous développerons plus loin).

1.1.1.1 Structure et mise en jeu des récepteurs vestibulaires

1.1.1.1.1 Les canaux semi-circulaires.

Ils sont au nombre de trois de chaque côté et sont orientés dans les trois plans de l'espace : le canal horizontal (ou latéral) et les deux canaux verticaux, antérieur (ou supérieur) et postérieur (ou inférieur) sont approximativement orthogonaux entre eux (Figure 2).

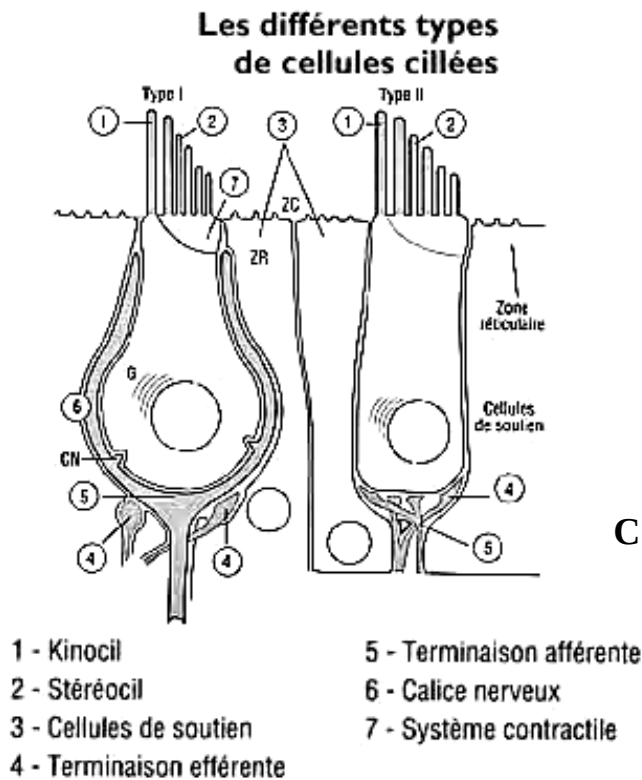


Figure 3 : Epithélium sensoriel des canaux semi-circulaires.

A : Coupe transversale d'une crête ampulaire.

B : Disposition des cellules sensorielles ciliées.

C : Cellules sensorielles ciliées de type I et de type II

Sur la partie apicale des cellules sensorielles sont disposés 40 à 70 stéréocils (Figure 3C) disposés en rangées parallèles dont la taille augmente au fur et à mesure qu'ils se rapprochent du kinocil. Les stéréocils sont polarisés par rapport aux kinocils. Le kinocil est toujours situé sur un bord de la cellule sensorielle. Chaque cellule possède donc un axe de polarité dans le sens du kinocil : les cellules ciliées se dépolarisent ou s'hyperpolarisent suivant la direction du mouvement de la tête. En l'absence de tout mouvement des stéréocils, il existe une décharge de potentiel d'action dans les fibres vestibulaires afférentes : il existe un tonus vestibulaire de base.

Lorsqu'une accélération angulaire de la tête se produit dans le plan du canal considéré, l'endolymphe subit un retard inertiel par rapport au labyrinthe ce qui provoque une déformation de la cupule et stimule les cellules sensorielles ciliées.

Modèle biomécanique des canaux semi-circulaires :

L'équation différentielle qui modélise la dynamique du système endolymph/cupule est la suivante :

$$\Theta \frac{d^2x(t)}{dt^2} + \Pi \frac{dx(t)}{dt} + \Delta x(t) = \Theta \alpha$$

Equation 1

$x(t)$ est le déplacement angulaire du système endolymph/cupule par rapport au labyrinthe en fonction du temps,

α la composante de l'accélération de la tête dans le plan du canal considéré,

Θ le moment d'inertie de l'endolymph,

Π la constante d'amortissement, due à la force de frottement visqueux exercée par les parois du canal lorsque l'endolymph circule,

Δ la constante d'élasticité de la cupule, car la cupule déformée exerce une force sur l'endolymph pour revenir à sa position initiale.

La fonction $x(t)$ est caractérisée par deux constantes de temps :

$\tau_1 = \Pi / \Delta$, de l'ordre de 2 à 6 s et $\tau_2 = \Theta / \Pi$, de l'ordre de 3 à 5 ms (d'après Goldberg et Fernandez²²).

A l'arrêt d'une rotation, le système endolymph/cupule se déplace très rapidement (constante de temps τ_2) dans la direction opposée à celle de la rotation qui a pris fin et atteint son déplacement maximum, proportionnel à la vitesse V , la cupule revenant ensuite à sa position initiale avec la constante de temps τ_1 . Les décours temporels des réactions vestibulaires oculomotrices (vitesse des phases lentes du nystagmus vestibulaire) et de la perception subjective de vitesse angulaire pendant un tel stimulus sont très similaires au comportement dynamique de la cupule (Figure 4). Cependant les constantes de temps des phénomènes

perceptifs et du RVO sont plus élevées que celles de la cupule et reflètent l'activité du « stockage de vitesse » au niveau central (voir paragraphe « velocity storage »).

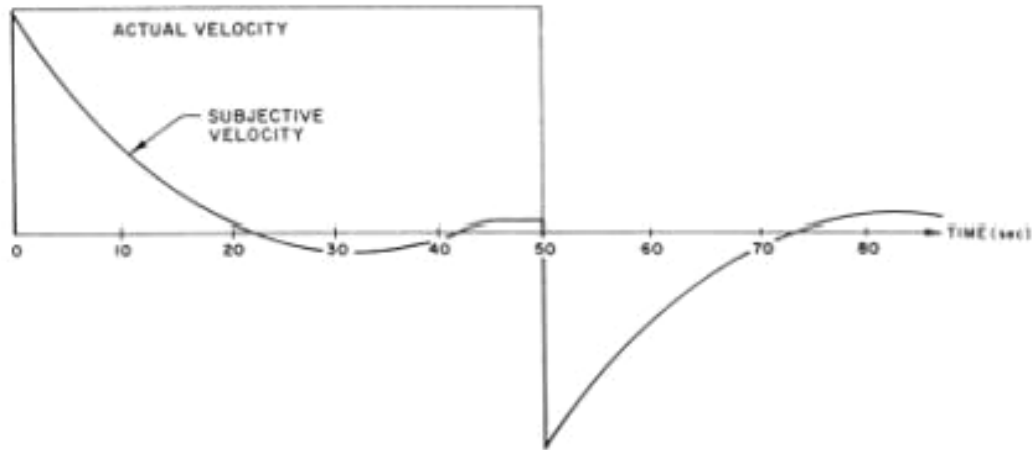


Figure 4 : Perception de la vitesse angulaire pendant et après un palier de vitesse de durée prolongée. D'après Young⁷⁰.

Pour des raisons de biomécanique (lumière du canal étroite et importance des forces de viscosité par rapport aux forces inertielles) les canaux se comportent comme des intégrateurs à certaines fréquences de stimulation : la réponse des neurones vestibulaires est en phase avec l'accélération angulaire de la tête aux fréquences basses, avec la vitesse angulaire aux fréquences moyennes et avec la position angulaire aux fréquences élevées.

Seuil de perception : le système vestibulaire ne peut être activé qu'au-dessus de certains seuils d'accélération (au moins $0,14^\circ/s^2$), et à la condition d'un temps suffisant d'application de l'accélération (loi de Mulder) : une accélération de $2^\circ/s^2$ est perçue en 1 s, mais une accélération de $0,5^\circ/s^2$ est perçue seulement en 5 s. Ceci explique le temps de latence à la perception de la sensation, qui n'est d'ailleurs perceptible qu'au dessus d'un certain seuil.

1.1.1.1.2 Les organes otolithiques

Ils sont au nombre de deux chez l'homme dans chaque oreille : le plan moyen de l'utricule est quasiment parallèle à ceux des canaux horizontaux, le plan moyen du saccule correspond grossièrement au plan du canal antérieur ipsilatéral.

L'épithélium sensoriel du saccule et de l'utricule (ou macule, Figure 5) est constitué de cellules sensorielles et de cellules de soutien. Les cellules sensorielles sont recouvertes d'une membrane gélatineuse comportant des cristaux (les otoconies), de densité supérieure à celle de l'endolymphe environnant. Les forces linéaires qui agissent dans le plan de la macule provoquent un déplacement tangentiel de la membrane otolithique par rapport à l'épithélium sensoriel.

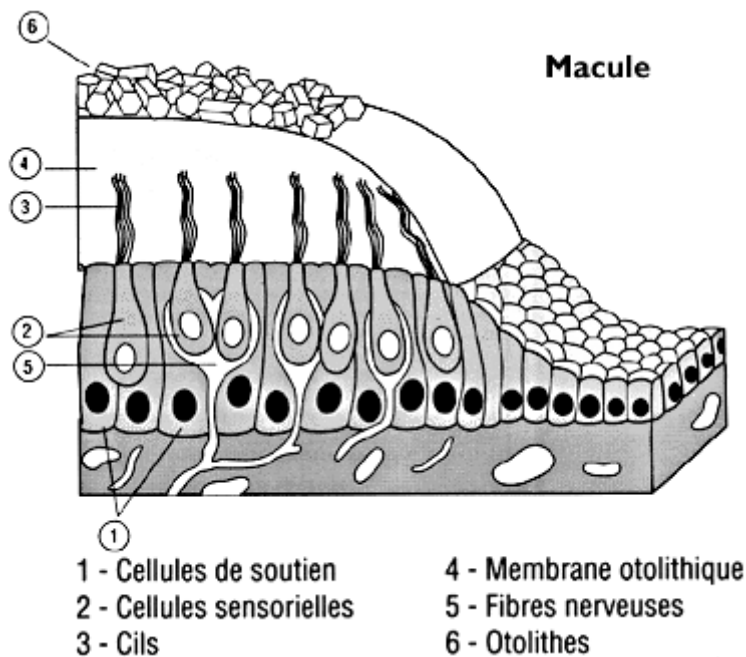


Figure 5 : Coupe transversale des épithéliums sensoriels de l'utricule et du saccule (macule).

Le système otolithique agit comme un accéléromètre linéaire, répondant aussi bien aux accélérations linéaires qu'à la gravité. L'ambiguïté gravito-inertielle des otolithes est levée par l'utilisation d'informations complémentaires en particulier canalaire ou visuelles.

Pour Fernandez et Goldberg ¹⁷, la constante de temps au niveau des neurones vestibulaires reflète la mécanique otoconiale (de l'ordre de 5 à 30 ms). De Vries ¹² avait mesuré une constante de temps de 0,4 ms au niveau des otolithes chez le poisson lors d'oscillations. Young et Meiry ⁶⁹ avaient toutefois retrouvé une constante de temps perceptive lors d'oscillations sinusoïdales selon l'axe x plus longue, de l'ordre de 5,3 s. Ainsi aux fréquences habituelles des mouvements de la tête, le déplacement de la couche est proportionnelle à l'accélération linéaire totale de la tête (gravitaire et inertielle). La bande passante des otolithes est plus étendue vers les basses fréquences que celle des canaux. L'effet consécutif de sens inverse n'est quasiment pas ressenti.

1.1.1.2 Voies et centres de projections vestibulaires

Les corps cellulaires des fibres vestibulaires afférentes se trouvent dans le ganglion de Scarpa près du canal auditif interne. Les cellules sont bipolaires : l'axone périphérique innerve la cellule ciliée, l'axone central se termine dans le système nerveux central. Le ganglion supérieur innerve l'utricule et la partie antérieure du saccule, le canal horizontal et le canal semi-circulaire vertical antérieur. Le ganglion inférieur innerve la partie postérieure du saccule et le canal semi-circulaire vertical postérieur. Les axones issus de ces deux ganglions de Scarpa se joignent aux axones issus du ganglion spinal issu de la cochlée pour former la VIII^{ème} paire crânienne ou nerf auditif qui se dirige dans l'angle ponto-cérébelleux pour parvenir au bulbe. Les axones des neurones vestibulaires primaires se projettent ensuite sur les noyaux vestibulaires.

Les noyaux vestibulaires

Le noyau vestibulaire latéral reçoit des afférences de l'utricule et des canaux semi-circulaires ainsi que du cervelet et de la moelle. Le faisceau vestibulo-spinal latéral a un effet tonique sur les muscles extenseurs des membres supérieurs et inférieurs, il joue donc un rôle essentiel dans le maintien de la posture. Ce rôle est contrôlé par le cervelet.

Les noyaux vestibulaires supérieur et médian se projettent sur les noyaux occipitaux moteurs. Ils participent aux réflexes oculomoteurs.

Le noyau vestibulaire médian se projette de façon bilatérale sur le faisceau vestibulaire spinal médian bilatéral de la moelle cervicale. Il participe au maintien de la position de la tête et du cou.

Le noyau vestibulaire inférieur intègre des informations en provenance du vestibule et du cervelet. Il se projette sur les voies vestibulo-spinales et vestibulo-réticulaires. Il participe au contrôle de l'équilibre.

Les neurones vestibulaires secondaires reçoivent donc de multitudes d'afférences sensorielles (cutanées, somesthésiques, visuelles) et du cervelet. Ils constituent donc de véritables centres d'intégration sensori-motrice.

1.1.1.3 Existe-t-il un cortex vestibulaire ?

Chez l'homme et le singe il n'existerait pas de zone corticale spécialement dédiée au traitement des informations vestibulaires. Il existe cependant des aires dont l'activité est modulée par la stimulation vestibulaire.

De telles aires ont été identifiées chez le singe par des méthodes électrophysiologiques, en région pariétale et pariéto-temporale. Utilisant la technique d'enregistrement mono cellulaire, Guldin et Grüsser²⁸ ont identifié l'aire PIVC où plus de 50% des neurones répondraient à une stimulation vestibulaire, l'aire 3a (30 à 50% de réponse) et l'aire VPS (30% de réponse). Il faut remarquer que ces aires répondent à d'autres signaux sensoriels, en particulier visuels et somatosensoriels.

En fait l'intégration multisensorielle est réalisée dès les noyaux vestibulaires du tronc cérébral, le noyau vestibulaire recevant de multiples afférences (réticulaires, cérébelleuses, corticales, commissurales, proprioceptives spinales, visuelles, vestibulaires primaires).

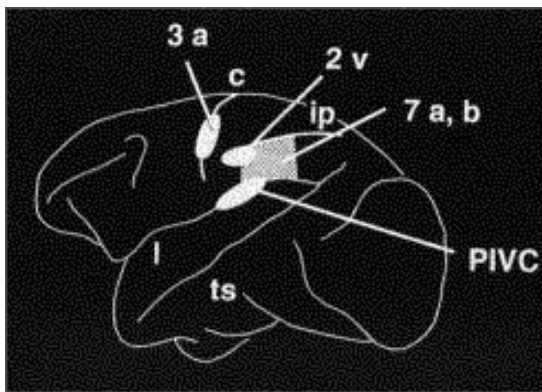


Figure 6 : Projections vestibulo-corticales (études chez le primate) :

- Aire 2V au niveau de la base du sillon intra-pariétal.
- Aire 3a dans l'aire somesthésique primaire
- Aire 7a dans le cortex pariétal
- PIVC près de la partie postérieure de l'insula²⁶

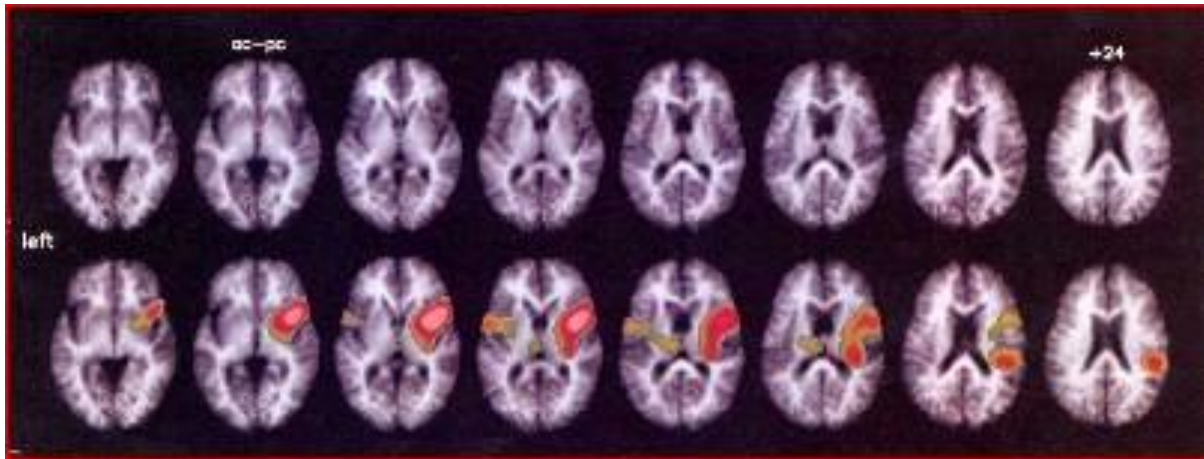


Figure 7 : Projections vestibulo-corticales (études chez l'homme : stimulation calorique et PET) : jonction temporo-pariétale, insula postérieure, cortex cingulaire antérieur et sensoriel primaire. D'après Bottini et al.⁶.

1.1.2 Le système visuel

L'analyse et l'intégration des influx visuels permettent, entre autres, la localisation et l'identification des objets, la perception des distances et du mouvement. Ces différents traitements débutent par la réaction des cellules rétinienne à la lumière et s'achèvent par le traitement cortical des influx nerveux. Des voies semi-croisées assurent la liaison entre l'œil et le cortex occipital (Figure 8). Nous développerons essentiellement la détection du mouvement par le système visuel.

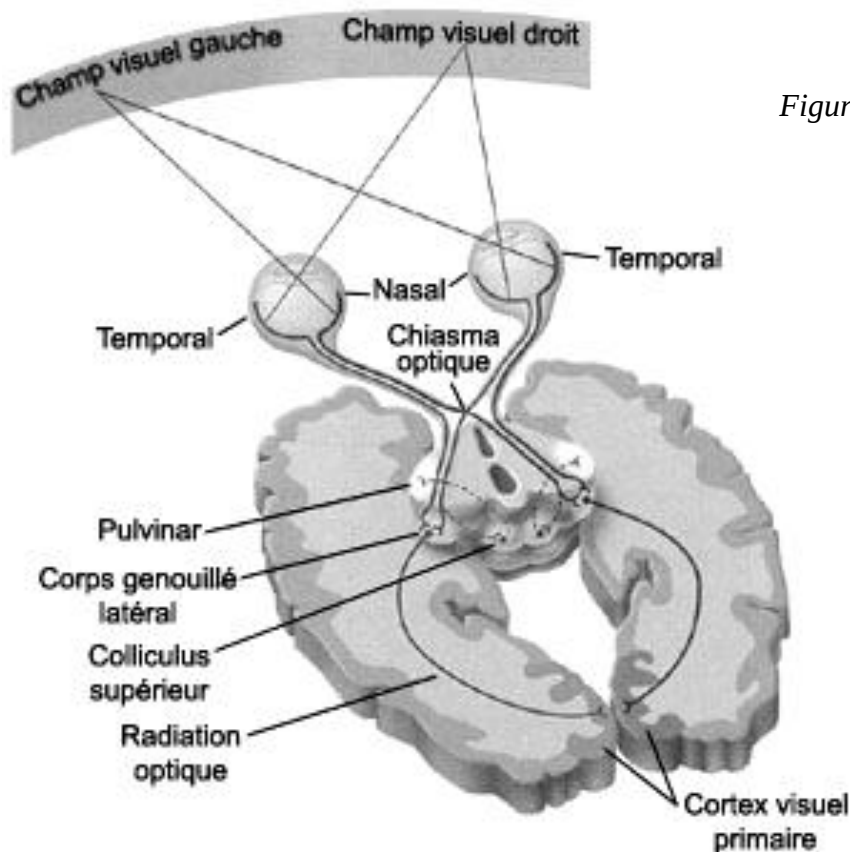


Figure 8 : Le système visuel.

1.1.2.1 Les voies anatomiques de la perception visuelle du mouvement

On distingue trois sortes de cellules ganglionnaires dans la rétine : de petites cellules ganglionnaires de type P (parvocellulaires) qui représentent environ 90% de la population totale de cellules ganglionnaires, de grandes cellules de type M (magnocellulaires) qui constituent environ 5% de la population, et des cellules ganglionnaires non M-non P qui ne sont pas encore bien caractérisées et qui forment le 5% restant. Les cellules de type M présentent de plus grands champs récepteurs, propagent les potentiels d'action plus rapidement dans le nerf optique, et sont plus sensibles aux stimuli à faible contraste. L'idée la plus couramment admise est que les cellules M sont particulièrement impliquées dans la détection du mouvement, du contraste et de la profondeur du stimulus alors que les cellules P, avec leur petit champ récepteur, seraient plus sensibles à la forme et aux détails de celui-ci. Enfin, les cellules P et non M-non P sont spécialisées dans le traitement des couleurs.

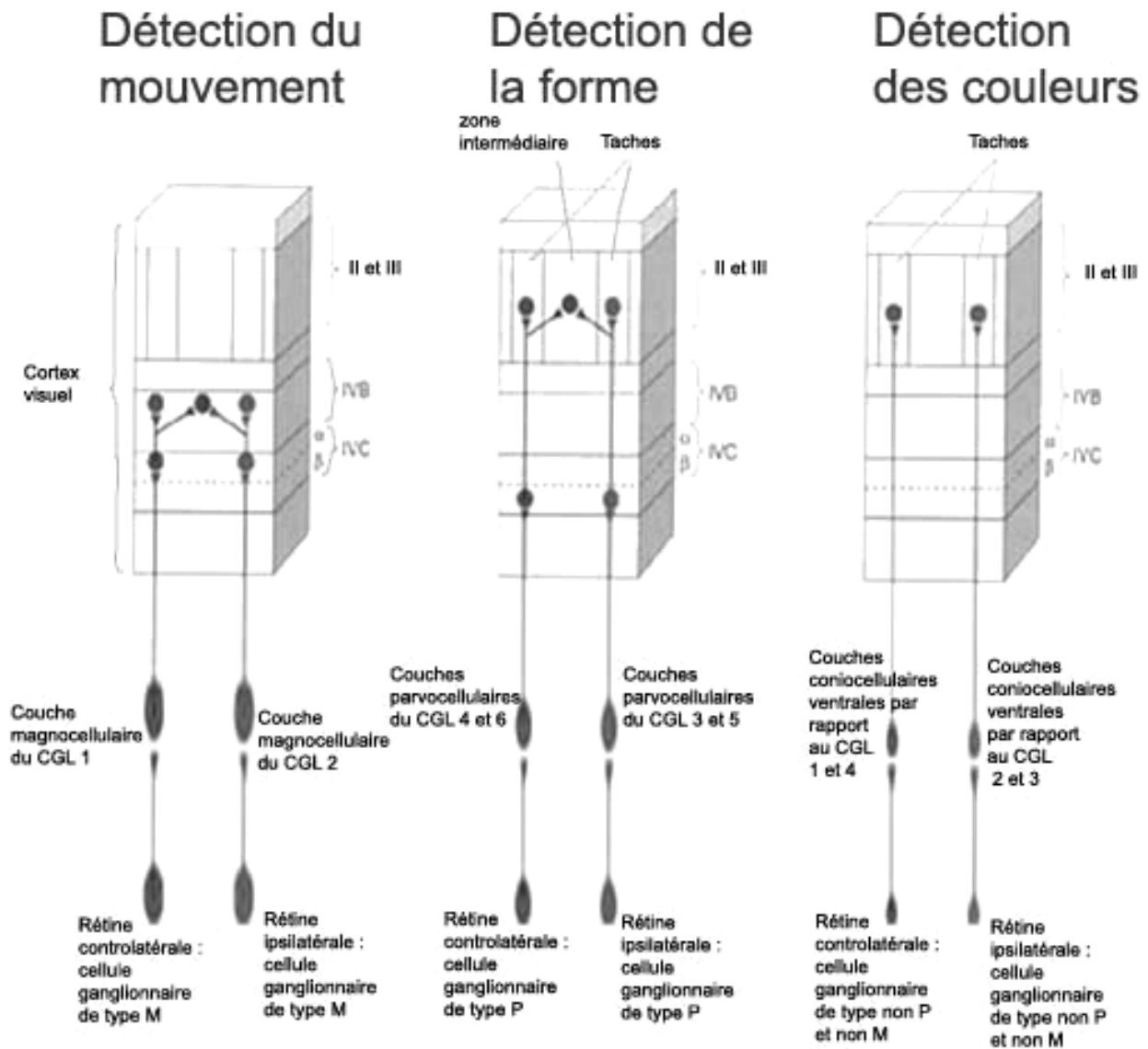


Figure 9 : Voies du traitement de l'information visuelle. Chaque voie prend en charge une caractéristique différente de la vision (mouvement, forme, couleur).

Les informations visuelles relaient ensuite dans le corps genouillé latéral dans le thalamus puis sont dirigées soit vers le colliculus supérieur soit vers les premières aires du cortex visuel (V1, V2, V3 et V4), la ségrégation de la détection de la forme, de la couleur, du mouvement et de la profondeur étant maintenue à ces niveaux (Figure 9).

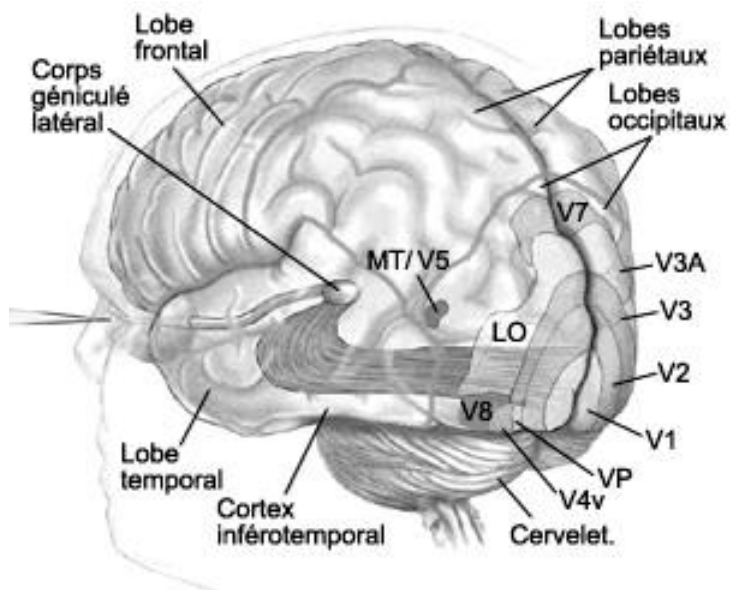


Figure 10 : Les aires corticales visuelles.

L'aire V5, également appelée aire MT (Figure 10), semble contribuer de façon importante à la perception du mouvement (Dubner et Zeki ¹⁴). Cette région reçoit des projections des aires V3, V2 ainsi que de la couche IV-B de l'aire visuelle primaire (V1). Au-delà de l'aire MT se trouvent d'autres régions impliquées dans l'analyse du mouvement comme l'aire MST (Orban et al. ⁵²). Les cellules qui s'y trouvent sont non seulement sensibles au déplacement linéaire comme dans l'aire MT, mais également au déplacement radiaire (vers un point ou à partir d'un point) ou encore au mouvement circulaire (dans le sens horaire ou anti-horaire). Il faut signaler également qu'au niveau de l'aire MST convergent des signaux extra-rétiniens (mouvements des yeux, signaux vestibulaires).

1.1.2.2 La vision du mouvement : réflexe optocinétique et poursuite oculaire

Il existe essentiellement deux voies visuelles du mouvement :

La voie optique accessoire : dénommée « accessoire » par les anatomistes qui ne savaient pas initialement à quoi elle servait. Elle va de la rétine directement vers les noyaux optiques accessoires. Le système optique accessoire est connecté, via la rétículo pontique, aux noyaux vestibulaires, et au flocculus du cervelet.

Le long de cette voie les neurones répondent à des mouvements visuels dans des directions préférentielles alignées sur les plans des canaux semi-circulaires. En particulier les noyaux du tractus optique, terminal médian et terminal dorsal codent les mouvements respectivement horizontaux, de haut en bas et de bas en haut du mouvement visuel. Les informations sur le

mouvement visuel sont de plus combinées aux signaux vestibulaires dans le cervelet et le tronc cérébral (capsule dorsale de l'olive inférieure, se projetant sur le cervelet). Il joue un rôle important dans le nystagmus optocinétique.

Les voies de la poursuite oculaire : Les informations sur le mouvement visuel sont transmises aux aires MS et MTS puis au cortex frontal dans l'aire appelée « champ oculomoteur frontal » (COF). Les signaux de commande de poursuite sont ensuite transmis aux noyaux du pont (noyaux dorsolatéral et dorsomédian), puis aux noyaux vestibulaires et à d'autres noyaux prémoteurs se projetant sur les motoneurones des muscles oculomoteurs.

1.1.3 La somesthésie

On distingue généralement le niveau périphérique extéroceptif (la sensibilité cutanée), le niveau proprioceptif (sensibilité musculo-articulaire) et le niveau intéroceptif (sensibilité viscérale).

Les sensibilités douloureuses et thermiques ne seront pas développées dans ce travail.

1.1.3.1 Structure et mise en jeu des récepteurs somesthésiques

1.1.3.1.1 La sensibilité mécanique cutanée

Trois qualités principales peuvent être distinguées au sein de la sensibilité mécanique cutanée:

La sensibilité à la pression est mise en jeu par des appuis importants sur le revêtement cutané.

La sensibilité à la vibration répond à des variations de pression dans une gamme de fréquence de 30 à 1500 Hz.

Le toucher stricto sensu ou tact (sensibilité à la vitesse) est sensible au contact léger avec la peau.

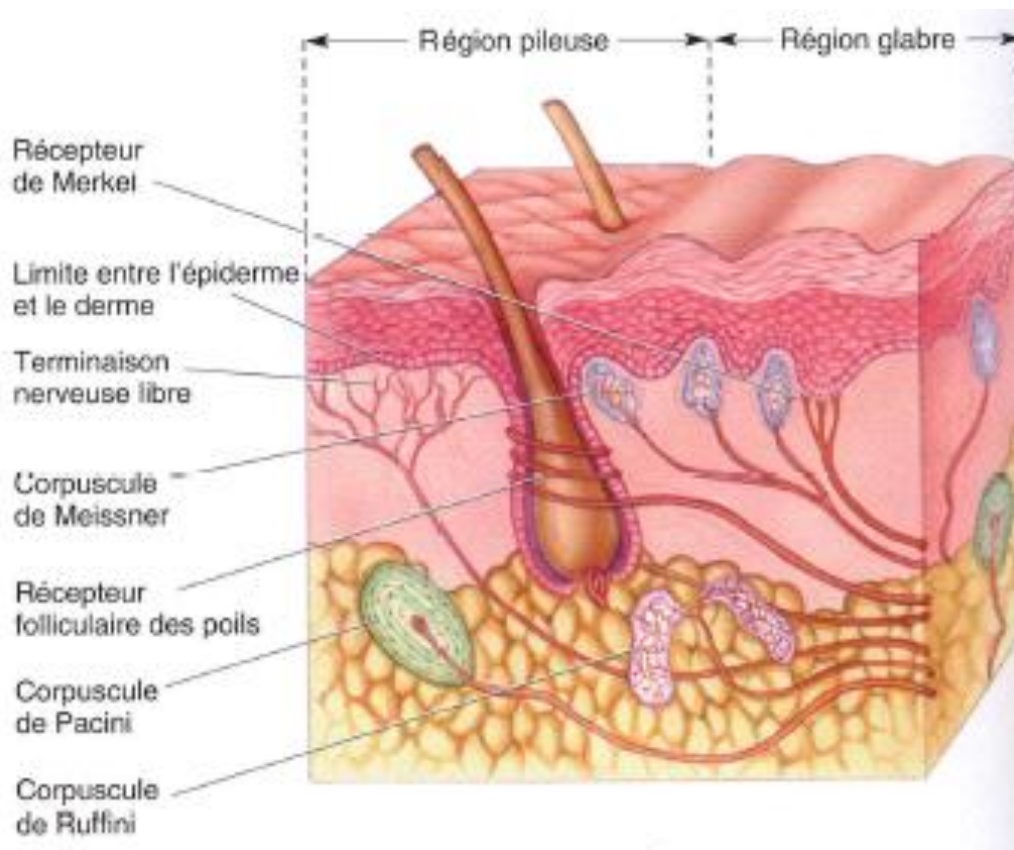


Figure 11 : Les mécanorécepteurs cutanés.

On retrouve cinq types de récepteurs (Figure 11) classés selon leur adaptation et l'étendue de leur champ récepteur (résolution spatiale) :

Les terminaisons libres se développent autour des follicules pileux et sont sensibles aux mouvements des poils.

Les corpuscules de Meissner sont situés immédiatement sous l'épiderme, dans les papilles dermiques. Ce sont des récepteurs superficiels à adaptation rapide particulièrement sensibles à la vitesse d'établissement du stimulus. Leur champ récepteur est limité. Très présents à l'extrémité des doigts, ils interviendraient dans la détection fine des frictions entre peau et objet.

Le dispositif en disques de Merkel est localisé à la limite dermo-épidermique. La réponse au stimulus est phasico-tonique à adaptation lente. Leur champ récepteur est bien délimité. Très représenté au niveau des doigts, il assure la discrimination précise de la forme et de la texture.

Les corpuscules de Pacini sont situés dans le tissu sous-cutané. Ils couvrent un territoire assez mal défini mais s'adaptent très rapidement. Ils sont particulièrement sensibles aux vibrations.

Les corpuscules de Ruffini sont situés dans le derme. Ce sont des récepteurs profonds sensibles à la pression, toniques et à adaptation lente. Leur champ récepteur est large. Ils possèdent donc une grande sensibilité directionnelle à l'étirement de la peau ainsi qu'au mouvement articulaire.

1.1.3.1.2 La proprioception ou sensibilité mécanique musculaire et articulaire

On peut également distinguer trois qualités au sein de la sensibilité mécanique musculaire et articulaire :

La sensibilité à la position nous informe des angles formés par chacune de nos articulations. La précision en est faible et elle présente peu ou pas d'adaptation.

La sensibilité au mouvement correspond à une sensation de vitesse, de direction et d'amplitude. Les seuils de sensibilité pour ces trois paramètres sont plus faibles dans les articulations proximales que dans les articulations distales.

La sensibilité à la force se superpose à la sensibilité à la pression (étirement de la peau et pression exercée par un objet à porter). Il est donc difficile de distinguer l'information en provenance des propriocepteurs de celle provenant des mécanorécepteurs cutanés.

1.1.3.1.2.1 Les fuseaux neuro-musculaires

Les fuseaux neuromusculaires sont répartis dans la partie charnue du muscle strié. Ils sont entourés d'une enveloppe fibro-conjonctive, étroite à ses deux extrémités et renflée dans sa partie médiane en une capsule remplie de gel. Cette capsule contient et protège la partie médiane de 4-15 petites fibres musculaires, très particulières, dites intrafusales, disposées dans le corps du muscle parallèlement aux fibres musculaires extrafusales. Les extrémités de ces fibres intrafusales, situées en dehors de l'enveloppe protectrice du fuseau, s'insèrent sur les cloisons conjonctives intramusculaires. Leurs parties polaires, striées, contiennent des myofibrilles contractiles. Leur partie équatoriale contient l'ensemble des noyaux cellulaires de la fibre. D'après la disposition de ces noyaux, on distingue les fibres intrafusales à chaîne nucléaire des fibres intrafusales à sac nucléaire.

Les fibres sensibles primaires Ia, se ramifient en autant de branches que de fibres intrafusales. Elles s'enroulent autour de la région équatoriale nucléée de chaque fibre intrafusale. Les fibres sensibles secondaires II s'enroulent presque exclusivement autour des parties juxta équatoriales des fibres à chaîne nucléaire. Ces fibres intrafusales à chaîne et à sac reçoivent une innervation motrice spécifique. Les fibres gamma, fusimotrices innervent les parties striées contractiles des fibres intrafusales. Ces fibres fusimotrices, en assurant la contraction des fibres intrafusales, modifient l'excitabilité des fibres sensibles innervant les fuseaux, en déformant mécaniquement le récepteur.

Les fibres Ia ont une réponse dynamique à l'étirement musculaire, qui dépend linéairement de la vitesse d'étirement du muscle puis une réponse statique pendant tout le temps de l'étirement. Les fibres II ont essentiellement une réponse statique, avec une réponse dynamique quasiment nulle. Les fibres primaires Ia et secondaires II répondent à l'étirement du muscle. Ces récepteurs de longueur ont une adaptation pratiquement nulle : les fibres ont une fréquence de décharge quasi constante pendant tout le temps de l'étirement musculaire.

Les fuseaux neuromusculaires assurent le contrôle du tonus musculaire (stimulus = étirement musculaire). Ils sont à la base du réflexe myotatique.

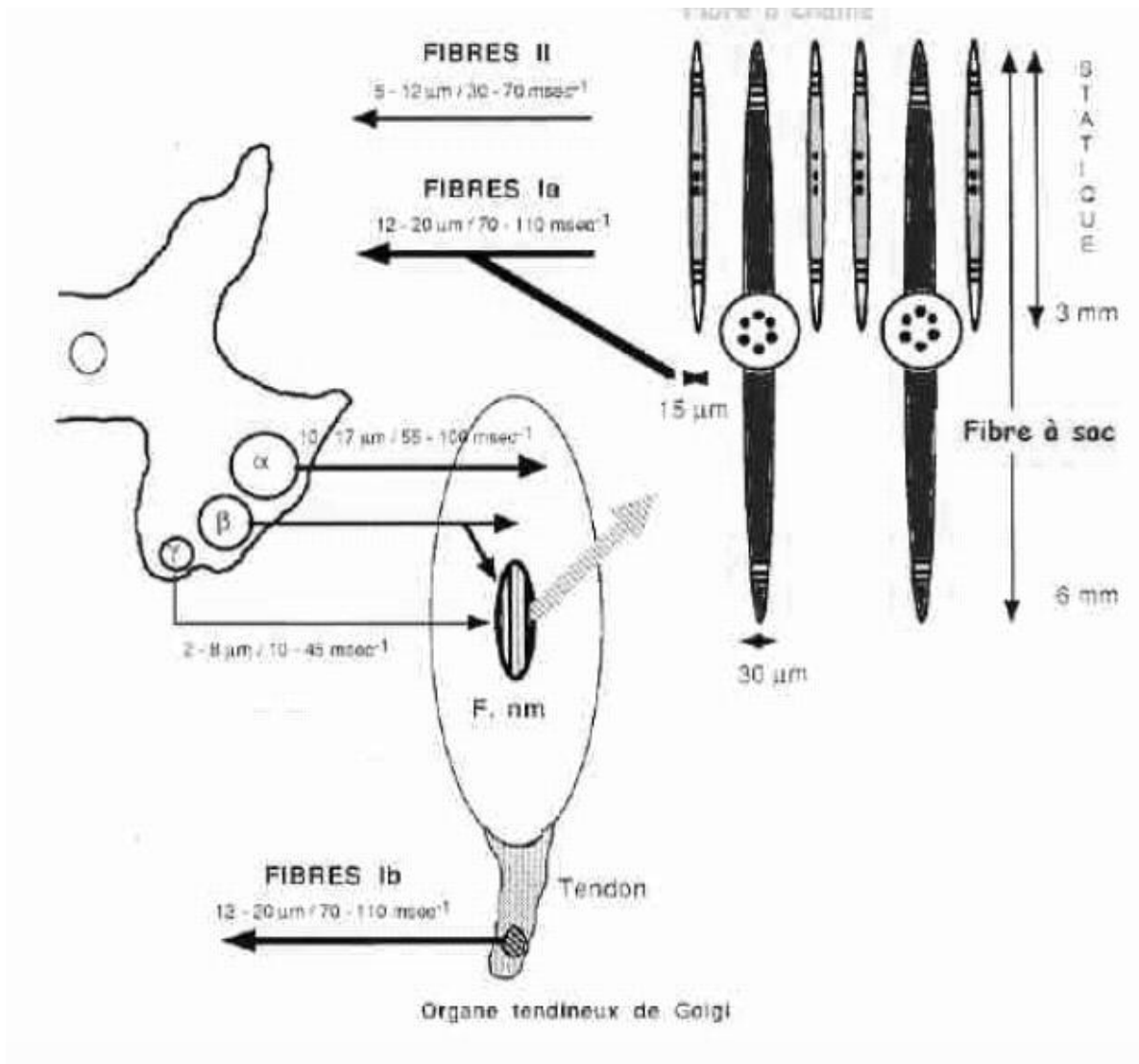


Figure 12 : Fuseaux neuro-musculaires et organes tendineux de Golgi

1.1.3.1.2.2 Les organes tendineux de Golgi

Les organes tendineux de Golgi sont situés aux jonctions myotendineuses. Ils sont constitués de faisceaux de collagène entourés par une capsule fibro-conjonctive fusiforme. À l'une des extrémités de l'organe tendineux, ces fibres de collagène s'insèrent sur les aponévroses tendineuses. À l'autre extrémité, elles se connectent avec 5-25 fibres musculaires de toute nature appartenant à plusieurs unités motrices différentes.

Réciproquement, une unité motrice active 4 à 6 organes tendineux différents par plusieurs de ces fibres constitutives. L'organe tendineux ne s'insère que sur une partie seulement des fibres musculaires : les autres fibres musculaires s'insèrent directement sur le tendon et agissent

donc en parallèle avec l'organe tendineux voisin. Leur contraction a tendance à diminuer la déformation de l'organe tendineux, que provoque la contraction des fibres musculaires placées en série sur l'organe tendineux.

Les organes tendineux de Golgi sont innervés par des fibres Ib. Ces fibres Ib pénètrent dans la capsule de l'organe tendineux, perdent leur gaine de myéline et se ramifient en plusieurs branches amyéliniques, qui s'insinuent entre les fibres de collagène.

Les organes tendineux de Golgi présentent une sensibilité dynamique très développée et renseignent le système nerveux central sur les variations de la force contractile du muscle (stimulus = contraction musculaire active).

1.1.3.1.2.3 Les mécanorécepteurs articulaires

Ce sont les corpuscules de Ruffini, de Vater-Pacini et les organes de Golgi.

Les récepteurs de Ruffini des capsules articulaires constituent la majorité des récepteurs articulaires. Ils sont à la fois dynamiques et statiques. Ils ne sont actifs que pour des positions comprises dans un angle d'activation, proche des positions extrêmes du membre (flexion ou extension). Lorsqu'un mouvement articulaire est effectué à l'intérieur de l'angle d'activation d'un récepteur, on observe une augmentation de la décharge du nerf puis une diminution lorsque le mouvement dépasse l'angle spécifique d'activation. Le relais est pris alors par un autre récepteur correspondant à un angle d'activation plus grand. La fréquence des potentiels d'actions est d'autant plus grande que la vitesse de rotation de l'articulation est importante. Lorsque la rotation articulaire est terminée, la décharge nerveuse rejoint le niveau tonique de décharge spécifique de la nouvelle position articulaire.

Ces récepteurs articulaires sont des récepteurs phasico-toniques, et renseignent sur les mouvements articulaires comme sur la position de l'articulation.

1.1.3.2 Voies somatiques sensibles ascendantes

Les corps cellulaires des neurones (neurones en T) à l'origine des afférences sensorielles primaires sont localisés dans les ganglions des racines dorsales : les prolongements périphériques de ces neurones pénètrent dans la moelle épinière par les racines dorsales - leurs prolongements centraux atteignent la corne dorsale de la moelle épinière.

1.1.3.2.1 La voie des colonnes dorsales et du lemnisque médian

Elle véhicule les informations cutanées extéroceptives épicritiques et les informations proprioceptives conscientes provenant des muscles et des articulations.

Les fibres cordonales postérieures s'organisent en deux faisceaux (Figure 13): le faisceau de Goll qui reçoit les informations des segments sacro-lombaires et le faisceau de Burdach qui reçoit les informations des régions dorsales hautes et cervicales. Les faisceaux de Goll et Burdach font relais au niveau du bulbe dans les noyaux de Goll et Burdach. Cette voie décusse ensuite pour rejoindre le lemnisque médian, qui fera relais avec le troisième neurone du noyau ventro-latéral postérieur du thalamus. Intervient alors un neurone de 3ème ordre, neurone thalamique dont l'axone se termine au niveau des aires somesthésiques primaires.

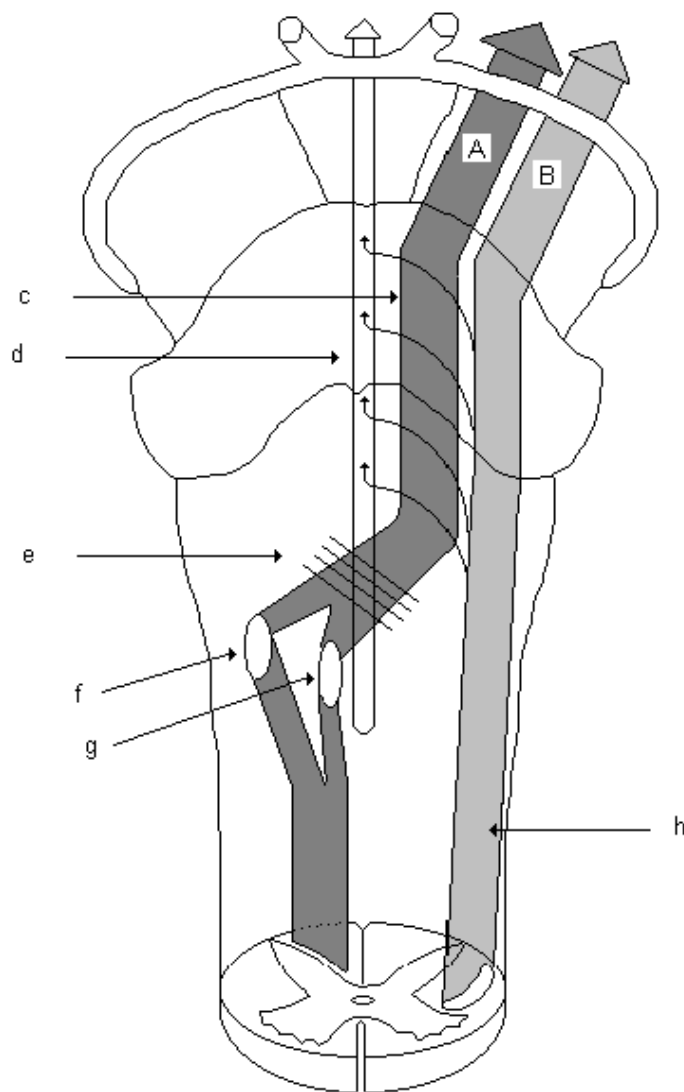


Figure 13 : Voies lemniscale et extra-lemniscale dans le tronc cérébral.

A : voie lemniscale.

B : voie extra-lemniscale.

c : lemnisque médian.

d : substance réticulée.

e : décussation sensitive.

f : noyau de Goll.

g : noyau de Burdach.

h : faisceau spino-thalamique.

1.1.3.2.2 La voie spino-thalamique (extra-lemniscale)

Les axones des neurones des ganglions rachidiens (neurones en T) liés aux informations douloureuses, thermiques et du tact grossier font synapse sur des neurones sensoriels spinaux de 2ème ordre, à l'intérieur même de la corde dorsale. Les axones de ces neurones spinaux de 2ème ordre décussent immédiatement au niveau spinal et empruntent le faisceau spino-thalamique (Figure 13).

On distingue alors le faisceau spino-thalamique ventral qui véhicule la sensibilité tactile protopathique (tact grossier) et le faisceau spino-thalamique dorsal qui véhicule la sensibilité thermo-algique. Les fibres du faisceau spino-thalamique ventral rejoignent celles du lemnisque médian. Le faisceau spino-thalamique latéral se projette de façon diffuse sur le noyau ventral postérieur latéral, le pulvinar et sur les noyaux intra-laminaires. Le neurone thalamique de 3ème ordre véhiculant les informations douloureuses et thermiques touche des régions corticales beaucoup plus larges que celles liées aux informations proprioceptives et tactiles véhiculées par le lemnisque médian.

1.1.3.2.3 Les faisceaux spino-cérébelleux

L'axone du premier neurone fait relais avec le deuxième neurone situé dans de l'isthme de la corne dorsale. La sensibilité proprioceptive inconsciente issue du tronc fait relais dans le noyau thoracique de Clarke. Le contingent provenant des membres fait relais dans les noyaux de l'isthme de Bechterew au niveau des renflements médullaire cervical et lombaire. Les axones des neurones de la colonne de Clarke rejoignent le cordon dorso-latéral homolatéral pour constituer le faisceau spino-cérébelleux dorsal (Figure 14). Les axones des neurones de l'isthme de Bechterew décussent et rejoignent le cordon ventro-latéral controlatéral pour constituer le faisceau spino-cérébelleux ventral.

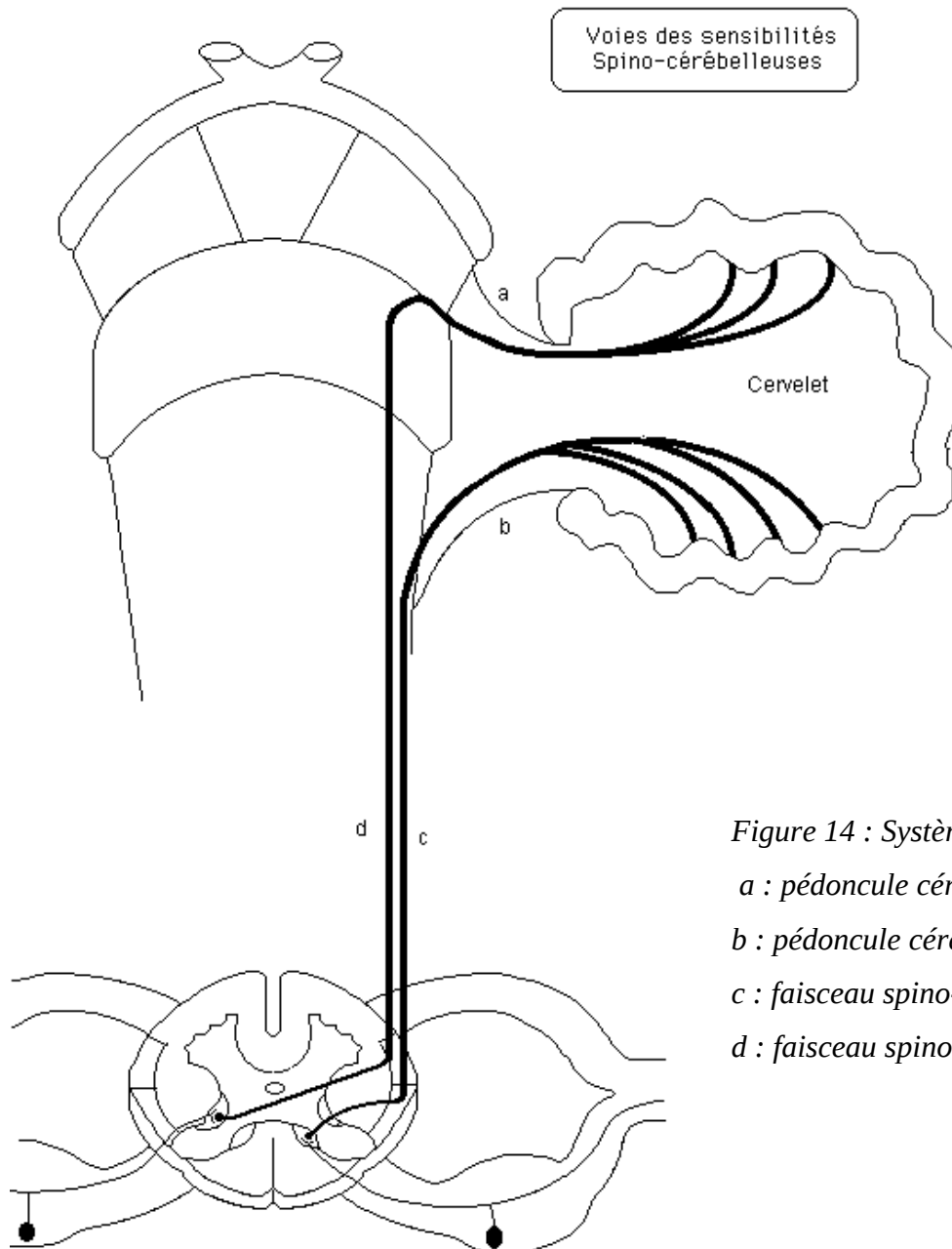


Figure 14 : Système spino-cérébelleux.

a : pédoncule cérébelleux supérieur.

b : pédoncule cérébelleux inférieur.

c : faisceau spino-cérébelleux dorsal.

d : faisceau spino-cérébelleux ventral.

1.1.3.3 Aires corticales somesthésiques

Les aires somesthésiques primaires (S1 - aires 1, 2 et 3a et 3b de Brodman) reçoivent les projections du noyau ventral postérieur thalamique (aires 3a et 3b). Ces aires 3a et 3b se projettent à leur tour vers les aires 1 et 2 et vers les aires somesthésiques associatives (S2 - cortex pariétal postérieur).

On peut remarquer que seules les voies de la proprioception consciente atteignent le niveau cortical, les voies de la proprioception inconsciente se projetant sur les noyaux du cervelet (voir paragraphe précédent).

1.1.4 Autres systèmes sensoriels

La sensibilité auditive peut contribuer également à déterminer la position du corps par rapport à une source sonore.

1.2 Intégration sensorielle

1.2.1 La nécessité d'une intégration sensorielle : limites et complémentarité des systèmes sensoriels

Nous avons précédemment décrit la physiologie des différents systèmes perceptifs. Aucune de ces informations ne donne un signal « vrai » et entier du mouvement. Chaque système sensoriel possède ses caractéristiques et ses limites.

Une première différence entre les systèmes sensoriels est qu'ils ne couvrent pas les mêmes plages de vitesse et de fréquence du mouvement. On peut citer la faiblesse du système vestibulaire à vitesse constante, puisqu'il détecte les accélérations. D'autre part la fréquence des mouvements du corps humain s'étendant de 0 Hz à 20 Hz, il n'existe pas de capteurs pouvant être précis et fidèles sur cette gamme. Nous verrons loin que le système vestibulaire agit comme un filtre passe-haut et le système visuel comme un filtre passe-bas.

Une autre différence est le fonctionnement permanent du système vestibulaire même en l'absence de mouvement, alors que l'on peut inactiver le système visuel en fermant les yeux par exemple.

Enfin les différents systèmes sensoriels n'utilisent pas les mêmes systèmes de coordonnées : les canaux vestibulaires mesurent l'espace en trois dimensions, correspondant aux trois plans orthogonaux des canaux. La rétine code le glissement rétinien sur une surface sphérique en deux dimensions. Enfin, les mouvements mesurés par un récepteur musculaire ou cutané sont à une seule dimension. Le cerveau doit donc réaliser une fusion de ces informations codées dans des espaces différents. Néanmoins, grâce au système optique accessoire (voir paragraphe

1.1.2), les mouvements du monde visuel sont décomposés dans les trois plans de l'espace (les mêmes que pour les canaux semi-circulaires).

Cependant nous ne percevons pas le monde d'une manière « fragmentée ». La perception du mouvement résulte d'une intégration multisensorielle entre les signaux des différents organes sensoriels. Les différents systèmes sensori-moteurs combinent ainsi leurs propriétés pour obtenir une meilleure stabilisation de l'œil et de la tête dans l'espace au cours du mouvement.

1.2.2 Interactions visio-vestibulaires

Il s'agit d'un sujet très étudié.

Une étude réalisée par Borel et Lacour ⁷ sur les interactions visio-otolithiques lors de déplacements linéaires a montré que : 1) lors d'une stimulation otolithique pure le gain des réponses compensatoires (réflexe otolitho-oculaire et oculo-colique) augmentait avec la fréquence (le décalage de phase par rapport à la vitesse de stimulus diminuait également), sans être efficace, même aux fréquences élevées; 2) les réponses générées par une stimulation optocinétique sinusoïdale étaient retrouvées aux basses fréquences; 3) les gains les plus élevés et le décalage de phase le plus faible étaient retrouvés lorsque étaient combinées stimulation otolithique et visuelle, sur toute la gamme de fréquence suggérant une participation des otolithes aux faibles fréquences et du système visuel aux fréquences élevées. Ainsi les capteurs vestibulaires (taux de décharge afférent), agissent comme un filtre passe-haut avec des caractéristiques de fréquences complémentaires des récepteurs visuels (agissant comme un filtre passe-bas).

Un autre exemple de coopération entre système vestibulaire et système visuel est mis en évidence par la résolution de l'ambiguïté gravito-inertielle par la vision. Nous avons vu que les otolithes ne peuvent pas distinguer les situations « j'accélère vers l'avant » et « ma tête est inclinée vers le haut ». C'est le système visuel (s'il est disponible) qui va résoudre ce problème, en donnant une référence par rapport aux repères horizontaux et verticaux.

1.2.2.1 Le velocity storage ou « stockage de vitesse »

Il ne s'agit pas d'une propriété en soi des interactions visio-vestibulaires, mais du traitement central des informations vestibulaires.

Lors d'une rotation dans le noir à vitesse constante, la vitesse de la phase lente du nystagmus décroît de façon exponentielle avec une constante de temps de l'ordre de 15-20s (Cohen et al.¹¹). La constante de temps mesurée au niveau de la cupule par Fernandez et Goldberg¹⁶ étant de l'ordre de 5s, il se produit donc un stockage de l'activité neurale codant pour la vitesse de la phase lente du nystagmus (D'après Raphan^{55, 56}).

Modèle à une dimension de Raphan (Figure 15) :

Les interactions visio-vestibulaires sont modélisées par un système en boucle fermée. Le RVO et le réflexe optocinétique passent chacun par deux voies neurales parallèles, une directe et une indirecte. Les signaux de vitesse donnés par les capteurs visuels et vestibulaires s'additionnent.

Lors d'un mouvement dans le noir : l'interrupteur L est ouvert, il n'y a pas de glissement rétinien (e) et seul le signal de vitesse (rv) provenant des canaux active le système de stockage de vitesse. La voie directe est rapide, sa constante de temps est celle de la cupule (4-5s). La voie indirecte (système de stockage de vitesse) modélise le traitement central de l'information vestibulaire. Sa constante de temps (de l'ordre de 15s) résulte de celle des canaux et de l'intégrateur.

A la lumière : le système de stockage de vitesse est activé à la fois par les entrées visuelle (e) et vestibulaire (rv), la boucle étant fermée par l'interrupteur L grâce au glissement rétinien. Lors d'une rotation à vitesse constante à la lumière, il y a persistance du nystagmus, par sommation de la stimulation optocinétique « prenant le relais » et de la stimulation vestibulaire décroissante. Ce modèle prédit donc une meilleure estimation de la vitesse de la tête aux fréquences basses.

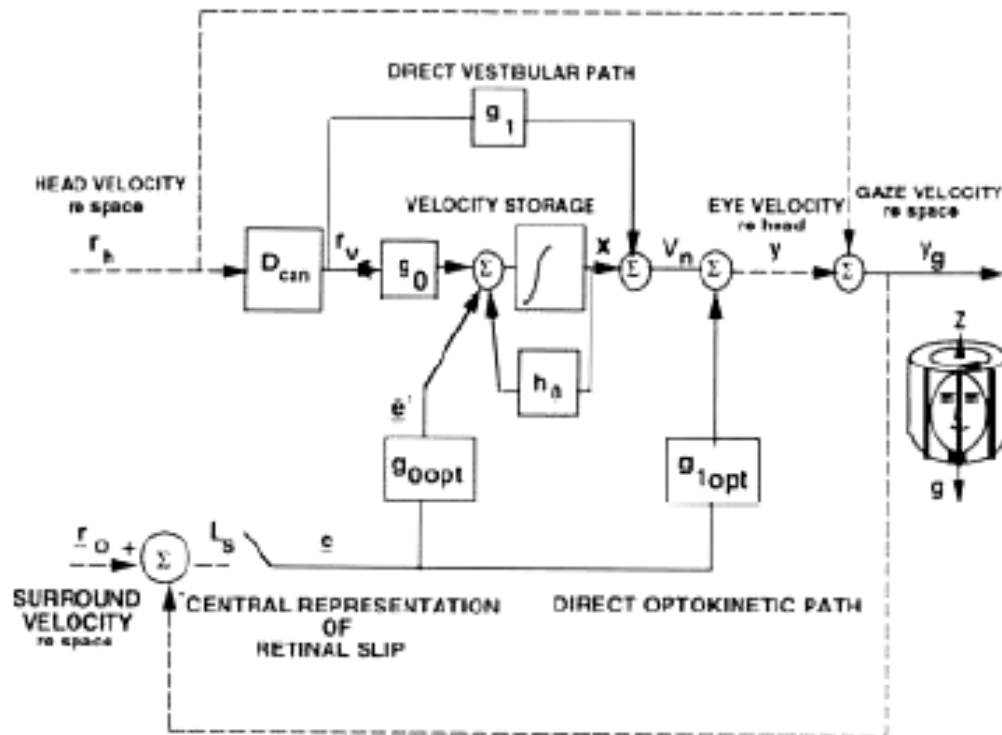


Figure 15 : Modèle à une dimension de l'interaction visio-vestibulaire de Raphan et al. (Raphan et al.⁵⁵).

D'autres modèles ont été proposés: modèle à trois dimensions incluant l'entrée otolithique par Raphan et Sturm⁵⁶; Green et Angelaki²⁵ ont proposé un nouveau rôle au velocity storage : rôle d'intégration de la vitesse angulaire canalaire aux fréquences moyennes pour obtenir une estimation dynamique de la position de la tête par rapport à la gravité pour résoudre l'ambiguïté gravito-inertielle des otolithes.

1.2.2.2 Où convergent ces informations ?

La convergence des signaux de vitesse issus du système visuel et vestibulaire a été identifiée dans les noyaux vestibulaires en 1972 par Dichgans et Brandt¹³.

Plus précisément la conversion du signal otolithique en signal de vitesse de la tête s'effectue au niveau du noyau vestibulaire latéral (expérience de Xerri et al.⁶⁸ sur une population de cellules de Deiters lors d'un mouvement linéaire selon l'axe Z). Barthélémy¹ avait montré dans la même population de cellules lors d'une stimulation optocinétique verticale une

corrélation entre les modulations des réponses neuronales et la phase lente du nystagmus optocinétique.

1.2.2.3 Lavection

La stimulation rétinienne, notamment périphérique, par des images de grande taille en mouvement engendre une sensation illusoire de mouvement propre appelée "vection". Cettevection peut être linéaire ou circulaire selon le type de mouvement produit (translation ou rotation). Les caractéristiques de lavection linéaire (seuil, délai d'apparition, saturation) ont été étudiées par Berthoz⁴.

1.2.3 Comment se réalise l'unité de la perception ?

Différents modèles d'interaction multisensorielle ont été proposés.

Au niveau cortical, l'unité perceptive pourrait être assurée par des oscillations aux niveaux de cartes corticales interconnectées synchronisant leurs décharges neuronales (phénomène controversé de « binding » proposé par Llinas et Ribary⁴²).

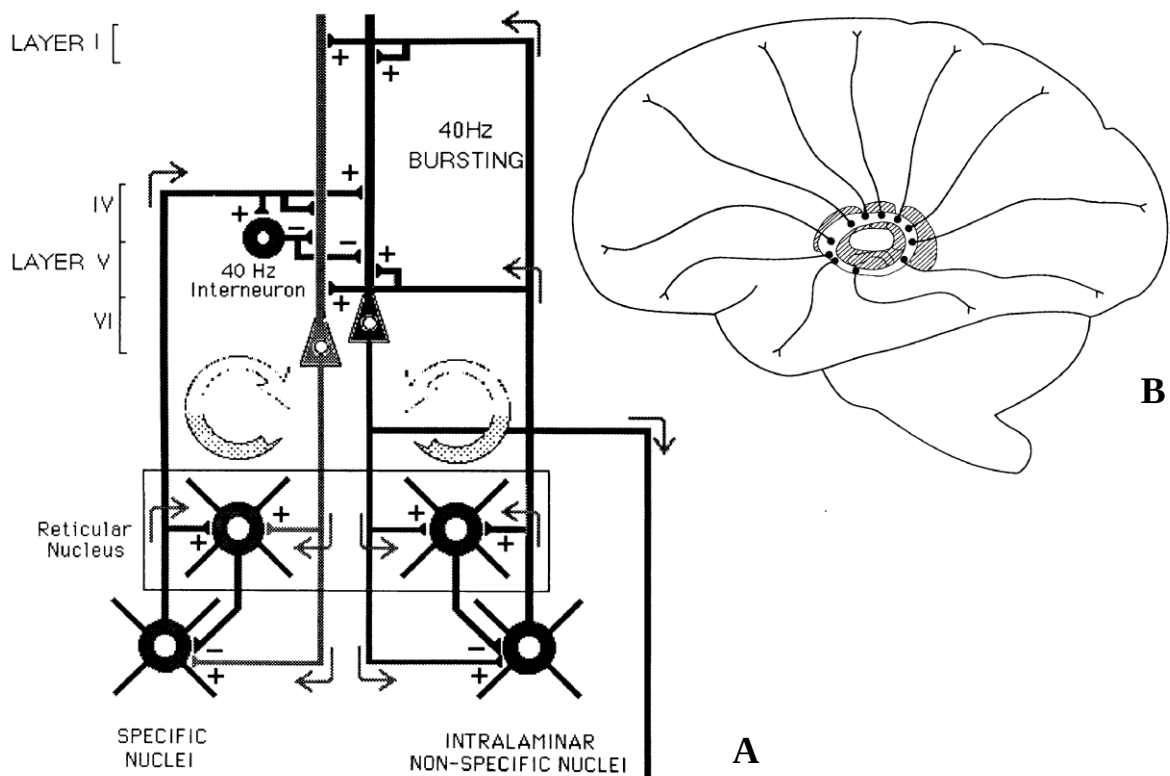


Figure 16 : Circuits thalamo-corticaux impliqués dans le phénomène de « binding » (d'après Llinas et Ribary ⁴²).

A : Représentation des 2 boucles thalamo-corticales oscillant à 40 Hz (via les noyaux thalamiques spécifiques ou les noyaux thalamiques non spécifiques dits « laminaires »). La synchronisation de ces deux boucles réaliserait l'unité de la perception.

B : Schéma représentant les neurones du noyau thalamique intralaminaire se projetant sur le cortex (couche I).

1.3 Stabilité perceptive : la copie motrice efférente

L'information ne circule pas en sens unique (des récepteurs sensoriels aux centres perceptifs puis moteurs): Von Holst ⁶⁶ a proposé l'idée d'une copie de la commande motrice qui serait transmise directement des centres moteurs aux centres perceptifs pour modifier les informations sensorielles en fonction de l'action en cours. Les aires sensibles et le cervelet seraient ainsi préparés aux conséquences anticipées du mouvement.

Prenons un exemple : lors d'une saccade oculaire, le monde environnant ne bouge tourne pas car le cerveau envoie une copie efférente aux centres perceptifs pour les informer du mouvement prévu. Par contre lors d'une pression sur l'œil, le monde environnant bouge : les centres perceptifs n'ont pas reçu de décharge corollaire. Un autre exemple amusant est que les « chatouillis » ne marchent pas sur soi-même.

1.4 La perception : un processus actif

La perception résulte de l'intégration des influx sensoriels au niveau central. Cette intégration dépend de l'état central à cet instant, et donc de l'état actuel des activités cérébrales (degré de vigilance, d'attention, état émotionnel, motivation, niveau d'apprentissage).

La perception apparaît comme un processus actif du cerveau. L'individu sélectionne les informations recherchées : « L'œil est l'organe de la vision, mais le regard est acte de prévision et il est commandé par tout ce qui peut être ou doit être vu et les négations correspondantes » (P.Valéry).

Selon Piaget, le cerveau construirait la perception à l'aide de schèmes appris (apprentissage perceptuel). Prenons l'exemple de la figure 17 : le triangle blanc (schéma A) est immédiatement perçu alors qu'il n'existe pas en réalité. De même nous percevons sans difficultés un S, une sphère blanche et un ver (schémas B, C et D). La perception résulte d'un traitement actif pour faciliter l'émergence de l'expérience individuelle.

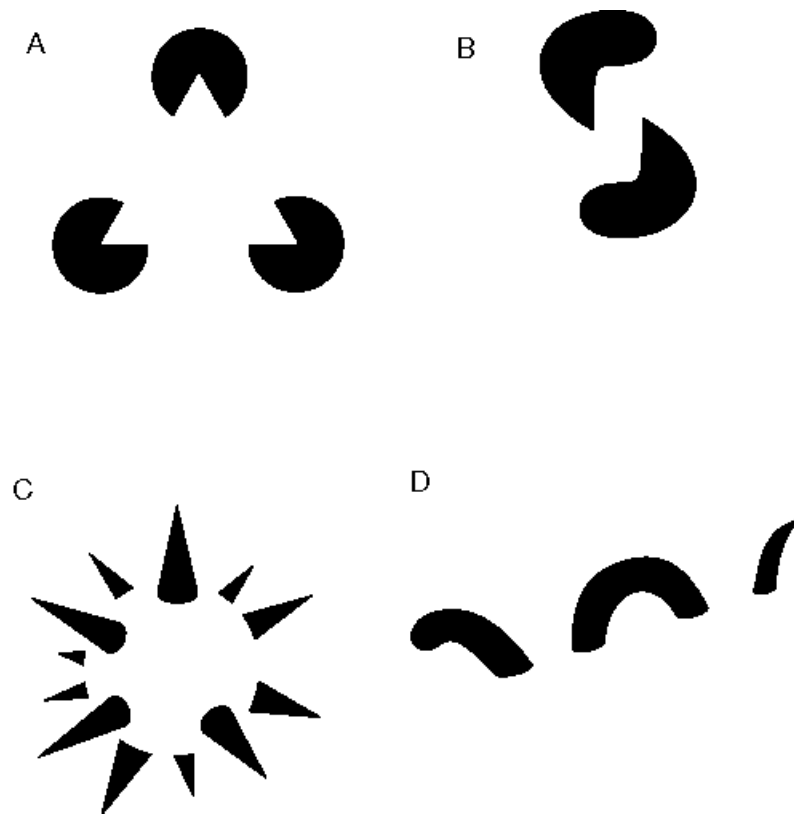


Figure 17 : Images illusoires.

A : triangle de Kanizsa.

B : ver de Tse.

C : sphère d'Idesawa.

D : monstre marin de Tse.

Pour Henry Piéron, « la perception est une gnosie, c'est-à-dire une prise de conscience sensorielle d'objets ou d'évènements extérieurs qui ont donné naissance à des sensations plus ou moins nombreuses et complexes ».

2 INFORMATIONS SENSORIELLES ET MOUVEMENT

2.1 L'orientation spatiale

Perception du mouvement propre et orientation spatiale sont indissociées dès lors que des indices environnementaux entrent en jeu. L'élaboration de la relation corps/environnement fait appel à des mécanismes cognitifs complexes.

2.1.1 Référentiels spatiaux

La notion de mouvement s'inscrit dans un référentiel : qui de moi ou de l'environnement est en train de bouger ?

Les référentiels spatiaux sont les repères fondamentaux par rapport auxquels nous rapportons notre position et nos mouvements

Il est possible de définir la localisation spatiale d'un objet de plusieurs façon : soit par rapport à l'environnement (le référentiel utilisé est dit exocentré ou géocentré) soit par rapport à notre propre corps (le référentiel utilisé est dit égocentré). En fait, le cerveau pourrait choisir de multiples référentiels en fonction de la tâche à accomplir et des informations sensorielles disponibles (Graziano et al. ²⁴), les référentiels correspondant alors à des espaces centrés sur une partie du corps (par exemple, espace oculomoteur, espace visio-moteur centré sur une partie du corps...) ou à sa totalité, à l'environnement, voire à des espaces internes de mémoire.

2.1.2 L'orientation selon la gravité : une référence naturelle

Cette partie est à compléter avec le chapitre suivant concernant l'équilibration.

2.1.2.1 La gravité

Les infos inertielles linéaires sont principalement fournies par les organes otolithiques de l'appareil vestibulaire ayant la particularité de répondre aux accélérations linéaires de la tête, dont la gravité. On peut citer également les gravicepteurs viscéraux péri-rénaux sensibles aux accélérations corporelles décrits par Mittelstaedt ^{45, 65}.

2.1.2.2 La verticale subjective

La verticale subjective est la perception que l'on a de la direction de la verticale gravitaire. La verticale subjective est influencée par de nombreuses informations sensorielles : informations otolithiques, mais aussi visuelles et tactiles (pression différentielle sur les plantes de pieds). L'hypothèse prédominante est que la verticale subjective serait le résultat d'une addition vectorielle de toutes les verticales signalées par les différents systèmes sensoriels.

Elle peut être étudiée essentiellement par deux méthodes : retour à la verticale d'un sujet assis sur une chaise penchée (verticale posturale) et alignement selon la verticale d'une barre illuminée par le sujet (verticale visuelle).

2.2 L'équilibration

L'homme et l'animal sont soumis en permanence à la force de la pesanteur. Chaque espèce animale s'adapte à cette attraction, avec une « attitude fondamentale » caractéristique de chaque espèce. D'autres facteurs tels que les forces extérieures et les déplacements actifs de l'individu mettent à chaque instant en péril cette attitude fondamentale.

Du point de vue phylogénétique, l'organe de l'équilibre chez les invertébrés est représenté par une sorte de fil à plomb, le statocyste. Chez l'homme, le système est beaucoup plus complexe, (aussi renseigné par vision, proprioception, somatique), donc autant de repères spatiaux. Si le maintien de la posture et de l'équilibration fait appel à des mécanismes inconscients, il s'accompagne d'une sensation consciente qui renseigne en permanence l'individu sur la position de sa tête dans l'espace, sur la position de ses membres, et sur les accélérations auxquelles son organisme est soumis.

Système plurimodal de stabilisation statique et dynamique, l'équilibration fait intervenir des systèmes récepteurs conduisant, par des voies afférentes, l'information au SNC et des systèmes effecteurs, représentés par l'oculomotricité et l'action des muscles antigravitaire.

2.2.1 Afférences neuro-sensorielles

Il s'agit d'une intégration multisensorielle et permanente.

- Labyrinthiques (statiques à partir des macules otolithiques ou dynamiques à partir des ampoules des canaux semi-circulaires): renseignement sur les accélérations angulaires et linéaires de la tête
- Proprioceptives : les récepteurs musculaires signalent toute modification de la géométrie corporelle, en particulier de la position relative de la tête par rapport au corps (au niveau des muscles de la nuque)
- Tactiles : en particulier les mécanorécepteurs cutanés de la plante des pieds, en indiquant la pression différentielle entre les voûtes plantaires. L'information parvient au système nerveux central par les cordons postérieurs de la moelle (faisceau spino-thalamique ventral) et se projette sur le cortex pariétal controlatéral.
- Visuelles : repères externes et déplacement. L'intervention des informations visuelles dans l'équilibre est de plus en plus importante au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'échelle animale.

2.2.2 Efférences neuro-motrices

2.2.2.1 Stabilisation de la posture

Il s'agit de l'ensemble des réflexes au niveau de la musculature axiale, de la nuque (vestibulo-collique) et du tronc (vestibulo-somatique) dans le but de s'opposer à une perturbation. Au cours d'une rotation, on observe une réaction compensatrice dans la motricité axiale à type d'hypertonie du côté de la rotation.

Les réactions motrices sont classiquement réparties en trois classes :

- Les réactions statiques qui maintiennent l'attitude de repos grâce à une fixation squelettique secondaire à une réorganisation tonique de la musculature.
- Les réactions de redressement assurant le retour à la station de repos.
- Les réactions d'équilibration visant à corriger un déséquilibre.

On peut insister sur la rapidité du déclenchement de ces réflexes de réajustement postural, car ils sont déclenchés dès le début de la perturbation. En effet les capteurs vestibulaires sont sensibles à l'accélération, qui est maximale en début de chute et les fuseaux à la vitesse d'étirement. La rapidité du réajustement est accrue par l'existence de réactions stéréotypées. Nous disposons ainsi d'un répertoire de synergies, c'est à dire d'ensembles coordonnés d'activation de muscles, qui nous permettent de réaliser des mouvements élémentaires (concept proposé par Bernstein).

La posture sert de base au mouvement : il se produit un « ajustement postural » préparatoire à l'initiation du mouvement, en particulier pour la marche ou la montée d'un escalier.

2.2.2.2 Stabilisation de la tête

Lors de la locomotion, on observe que la ligne reliant le canthus externe de l'œil au méat de l'oreille garde la même direction : la tête est une plate forme inertielle stabilisée avec un angle qui dépend de l'orientation du regard.

2.2.2.3 Stabilisation du regard

La stabilité du regard est la clé de l'équilibre.

Au cours d'une rotation, on observe une réaction compensatrice dans la motricité axiale (paragraphe précédent) mais également dans la motricité oculaire : une déviation lente des yeux dans le sens opposé à la rotation (phase lente), suivie d'une secousse saccadique dans le même sens que la rotation (phase rapide), définissant le sens du nystagmus. Il s'agit du réflexe vestibulo-oculaire (RVO), déclenché par une stimulation vestibulaire.

Lorsque la tête est immobile mais qu'une image défile devant les yeux, les globes oculaires suivent l'image en se déplaçant dans le même sens (phase lente). Lorsque les globes oculaires

sont sur le bord externe de l'orbite une secousse réflexe rapide les ramène au centre de l'orbite (phase rapide), dans le sens opposé au défilement de l'image. Il s'agit du nystagmus optocinétique, déclenché par un stimulus visuel.

Le RVO permet de stabiliser les images sur la rétine pendant les mouvements de la tête et du corps. Si l'œil était fixe ou s'il n'utilisait que ses mouvements propres, la marche serait accompagnée du phénomène d'oscillopsie : le monde environnant paraîtrait flou ou bougerait en résonance avec la fréquence du pas. Lors de la marche la tête est soumise à un mouvement vertical passif d'une fréquence de l'ordre de 1 Hz, sans stabilisation oculaire, la scène visuelle oscillerait également verticalement à la même fréquence.

Le système vestibulaire permet l'orientation anticipatrice du regard : « *on va vers ce qu'on regarde* » (Alain Berthoz) : le regard est orienté dans la direction de notre déplacement avant que le reste du corps ne s'oriente.

Ainsi l'équilibration part de la tête et descend vers les pieds. Ces relations sont liées :

1. Orientation et anticipation du regard
2. Réflexe vestibulo-oculaire : stabilise la scène visuelle sur la rétine
3. Réflexe vestibulo-collique : stabilise la tête dans l'espace
4. Réflexe cervico-collique : oriente le tronc sous la tête
5. Réflexe vestibulo-spinal qui contrôle le tonus et qui est responsable des ajustements posturaux.

2.3 La perception des distances relatives

La vision centrale permet la perception discriminative des formes (appréciation de leurs détails) et la perception des couleurs. Le champ de la vision centrale étant très restreint (de l'ordre de 2° d'ouverture), une mobilité oculaire constante est indispensable afin de permettre un "balayage" constant de l'espace visuel disponible.

La vision périphérique permet la simple détection des formes, des contrastes et du mouvement. Elle permet ainsi "d'attirer l'attention" de la vision centrale. La vision périphérique est beaucoup plus sensible que la vision centrale aux faibles intensités de lumière. En outre, elle sert de référence d'horizontalité.

L'acuité visuelle dépend non seulement du contraste de luminosité et de couleur mais aussi du temps d'exposition visuelle : l'acuité visuelle correspond au pouvoir discriminatif le plus fin pour un contraste maximum.

Dans les conditions de vision naturelle, la perception des distances et du relief s'appuie sur des indices monoculaires et binoculaires. Les premiers permettent de positionner les objets d'une même scène, les uns par rapport aux autres, ce sont des indices qualitatifs.

Les indices binoculaires mettent en jeu les deux images rétiniennes. Ils permettent une évaluation métrique de la distance entre les objets, ce sont des indices quantitatifs. En effet, chacune des rétines perçoit le champ visuel sous un angle différent, or, cette légère disjonction entre les deux images, qui est appelée disparation rétinienne, est à l'origine de la perception des distances relatives.

L'utilisation par le système visuel de l'un ou l'autre de ces indices dépend de la distance d'observation. Lorsque le plan d'observation est rapproché, l'estimation des distances et du relief se fait sur la base des indices binoculaires. En vision éloignée, la perception se fait grâce aux seuls indices monoculaires : l'estimation des distances au-delà de quelques dizaines de mètres est le résultat d'une reconstruction mentale de l'environnement à partir des informations visuelles et de la connaissance des règles de la perspective. L'estimation des distances, grâce à la seule vision binoculaire, perd pratiquement toute pertinence au-delà de 100 mètres.

Plus précisément, la perception des distances relatives reposerait sur les indices visuels, mais aussi moteurs (informations issues de la convergence des yeux). Il y aurait modulation de l'activité neurale des neurones de l'aire corticale visuelle V1 (activés par la disparité des images d'un même objet sur les deux yeux, liée à la distance de l'objet) par des signaux extra-rétiniens, probablement proprioceptifs musculaires oculaires (Trotter et al. ⁶⁴).

2.4 La perception des distances parcourues

La perception du mouvement propre est ici étudiée par la perception des distances parcourues.

2.4.1 Paradigmes d'étude

Selon Loomis ⁴³, différentes tâches de navigation peuvent être classées selon la nature de la représentation demandée: reproduction (tâche la plus simple), estimation de distances parcourues, et tâches plus complexes, avec élaboration d'une nouvelle trajectoire (par exemple complétion d'un triangle).

2.4.1.1 Reproduction d'une distance parcourues

La capacité de reproduire une distance parcourue a été étudiée dans deux circonstances : marche et transport passif.

- Locomotion :

Lors de la locomotion les informations inertielles et somesthésiques (proprioceptives et extéroceptives) sont disponibles, ainsi que la copie efférente (mouvement actif).

Dans l'expérience de Loomis ⁴³, des sujets yeux bandés étaient guidés sur une distance de 2 à 10 m parcourue en marchant, puis devaient reproduire cette distance, les yeux toujours bandés et sans aide. Les auteurs ont retrouvé un dépassement de la distance cible pour les petits déplacements et l'inverse pour les distances plus longues.

- Transport passif :

Les informations sensorielles disponibles sont les informations inertielles et somesthésiques (extéroceptives essentiellement).

Les expériences en transport passif retrouvent généralement une reproduction correcte des distances (Berthoz et al. ³, Israël et al. ³⁵, Grasso et al. ²³).

Marlinski ⁴⁴ a réalisé un paradigme de reproduction où des sujets étaient transportés passivement ou guidés à pied sur une distance linéaire puis devaient revenir à pied à leur point de départ, aller et retour se faisant à vitesse constante standard. Il a alors retrouvé une grande variabilité après transport passif avec toutefois une tendance à la sous-estimation (donc des

réponses trop longues) du déplacement pour les courtes distances et une surestimation pour les longues distances. Les performances étaient améliorées en locomotion.

- Réalité virtuelle :

Harris ²⁹ a étudié la reproduction d'un déplacement réalisé dans trois conditions : visuelle pure (réalité virtuelle), vestibulaire pure et visuelle/vestibulaire combinées. Les conditions entre stimulus et réponse étaient identiques ou alternées. La distance parcourue physiquement était perçue deux fois plus longue que celle parcourue visuellement.

2.4.1.2 Tâches d'estimation

- Estimation verbale :

Une étude réalisée par Guedry et Harris ²⁷ a montré que les humains pouvaient estimer un déplacement linéaire passif de manière qualitative, avec une tendance à la surestimation du déplacement; les sujets vestibulo-lésés (bilatéralement) sous-estimaient le déplacement. On peut citer également l'expérience de Klatzky ³⁸.

- Saccades oculaires :

Israël et Berthoz ³¹ ont demandé à des sujets soumis à des déplacements linéaires de stabiliser leur regard dans l'obscurité sur une cible visuelle mémorisée (paradigme des saccades de mémoire vestibulaire). Ils ont montré que le déplacement de la tête peut être estimé grâce à l'accélération détectée par les otolithes et peut être mesuré par les saccades oculaires. Dans cette expérience les patients bilabyrinthectomisés ne pouvaient pas correctement fixer leur regard sur la cible mémorisée.

- Atteindre une cible précédemment vue :

A noter que pour des raisons évidentes la cible est ici atteinte dans l'obscurité.

- Locomotion

Des sujets peuvent atteindre en marchant une cible précédemment vue (Mittelstaedt et Glasauer ⁴⁶, Mittelstaedt et Mittelstaedt ⁴⁷). Cependant les auteurs ont relevé un effet de la vitesse avec sous-estimation des distances parcourues à vitesse lente et surestimation à vitesse rapide, les erreurs étant minimales à vitesse standard.

- En transport passif

Des sujets déplacés passivement à vitesse constante anticipaient systématiquement la cible (Israël et al. ³³). La relation avec la vitesse était inversée lors d'un transport passif par rapport à la locomotion (Mittelstaedt et Glasauer ⁴⁶, Mittelstaedt et Mittelstaedt ⁴⁷).

- Sur un tapis roulant

Les informations somato-sensorielles étaient théoriquement selon les auteurs les seules disponibles (sujet théoriquement immobile par rapport à l'environnement), les conditions étant alors comparables à la locomotion chez des patients labyrinthectomisés. Les résultats (Mittelstaedt et Mittelstaedt ⁴⁷) étaient comparables à ceux lorsque la cible était atteinte en marchant (relation avec la vitesse également trouvée), avec cependant une variabilité plus importante.

2.4.1.3 Taches plus complexes

- Complétion d'un triangle (Nico et al. ⁴⁹) :

Les participants, déplacés passivement lors de deux côtés d'un triangle rectangle devaient revenir à leur point de départ en complétant le triangle, avec deux conditions de retour : lumière et obscurité. La distance estimée était plus longue à la lumière que dans l'obscurité.

2.4.2 Systèmes sensoriels et perception des distances parcourues

2.4.2.1 En l'absence de vision

Pour Mittelstaedt, un sujet peut à tout instant connaître sa position par rapport à son point de départ par l'intégration continue des signaux générés par son mouvement propre, dits idiothétiques (« path integration »): proprioception, copie motrice efférente, système inertiel (vestibulaire).

2.4.2.1.1 Par les informations inertielles

Les informations inertielles linéaires sont principalement fournies par les organes otolithiques. Les informations tactiles, lors d'une pression sur la peau, sont souvent assimilées aux informations inertielles.

En trajectoire linéaire : détection de l'accélération, de la vitesse (intégration simple) et de la position (double intégration). Les sujets sont capables durant des oscillations horizontales linéaires d'estimer le déplacement grâce aux otolithes, avec toutefois une tendance à la surestimation du mouvement propre (Guedry et Harris ²⁷, Israël et Berthoz ³¹, Glasauer et Israël ²¹). Lors d'une étude où les sujets transportés passivement devaient indiquer la position d'une cible visuelle vue auparavant, Israël ³² avait retrouvé une surestimation du déplacement physique d'un facteur 3 pour des accélérations de l'ordre de 0.5 m/s².

Outre la distance parcourue, la vitesse de ces déplacements peut également être jugée (Georges-François et al. ¹⁸).

Les rotations passives peuvent être estimées correctement (Israël et al. ³⁴). La perception de trajectoires bi-directionnelles (Ivanenko et al. ³⁶), grâce à la coopération entre otolithes et canaux, n'est pas parfaite.

2.4.2.1.2 Par les informations proprioceptives

Il est très rare de retrouver des situations où seules les informations proprioceptives sont disponibles, sans informations inertielles.

Il est connu que l'on peut créer une sensation de mouvement propre (vection circulaire) lorsqu'un sujet immobile assis dans le noir place ses mains à l'intérieur d'un tube tournant (Brandt et Büchele ⁸). Un nystagmus horizontal était enregistré, avec une phase rapide dans la direction du mouvement perçu, indiquant une convergence vestibulo-somatosensorielle.

Glasauer ²⁰ n'avait trouvé aucune différence entre des sujets normaux et bilabyrinthectomisés devant atteindre une cible en marchant. Ainsi a) la locomotion dans le noir est majoritairement voire exclusivement contrôlée par les informations somato-sensorielles et motrices (Mittelstaedt et Mittelstaedt ⁴⁷) et b) les informations somatosensorielles seules sont suffisantes pour estimer le trajet parcouru.

On peut remarquer que les fuseaux neuro-musculaires et les organes tendineux de Golgi, sensibles aux forces peuvent jouer le rôle d'accéléromètres linéaires.

2.4.2.1.3 Informations inertielles et proprioceptives combinées

Pour Marlinski ⁴⁴ la combinaison des ces informations améliore la performance, les résultats obtenus lors de la stimulation vestibulaire seule ayant une variance élevée.

A noter que pour Rieser ⁵⁸, si les sujets réussissent à atteindre dans le noir une cible précédemment vue, ils ont auparavant calibré les informations efférentes et proprioceptives au flux optique (Rieser et al. ^{58, 59}). Ainsi les performances peuvent être altérées par la modification des relations entre le flux visuel et la proprioception lors d'entraînement (Rieser et al. ⁵⁸).

2.4.2.2 Avec vision

2.4.2.2.1 Vision seule

A notre connaissance, la perception des distances parcourues avec/sans informations visuelles a été peu étudiée, sans doute à cause de difficultés techniques pour individualiser les informations visuelles.

Le système visuel peut détecter les informations suivantes : position, direction, caractéristiques quantitatives (couleur, luminance) et vitesse. Il est par contre peu sensible aux accélérations (Monen et Brenner ⁴⁸). Si la position et l'orientation sont détectées en l'absence de tout mouvement, de nombreuses informations toutefois sont disponibles grâce au flux optique (distribution de vitesses rétinienne locales résultant du mouvement). Gibson ¹⁹ a montré le premier que le flux optique pouvait être utilisé pour déterminer la direction « heading » du mouvement propre. D'autres études ont confirmé ce résultat (Warren et Hannon ⁶⁷, Royden et al. ⁶⁰). Le flux optique peut-il également détecter la vitesse ou la distance parcourue? Le flux optique ne permet pas de connaître la vitesse absolue, celle-ci dépendant de la distance par rapport aux objets visibles, il permet cependant de connaître le « time to contact » ou tau (Lee ⁴¹). Lors d'une expérience réalisée en réalité virtuelle, Bremmer et Lappe ⁹ ont montré que les sujets pouvaient correctement discriminer les différentes distances parcourues visuellement, et les reproduire (en reproduisant le profil de vitesse). Chez les insectes, les abeilles utiliseraient le flux optique pour déterminer la distance parcourue vers une source de nourriture. Lors d'une expérience en réalité virtuelle, Redlick ⁵⁷ a montré qu'un humain pourrait utiliser le flux optique pour estimer la distance parcourue, et

que la précision de cette estimation dépendait de la grandeur de l'accélération : elle serait bonne aux fortes accélérations mais aux faibles accélérations (en particulier à vitesse constante) les déplacements seraient surestimés.

2.4.2.2.2 Vision combinée

Nous avons décrit précédemment la physiologie des interactions visio-vestibulaires.

Il s'agit d'un sujet relativement peu étudié.

Selon Berthoz ⁴, le seuil de détection du mouvement linéaire serait modifiable par une stimulation visuelle combinée. Pour Pavard et Berthoz ⁵³, une accélération longitudinale superposée à un défilement visuel pourrait produire un rallongement du délai de détection du mouvement de l'image.

Harris ²⁹ lors d'une tâche d'atteinte de cible précédemment vue avait retrouvé une surestimation du déplacement physique, partiellement corrigée par l'ajout d'informations visuelles à type de flux optique.

3 PARTIE EXPERIMENTALE : EFFET DE LA VISION SUR L'ESTIMATION DE DISTANCES PARCOURUES EN TRAJECTOIRE LINEAIRE

3.1 Problématique, objectifs

Le thème de l'équipe au sein de laquelle s'est déroulée l'étude était : « Sélection des informations idiothétiques et temporelles dans la navigation spatiale ». Les travaux de l'équipe portaient sur l'étude des informations sensorielles (en particulier vestibulaires), des référentiels spatiaux dans la navigation spatiale, et plus particulièrement l'estimation du déplacement propre. Je tenterai ici de résumer les principaux résultats obtenus par cette équipe dans le domaine de l'étude du mouvement propre en trajectoire linéaire.

Mémoire de translation (Israël et Berthoz ³¹) :

Dans une expérience utilisant le paradigme des saccades de mémoire vestibulaire (« Vestibular Memory-Contingent Saccades » ou VMCS, d'après Bloomberg ⁵), des sujets devaient pointer des yeux (après une courte translation latérale passive du corps entier dans le noir) une cible fixe préalablement vue. Les sujets utilisaient des saccades dont l'amplitude était corrélée à l'amplitude du déplacement du corps, mais trop grande, suggérant une surestimation de la distance parcourue. En revanche, chez des patients bilatéralement labyrinthectomisés, le gain du RVOL (réflexe vestibulo-oculaire linéaire) était trop faible et variable (Figure 18). Les otolithes sont donc indispensables à l'estimation d'une distance linéaire parcourue dans le noir.

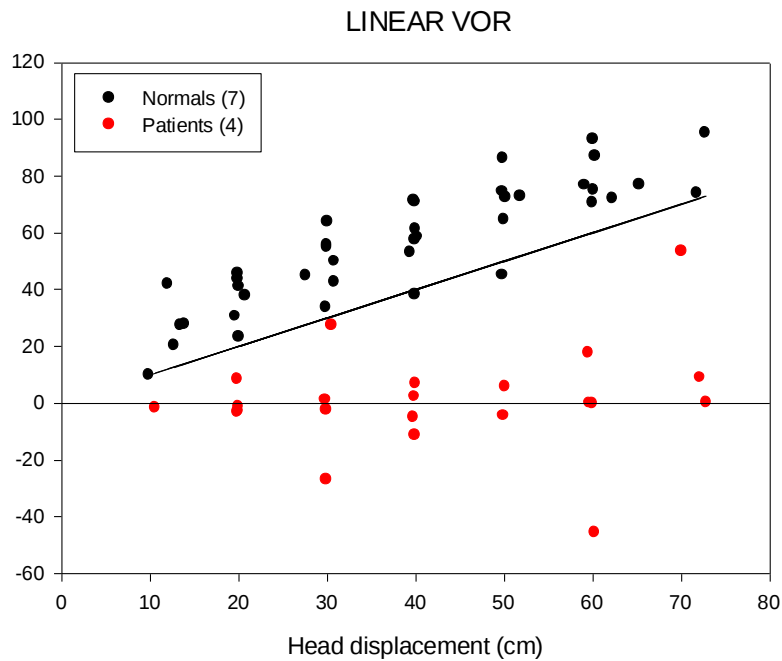


Figure 18 : RVO linéaire lors d'une translation chez des sujets sains et des sujets bilabyrinthectomisés.

Estimation de distance passivement parcourue (Israël et al. ³³) :

Des sujets dans le noir assis sur un accélérateur linéaire (SLED) devaient indiquer à l'aide d'un bouton la position d'une cible vue précédemment. Les résultats montraient une anticipation de la cible, confirmant l'hypothèse de surestimation du déplacement.

Reproduction activement contrôlée de distance passivement parcourue (Berthoz et al. ³) :

Les sujets, assis sur un robot mobile, étaient transportés dans le noir puis devaient reproduire la distance parcourue. Les résultats montraient une bonne reproduction des distances parcourues.

Complétion d'un triangle (Nico et al. ⁴⁹) :

Des sujets sont transportés dans le noir suivant les deux côtés d'un triangle rectangle isocèle, puis doivent compléter le triangle, dans le noir ou à la lumière. Les distances parcourues à la lumière étaient plus longues que dans le noir (Figure 19).

STIMULUS DARK & RESPONSE VISU, LARGE AREA

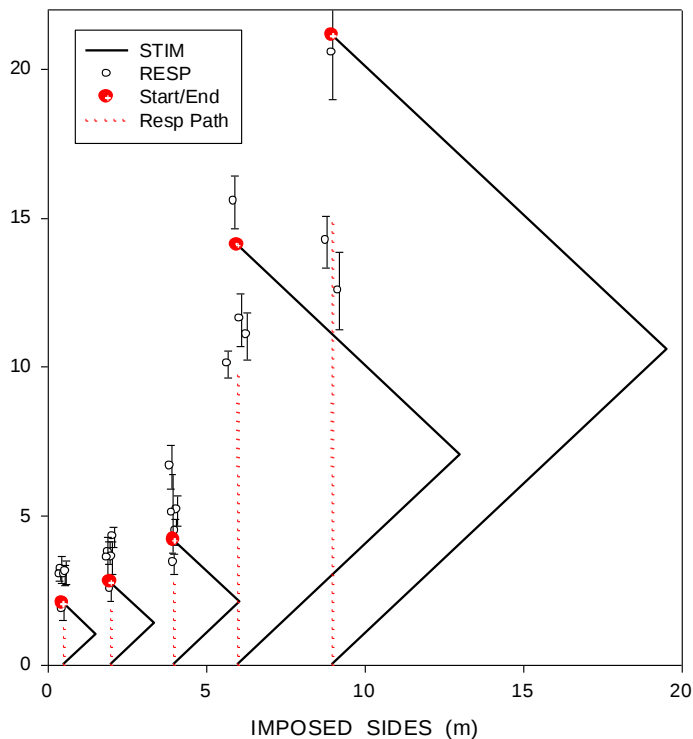


Figure 19 : Complétion d'un triangle, le stimulus étant dans le noir et la réponse à la lumière.

Le but de notre étude était d'analyser et de comparer la perception des distances parcourues avec et sans vision : quel serait l'effet de l'ajout d'indices visuels sur la surestimation vestibulaire ? Quels seraient les indices visuels influençant ?

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Sujets

13 sujets volontaires sains âgés de 19 à 56 ans ont participé à l'expérience S (comme « Same »). 13 sujets volontaires sains âgés de 18 à 56 ans ont participé à l'expérience A (comme « Alternate »). 7 sujets ont à la fois participé aux expériences S et A. 4 sujets volontaires sains âgés de 23 à 31 ans ont participé à l'expérience contrôle G (comme « Goggles »).

3.2.2 Matériel

Les sujets étaient assis sur un robot mobile (Robuter, Robosoft France, Figure 20) contrôlé à distance par un ordinateur PC via deux modems ou par joystick connecté directement au robot. Les participants, maintenus par une ceinture de sécurité avaient leur tête maintenue fixe par un bandeau (tête du sujet immobile sur le buste), et portaient des écouteurs délivrant un bruit blanc.

Le robot était programmé pour n'effectuer que des déplacements linéaires, vers l'avant selon l'axe X. Le contrôle du déplacement du robot par joystick se faisait par contrôle de sa vitesse. La vitesse linéaire maximale du robot était de 1m/s et son accélération linéaire maximale de 1m/s².

L'odométrie (position et temps) était enregistrée par le robot durant chaque déplacement à une fréquence de 50 Hz puis était transmise au PC via les modems après chaque essai.

Les expériences étaient exécutées dans un couloir long de 50m et large de 2,50m.

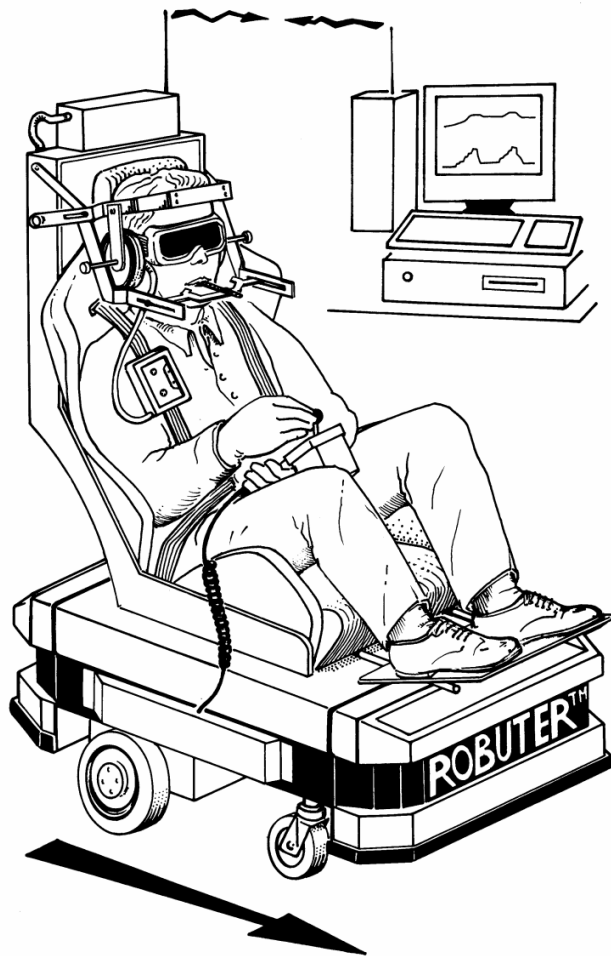


Figure 20 : Le robot mobile, contrôlé à distance par l'expérimentateur via un ordinateur ou directement le sujet à l'aide d'un joystick.

3.2.3 Méthodes

3.2.3.1 Choix de la méthode

Nous avons initialement testé une tâche où le sujet devait parcourir une distance donnée (5m, 10m et 15m), dans deux conditions, les yeux bandés et en vision. Nous avons alors remarqué une variabilité interindividuelle très importante. Nous avons alors abandonné ce paradigme, ainsi que celui d'estimation verbale du déplacement parcouru, dépendant de la représentation individuelle des échelles spatiales, trop individu-dépendant.

Une tâche d'atteinte de cible précédemment vue avait également été écartée à cause de la condition vision, où les sujets auraient trop facilement pris des repères visuels externes jouxtant la cible.

Nous avons donc choisi une tâche de reproduction de distance, les conditions entre stimulus et réponse (« noir » ou « vision ») étant identiques puis alternées, pour pouvoir étudier spécifiquement l'impact de la condition du stimulus et de la réponse.

Nous avons ajouté une condition « lunettes », où les sujets gardaient les yeux ouverts derrière un masque semi opaque laissant passer la lumière mais pas les détails et formes de l'environnement, pour déterminer en présence d'un éventuel effet vision si celui-ci est déterminé par les indices visuels de position ou de mouvement, ou par un effet de simple stimulation visuelle par la lumière.

Nous avons choisi un transport passif activement contrôlé pour la réponse, exclusivement en déplacement linéaire : déplacement vers l'avant, selon l'axe x (Figure 21).

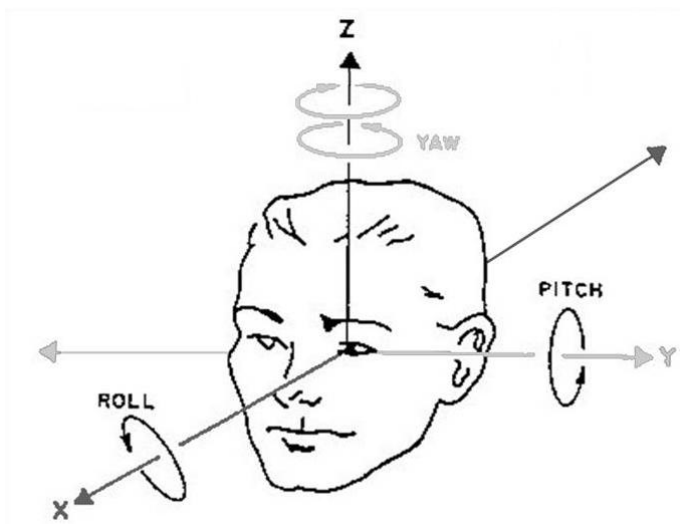


Figure 21 : définition des axes pour les déplacements linéaires et angulaires.

Les informations sensorielles disponibles pour le sujet étaient donc :

- Lors de la condition noir en stimulus :
 - Vestibulaires : otolithiques
 - Somatosensorielles:
 - proprioceptives corps entier (résiduelle car sujet fixé au fauteuil, en particulier la tête est fixe par rapport au tronc, donc les entrées proprioceptives du cou étaient réduites)

- tactiles (pression au niveau du dos), pouvant être assimilées à des informations inertielles
- vibrations sur toute la zone de contact au fauteuil
- Lors de la condition noir en réponse :
 - Idem condition noir en stimulus
 - Copie motrice efférente en plus
- Lors de la condition vision en stimulus :
 - Idem condition noir en stimulus
 - Flux optique et repères externes en sus
- Lors de la condition vision en réponse :
 - Idem condition vision en stimulus
 - Copie motrice efférente en plus
- Lors de la condition lunettes en stimulus :
 - Idem condition noir en stimulus
 - Stimulation visuelle (lumière) sans informations de mouvement ou de position
- Lors de la condition lunettes en réponse :
 - Idem condition lunettes en stimulus
 - Stimulation visuelle (lumière) sans informations de mouvement ou de position

La cinétique de ces informations est variable, tant au niveau physiologique que perceptif.

3.2.3.2 Trois phases

3.2.3.2.1 Expérience S

Reproduction d'une trajectoire linéaire dans deux conditions : vision et noir.

- Entraînement

Les sujets se sont préalablement familiarisés avec la manipulation du robot grâce au joystick dans le couloir, à la lumière et sans oreillettes jusqu'à se sentir à l'aise.

- Tâche

Les sujets, assis sur le robot mobile, étaient transportés passivement à vitesse constante sur une distance de 2 à 8m (stimulus). Après arrêt du robot, l'examineur touchait l'épaule du sujet pour donner le signal de la réponse, le sujet devant alors diriger le robot à l'aide du joystick pour reproduire la distance parcourue passivement. La consigne était de « reproduire la distance ».

Chaque sujet participait à deux séries d'essais : à la lumière (vision) et dans l'obscurité (noir), affublé d'un bandeau. Chaque série d'essais comprenait quatre distances (2m, 4m, 6m et 8m) et chaque essai pour une distance donnée était répété trois fois. L'ordre des conditions de la série (noir ou vision) et des distances étaient randomisés. Chaque condition comprenait donc 12 essais (4 distances X 3 répétitions) et durait environ 45min.

- Entretien : stratégie utilisée par les sujets pour « reproduire la distance ».

3.2.3.2.2 Expérience A

Reproduction d'une trajectoire linéaire avec les deux conditions (vision et noir) croisées.

- Entraînement

Idem expérience S.

- Tâche

Les sujets devaient également reproduire grâce au joystick la distance parcourue initialement par le robot.

Les sujets participaient également à deux séries d'essais, mais les conditions entre le stimulus et la réponse étaient inversées : stimulus vision/réponse noir et stimulus noir/réponse vision. Les distances restaient identiques (de 2m à 8m) et chaque essai était répété trois fois. Le déplacement passif du stimulus s'effectuait également à vitesse constante.

- Entretien : idem expérience S.

3.2.3.2.3 Expérience G

Reproduction d'une trajectoire linéaire dans deux conditions : lunettes semi-opaques et noir.



Figure 22 : Sujet sur le roboter lors de l'expérience G (lunettes semi-opaques).

- Entraînement

Idem expérience S et A.

- Tâche

Idem expérience S, mais la condition vision était remplacée par la condition lunettes, où les sujets gardaient les yeux ouverts derrière un masque semi opaque laissant passer la lumière mais pas les détails et formes de l'environnement.

- Entretien : idem expériences S et A.

3.2.4 Analyse des données

3.2.4.1 Variables enregistrées

Odométrie : position et temps

Enregistrement à 50 Hz

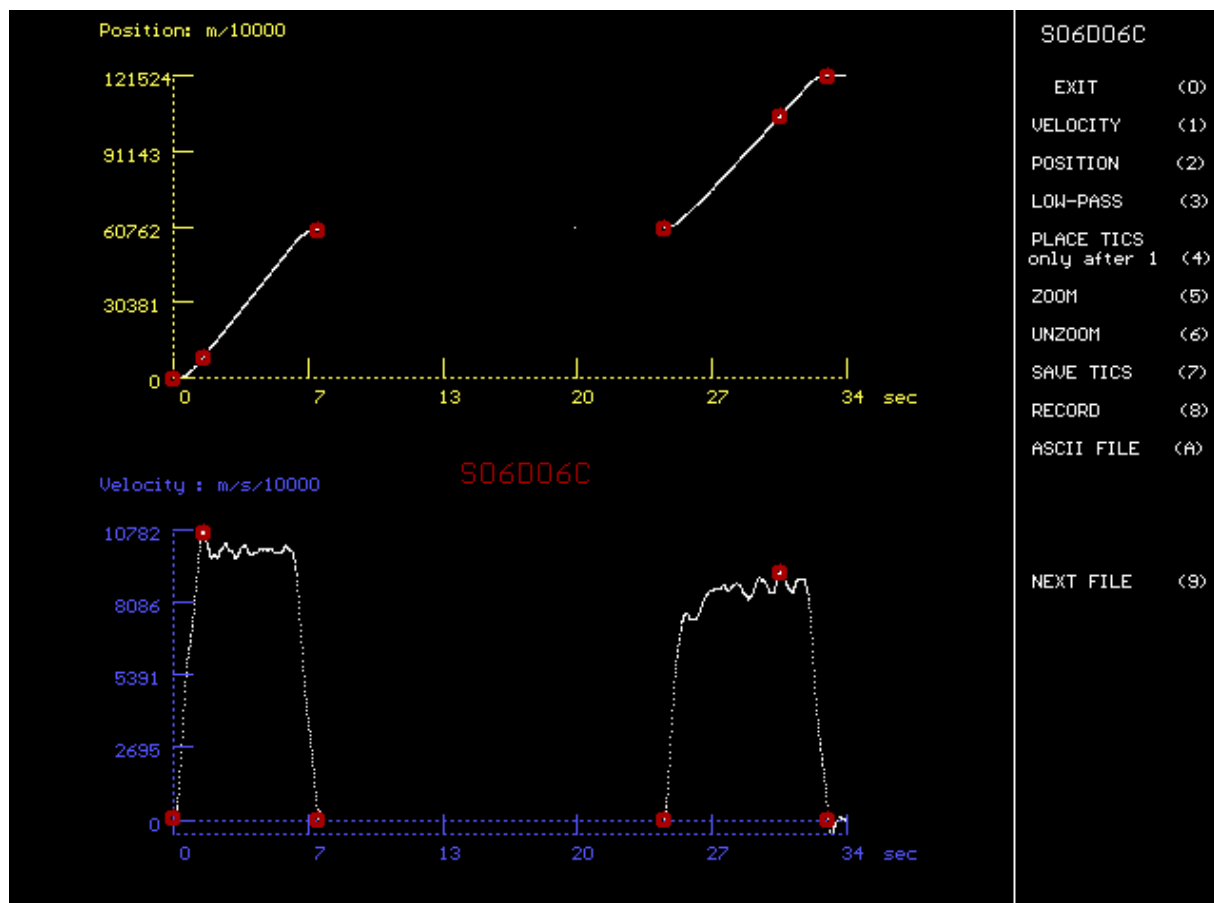


Figure 23 : Exemple de d'enregistrement. Le graphique du haut présente la distance parcourue en fonction du temps. Sur le graphique du bas est représentée la vitesse instantanée en fonction du temps. On voit distinctement le stimulus puis la réponse. Les points rouges, rajoutés manuellement, désignent le début et la fin du stimulus, le début et la fin de la réponse et les vitesses maximum obtenues lors du stimulus et de la réponse.

3.2.4.2 Variables étudiées

- **Distance parcourue, durée, vitesse maximale, vitesse moyenne** pour le stimulus et la réponse, **délai** entre stimulus et réponse et **répétition** de l'essai.
- Entretien : **stratégies individuelles**

3.3 Résultats

3.3.1 Reproduction des distances

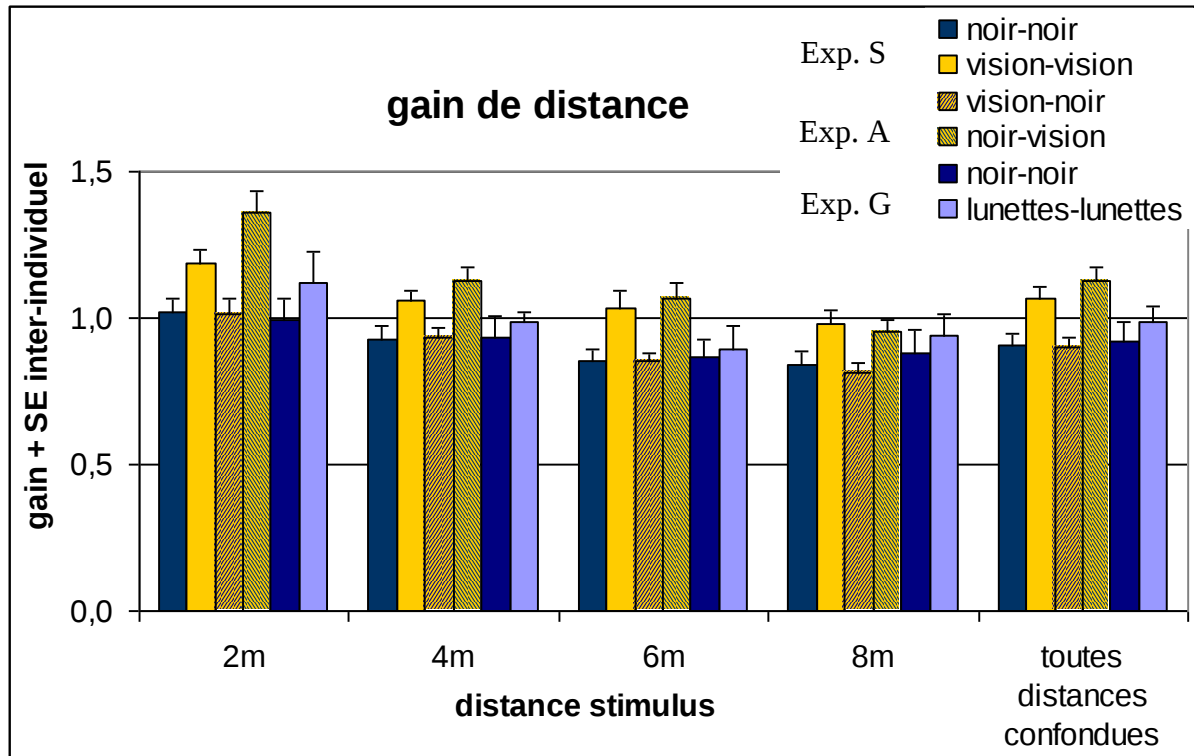


Figure 24 : Gain de distance (avec erreur-type inter-individuelle) en fonction de la distance du stimulus et de la série. Le gain en distance représente la distance parcourue en réponse divisée par la distance parcourue pendant le stimulus.

Décomposition de la variance (plan linéaire mixte) : méthode de la Moyenne des Carrés théorique

Sur les résultats des expériences S, A et G (Figure 24) :

Variable dépendante : gain de distance

Effet aléatoire : sujet

Effets fixes (indépendants): distance du stimulus, condition du stimulus et condition de la réponse

On retrouve un effet significatif de la condition de la réponse ($F = 25.07$, $p < 0.001$) dans le sens d'un gain de distance plus élevé en condition de réponse vision qu'en condition de réponse noir.

On observe également un effet significatif de la distance du stimulus ($F = 36.04$, $p < 0.001$) dans le sens d'une diminution du gain avec la distance du stimulus, avec effet de gamme.

Les résultats ne montrent pas d'effet de la condition du stimulus.

Recherche d'interactions entre facteurs :

- Pas d'interaction entre distance du stimulus et condition du stimulus
- Interaction entre distance du stimulus et condition de la réponse ($F = 2.88$, $p < 0.05$). Ce résultat est difficile à interpréter.
- Pas d'interaction entre condition du stimulus et condition de la réponse.

ANOVA (deux facteurs, mesures répétées) sur les résultats de l'expérience G (Figure 24) :

Variable dépendante : gain de distance

Facteurs intra-groupes : série (noir-noir ou lunettes-lunettes) et distance du stimulus

Absence d'effet des séries : les résultats des séries noir-noir et lunettes-lunettes ne sont pas significativement différents.

Régression linéaire :

r^2 (distance de la réponse; distance du stimulus) significatif pour tous les sujets et toutes les séries.

Variabilité des réponses

Nous avons étudié les écart-types intra-individuels (Figure 25), afin de rechercher un éventuel effet de la distance ou de la condition sur la variabilité.

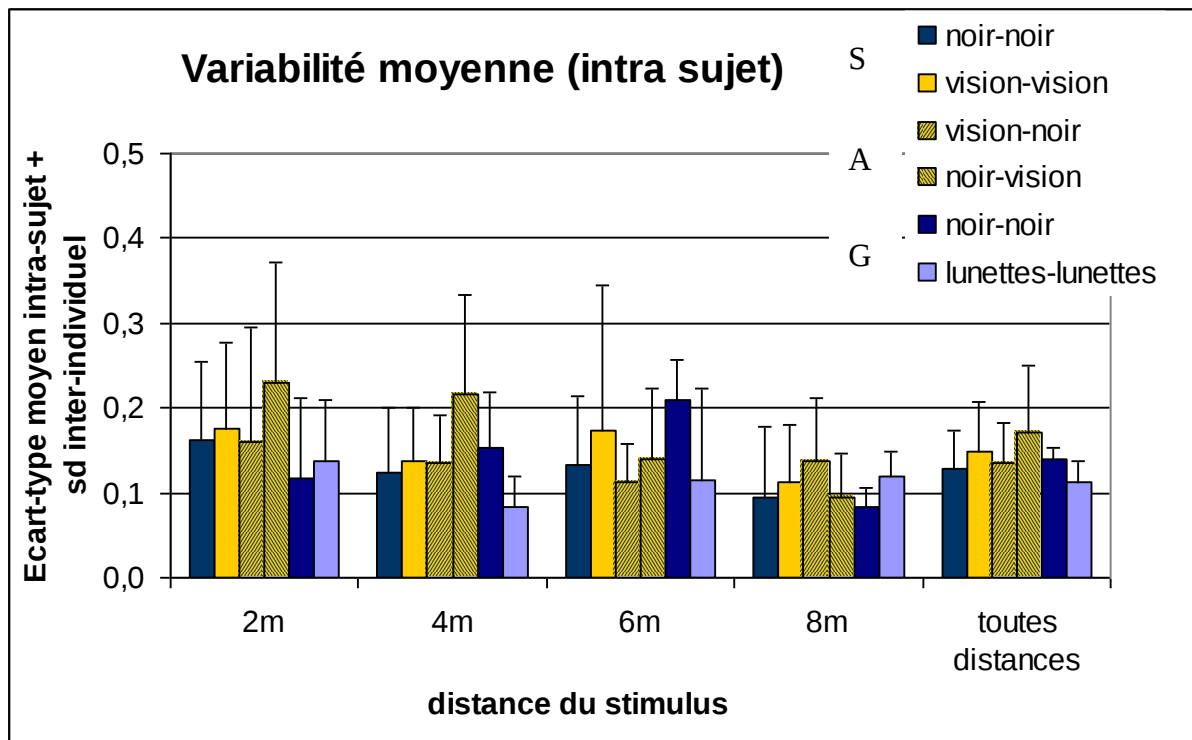


Figure 25 : Variabilité moyenne intra-sujet (écart-type moyen intra-sujet) en fonction de la distance du stimulus et de la série.

Décomposition de la variance (plan linéaire mixte) : méthode de la Moyenne des Carrés théorique

Sur les résultats des expériences S, A et G (Figure 25) :

Variable dépendante : écart-type intra-individuel du gain de distance

Effet aléatoire : sujet

Effets fixes (indépendants) : série et distance du stimulus

Effet de la distance du stimulus ($F = 4.82$, $p < 0,05$), dans le sens d'une diminution de la variabilité avec la distance. Pas d'effet de la série retrouvé.

3.3.2 Reproduction des durées

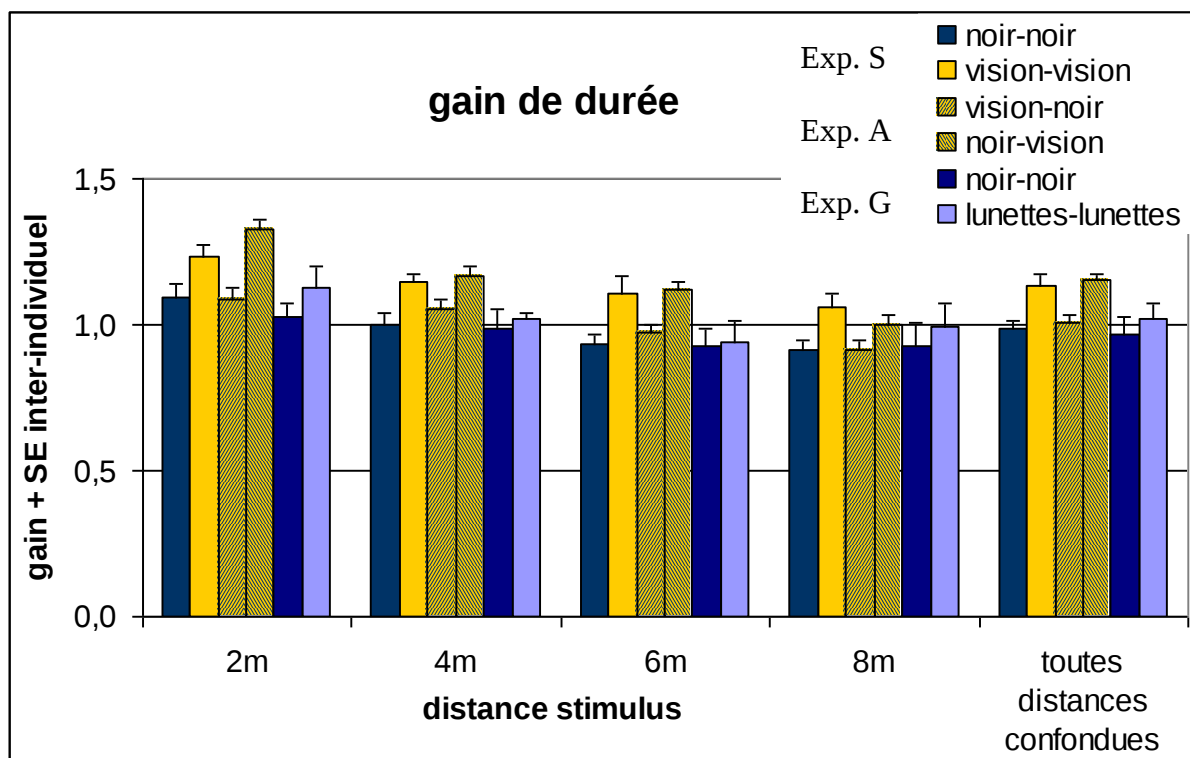


Figure 26 : Gain de durée (avec erreur-type inter-individuelle) en fonction de la distance du stimulus et de la série. Le gain de durée représente la durée de la réponse divisée par la durée du stimulus.

La durée du stimulus était comprise entre 2 et 10s selon les essais.

Décomposition de la variance (plan linéaire mixte) : méthode de la Moyenne des Carrés théorique

Sur les résultats des expériences S, A et G (Figure 26) :

Variable dépendante : gain de durée

Effet aléatoire : sujet

Effets fixes (indépendants): distance du stimulus, condition du stimulus et condition de la réponse

On retrouve un effet significatif de la condition de la réponse ($F = 21.47$, $p < 0.001$) dans le sens d'un gain de durée plus élevé en condition de réponse vision qu'en condition de réponse noir.

On observe également un effet significatif de la distance du stimulus ($F = 30.34$, $p < 0.001$) dans le sens d'une diminution du gain avec la distance du stimulus.

Les résultats ne montrent pas d'effet de la condition du stimulus.

Recherche d'interactions entre facteurs : absence d'interactions retrouvées.

ANOVA (deux facteurs, mesures répétées) sur les résultats de l'expérience G (Figure 26) :

Variable dépendante : gain de durée
Facteurs intra-groupes : série (noir-noir ou lunettes-lunettes) et distance du stimulus

Absence d'effet des séries : les résultats des séries noir-noir et lunettes-lunettes ne sont pas significativement différents.

Régression linéaire :

r^2 (durée de la réponse; durée du stimulus) significatif pour tous les sujets et toutes les séries.

3.3.3 Reproduction de la vitesse moyenne

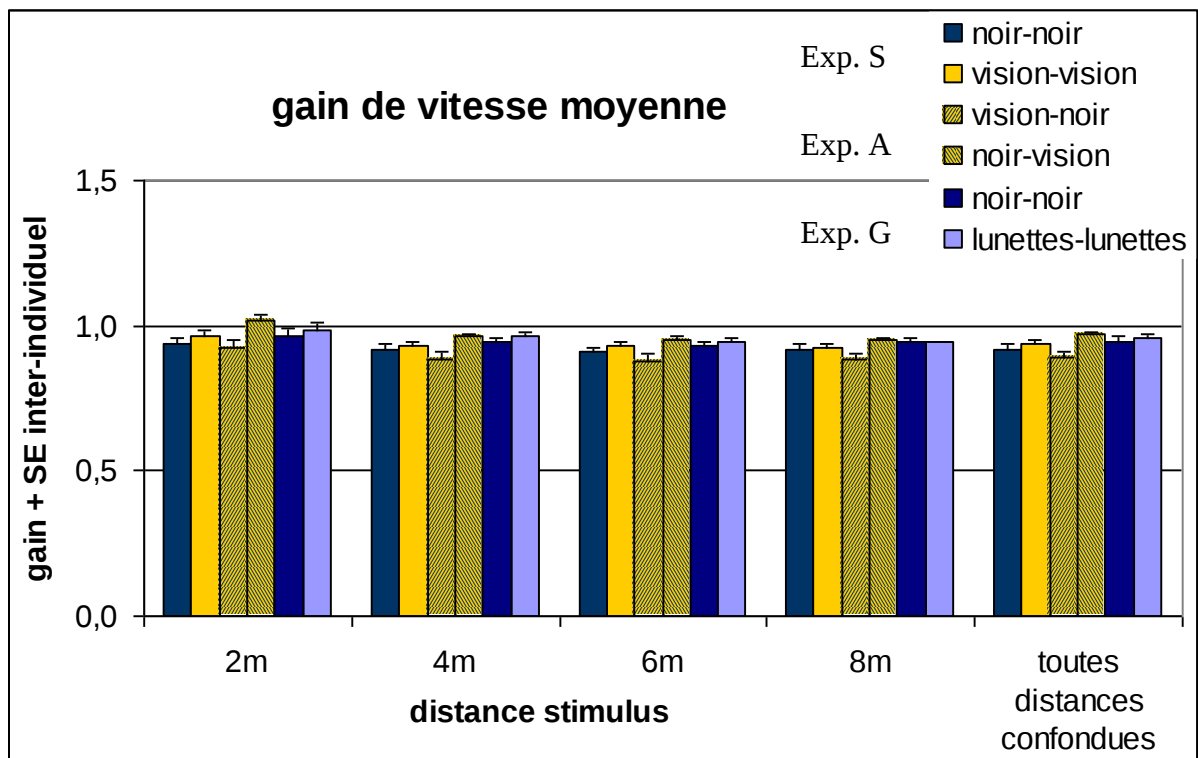


Figure 27 : Gain de vitesse moyenne (avec erreur-type inter-individuelle) en fonction de la distance du stimulus et de la série. Le gain en vitesse moyenne représente la vitesse moyenne lors de la réponse divisée par la vitesse moyenne lors du stimulus.

Les vitesses moyennes lors de la réponse s'étendaient de 0.6 à 0.9 m/s.

Décomposition de la variance (plan linéaire mixte) : méthode de la Moyenne des Carrés théorique

Sur les résultats des expériences S, A et G (Figure 27) :

Variable dépendante : gain de vitesse moyenne

Effet aléatoire : sujet

Effets fixes (indépendants): distance du stimulus, condition du stimulus et condition de la réponse

On retrouve un effet significatif de la condition de la réponse ($F = 15.27, p < 0.01$) dans le sens d'un gain de durée plus élevé en condition de réponse vision qu'en condition de réponse noir.

On observe également un effet significatif de la distance du stimulus ($F = 13.08, p < 0.001$) dans le sens d'une diminution du gain avec la distance du stimulus.

Les résultats ne montrent pas d'effet de la condition du stimulus.

Recherche d'interactions entre facteurs : absence d'interactions retrouvées.

3.3.4 Stratégies utilisées pour réussir la tâche (reproduire la distance parcourue)

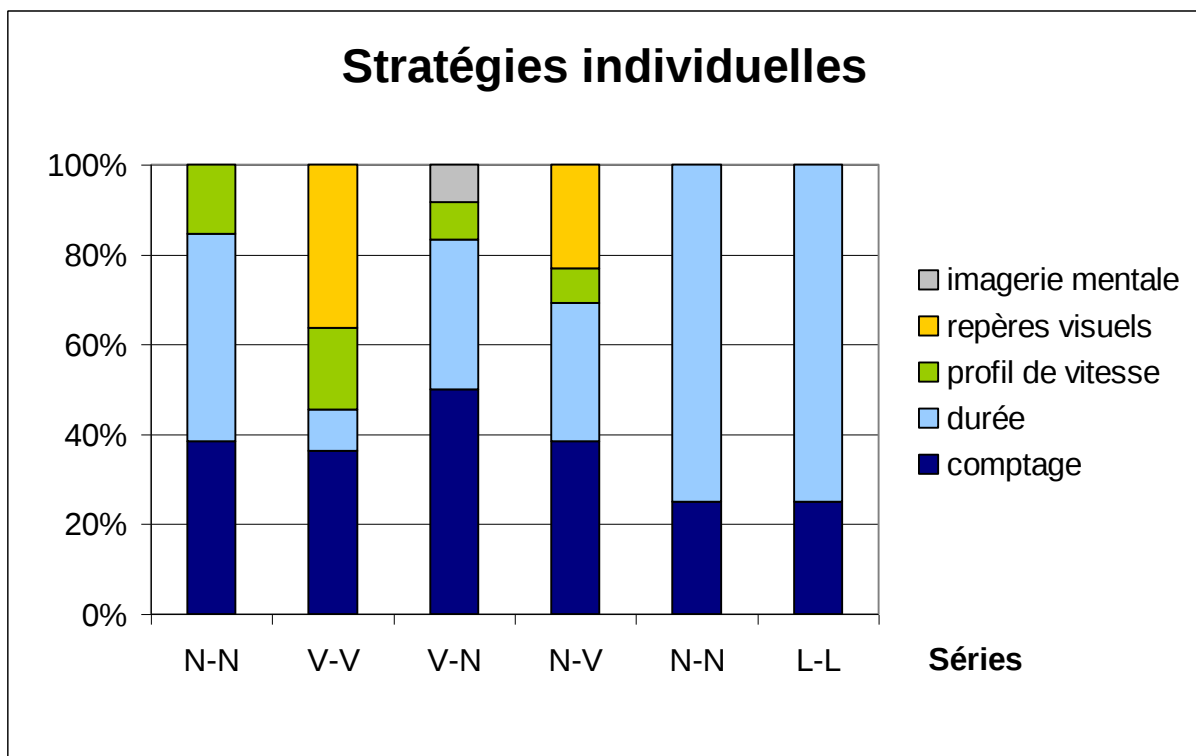


Figure 28 : Stratégies individuelles choisies pour reproduire la distance parcourue lors du stimulus, en fonction des séries.

Les sujets étaient libres d'utiliser la stratégie de leur choix. Cinq stratégies ont été mises en évidence : imagerie mentale (défilement mental du trajet les yeux fermés), utilisation de repères visuels extérieurs, reproduction du profil des vitesses, reproduction de la durée globale du mouvement et comptage temporel. Les stratégies prédominantes étaient donc basées sur le temps, sauf pour la série vision-vision.

Décomposition de la variance (plan linéaire mixte) : méthode de la Moyenne des Carrés théorique

Sur les résultats des expériences S, A et G :

Variable dépendante : gain de distance, de durée ou de vitesse moyenne

Effet aléatoire : sujet

Effet fixe (indépendant): stratégie

On ne retrouve pas d'effet significatif de la stratégie sur le gain de distance, de durée et de vitesse moyenne.

3.3.5 Autres effets

Décomposition de la variance (plan linéaire mixte) : méthode de la Moyenne des Carrés théorique

Sur les résultats des expériences S, A et G :

Variable dépendante : gain de distance

Effet aléatoire : sujet

Effet fixe (indépendant): répétition (1^{er}, 2^e ou 3^e essai) et délai (temps écoulé) entre le stimulus et la réponse

Les résultats n'ont pas montré d'effet répétition (chaque essai étant répété trois fois), ni d'effet de la durée du délai entre le stimulus et la réponse sur les performances (gain de distance).

3.4 Discussion

3.4.1 Facteurs intervenant sur la perception du mouvement propre

3.4.1.1 Facteur principal : noir/vision

- Nous retrouvons un effet de la condition de la réponse et non de la condition du stimulus sur la reproduction des distances.

Nico ⁴⁹ lors d'une tâche de complétion d'un triangle avaient également retrouvé un effet de la condition de la réponse, avec de plus longues distances reproduites en vision.

Les résultats de Harris ^{29,30} lors de son expérience de reproduction trimodalitaire (« physique », visuelle (réalité virtuelle), physique et visuelle combinées) montraient que la distance reproduite visuellement était proche de la distance du stimulus parcourue visuellement, mais beaucoup plus longue qu'une distance stimulus parcourue physiquement. A l'inverse, la distance parcourue physiquement était proche d'une distance stimulus parcourue physiquement et perçue équivalente à une distance stimulus parcourue visuellement beaucoup plus longue. L'interprétation était que la sensation vestibulaire seule était 300% à 500% plus « puissante » que la sensation visuelle seule pour la perception du mouvement propre sur une distance donnée.

Les auteurs avaient également retrouvé que la surestimation perceptive lors de la stimulation physique était partiellement corrigée par l'ajout de la stimulation visuelle.

Une différence majeure entre les résultats d'Harris et les notre était que Harris avait retrouvé un effet de la condition de la réponse ET du stimulus, dans le même sens d'une surestimation vestibulaire. Il y avait cependant trois différences majeures de méthodologie entre les deux expériences : a) transport à vitesse constante lors du stimulus dans notre expérience / accélération constante pour l'expérience de Harris; b) contrôle actif du déplacement réponse par nos sujets / déplacement réponse passif pour l'expérience de Harris avec simple indication du passage de la cible; c) environnement réel / réalité virtuelle pour l'expérience de Harris or nous avons précédemment vu (introduction) que le flux optique est une variable sans réelle échelle, donnant des informations ambiguës sur les distances et vitesses.

- S'agit-il d'une diminution de la surestimation perceptive par ajout d'informations sensorielles supplémentaires, comme le suggère Harris ? On a précédemment vu que pour Marlinski ⁴⁴, l'ajout d'informations proprioceptives aux informations inertielles améliorait les performances.
- Lors d'un trajet dans l'obscurité à vitesse constante la distance reproduite dans l'obscurité devrait être plus longue qu'en vision à cause de la constante de temps et donc de la diminution de la sensation de mouvement médiée par les otolithes. Nous observons le contraire ici. De même la distance perçue lors du stimulus dans l'obscurité devrait être perçue plus courte qu'en vision, toujours à cause de la constante de temps et de la décroissance de la perception otolithique. Nous n'observons pas ici d'effet du stimulus. Pour la même raison, le gain aurait dû augmenter pour les plus longues distances reproduites dans l'obscurité. Or nous avons retrouvé un effet d'échelle.

Une explication a été avancée par Jürgens ³⁷ lors d'observations en rotations : les sujets auraient la notion intuitive de la vitesse constante et du velocity storage et compenseraient la diminution de sensation de mouvement en extrapolant la perception acquise au début du mouvement. De même pour Becker ², la constante de temps vestibulaire peut être très largement dépassée lors de rotations activement contrôlées.

Lors des trajets en vision, la plus grande durée de déplacement ne dépasse pas 12s, donc ne dépasse pas la constante de temps de la vection linéaire, de l'ordre de 30 à 50s (Berthoz et al.⁴).

- Les résultats retrouvés lors de la série lunettes opaques-lunettes opaques ne sont pas significativement différents de ceux retrouvés dans la série noir-noir, suggérant un effet de la vision et non un simple effet « lumière ».

3.4.1.2 Autres facteurs intervenant dans la perception du mouvement propre

3.4.1.2.1 Stratégies, importance fondamentale de la durée, mécanisme auxiliaire de la perception des distances parcourues

Nous n'avons pas retrouvé d'effet de la stratégie sur les performances. On peut faire la remarque que l'interrogatoire ne nous a permis de connaître que les stratégies conscientes du sujet. Peut-être ont-ils utilisé des stratégies non conscientes donc non exprimées.

Les meilleures performances ont été obtenues lors des essais où les conditions entre stimulus et réponse étaient identiques.

Les performances les plus faibles ont été obtenues lors des essais en conditions alternées, les sujets se sentant perturbés par le changement de condition entre stimulus et réponse.

L'effet de la condition de la réponse a été retrouvé également sur les durées et les vitesses moyennes. Or la plupart des sujets ont utilisé une stratégie incluant la reproduction de la durée (interrogatoire).

Il a été montré que lors de tâches de reproduction de distances (Berthoz et al. ³, Georges-François et al. ¹⁸) les sujets reproduisaient également les paramètres dynamiques. Selon Ledermann ⁴⁰ et Schwartz ⁶¹, lors de tâches d'estimation de distances parcourues à pied, les sujets comptent le nombre de pas; si une tâche secondaire est ajoutée pour les empêcher de compter, ils utilisent une heuristique basée sur la durée totale du mouvement.

3.4.1.2.2 Facteur actif/passif

Un mouvement est dit actif lorsque le sujet contrôle lui-même le mouvement, à fortiori lors de la locomotion. Le contrôle actif du transport semble influencer l'estimation des distances parcourues. Ainsi pour Georges-François et al. ¹⁸, la reproduction de distance lors d'un transport activement contrôlé et en locomotion serait comparable, alors que pour Mittelstaedt et Glasauer ⁴⁶, Mittelstaedt et Mittelstaedt ⁴⁷, l'encodage et la restitution des distances se feraient de façon différente entre la locomotion et le transport passif.

Marlinski ⁴⁴ remarquait que les sujets avaient tendance à sous-estimer l'amplitude des déplacements passifs (transport passif) par rapport aux déplacements actifs (locomotion). La modalité active améliorerait l'estimation des distances parcourues et allongerait la constante de temps en rotation (Becker et al. ²). On peut se demander si cette amélioration est due à l'ajout d'informations proprioceptives ou de la copie efférente motrice.

La mise en jeu de la copie motrice efférente lors d'un mouvement actif participerait à l'amélioration des performances (Young ⁷⁰, Georges-François et al. ¹⁸). Une autre explication possible serait l'inactivation des neurones de direction de la tête chez le rat (Taube ⁶², Zugaro

et al. ⁷¹) et les neurones de position de l'hippocampe chez le singe (Nishijo et al. ⁵⁰) lorsque l'animal est déplacé passivement.

3.4.1.2.3 Influence du profil de vitesse (vitesse constante/vitesse variable)

Du fait de la dynamique des otolithes, le profil de stimulation de ceux-ci est dépendant du profil de vitesse utilisé.

Lors d'une expérience reproduction de distances, Israël ³⁵ n'avait pas retrouvé de différence de reproduction des distances entre les essais à profil de vitesse triangulaire et ceux à profil de vitesse rectangulaire (vitesse constante).

Israël ³² avait étudié l'estimation d'une distance parcourue par transport passif vers une cible mémorisée, le profil de vitesse du transport étant trapézoïdal. Les sujets avaient largement surestimé leur déplacement avec un gain de distance (trajet parcouru sur distance de la cible) de $0,67 \pm 0,06$. La même expérience avait été ensuite réalisée avec transport actif (le sujet contrôlait sa vitesse grâce au joystick). Les sujets avaient alors utilisé une vitesse quasi constante aux alentours de 0,85 m/s. Le gain de distance était alors de $0,96 \pm 0,04$. La vitesse constante (à vitesse standard) ne semble pas donc altérer l'estimation de la distance parcourue mais sélectionner une stratégie incluant le temps.

3.4.1.2.4 Influence de la grandeur de la vitesse

Lors d'un déplacement à vitesse constante, l'estimation de la distance parcourue dépend de la grandeur de la vitesse : l'erreur dans l'estimation de la distance parcourue étant proportionnelle à l'écart entre la vitesse du déplacement et la vitesse standard (Mittelstaedt et Glasauer ⁴⁶, Mittelstaedt et Mittelstaedt ⁴⁷).

Lors de l'expérience d'Israël ³² décrite ci-dessus quelques essais avaient été réalisés en limitant la vitesse du joystick à 0,66 m/s, le gain passant alors de $0,96 \pm 0,04$ à $0,84 \pm 0,02$.

3.4.1.2.5 Environnement

Lors d'une expérience de reproduction d'une distance parcourue par transport passif activement contrôlé (par joystick), les sujets parcouraient en réponse de plus longues

distances lorsque le trajet s'effectuait « en arrière » (Georges-François et al. ¹⁸), les sujets déclarant se sentir plus en sécurité.

3.4.1.2.6 Attention

La faible surestimation des distances linéairement parcourues dans le noir (Guedry et Harris ²⁷) devenait une large sous-estimation lorsque les sujets fixaient leur regard sur une cible visuelle fixe par rapport au corps, l'auteur concluant un effet de shift de l'attention.

3.4.1.2.7 Mémoire spatiale

Thomson ⁶³ avait remarqué dans une tâche d'atteinte de cible en marchant que la variabilité des réponses augmentait avec la distance de la cible, donc en fait avec le temps nécessaire pour atteindre la cible (« délai seuil » de 8 s). Ainsi la représentation spatiale mémorisée déclinerait après ce délai. Nous avons retrouvé un effet de la distance sur la variabilité, mais dans le sens d'une diminution ; de plus aucun effet du délai entre stimulus et réponse n'a été remarqué.

3.4.2 Méthode utilisée

Cette expérience a utilisé le mouvement propre lui-même comme mesure de la perception du mouvement propre (reproduction).

Nous pouvons tout d'abord nous demander si les résultats des expériences S et A peuvent être comparés. En effet l'expérience S est une expérience de reproduction du mouvement et on pourrait penser que les erreurs de perception dans le stimulus sont corrigées par les mêmes erreurs à la réponse, par l'utilisation des mêmes informations, sans qu'il y ait réellement besoin d'estimer le déplacement. Cependant en comparant des tâches de reproduction et d'estimation verbale de distance Klatzky ³⁸ a retrouvé des erreurs similaires, suggérant que la reproduction fournissait une bonne indication de ce que le sujet avait perçu et encodé. Nous avons de plus retrouvé un « range effect » ou effet de gamme dans les expériences S, A et G pour la reproduction des distances et durées : cet effet serait selon Poulton ⁵⁴ caractéristique du jugement de la grandeur de la sensation, donc le sujet a dû estimer à la fois la distance et la durée.

La vitesse maximum du robot était limitée à 1 m/s. De nombreux sujets ont utilisé la mécanique du dispositif en poussant à fond le joystick, atteignant ainsi une vitesse constante proche de celle du stimulus (0,9 m/s) et facilitant donc la tâche de reproduction de la vitesse. A noter également que certains sujets lors de la série noir-vision ont déclaré avoir été limités par le joystick et ne pas avoir atteint la vitesse désirée.

On peut signaler également que les modalités (passive ou active) étaient différentes entre le stimulus et la réponse, les informations étant mieux encodées en modalité active (donc pendant la réponse).

3.4.3 Synthèse

Les sujets ont correctement reproduit les distances. Toutefois, des différences entre réponses dans le noir et en vision ont été retrouvées.

- S'agit-il d'une surestimation vestibulaire des déplacements, comme le suggère Harris ? Le fait que l'on n'ait pas retrouvé d'effet de la condition du stimulus n'est pas en faveur de cette hypothèse, mais nous n'avons peut-être pas un profil de stimulation des otolithes approprié.

Pour Harris, moins d'informations sensorielles sont disponibles plus on a tendance à surestimer le déplacement. La surestimation vestibulaire est un sujet qui a été très étudié. On voit ici que cette surestimation a tendance à être corrigée par le feed-back visuel.

- Autre hypothèse: ces résultats pourraient également être expliqués par une tendance à aller moins loin dans le noir/vision sans réelle surestimation du mouvement, par prudence. L'environnement semble jouer un rôle majeur. Georges-Francois ¹⁸ avait retrouvé que les sujets reproduisaient de plus longues distances en arrière car se sentaient plus en sécurité. Cependant, l'explication ne peut être que partielle: lorsque l'expérience de complétion de triangle (Nico ⁴⁹) était réalisée dans une pièce de taille normale, les sujets allaient trop court dans le noir et étaient bons en vision ; par contre si l'expérience se passait dans une pièce immense, les sujets étaient bons dans le noir et allaient trop loin en vision. Cependant les différences entre noir et vision étaient ainsi conservées quelle que soit la taille de la pièce

- Enfin les différences noir/vision dans l'estimation des distances pourraient-elles provenir de différences dans l'estimation des paramètres dynamiques ? Nous avons remarqué

que durée et vitesse étaient également surestimées dans le noir/vision. Nous avons vu que de nombreux sujets avaient utilisé une stratégie de reproduction de la durée. D'autres membres de notre équipe se penchent sur la possibilité d'effet du mouvement sur la perception du temps.

Pourquoi avons-nous retrouvé un effet de la condition de la réponse et non du stimulus ?

- La vitesse du robot étant limitée, le gain était diminué pour la série noir-vision, pouvant diminuer l'effet de la condition noir sur le stimulus.
- Notre profil de stimulation des otolithes n'est peut-être pas approprié (vitesse constante) pour mettre en évidence une surestimation vestibulaire. Les informations temporelles étaient prédominantes.
- De plus le stimulus s'effectue en modalité passive et la réponse en modalité active du fait que le sujet contrôle son déplacement. Il est probable que le facteur actif (où la copie motrice efférente entre en jeu) ait un effet sur la perception du déplacement.

3.4.4 Perspectives

Pour tenter de répondre à ces questions, la tâche de reproduction de distance pourrait être réalisée dans les conditions suivantes :

- Avec la même modalité (passive) entre stimulus et réponse.
- Avec un profil de vitesse triangulaire pour une stimulation continue des otolithes.

4 APPLICATIONS EN ERGONOMIE SENSORIELLE ET COGNITIVE

4.1 Vertige des hauteurs

Il résulterait d'un conflit sensoriel entre les entrées visuelles et les entrées proprioceptives. Sur une hauteur, les yeux fixent l'horizon qui à l'infini est parfaitement fixe, ne détectant aucun mouvement. Le système proprioceptif détecte au contraire de minimes oscillations du corps (réactions d'équilibration). Pour se remettre en concordance (informations congruentes), il faut regarder un objet proche.

4.2 Désorientation spatiale et accidents aériens

Il y a désorientation spatiale lorsque le sens ou la « perception de l'orientation » en ce qui a trait à la position, au déplacement par rapport à la surface de la terre ou à la verticale gravitationnelle se fonde sur une information sensorielle inexacte ou mal interprétée.

L'hypoxie, une vigilance diminuée (par prise médicamenteuse, alcool, fatigue, maladie), le stress et le manque d'entraînement sont des facteurs favorisant d'illusions sensorielles.

Les illusions sensorielles sont nombreuses et variées. On distingue les illusions d'ordre visuel (se produisant le plus souvent en ciel clair) et les illusions d'origine vestibulaire (survenant presque exclusivement lors de perte de référence visuelle). Ces dernières sont les plus fréquentes et les plus dangereuses. Les pilotes doivent connaître les circonstances de survenue de ces situations, et le cas échéant donner la priorité aux instruments.

4.2.1 Illusions visuelles

4.2.1.1 Illusions de sur ou sous-estimations des distances

Causes de surestimation des distances :

- Des mauvaises conditions atmosphériques : brume, brouillard, pluie...
- Un faible contraste entre la piste et son environnement d'approche
- La déclivité terrain d'approche / piste d'atterrissage :
 - un terrain d'approche en pente montante / piste horizontal
 - un terrain d'approche horizontal / piste montante
- Une piste courte paraît éloignée, une piste large paraît plus courte et de ce fait éloignée
- Lors d'un vol de nuit :
 - une piste insuffisamment éclairée
 - une piste normalement éclairée avec un environnement d'approche sombre

Causes de sous-estimation des distances :

- La déclivité terrain d'approche / piste d'atterrissage :
 - un terrain d'approche en pente descendante / piste horizontal
 - un terrain d'approche horizontal / piste descendante
- Une piste longue paraît moins éloignée, une piste étroite paraît plus longue et de ce fait éloignée
- A l'atterrissage :
 - une extrémité de la piste mal délimitée
 - une piste gondolée
- Lors d'un vol de nuit :
 - une piste très éclairée

4.2.1.2 Fausses références d'horizontalité/verticalité

Lors d'un vol au dessus d'une formation nuageuse inhabituellement inclinée : la face supérieure d'un nuage ou l'alignement d'une formation nuageuse peut être prise comme référence d'horizontalité.

Lors d'un vol au dessus d'une zone d'arbres inhabituellement inclinés en terrain montagneux arboré, à basse altitude les arbres peuvent être pris comme référence de verticalité. La verticalité est erronée lorsqu'il existe une angulation globale significative d'implantation.

4.2.1.3 Illusions lors de certaines conditions climatiques

- Lors du survol de sol enneigé ou de brouillard : risque de désorientation dit "white out"
- Lors d'une forte pluie, les sources lumineuses peuvent paraître dédoublées
- En cas de forte chaleur, les lignes droites peuvent paraître courbes

4.2.1.4 Illusions de confusions de sources lumineuses

Lors d'un survol de nuit d'une zone où les sources lumineuses sont clairsemées, le pilote peut être tenté de confondre les sources lumineuses du sol avec les étoiles.

4.2.2 Illusions vestibulaires

4.2.2.1 Circonstances de survenue

Elles apparaissent presque exclusivement lors de perte des références visuelles.

On peut prévoir deux grandes catégories de confusions possibles dans l'interprétation cognitive d'inclinaison des cils en l'absence d'autres informations perceptives :

- Un mouvement inertiel de l'endolymphe lors de l'arrêt d'un mouvement de la tête peut être interprété comme un mouvement de la tête, dans le sens inverse au mouvement qui vient de s'arrêter. Il s'agit dans ce cas d'une illusion dite « somatogyre »
- Une variation de vitesse dans l'axe longitudinal peut être interprété comme une inclinaison de la tête vers l'avant ou vers l'arrière. Il s'agit dans ce cas d'une illusion dite « somato-gravitique »

4.2.2.2 Les quatre principales illusions vestibulaires

4.2.2.2.1 L'illusion somatogyre à la sortie d'un virage forcé

Un mouvement constant et durable de l'appareil (par exemple vers la droite) finit par ne plus stimuler les cils otolithiques. En revanche, lorsque le pilote arrête la rotation, l'endolymphe, par inertie, prolonge son mouvement. Les cils otolithiques sont alors activés et le pilote a la sensation d'effectuer un virage dans le sens inverse. Sa tendance sera alors de corriger la trajectoire de l'appareil plus avant du virage effectué, et il dérouté l'avion. Seul le contrôle des cadrans peut permettre au pilote de détecter l'erreur et de préserver le bon cap. Ce type de phénomène, qui semble bénin, peut en fait, par le cumul de ce type de manœuvres, entraîner une désorientation totale de l'avion, à 180° par exemple.

4.2.2.2.2 L'illusion somatogyre d'inclinaison

C'est une illusion analogue à la précédente, sauf qu'il ne s'agit pas du mouvement inertiel de l'endolymphe lors d'une rotation horizontale, mais lors d'un mouvement d'inclinaison. Si le pilote laisse par exemple s'incliner doucement l'avion sur la droite pendant qu'il consulte une carte, lorsqu'il stabilise l'appareil, l'endolymphe, par inertie, poursuit son mouvement, ce qui donne au pilote l'impression relative de s'incliner sur la gauche, ce qui l'incite à aggraver l'inclinaison à droite.

4.2.2.2.3 L'effet de Coriolis

Si un pilote cumule l'ascension d'un décollage, plus un virage à gauche ou à droite, plus un mouvement contingent de la tête dans un plan perpendiculaire aux deux autres plans de mouvement, les trois canaux semi-circulaires se trouvent alors stimulés en même temps et le pilote ressent une sensation de tournoiement et de vertige qui lui fait perdre tout sens d'orientation dans l'espace. La seule façon de contrôler l'avion sera de se référer très rapidement aux cadrans de navigation.

4.2.2.2.4 L'illusion somato-gravitique de fausse ascension

Elle est également appelée « illusion du cimetière ».

L'accélération horizontale et l'ascension d'un côté, et la décélération et la descente d'un autre côté, peuvent être confondues, parce que ces deux couples provoquent la même inclinaison des cils otolithiques, dans un sens ou dans l'autre.

4.3 Vection et risque routier

La vection est l'illusion de mouvement propre du corps déclenché par un déplacement visuel. La fréquence spatiale de la scène (nombre d'éléments par unité de surface) influe sur l'intensité de la vection. Des disparités entre les informations données des deux côtés de la route (donc des vections différentes induites par chaque rétine), notamment de nuit, peuvent produire chez un conducteur de fausses impressions de changement de direction et des accidents de la route.

La vection est soumise à un phénomène d'adaptation : elle diminue d'intensité avec la durée d'exposition à la stimulation. Une conduite de plusieurs heures sur autoroute induit chez le conducteur une sous-estimation de la vection et donc de la sensation de vitesse. Lorsqu'il quittera l'autoroute, le chauffeur aura donc tendance à conduire trop vite.

4.4 Cinétose ou mal des transports

4.4.1 Définition et causes

Cette pathologie (mal de mer) est relatée dès l'antiquité dans les textes d'Homère et d'Hippocrate. Des personnages de l'Histoire comme Cicéron, Jules César ou l'Amiral Nelson auraient été atteints par le mal des transports. Le terme « nausée » a pour racine grecque « naus », qui signifie « bateau ». Elle est également dénommée cinétose ou naupathie.

D'autres appellations variées déclinent les différentes conditions de survenue : les appellations telles que le mal de mer, le mal des transports, le mal de l'air voire le mal de l'espace nous sont familières. On peut néanmoins retrouver d'autres termes plus rares tel que le mal du simulateur (de conduite, de vol ou dans un parc d'attraction) ou dans la littérature étrangère les termes « microscope sickness » et « camel sickness ».

L'hypothèse prédominante pour la genèse des cinétoses est l'hypothèse du conflit sensoriel. Les cinétoses résulteraient d'un conflit entre des signaux sensoriels d'orientation spatiale

provenant de deux sources différentes au moins (Oman ⁵¹). Ces signaux conflictuels peuvent appartenir à la même modalité sensorielle (canaux et otolithes) ou à des systèmes sensoriels différents (visuel/vestibulaire). Le conflit peut également survenir entre les signaux perçus et les signaux auxquels le sujet s'attend, par expérience (Eyeson-Annan et al. ¹⁵).

Des facteurs annexes aux trajets tels que les odeurs (fuel...), la chaleur, le confinement...et la peur d'être malade peuvent accentuer la symptomatologie.

4.4.2 Incidence et facteurs de risque

L'incidence varie significativement selon le mode de transport. L'incidence est de 3 à 5% dans les véhicules motorisés. En vol, l'incidence varierait de 0,5 à 10% sur les avions moyen et long courriers. Le taux est accru lors de vol en planeurs, en avions d'affaires et dans les appareils militaires. En mer, l'incidence peut atteindre 25 à 30%, mais varie en fonction de la taille du bâtiment, de l'état de la mer et de la durée de la traversée. Jusqu'à 100% des passagers peuvent être malades lors de conditions climatiques difficiles (Kozarsky ³⁹). L'incidence la plus élevée est retrouvée pour le mal de l'espace, avec 50 à 60% des astronautes d'atteints. Le dépistage n'est pas possible : on ne peut prévoir à terre par aucun test sa survenue chez un individu donné. Le traitement préventif est systématique.

La susceptibilité à cette pathologie est différente selon les individus. Les facteurs de risque seraient de nature diverse : le sexe féminin, une nature anxieuse, une prise alimentaire récente riche en sodium et en calories.

4.4.3 Clinique

On distingue trois phases :

- Première phase : elle est caractérisée par une sensation de malaise, une pâleur cutanée, une somnolence avec éructations et bâillements.
- Seconde phase : les symptômes abdominaux (nausées et vomissements incoercibles) s'accompagnent d'une hypothermie, d'une tachycardie avec hyperventilation pulmonaire, d'hypersalivation et d'une mydriase.

- Troisième phase : inconstante, elle peut apparaître d'emblée. Le patient est obnubilé, prostré. Il peut y avoir perte de connaissance. Des troubles du comportement et des capacités cognitives apparaissent.

Le retour à la normale est rapide si la stimulation cesse, sinon on observe une adaptation avec diminution des symptômes en quelques jours.

4.4.4 Traitement

- « Petits moyens » :
 - s'allonger afin de réduire au maximum les mouvements qui sont à l'origine du malaise
 - fixer un point sur l'horizon
 - s'installer dans le sens de la marche
 - ne pas voyager l'estomac vide, éviter l'alcool et les aliments gras; boire sucré de temps en temps au cours du voyage
 - éviter de penser au malaise
 - éviter les atmosphères confinées
 - apprendre les techniques de biofeedback : la tentative de contrôle volontaire des modifications corporelles végétatives induites par le mal des transports (préparation au vol spatial américain).
- Le traitement médicamenteux : il n'est efficace qu'à titre préventif. Il est représenté par les antihistaminiques (diphenhydrate ou Nautamine*, dimenhydrate ou Dramamine* ou Nausicalm*, prométhazine ou Phénergan*) et par la scopolamine (anticholinergique).

CONCLUSION GENERALE

La perception du mouvement propre repose sur la stimulation simultanée d'un ou plusieurs systèmes sensoriels. Les stimuli visuels, vestibulaires, tactiles et proprioceptifs peuvent produire une sensation de mouvement par eux-mêmes. Cependant nous ne distinguons pas, pendant un mouvement, les sensations de mouvement provenant de chaque système sensoriel : les informations sensorielles sont traitées au niveau central pour produire une perception du mouvement unique et cohérente.

Nous avons étudié plus particulièrement la perception des distances parcourues en trajectoire linéaire. Nous avons retrouvé que la précision de cette estimation dépendait des informations sensorielles disponibles, en particulier des informations visuelles et temporelles. D'autres facteurs, comme l'environnement ou le facteur actif semblent influencer la perception du mouvement. Enfin nous avons mis en évidence des stratégies de perception et de mémorisation du mouvement variables selon les individus.

La perception du mouvement apparaît donc comme un processus actif, une interprétation.

Lorsque certaines informations sensorielles font défaut ou que les informations sensorielles ne sont pas congruentes, peuvent apparaître des illusions ou des conflits sensoriels. Ces situations sont la source de nombreux accidents pour l'homme au travail. Les recherches en ergonomie cognitive sur les interfaces homme-machine cherchent à améliorer la restitution des informations de l'environnement aux agents. Malgré ces améliorations, les erreurs et accidents ne semblent pas diminuer significativement. Les recherches actuelles sur le « facteur humain » s'orientent donc sur l'étude des processus centraux d'intégration multisensorielle et de décision (en environnement sensoriel normal comme en environnement sensoriel conflictuel) dans la genèse de ces accidents.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 1: Barthelemy J, Xerri C, Borel L, Lacour M. Neuronal coding of linear motion in the vestibular nuclei of the alert cat. II. Response characteristics to vertical optokinetic stimulation. *Exp Brain Res*. 1988;70(2):287-98.
- 2: Becker W, Raab S, Jurgens R. Circularvection during voluntary suppression of optokinetic reflex. *Exp Brain Res*. 2002 Jun;144(4):554-7.
- 3: Berthoz A, Israel I, Georges-Francois P, Grasso R, Tsuzuku T. Spatial memory of body linear displacement: what is being stored? *Science*. 1995 Jul 7;269(5220):95-8.
- 4: Berthoz A, Pavard B, Young LR. Perception of linear horizontal self-motion induced by peripheral vision (linearvection) basic characteristics and visual-vestibular interactions. *Exp Brain Res*. 1975 Nov 14;23(5):471-89.
- 5: Bloomberg J, Jones GM, Segal B, McFarlane S, Soul J. Vestibular-contingent voluntary saccades based on cognitive estimates of remembered vestibular information. *Adv Otorhinolaryngol*. 1988;41:71-5.
- 6: Bottini G, Sterzi R, Paulesu E, Vallar G, Cappa SF, Erminio F, Passingham RE, Frith CD, Frackowiak RS. Identification of the central vestibular projections in man: a positron emission tomography activation study. *Exp Brain Res*. 1994;99(1):164-9.
- 7: Borel L, Lacour M. Functional coupling of the stabilizing eye and head reflexes during horizontal and vertical linear motion in the cat. *Exp Brain Res*. 1992;91(2):191-206.
- 8: Brandt T, Buchele W, Arnold F. Arthrokinetic nystagmus and ego-motion sensation. *Exp Brain Res*. 1977 Nov 24;30(2-3):331-8.
- 9: Bremmer F, Lappe M. The use of optical velocities for distance discrimination and reproduction during visually simulated self motion. *Exp Brain Res*. 1999 Jul;127(1):33-42.

- 10: Buser P, Imbert M. Le système vestibulaire. In: Buser P, Imbert M, ed. Psychophysiologie sensorielle: neurophysiologie fonctionnelle II. Paris : Hermann, 1982:256-290.
- 11: Cohen B, Henn V, Raphan T, Dennett D. Velocity storage, nystagmus, and visual-vestibular interactions in humans. *Ann N Y Acad Sci.* 1981;374:421-33.
- 12: De Vries HL. The mechanics of the labyrinth otoliths. *Acta Oto-Laryngol.* 1950;38:263-73.
- 13: Dichgans J, Brandt T. Visual-vestibular interaction and motion perception. *Bibl Ophthalmol.* 1972;82:327-38.
- 14: Dubner R, Zeki SM. Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Res.* 1971 Dec 24;35(2):528-32.
- 15: Eyeson-Annan M, Peterken C, Brown B, Atchison D. Visual and vestibular components of motion sickness. *Aviat Space Environ Med.* 1996 Oct;67(10):955-62.
- 16: Fernandez C, Goldberg JM. Physiology of peripheral neurons innervating semicircular canals of the squirrel monkey. II. Response to sinusoidal stimulation and dynamics of peripheral vestibular system. *J Neurophysiol.* 1971 Jul;34(4):661-75.
- 17: Fernandez C, Goldberg JM. Physiology of peripheral neurons innervating otolith organs of the squirrel monkey. III. Response dynamics. *J Neurophysiol.* 1976 Sep;39(5):996-1008.
- 18: Georges-François P, Grasso R, Berthoz A, Israël I. Self-controlled reproduction of passive linear displacement: distance, duration and velocity. In: Mergner T, Hlavacka F, ed. *Multisensory control of posture.* New York : Plenum Press, 1995:199-206.
- 19: Gibson JJ. *The perception of the Visual World.* Boston: Houghton Mifflin, 1950.
- 20: Glasauer S, Amorim MA, Vitte E, Berthoz A. Goal-directed linear locomotion in normal and labyrinthine-defective subjects. *Exp Brain Res.* 1994;98(2):323-35.
- 21: Glasauer S, Israel I. Otolithic thresholds influence the perception of passive linear displacement. *Acta Otolaryngol Suppl.* 1995;520 Pt 1:41-4.

- 22: Goldberg JM, Fernandez C. The vestibular system. Darian-Smith, I. Handbook of Physiology - The nervous system III. Bethesda: American Physiological Society, 1984:916-77.
- 23: Grasso R, Glasauer S, Georges-Francois P, Israel I. Replication of passive whole-body linear displacements from inertial cues. Facts and mechanisms. Ann N Y Acad Sci. 1999 May 28;871:345-66.
- 24: Graziano MS, Hu XT, Gross CG. Visuospatial properties of ventral premotor cortex. J Neurophysiol. 1997 May;77(5):2268-92.
- 25: Green AM, Angelaki DE. Resolution of sensory ambiguities for gaze stabilization requires a second neural integrator. J Neurosci. 2003 Oct 15;23(28):9265-75.
- 26: Grusser OJ, Pause M, Schreiter U. Localization and responses of neurones in the parieto-insular vestibular cortex of awake monkeys (*Macaca fascicularis*). J Physiol. 1990 Nov;430:537-57.
- 27: Guedry FE Jr, Harris CS. Labyrinthine function related to experiments on the parallel swing. Project MR005.13-6001, Subtask 1, Rep No. 86. Res Rep U S Nav Sch Aviat Med. 1963 Sep 25;72:1-32.
- 28: Guldin WO, Grusser OJ. Is there a vestibular cortex? Trends Neurosci. 1998 Jun;21(6):254-9.
- 29: Harris LR, Jenkin M, Zikovitz DC. Vestibular capture of the perceived distance of passive linear self motion. Arch Ital Biol. 2000 Jan;138(1):63-72.
- 30: Harris LR, Jenkin M, Zikovitz DC. Visual and non-visual cues in the perception of linear self-motion. Exp Brain Res. 2000 Nov;135(1):12-21.
- 31: Israël I, Berthoz A. Contribution of the otoliths to the calculation of linear displacement. J Neurophysiol. 1989 Jul;62(1):247-63.
- 32: Israël I, Capelli A, Sable D, Laurent C, Lecoq C, Bredin J. Multifactorial interactions involved in linear self-transport distance estimate: a place for time. Int J Psychophysiol. 2004 Jun;53(1):21-8.

- 33: Israël I, Chapuis N, Glasauer S, Charade O, Berthoz A. Estimation of passive horizontal linear whole-body displacement in humans. *J Neurophysiol.* 1993 Sep;70(3):1270-3.
- 34: Israël I, Fetter M, Koenig E. Vestibular perception of passive whole-body rotation about horizontal and vertical axes in humans: goal-directed vestibulo-ocular reflex and vestibular memory-contingent saccades. *Exp Brain Res.* 1993;96(2):335-46.
- 35: Israël I, Grasso R, Georges-Francois P, Tsuzuku T, Berthoz A. Spatial memory and path integration studied by self-driven passive linear displacement. I. Basic properties. *J Neurophysiol.* 1997 Jun;77(6):3180-92.
- 36: Ivanenko YP, Grasso R, Israel I, Berthoz A. The contribution of otoliths and semicircular canals to the perception of two-dimensional passive whole-body motion in humans. *J Physiol.* 1997 Jul 1;502 (Pt 1):223-33.
- 37: Jürgens R, Nasios G, Becker W. Vestibular, optokinetic, and cognitive contribution to the guidance of passive self-rotation toward instructed targets. *Exp Brain Res.* 2003 Jul;151(1):90-107.
- 38: Klatzky RL, Loomis JM, Golledge RG, Cicinelli JG, Doherty S, Pellegrino JW. Acquisition of route and survey knowledge in the absence of vision. *J Mot Behav.* 1990 Mar;22(1):19-43.
- 39: Kozarsky PE. Prevention of common travel ailments. *Infect Dis Clin North Am.* 1998 Jun;12(2):305-24.
- 40: Lederman SJ, Klatzky RL, Collins A, Wardell J. Exploring environments by hand or foot: time-based heuristics for encoding distance in movement space. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn.* 1987 Oct;13(4):606-14.
- 41: Lee DN. Visuo-motor coordination in space-time. Stelmach GE and Requin J. *Tutorials in Motor Behavior.* North-Holland Publishing Comp, 1980:281-95.
- 42: Llinas R, Ribary U. Coherent 40-Hz oscillation characterizes dream state in humans. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1993 Mar 1;90(5):2078-81.

- 43: Loomis JM, Klatzky RL, Golledge RG, Cicinelli JG, Pellegrino JW, Fry PA. Nonvisual navigation by blind and sighted: assessment of path integration ability. *J Exp Psychol Gen.* 1993 Mar;122(1):73-91.
- 44: Marlinsky VV. Vestibular and vestibulo-proprioceptive perception of motion in the horizontal plane in blindfolded man--I. Estimations of linear displacement. *Neuroscience.* 1999 May;90(2):389-94.
- 45: Mittelstaedt H. Somatic graviception. *Biol Psychol.* 1996 Jan 5;42(1-2):53-74.
- 46: Mittelstaedt ML, Glasauer S. Idiothetic Navigation in Gerbils and Humans. *Zoologische Jahrbuch Physiologie* 1991;95:427-35.
- 47: Mittelstaedt ML, Mittelstaedt H. Idiothetic navigation in humans: estimation of path length. *Exp Brain Res.* 2001 Aug;139(3):318-32.
- 48: Monen J, Brenner E. Detecting changes in one's own velocity from the optic flow. *Perception.* 1994;23(6):681-90.
- 49: Nico D, Israel I, Berthoz A. Interaction of visual and idiothetic information in a path completion task. *Exp Brain Res.* 2002 Oct;146(3):379-82.
- 50: Nishijo H, Ono T, Eifuku S, Tamura R. The relationship between monkey hippocampus place-related neural activity and action in space. *Neurosci Lett.* 1997 Apr 18;226(1):57-60.
- 51: Oman CM. A heuristic mathematical model for the dynamics of sensory conflict and motion sickness. *Acta Otolaryngol Suppl.* 1982;392:1-44.
- 52: Orban GA, Lagae L, Verri A, Raiguel S, Xiao D, Maes H, Torre V. First-order analysis of optical flow in monkey brain. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1992 Apr 1;89(7):2595-9.
- 53: Pavard B, Berthoz A. Linear acceleration modifies the perceived velocity of a moving visual scene. *Perception.* 1977;6(5):529-40.
- 54: Poulton EC. Models for biases in judging sensory magnitude. *Psychol Bull.* 1979 Jul;86(4):777-803.

- 55: Raphan T, Matsuo V, Cohen B. Velocity storage in the vestibulo-ocular reflex arc (VOR). *Exp Brain Res*. 1979 Apr 2;35(2):229-48.
- 56: Raphan T, Sturm D. Modeling the spatiotemporal organization of velocity storage in the vestibuloocular reflex by optokinetic studies. *J Neurophysiol*. 1991 Oct;66(4):1410-21.
- 57: Redlick FP, Jenkin M, Harris LR. Humans can use optic flow to estimate distance of travel. *Vision Res*. 2001 Jan 15;41(2):213-9.
- 58: Rieser JJ, Ashmead DH, Talor CR, Youngquist GA. Visual perception and the guidance of locomotion without vision to previously seen targets. *Perception*. 1990;19(5):675-89.
- 59: Rieser JJ, Pick HL Jr, Ashmead DH, Garing AE. Calibration of human locomotion and models of perceptual-motor organization. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1995 Jun;21(3):480-97.
- 60: Royden CS, Crowell JA, Banks MS. Estimating heading during eye movements. *Vision Res*. 1994 Dec;34(23):3197-214.
- 61: Schwartz M. Haptic perception of the distance walked when blindfolded. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1999 Jun;25(3):852-65.
- 62: Taube JS. Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats. *J Neurosci*. 1995 Jan;15(1 Pt 1):70-86.
- 63: Thomson JA. Is continuous visual monitoring necessary in visually guided locomotion? *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 1983 Jun;9(3):427-43.
- 64: Trotter Y, Celebrini S, Stricanne B, Thorpe S, Imbert M. Neural processing of stereopsis as a function of viewing distance in primate visual cortical area V1. *J Neurophysiol*. 1996 Nov;76(5):2872-85.
- 65: Vaitl D, Mittelstaedt H, Saborowski R, Stark R, Baisch F. Shifts in blood volume alter the perception of posture: further evidence for somatic graviception. *Int J Psychophysiol*. 2002 Apr;44(1):1-11.

- 66: Von Holst E, Mittelstaedt H. Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkungen Zwischen Zentralnervensystem Und Peripherie. *Naturwissenschaften* 1950;37:464-76.
- 67: Warren WH Jr, Hannon DJ. Eye movements and optical flow. *J Opt Soc Am A*. 1990 Jan;7(1):160-9.
- 68: Xerri C, Barthelemy J, Harlay F, Borel L, Lacour M. Neuronal coding of linear motion in the vestibular nuclei of the alert cat. I. Response characteristics to vertical otolith stimulation. *Exp Brain Res*. 1987;65(3):569-81.
- 69: Young LR, Meiry JL. A revised dynamic otolith model. *Aerosp Med*. 1968 Jun;39(6):606-8.
- 70: Young LR. Perception of the body in space: mechanisms. Darian-Smith, I. *Handbook of Physiology - The nervous system III*. Bethesda: American Physiological Society, 1984:1023-66.
- 71: Zugaro MB, Tabuchi E, Fouquier C, Berthoz A, Wiener SI. Active locomotion increases peak firing rates of anterodorsal thalamic head direction cells. *J Neurophysiol*. 2001 Aug;86(2):692-702.

RESUME :

La perception du mouvement propre met en jeu différents systèmes sensoriels (principalement visuel, vestibulaire et somatosensoriel). Ces informations sont traitées par le système nerveux central pour élaborer une représentation tridimensionnelle des mouvements de la tête et du corps dans l'espace, permettant ainsi des fonctions comme l'orientation spatiale, la perception des distances (distances relatives et distances parcourues), le maintien de l'équilibre et de la posture.

La perception au niveau du récepteur périphérique ne reflète que très rarement la sensation consciente du mouvement. L'étude de la perception du mouvement doit donc s'intéresser aux interactions entre les différentes modalités sensorielles, plus qu'à l'étude de chaque canal sensoriel séparément.

Les signaux provenant des différents systèmes sensoriels peuvent ne pas congruer, générant des situations d'illusions et de conflits sensoriels étudiées par l'ergonomie cognitive.

Mots-clés :

Perception du mouvement – Physiologie sensorielle – Intégration multisensorielle – Orientation spatiale – Perception des distances – Equilibre et Posture – Ergonomie cognitive – Mal des transports – Désorientation spatiale